



**HAL**  
open science

## Effets des dépérissements de chênes sur les communautés d'insectes des canopées

Elodie Le Souchu

► **To cite this version:**

Elodie Le Souchu. Effets des dépérissements de chênes sur les communautés d'insectes des canopées. Sylviculture, foresterie. Université d'Orléans, 2023. Français. NNT : 2023ORLE1045 . tel-04521349

**HAL Id: tel-04521349**

**<https://theses.hal.science/tel-04521349>**

Submitted on 26 Mar 2024

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

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

## UNIVERSITÉ D'ORLÉANS

**ÉCOLE DOCTORALE Santé, Sciences Biologiques et Chimie du Vivant (SSBCV)**  
**Laboratoire de Biologie des Ligneux et des Grandes Cultures (LBLGC)**

**THÈSE** présentée par :

**Elodie LE SOUCHU**

soutenue le : **12 décembre 2023**

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

Discipline/ Spécialité : **Biologie**

# Effets des dépérissements de chênes sur les communautés d'insectes des canopées

**THÈSE dirigée par :**

**Mme BANKHEAD-DRONNET Stéphanie**

Maîtresse de conférence, Université d'Orléans, France

**THÈSE co-encadrée par :**

**M. SALLÉ Aurélien**

Maître de conférence, Université d'Orléans, France

**RAPPORTEURS :**

**M. CASTAGNEYROL Bastien**

Chargé de recherche, INRAE UMR BIOGECO, France

**M. LACHAT Thibault**

Professeur, Haute Ecole Spécialisée Bernoise - Haute Ecole des Sciences Agronomiques, Forestières et Alimentaires, Suisse

**JURY :**

**M. BOYER Stéphane** (Président du jury)

Professeur, Université de Tours, France

**M. CASTAGNEYROL Bastien**

Chargé de recherche, INRAE UMR Biogéco Bordeaux, France

**M. LACHAT Thibault**

Professeur, Haute Ecole Spécialisée Bernoise - Haute Ecole des Sciences Agronomiques, Forestières et Alimentaires, Suisse

**Mme BERTHEAU-ROSSEL Coralie**

Maîtresse de conférences, Université de Franche-Comté, France

**Mme ROUX Géraldine**

Professeure, Université d'Orléans, France

**Mme BANKHEAD-DRONNET Stéphanie**

Maîtresse de conférence, Université d'Orléans, France

**M. SALLÉ Aurélien**

Maître de conférence, Université d'Orléans, France



## Remerciements

Trois ans déjà que je parcours les couloirs de l'Université d'Orléans. Trois ans de travail pour faire avancer la recherche et ajouter ma petite pierre à l'édifice de l'entomologie forestière et de la conservation des insectes. Mais un travail de thèse est avant tout une aventure collaborative. Sans toutes les personnes qui ont été là durant cette période pour m'aider à avancer et me soutenir, je n'aurais pas pu aller bien loin.

Tout d'abord, j'adresse mes sincères remerciements aux membres du jury, qui ont accepté d'évaluer mon travail de thèse : Coralie Bertheau-Rossel, Stéphane Boyer, Bastien Castagneyrol, Thibault Lachat et Géraldine Roux.

Je tiens à exprimer ma profonde gratitude envers Fanny et Aurélien, mes deux encadrants. Leurs conseils et leur expertise ont été essentiels pour façonner ce travail de thèse, et sans eux, je n'aurais pas pu grandir autant en tant que chercheuse. Vous avez tous les deux été d'une disponibilité sans faille quand j'en avais besoin et nos discussions m'ont beaucoup aidé à faire progresser ma réflexion scientifique.

Je tiens également à exprimer ma gratitude envers les membres de mon comité de thèse : Marie-Anne Auger-Rozenberg, Thomas Boivin, Mathieu Laparie et Christophe Bouget. Grâce à leurs précieuses perspectives et à leurs retours constructifs, la qualité de ce travail a été considérablement enrichie.

Mes remerciements les plus chaleureux vont également à tous mes collaborateurs, qui m'ont aidé et qui ont participé à ce travail de thèse. Merci à Emmanuelle Magnoux, Béatrice Courtial pour leur aide en génétique, que ce soit avec les manips en labo, pour la lecture des séquences ou les analyses. Merci à Daniel Sauvard (et Mathieu Laparie) pour le travail de construction des manèges et de tout le code associé. Merci pour toutes ces heures passées à regarder des Agriles voler. Merci à Aurore Mignan qui a disséqué et préparé les ailes de plusieurs dizaines d'agriles. Merci à François-Xavier Saintonge grâce à qui j'ai pu poser des pièges un peu partout dans la moitié nord de la France pour récolter le (très recherché) Agrile du chêne, qui s'est fait désirer. Merci à Alain Roques pour tous les insectes qui se sont ajoutés à ma collection. Merci à Guilhem Parmain pour les insectes nécessaires à la thèse mais également ceux moins nécessaires (j'ai plein de phasmes *Sungaya inexpectata* dans un terrarium maintenant) et à Carl Moliard pour l'aide sur le terrain. Merci à Jérémy Cours pour tout le travail accompli ensemble. Mes pensées vont également à Anaïs Le Mauff, Alexandra Cremades et François Héricourt pour leur aide plus que bienvenue en biologie moléculaire. Ce n'était pas mon domaine de prédilection au début, mais j'ai fini par y prendre goût !

Je suis également redevable des efforts des stagiaires, qui jouent toujours un rôle crucial dans la récolte des données en sciences. Merci à Mathieu, Clément, Sarannah, Audrey, Imane, Thomas, Erwann ainsi qu'à l'armée de stagiaires d'Aurélien. Mention spéciale pour Mathieu et Clément, avec qui je suis restée de nombreuses heures dans la chambre froide pour coller des agriles et qui ont vaillamment récolté les pièges quotidiennement.

Je suis également reconnaissante envers tous les correspondants-observateurs du DSF qui ont pris le temps de m'accueillir dans les forêts dont ils ont la gestion, et qui ont accepté de récolter régulièrement les pièges que nous avons posés. Sans eux, je n'aurais pas pu échantillonner d'Agriles du chêne sur une aussi grande zone et période de temps.

Un grand merci à Marion Sentis, ma pote de kung-fu et fournisseuse officielle de livres sur la forêt, qui a courageusement relu mon manuscrit pour en améliorer l'écriture et qui a corrigé les fautes.

Des remerciements spéciaux vont à Anaïs, Margot, Alexandra, Malorie, Angelo, Loïs, Clément, Lissette, Emma, Julie et tous les autres pour les bons moments passés, à la cafétéria, devant un verre de vin, un film ou même sur un paddle. Merci également à mes collègues doctorants de l'*open space* salle 128.

Je suis très reconnaissante envers mes parents et les membres de ma famille, qui ont eu le courage de me soutenir (supporter) jusqu'au bout de cette péripétie et qui m'ont donné la force de continuer sans m'arrêter. Merci de m'avoir laissé entreposer des insectes séchés et élever des têtards dans ma chambre quand j'étais plus jeune, et d'avoir écouté mes anecdotes naturalistes plus ou moins ragoûtantes au repas de famille sans sourciller (enfin presque). Mes sincères remerciements vont également à Anne-Claire Caliò, pour son soutien sans faille tout au long de cette aventure, et à Billy et Charlie qui ont passé leur temps à ronronner dans mes oreilles et à courir sur mon clavieszfafbejnqg.

Enfin, j'exprime toute ma gratitude aux autres membres du LBLGC/P2E et de l'URZF, dont la camaraderie et les idées partagées ont enrichi mon parcours de recherche.

Pour toutes les personnes qui ont contribué à cette aventure, merci.

**Elodie Le Souchu**

Cette thèse a été réalisée de 2020 à 2023 à l'Université d'Orléans (France), au sein du Laboratoire de Biologie des Ligneux et des Grandes Cultures (LBLGC), renommé Laboratoire de Physiologie, Écologie et Environnement (P2E) au 1<sup>er</sup> janvier 2024. C'est le nouveau nom du laboratoire qui sera utilisé dans le reste de ce manuscrit. Les travaux de cette thèse s'adossent au projet d'intérêt régional CANOPÉE (2019-2022) qui a été financé par la Région Centre-Val de Loire (projet no. 2018-00124136).

Sauf mention contraire, les photographies et les figures ont été réalisées par Elodie Le Souchu.



## Sommaire

<b>Remerciements</b> .....	<b>1</b>
<b>Sommaire</b> .....	<b>5</b>
<b>Liste des figures</b> .....	<b>9</b>
<b>Liste des tableaux</b> .....	<b>13</b>
<b>Articles scientifiques soumis dans des revues à comité de lecture</b> .....	<b>15</b>
<b>Articles scientifiques en préparation</b> .....	<b>15</b>
<b>Travaux de médiation scientifique</b> .....	<b>15</b>
<b>Présentations orales dans des conférences internationales</b> .....	<b>16</b>
<b>Présentations orales dans des conférences nationales</b> .....	<b>16</b>
<b>Abréviations</b> .....	<b>17</b>
<b>Introduction. Le dépérissement des chênes et ses effets sur la forêt et la biodiversité des insectes</b> .....	<b>19</b>
I.1. Changements globaux et santé des forêts : un futur incertain.....	21
I.2. Causes et enjeux du dépérissement des chênes.....	23
I.3. L'estimation du dépérissement : le protocole DEPERIS .....	27
I.4. La canopée, une strate forestière ayant de multiples intérêts .....	29
I.5. Pourquoi étudier les communautés d'insectes des canopées ? .....	30
I.5.1. Les Hyménoptères des canopées, une communauté forestière diversifiée et multifonctionnelle.....	31
I.5.2. Les agriles : des ravageurs secondaires capables d'aggraver le dépérissement .....	33
I.6. Problématiques et objectifs de la thèse .....	34
<b>Chapitre 1. Les impacts du dépérissement des chênes sur les guildes écologiques d'Hyménoptères des canopées</b> .....	<b>39</b>
II.1. Conséquences du dépérissement sur les insectes des canopées de forêts tempérées.....	43
II.2. Techniques d'échantillonnage des Hyménoptères .....	46
II.3. Article soumis. "Responses of the hyper-diverse community of canopy-dwelling Hymenoptera to oak decline" .....	47
<b>Chapitre 2. Les agriles, des bioagresseurs opportunistes</b> .....	<b>75</b>
III.1. Présentation des agriles, des ravageurs de faiblesse impliqués dans le dépérissement .....	79
III.1.1. Cycle de vie et biologie des agriles forestiers .....	79



III.1.2. Méthodes de piégeage d'agriles, développées pour <i>A. planipennis</i> .....	82
III.1.3. Potentiel invasif des agriles .....	83
III.1.4. Article soumis. "Community responses of oak-associated borers (Coleoptera: Buprestidae) to local and temporal variations in oak sanitary conditions" .....	84
III.2. Étude de la structuration génétique des populations d' <i>A. biguttatus</i> et de leur histoire évolutive .....	103
III.2.1. Description de la diversité génétique et de la structuration des populations à l'aide de la phylogéographie.....	103
III.2.2. Quels marqueurs génétiques utiliser pour caractériser la diversité génétique et la structuration des populations ? .....	106
III.2.2.1. L'ADN mitochondrial .....	106
III.2.2.2. Les marqueurs microsatellites .....	107
III.2.3. Article en préparation. "Distribution of the genetic diversity of <i>Agrilus biguttatus</i> Fabricius (Coleoptera: Buprestidae), a potential threat for native and non-native oaks" .....	108
III.3. Étude du vol chez les agriles .....	125
III.3.1. Le vol chez les insectes .....	125
III.3.2. Le manège de vol, une méthode utile pour étudier les performances de vol ...	126
III.3.3. Article en préparation. "Intra- and interspecific variations in flight performance of oak forest Agrilinae (Coleoptera) using computerised flight mills" .....	127
<b>Discussion générale .....</b>	<b>149</b>
IV.1. Les dépérissements des chênaies : quels effets sur les insectes des canopées ? .....	151
IV.1.1. Réponses contrastées des insectes des canopées aux dépérissements .....	151
IV.1.1.1. Conséquences du dépérissement sur la communauté globale .....	151
IV.1.1.2. Principaux facteurs impliqués dans les réponses des guildes écologiques ..	153
IV.1.2. Intérêts de l'étude de l'entomofaune des canopées .....	154
IV.1.3. Implication des résultats pour les stratégies de conservation .....	155
IV.2. Biologie, écologie et comportement des agriles associés aux chênaies.....	156
IV.2.1. Dynamique temporelle des agriles de chênaies.....	156
IV.2.2. Structuration génétique des populations d' <i>Agrilus biguttatus</i> sur son aire de répartition européenne .....	157
IV.2.3. Capacités de vol et dispersion des agriles de chênaies.....	159
IV.3. Perspectives.....	160
<b>Conclusion .....</b>	<b>163</b>

<b>Références.....</b>	<b>165</b>
<b>Annexes.....</b>	<b>199</b>
Annexe 1. Bande dessinée “Sciences en bulles : Réveil climatique” .....	199
Annexe 2. Extrait de l’article “Climate Change Alters Temperate Forest Canopies and Indirectly Reshapes Arthropod Communities” .....	205
Annexe 3. Extrait de l’article “Surviving in changing forests: abiotic disturbance legacy effects on arthropod communities of temperate forests” .....	207
Annexe 4. Supplementary material – Article “Responses of the hyper-diverse community of canopy-dwelling Hymenoptera to oak decline” .....	209
Annexe 5. Supplementary material – Article “Abundance and composition changes of the community of oak associated borers (Coleoptera: Buprestidae) in response to local and temporal variations in oak sanitary conditions” .....	245
Annexe 6. Supplementary material – Article “Intra- and interspecific variations in flight performance of oak forest Agrilinae (Coleoptera) using computerised flight mills” .....	250



## Liste des figures

<b>Figure 1.</b> Taux annuel de mortalité des canopées dans les forêts tempérées européennes, indiqué en pourcentage de forêts subissant une mortalité de la canopée. ....	23
<b>Figure 2.</b> Aire de distribution des Chênes pédonculés (en haut) et sessiles (en bas) en Europe.. ....	24
<b>Figure 3.</b> Genèse des dépérissements des Chênes pédonculés.....	26
<b>Figure 4.</b> Les symptômes d'attaque l'Agrile du chêne <i>A. biguttatus</i> . ....	27
<b>Figure 5.</b> Notation synthétique DEPERIS correspondant à l'état du houppier. ....	28
<b>Figure 6.</b> Aspects du houppier de Chênes sessiles selon leur niveau de dépérissement. ....	28
<b>Figure 7.</b> Structure générale du travail de thèse présenté dans ce mémoire. ....	37
<b>Figure 8.</b> Réponses des guildes trophiques d'Arthropodes forestiers à trois perturbations extrêmes favorables aux dépérissements à large échelle. ....	43
<b>Figure 9.</b> Map of France showing the location of the three oak forests studied, and the 21 stands sampled.. ....	54
<b>Figure 10.</b> Overview of the abundances (log-transformed) of the Hymenoptera families sampled in oak canopies.....	58
<b>Figure 11.</b> Rarefaction curves for canopy-dwelling Hymenoptera from the three forests, 21 stands and 42 plots.....	60
<b>Figure 12.</b> NMDS ordination (k = 3, stress = 0.18) of species composition per plot, grouped by stand decline category. ....	60
<b>Figure 13.</b> Global additive partitioning of species richness of the canopy-dwelling Hymenoptera in the three oak forests, at plot and stand scales.. ....	60
<b>Figure 14.</b> Results of the Structural Equation Modelling (SEM) for the effects of oak decline on the abundance of the main Hymenoptera taxonomic families through changes in forest structure. ....	62
<b>Figure 15.</b> Results of the Structural Equation Modelling (SEM) for the effects of oak decline on Hymenoptera ecological guilds through changes in forest structure. ....	63
<b>Figure 16.</b> Cortège d'espèces des Agrilinae associées aux chênes en France. ....	79
<b>Figure 17.</b> Larve d'agrile dans sa galerie, dans une grume de chêne de la forêt de Tronçais, France..	80
<b>Figure 18.</b> Exemples de pièges. ....	82
<b>Figure 19.</b> Map of France showing the six forests, and the selected stands, sampled between 2016 and 2021.....	89
<b>Figure 20.</b> Stacked diagram of the relative abundance of oak borer species, collected in 2021 in six oak forests.....	94
<b>Figure 21.</b> Seasonal variations in abundance (bars) and richness (line) of oak borers in oak forests. Mean values ( $\pm$ SE) per trap, collected from 2016 to 2021 in six French oak-dominated state forests. ....	94
<b>Figure 22.</b> Mean abundance ( $\pm$ SE) of oak-associated borers caught from 2016 to 2021 (left), mean species richness ( $\pm$ SE) of oak-associated borers caught from 2016 to 2021 (middle), and mean proportion ( $\pm$ SE) of declining oaks per monitored stand (right) in the Vierzon state forest. ....	97
<b>Figure 23.</b> Mean abundance ( $\pm$ SE) of oak-associated borer species caught from 2016 to 2021 in the Vierzon forest. ....	98
<b>Figure 24.</b> Migrations des chênes en Europe depuis les dernières glaciations, il y a 18 000 ans.....	104
<b>Figure 25.</b> Carte des voies de recolonisation empruntées par les chênes blancs européens (complexe Chêne pédonculé - Chêne sessile).....	105

<b>Figure 26.</b> Map showing the sampled locations of the 25 <i>A. biguttatus</i> populations, for which either the mtDNA COI fragment was sequenced (“mtDNA”) or both mtDNA COI fragment and microsatellite markers were analysed (“mtDNA + Microsat”).....	113
<b>Figure 27.</b> Haplotype repartition through the European distribution area of <i>A. biguttatus</i> .....	117
<b>Figure 28.</b> Mitochondrial haplotype network for 102 <i>A. biguttatus</i> individuals collected in 25 populations in Europe. ....	118
<b>Figure 29.</b> Results of the principal component analysis (PCA) performed on the microsatellite data for the 199 <i>A. biguttatus</i> individuals collected from twelve populations in Europe.....	120
<b>Figure 30.</b> Results of STRUCTURE clustering analyses based on 12 populations and 12 microsatellites markers.....	121
<b>Figure 31.</b> Spatial principal component analysis (sPCA) of the 9 <i>A. biguttatus</i> populations from the Western cluster defined by PCA and STRUCTURE analyses.....	122
<b>Figure 32.</b> Dispositif de l’expérimentation en manège de vol.. ....	126
<b>Figure 33.</b> Values for a selection of response variables measured during the first trial (eight hours), per sex and species.....	136
<b>Figure 34.</b> Distribution of total distance flown per trial depending on sex, all 12 species pooled together ( $n_{\text{females}} = 123$ , $n_{\text{males}} = 99$ ). ....	137
<b>Figure 35.</b> Correlation network among a selection of response variables measured for the eight-hours trials, with all 12 species pooled together (left) and all but <i>C. undatus</i> (right).....	138
<b>Figure 36.</b> Correlation coefficients between preflight mass and a selection of response variables during the eight-hours trial, sorted by increasing value, in the eight most abundant species in the samples. ....	138
<b>Figure 37.</b> Evolution of flight performance during consecutive trials. Left: Distribution of distance flown during four-hours trials across consecutive trials. ....	140
<b>Figure 38.</b> Individual flight trajectories across four consecutive trials in the three most numerous species ( <i>i.e.</i> , <i>A. hyperici</i> , <i>A. laticornis</i> , <i>A. olivicolor</i> ), with the first trial spanning eight hours and the following four hours. ....	142
<b>Figure 39.</b> Individual flight trajectories across four consecutive trials in the less numerous species with the first trial spanning eight hours and the following four hours. ....	143
<b>Figure S1.</b> Relationship between mean stand Leaf Area Index (LAI) and tree decline rate at the stand scale.....	209
<b>Figure S2.</b> Seasonal activity (monthly relative proportion of individuals) of the Hymenoptera families dwelling in the canopy of the studied oak forests, arranged according to their dominant larval trophic guild. ....	209
<b>Figure S3.</b> Mean abundance and species richness of Hymenoptera captured in transparent flight interception traps and in green multi-funnel traps. ....	210
<b>Figure S4.</b> Rarefaction curves for the canopy-dwelling Hymenoptera from the three forests for 42 trees (= plot), sampled with green multi-funnel traps and flight interception traps.....	210
<b>Figure S5.</b> Non-metric MultiDimensional Scaling (NMDS) ordination ( $k = 3$ , stress = 0.18) of community composition per plot, grouped by plot decline category.....	211
<b>Figure S6.</b> Global additive partitioning of canopy-dwelling Hymenoptera species richness in the three oak forests, at the plot scale. ....	211
<b>Figure S7.</b> Graphical representation of the linear (in dark green) or quadratic (in purple) relationships between abundance or species richness of Hymenoptera taxa or guilds and oak decline rate at plot or stand scales. ....	215

<b>Figure S8.</b> Relationships between overall Hymenoptera species richness and LAI (top left); log abundance of larval phytophagous species and LAI (top right); log abundance of larval species feeding on nectar and/or pollen (bottom left); and richness of larval species feeding on nectar and/or pollen (bottom right).....	216
<b>Figure S9.</b> Autocorrelation analysis on yearly data for mean abundance, mean species richness, and mean plot and stand decline, using the <i>acf</i> R-function .....	245
<b>Figure S10.</b> Proportion of individuals, for several borer species dwelling in oak forests, caught over their activity period. ....	246
<b>Figure S11.</b> Correlogram of the inter-annual variation of oak-associated borer abundance in the Vierzon forest between 2016 and 2021, according to the Spearman correlation (left) or the Pearson correlation (right). ....	246
<b>Figure S12.</b> Lifespan of tested individuals in controlled conditions, after their capture.....	250
<b>Figure S13.</b> Individual course of relative flight performance across consecutive trials.....	250



## Liste des tableaux

<b>Table 1.</b> Notes qualitatives pour les critères de mortalité des branches et de manque de ramifications/aiguilles. ....	28
<b>Table 2.</b> Species diversity estimators for the overall community and for each category of stand decline in three temperate oak forests (21 stands and 42 plots).....	59
<b>Table 3.</b> Overall $\beta$ -diversity, $\beta$ turnover and $\beta$ nestedness between pairs of stand-decline category. ....	59
<b>Table 4.</b> Effect of the proportion of declining oak trees (plot or stand decline) on the abundance of oak-dwelling Hymenoptera, and on the abundance of guilds (larval trophic guilds, larval nesting guild, saproxylic guild), families (abundance > 30 ind.) and taxa (abundance > 30 ind.). ....	64
<b>Table 5.</b> Effect of the proportion of declining oak trees (plot or stand decline) on the species richness of oak-dwelling Hymenoptera, and on the species richness of guilds (larval trophic guilds, larval nesting guild, saproxylic guild) and families (abundance > 30 ind.). ....	67
<b>Table 6.</b> Characteristics of the monitored forests. ....	90
<b>Table 7.</b> Multi-model averaged estimates for either plot- or stand-related variables determining the response of oak-associated borer abundance or richness.....	95
<b>Table 8.</b> Effect of the proportion of declining oak trees on the abundance of Agrilinae species (oak-associated and non-oak species).....	96
<b>Table 9.</b> Sampling locations for <i>A. biguttatus</i> individuals used in this study, including the number of individuals sequenced at mtDNA COI fragment and the number of genotyped individuals at 12 microsatellite markers.....	114
<b>Table 10.</b> Characteristics of the multiplex PCRs amplifying the 12 microsatellite loci developed in this study for <i>Agrilus biguttatus</i> .....	115
<b>Table 11.</b> Table containing the AMOVA results. ....	119
<b>Table 12.</b> Summary of genetic variability at 12 microsatellite loci used in this study.....	120
<b>Table 13.</b> Sample sizes for each species and sex over the three-year experiment. ....	135
<b>Table 14.</b> LMER tests results for the effects of sex and preflight mass on a selection of response variables during the eight-hour trial, with year of experiment as random effect. ....	141
<b>Table S1.</b> Stand and plot locations and characteristics.....	217
<b>Table S2.</b> List of taxa collected in 2019 in the canopy of three oak forests in France.....	219
<b>Table S3.</b> Species diversity estimators for each category of plot decline in three forests and for 42 trees (= plot) for the Hymenoptera sampled with green multi-funnel traps and flight interception traps. ....	241
<b>Table S4.</b> Overall $\alpha$ diversity, $\beta$ turnover and $\beta$ nestedness between pairs of plot decline category. ....	242
<b>Table S5.</b> Indicator species for the plot decline categories, as estimated with the multipatt function (indicspecies R-package) and the IndVal index (IndVal.g) with 1,000 permutations.....	242
<b>Table S6.</b> Indicator species for the stand decline categories, as estimated with the multipatt function (indicspecies R-package) and the IndVal index (IndVal.g) with 1,000 permutations.....	243
<b>Table S7.</b> Stand and plot locations and characteristics.....	247





## Articles scientifiques soumis dans des revues à comité de lecture

**Le Souchu, E.**, Cours, J., Cochenille, T., Bouget, C., Bankhead-Dronnet, S., Braet, Y., Burguet, P., Gabard, C., Galkowski, C., Gereys, B., Herbrecht, F., Joncour, B., Marhic, E., Michez, D., Buhl, P. N., Noblecourt, T., Notton, D. G., Penigot, W., Rasplus, J.-Y., Robert, T., Staverlokk, A., Vincent-Barbaroux, C., Sallé, A. Responses of the hyper-diverse community of canopy-dwelling Hymenoptera to oak decline. *Insect Conservation and Diversity*. <https://resjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/icad.12708>

**Le Souchu, E.**, Bouget, C., Sallé, A., 2023. Environmental drivers of local and temporal variations in the community of oak-associated borers (Coleoptera: Buprestidae). *European Journal of Forest Research*. <https://link.springer.com/10.1007/s10342-023-01644-y>

Cours, J., Bouget, C., Barsoum, N., Horák, J., **Le Souchu, E.**, Leverkus, A.B., Pincebourde, S., Thorn, S., Sallé, A., 2023. Surviving in changing forests: abiotic disturbance legacy effects on arthropod communities of temperate forests. *Curr. Forestry Rep.* 9, 189-218 <https://doi.org/10.1007/s40725-023-00187-0>

Sallé, A., Cours, J., **Le Souchu, E.**, Lopez-Vaamonde, C., Pincebourde, S., Bouget, C., 2021. Climate Change Alters Temperate Forest Canopies and Indirectly Reshapes Arthropod Communities. *Front. For. Glob. Change* 4, 8. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2021.710854>

## Articles scientifiques en préparation

**Le Souchu, E.**, Magnoux, E., Sallé, A., Auger-Rozenberg, M-A., Bankhead, S. Distribution of the genetic diversity of the Oak splendour beetle *Agrilus biguttatus* (Coleoptera, Buprestidae), a potential threat to native and non-native oaks. *Soumission prévue en 2024*.

**Le Souchu, E.**, Sallé, A., Bankhead, S., Laparie, M., Sauvard, D. Intra- and interspecific variations in flight performance of oak forest Agrilinae (Coleoptera) using computerized flight mills. *Soumission prévue en 2024*.

## Travaux de médiation scientifique

Participation en tant qu'auteurice pour la bande dessinée "Sciences en bulles" afin de présenter mes recherches sur les communautés d'insectes des canopées.

Chochois, H., Brousse-Mestre, N., 2022. *Sciences en bulles, Réveil climatique : l'heure de l'action a sonné !* Groupe Sciences pour tous ; Syndicat national de l'édition.

Rédaction d'un article de vulgarisation pour le magazine en ligne *Passion entomologie* pour présenter mon sujet de thèse.

Le Souchu, E., 2021. Effets des dépérissements forestiers sur les Agriles et insectes associés aux canopées. *Passion entomologie*. <https://passion-entomologie.fr/agrilus-deperissements-forestiers/>

## Présentations orales dans des conférences internationales

**Le Souchu, E.**, Parmain, G., Bankhead-Dronnet, S., Brand, M., Damoiseau, S., Sallé, C., Bouget, C., Sallé, A., 2022. Dépérissement des chênes et communautés d'insectes des canopées. GEF, Lamotte-Beuvron, France. En présentiel. 29 septembre 2022.

**Le Souchu, E.**, Parmain, G., Bankhead-Dronnet, S., Brand, M., Damoiseau, S., Sallé, C., Bouget, C., Sallé, A., 2022. Contrasting responses of trophic guilds to forest decline reshape canopy insect communities. European Congress of Conservation Biology (ECCB), Prague, République Tchèque. En présentiel. 22-26 août 2022.

**Le Souchu, E.**, Cochenille, T., Bankhead, S., Bouget, C., Sallé, A., 2021. Oak decline has contrasting effects on trophic guilds of canopy-dwelling Hymenoptera. One-day Canopy Conference Online, Chine. En ligne. 18 octobre 2021.

**Le Souchu, E.**, Cochenille, T., Bankhead, S., Bouget, C., Sallé, A., 2021. Oak decline's effects on the canopy-dwelling Hymenoptera. Patterns of Pest Invasions and Emergence in Eurasian Forests, France-Chine. En ligne. 12 octobre 2021.

**Le Souchu, E.**, Cochenille, T., Bankhead, S., Bouget, C., Sallé, A., 2021. Effets des dépérissements de chênes sur les communautés d'Hyménoptères des canopées. GEF-GFPF, Biscarrosse, France. En présentiel. 27-30 septembre 2021.

## Présentations orales dans des conférences nationales

**Le Souchu, E.**, Sallé, A., Magnoux, E., Auger-Rozenberg, M-A., Bankhead, S., 2023. Distribution de la diversité génétique de l'Agrile du chêne *Agrilus biguttatus* (Coleoptera : Buprestidae). Doctorales de la Forêt, Blois, France. En présentiel. 4-5 avril 2023.

**Le Souchu, E.**, Bankhead, S., Sallé, A., 2021. Effets des dépérissements de chênes sur les Hyménoptères des canopées. Journée Scientifique Annuelle 2021, Loiret, France. En ligne. 15-16 juin 2021.

**Le Souchu, E.**, Bankhead, S., Sallé, A., 2020. Effets des dépérissements de chênes sur la diversité intra- et interspécifique des Agriles (Coleoptera, Buprestidae). Journée Scientifique Annuelle 2020, Loiret, France. En ligne. 24 novembre 2020.

## Abréviations

ADNmt : ADN mitochondrial

ADNnu : ADN nucléaire

AICc : *Akaike Information Criteria score*

AOD : *Acute Oak Decline*

COD : *Chronic Oak Decline*

DD : *Data Deficient* (catégorie UICN)

DSF : Département de la Santé des Forêts

EAB : *Emerald Ash Borer* ou Agrile du frêne (*Agrilus planipennis*)

ECCB : *European Congress of Conservation Biology*

GLMM : Generalized Linear Mixed Model

IDH : *Intermediate Disturbance Hypothesis*

Ind. : Individu/*Individual*

KW : Kruskal-Wallis

LAI : *Leaf Area Index*

LM : *Linear Model*

NUMT : *Nuclear Mitochondrial DNA*

ONF : Office National des Forêts

PCA : *Principal Component Analysis*

SEM : *Structural Equation Modelling*

SOD : *Sudden Oak Death*

sPCA : Spatial Principal Component Analysis

SSRs : *Simple Sequence Repeat*

STRs : *Short Tandem Repeats*

TreMs : Dendro-Microhabitats

UICN : Union Internationale pour la Conservation de la Nature

US\$ : Dollars américains



# *INTRODUCTION*

*Le dépérissement des chênes et ses effets  
sur la forêt et la biodiversité des insectes*





## I.1. Changements globaux et santé des forêts : un futur incertain

Les forêts sont des écosystèmes complexes couvrant près de 31 % de la surface terrestre (FAO & UNEP, 2020). La majorité des espèces terrestres dépendent de ces milieux, ce qui met en avant leur rôle fondamental de réservoirs de biodiversité (Convention on Biological Diversity, 2008). Les forêts possèdent également plusieurs intérêts majeurs pour les humains et de nombreuses sociétés dépendent des services écosystémiques qu'elles procurent. Ces services peuvent correspondre à la production de bois et de diverses ressources forestières, à la régulation des cycles hydrologiques et à la séquestration du carbone, mais également à des services immatériels comme le récréationnel, le spirituel ou l'esthétique (Millennium Ecosystem Assessment, 2005). La dynamique naturelle des écosystèmes forestiers est le résultat du régime des perturbations qu'ils subissent, et qui mettent à l'épreuve leur résistance (*i.e.* capacité de la forêt à rester inchangée suite à une perturbation, Grimm & Wissel, 1997) et leur résilience (*i.e.* capacité de la forêt à absorber les effets d'une perturbation et à se réorganiser pour maintenir une structure et un fonctionnement similaires, Scheffer, 2009). Mais l'altération des régimes de perturbations et l'intensification des facteurs de stress induits par les Hommes défie l'équilibre qui existe dans ces écosystèmes et rend le futur des forêts incertain (Trumbore *et al.*, 2015). Les principaux changements globaux qui touchent les forêts sont le changement climatique, les invasions biotiques et les changements d'utilisation des sols (Tylianakis *et al.*, 2008; Carroll, 2023).

Le changement climatique constitue un sujet d'inquiétude majeur, du fait des nombreuses conséquences qu'il provoque dans les écosystèmes (IPCC, 2022). Même s'il peut avoir des influences bénéfiques sur les forêts, il participe néanmoins profondément à la crise forestière européenne actuelle. Le changement climatique influence en particulier le régime des perturbations abiotiques et biotiques dans le monde (Seidl *et al.*, 2011, 2017). Il provoque entre autres l'augmentation de la fréquence, de l'intensité et de la magnitude des principaux événements climatiques extrêmes, comme les sécheresses, qui sont considérées comme les principaux acteurs de la crise contemporaine, mais également les feux de forêt et les tempêtes (Seidl *et al.*, 2011; Anderegg *et al.*, 2013; Allen *et al.*, 2015; Jolly *et al.*, 2015; Gregow *et al.*, 2017; Seidl *et al.*, 2017; McDowell *et al.*, 2020; Senf *et al.*, 2020). Il peut aussi favoriser certains pathogènes (Sturrock *et al.*, 2011) et insectes ravageurs forestiers (Jactel *et al.*, 2019), entraînant des dommages plus conséquents. Seuls, ces facteurs ont déjà des effets parfois importants sur les forêts, mais l'interaction entre plusieurs de ces agents est également particulièrement redoutable (Seidl *et al.*, 2017). Par exemple, les sécheresses et les tempêtes peuvent faciliter le dépérissement et la mort des arbres par l'installation d'insectes ravageurs et de pathogènes ou par l'augmentation de la taille et de l'intensité des feux de forêts (Desprez-Loustau *et al.*, 2006; Rouault *et al.*, 2006; Jactel *et al.*, 2012; Park Williams *et al.*, 2013; Millar & Stephenson, 2015).

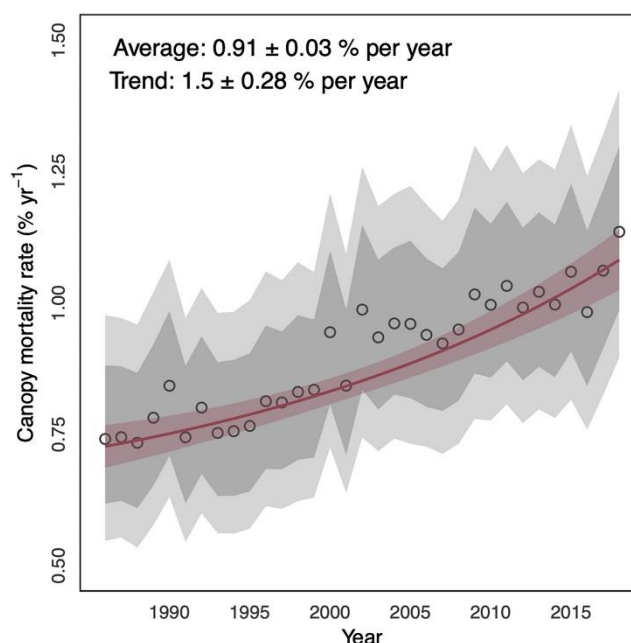
En plus du changement climatique, le changement d'utilisation des sols est un problème majeur pour les écosystèmes forestiers. Un quart de la surface forestière perdue depuis 2001 résulte de la conversion des sols pour la production de denrées (Curtis *et al.*, 2018). Or, même partiels, les changements d'utilisation des sols peuvent compromettre la résistance des forêts aux perturbations, en supprimant ou en limitant des fonctions essentielles de l'écosystème (Carroll, 2023). Ils peuvent notamment renforcer la fréquence et la sévérité des feux de forêts et réduire la résistance des forêts aux tempêtes, aux sécheresses et aux insectes (Frelich, 2002). Les interactions entre le changement des conditions environnementales et des régimes de perturbations réduisent la capacité des



écosystèmes à se rétablir après une perturbation, ce que certains auteurs appellent “la dette de résilience” (Johnstone *et al.*, 2016).

Un autre impact majeur des actions humaines sur les forêts est l'introduction d'espèces invasives (Roy *et al.*, 2023). Plus particulièrement, les insectes représentent à eux seuls le groupe d'espèces invasives le plus diversifié dans les écosystèmes forestiers (Liebhold *et al.*, 2017). Le nombre d'insectes forestiers non-natifs qui s'installent en dehors de leur aire de répartition est en constante augmentation (Brockerhoff & Liebhold, 2017) et ne semble pas montrer de signe de saturation ou de diminution (Seebens *et al.*, 2017). Ils peuvent poser de nombreux problèmes économiques et écologiques, allant de la simple défoliation à une mortalité étendue des plantes hôtes (Vilà *et al.*, 2010; Renault *et al.*, 2022; Liebhold *et al.*, 2023). Le coût estimé des insectes invasifs à l'économie globale représente presque 5 000 milliards de dollars (US\$) entre 1869 et 2020 et la plupart des coûts résultent de la perte et des dommages aux ressources (Renault *et al.*, 2022). Deux facteurs en particulier favorisent l'entrée et la dissémination dans le monde de nouvelles espèces invasives. Le premier est l'intensification du commerce international et du transport des biens et des personnes (*e.g.* Hulme *et al.*, 2008; Blackburn *et al.*, 2011; Roy *et al.*, 2014; Roques *et al.*, 2016), qui permet le transport des organismes à travers des barrières biogéographiques qu'ils n'auraient pas pu franchir d'eux-mêmes. Le deuxième est le changement climatique, qui retire ou modifie les barrières qui limitent l'installation des insectes dans de nouvelles aires (Ward & Masters, 2007; Hellmann *et al.*, 2008; Robinet & Roques, 2010; Skendžić *et al.*, 2021).

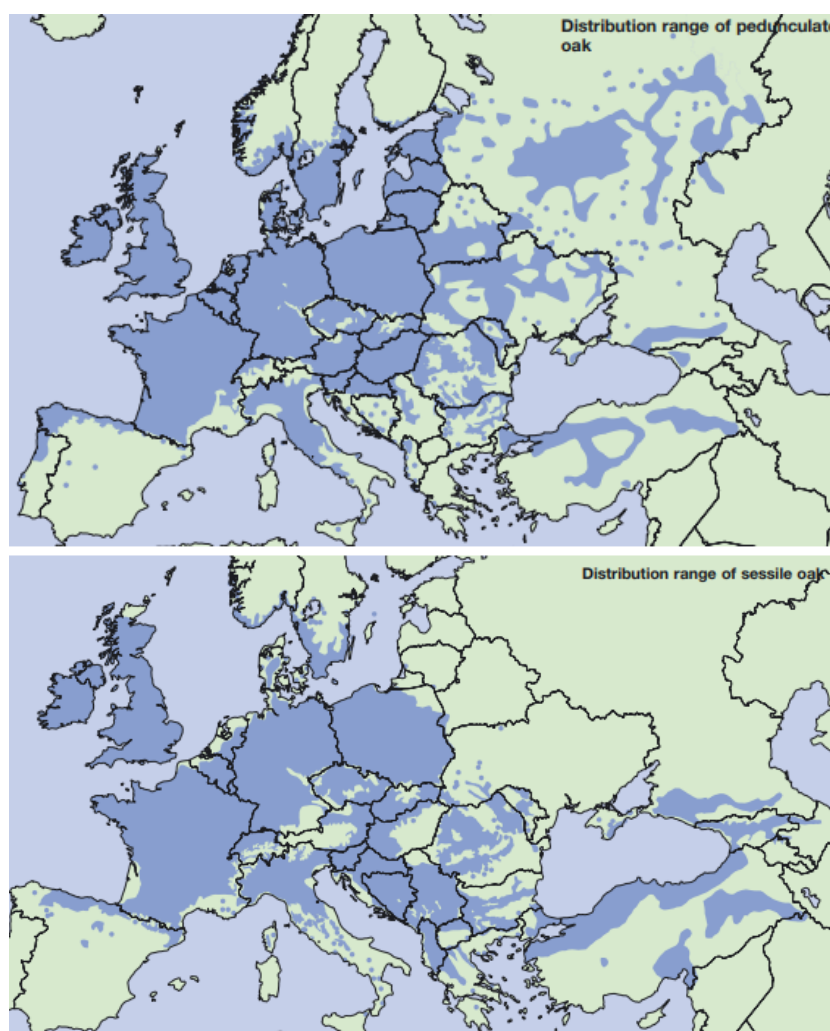
Les impacts de ces changements globaux affectent la dynamique de la végétation forestière et provoquent notamment des dépérissements et des mortalités soudaines d'arbres de plus en plus nombreux et sur de plus larges échelles, ce qui entraîne une réduction du couvert de la canopée et de la biomasse forestière (McDowell *et al.*, 2020). Dépérissement et mortalité soudaine sont deux processus différents de dégradation de l'état de santé des forêts. Le dépérissement forestier correspond à un processus multifactoriel et graduel qui entraîne une dégradation de l'état de santé de l'arbre sur des pas de temps plus ou moins longs, pouvant s'étaler sur plusieurs décennies (Manion, 1981). L'arbre peut éventuellement mourir, si la perte de vigueur est trop grande, mais il peut également finir par se rétablir (Manion, 1981). Les mortalités soudaines, au contraire, sont des mortalités brutales et massives d'arbres, souvent associées à des sécheresses et des vagues de chaleur sévères (Anderegg *et al.*, 2013; Allen *et al.*, 2015; Senf *et al.*, 2020), ou à l'émergence et à la pullulation de pathogènes ou de ravageurs natifs ou exotiques. Certains des exemples les plus connus sont les pullulations du scolyte typographe *Ips typographus* (L.) dans les forêts d'épicéas (*e.g.* Seidl *et al.*, 2008; Mezei *et al.*, 2014; Økland *et al.*, 2016) ou du ravageur exotique *Agrilus planipennis* Fairmaire, l'Agrile du frêne, qui a provoqué la mort de millions de frênes aux États-Unis depuis son introduction (Herms & McCullough, 2014). Du fait des changements globaux, trois fois plus de dépérissements d'envergure ont été signalés dans le monde depuis une quinzaine d'années (Vennetier, 2012) et la mortalité des canopées dans les forêts tempérées européennes a doublé depuis quarante ans (Figure 1 ; Senf *et al.*, 2018). En France, les conditions sanitaires de l'ensemble des essences se détériorent depuis quelques années, du fait de l'augmentation de la récurrence des sécheresses, des pullulations de ravageurs thermophiles et de l'introduction de nouveaux bioagresseurs via le commerce international, comme la chalarose du frêne (Husson, 2018) ou l'encre du châtaignier (Drain *et al.*, 2021).



**Figure 1.** Taux annuel de mortalité des canopées dans les forêts tempérées européennes, indiqué en pourcentage de forêts subissant une mortalité de la canopée. La ligne continue rouge correspond à la moyenne de la tendance temporelle. La zone rouge transparente correspond à la déviation standard. Les cercles noirs indiquent la moyenne à l'échelle continentale de la mortalité de la canopée et les zones gris foncé correspondent à écart-type de la distribution postérieure et les zones gris clair à l'intervalle crédible à 90 %. Figure issue de Senf, Sebald & Seidl (2021).

## 1.2. Causes et enjeux du dépérissement des chênes

Le Chêne pédonculé (*Quercus robur* L.) et le Chêne sessile (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) sont des espèces largement réparties en Europe, du nord de l'Espagne au sud de la Scandinavie et de l'Irlande à l'Europe de l'Est (Figure 2). Ils poussent généralement en plaine, en dessous de 1 800 m (Ducousso & Bordacs, 2003). Du fait de leur abondance, ce sont des essences majeures dans les forêts européennes, qui jouent des rôles économique et socio-culturel forts (Kremer *et al.*, 2002). Les forêts de chênes, majoritairement gérées, produisent des bois utilisés pour une grande diversité de besoins, comme la tonnellerie, l'ébénisterie de qualité, les matériaux de construction voire le bois de chauffage. Les chênes ont également un rôle écologique précieux, car ils sont considérés comme abritant une biodiversité entomologique riche et diversifiée dans leurs zones natives (Southwood, 1961; Kennedy & Southwood, 1984; Kremer *et al.*, 2002; Floren *et al.*, 2022).

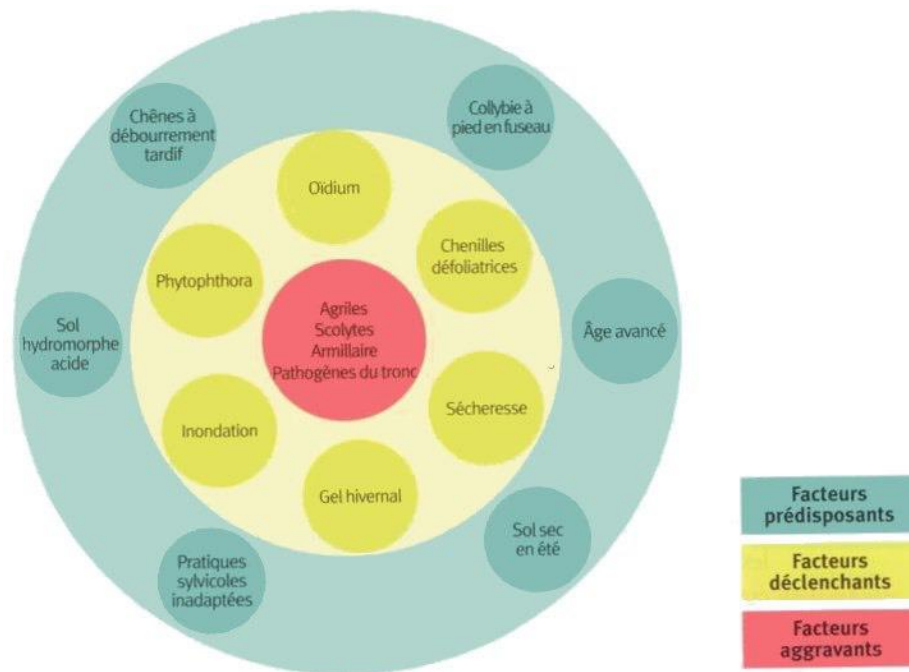


**Figure 2.** Aire de distribution des Chênes pédonculés (en haut) et sessiles (en bas) en Europe. Cartes issues de Ducouso & Bordacs (2003).

En France, le Chêne pédonculé et le Chêne sessile sont présents sur l'ensemble du territoire, excepté le pourtour méditerranéen. Ils sont particulièrement abondants et composent à eux seuls plus de 30 % de la forêt (ONF, 2022). Les bois produits en France sont réputés pour leur haute qualité et plusieurs forêts françaises sont même mondialement connues pour leur bois de renom (Delatour, 1983). Mais les chênaies françaises n'échappent pas aux dépérissements qui touchent les forêts tempérées européennes. D'anciens écrits mentionnent des mortalités importantes dès 1875, surtout dues à des sécheresses (Association des officiers des eaux et forêts, 1895). C'est dans les années 1920 que Delatour (1983) identifie avec certitude "la plus ancienne vague de dépérissement". Depuis ces premières mentions, des vagues régulières sont relevées, comme celle de 1942 (Jacquiot, 1950; Rol, 1951), avec une augmentation du nombre de cas et de leur sévérité depuis maintenant plusieurs dizaines d'années. Ces détériorations de la santé forestière sont particulièrement importantes dans certaines forêts gérées, comme la forêt de Vierzon en Centre-Val de Loire, un des cas d'école du dépérissement en France. Des dépérissements de Chêne pédonculé sont régulièrement rapportés dans cette forêt depuis 1920, avec une mortalité estimée de 1 m<sup>3</sup> par hectare en 2000 (Douzon, 2006). Les forêts d'exception ne sont pas épargnées par ce phénomène, comme celle de Tronçais en Auvergne-Rhône-Alpes, connue pour la qualité de son bois. Des dépérissements sévères de Chêne pédonculé y

sont notés en 1980, avec 600 ha sur les 10 000 ha de la domaniale particulièrement touchés (Landmann, 1993). Des données plus récentes indiquent que cette dégradation de l'état sanitaire s'accroît, essentiellement dans les peuplements de gros bois âgés, suite aux sécheresses de 2018 à 2020. Cela concernerait 25 % des Chênes pédonculés et entre 15 et 20 % des Chênes sessiles (ONF, 2021). Ces stress hydriques, dus aux sécheresses qui ont touché la France entre 2018 et 2020, commencent également à provoquer des mortalités marquées dans de nouvelles chênaies comme dans les forêts domaniales de Marcenat (Auvergne-Rhône-Alpes) ou de Châteauroux (Centre-Val de Loire) par exemple (Saintonge & Goudet, 2020). Des dégâts plus importants sont néanmoins attendus dans les années à venir, les chênes ayant des réponses au stress et particulièrement aux sécheresses décalées de quelques années (Drobyshev *et al.*, 2007; Andersson *et al.*, 2011).

Dans les plus vieilles mentions de dépérissement de chênes, peu de facteurs responsables sont répertoriés, avec un ou deux stress reportés. Il s'agit la plupart du temps d'épisodes climatiques sévères (sécheresse ou gel) combinés à des attaques de défoliateurs et de champignons (Thomas *et al.*, 2002; Macháčová *et al.*, 2022). Ce n'est qu'au fil du temps que les dépérissements de chênes ont commencé à être considérés comme des processus multifactoriels et pluriannuels, impliquant plusieurs niveaux de facteurs pouvant intervenir ensemble ou consécutivement (Thomas *et al.*, 2002; Thomas, 2008). Les causes impliquées dans les dépérissements sont traditionnellement classées en trois catégories : les facteurs prédisposants, déclenchants et aggravants (Manion, 1981). Dans le cas des chênes (et particulièrement du chêne pédonculé ; Figure 3), plusieurs facteurs prédisposants sont régulièrement cités. Par exemple, la nature du sol peut être mal adaptée aux besoins de l'essence (Nageleisen, 1993) ou peut favoriser les stress hydriques (Thomas & Hartmann, 1996). Les arbres vieillissant, ayant plus de 120 ans, sont également plus sensibles aux agressions externes et ont plus de difficultés à se rétablir (Nageleisen, 1993). Les arbres déjà affectés par des facteurs prédisposants sont plus sensibles aux effets des facteurs déclenchants, ce qui entraîne les dépérissements. Les événements climatiques extrêmes (particulièrement les sécheresses ainsi que les gels), les défoliations majeures provoquées par des larves d'insectes (*e.g. Tortrix viridana* (L.), *Lymantria dispar* (L.) ou *Operophtera brumata* (L.)) combinés à l'oïdium ainsi que certains pathogènes (spécialement ceux attaquant les racines comme *Phytophthora spp.*) font partie des principaux facteurs déclenchants (Thomas, 2008). Les arbres affaiblis sont alors la cible rêvée des parasites de faiblesse, considérés comme des facteurs aggravants. Ces ravageurs peuvent provoquer l'accentuation du phénomène de dépérissement voire la mort de l'arbre quand les attaques sont trop nombreuses ou répétées. Parmi cette catégorie de parasites, on retrouve essentiellement des cambioptères et des xylémophages (Sallé *et al.*, 2014), comme des Buprestidae (*Agilus biguttatus* (Fabricius), *Coraebus florentinus* (Herbst) et *Coraebus undatus* (Fabricius)), des platypes (*Platypus cylindrus* (Fabricius)), des scolytes (*Scolytus intricatus* (Ratzeburg)), ou des Cerambycidae (*Cerambyx cerdo* (L.)). De nombreuses attaques de la part de ces insectes peuvent finir par provoquer la mort de l'arbre (Sallé *et al.*, 2014). *A. biguttatus* est toutefois considéré comme le principal facteur entomologique aggravant le dépérissement des chênes, car en se nourrissant de bois vivant, les larves coupent la circulation de la sève et défient la survie de l'arbre (Vansteenkiste *et al.*, 2004).



**Figure 3.** Genèse des dépérissements des Chênes pédonculés. Figure issue de Nageleisen *et al.* (2010).

Le dépérissement des chênes peut se manifester sous un ensemble large de symptômes et de réponses, comme le “*Sudden Oak Death*” (SOD) en Californie (États-Unis), avec de forts taux de mortalité des chênes natifs, ou encore le “*Chronic Oak Decline*” (COD) en Grande-Bretagne, qui est une dégradation lente de la santé des arbres, ces deux conditions étant potentiellement causées par des attaques de champignons pathogènes au niveau racinaire (Denman & Webber, 2009). L’*Acute Oak Decline* (AOD), récemment décrit au Royaume-Uni, est caractérisé par un sous-échantillon spécifique de symptômes (Denman & Webber, 2009). L’AOD est un dépérissement foudroyant des chênes, sur cinq à dix ans, qui impliquerait à la fois *A. biguttatus* et des bactéries (Denman & Webber, 2009; Denman *et al.*, 2014; Brown *et al.*, 2015, 2016; Denman *et al.*, 2018). Les symptômes caractéristiques de l’AOD (Figure 4) sont des coulures noires sur les troncs, provenant de fissures dans l’écorce. Au niveau de ces crevasses, on trouve sous l’écorce des zones nécrosées ainsi que des cavités remplies de fluide noir (Denman *et al.*, 2014). Certains travaux avancent que ces lésions pourraient être causées par un complexe polymicrobial composé en abondance de *Brenneria goodwinii*, *Gibbsiella quercinecans* et *Rahnella victoriana* (Denman *et al.*, 2018). Les larves d’*A. biguttatus* pourraient également être de la partie, car leur galeries sont retrouvées en conjonction avec les lésions (Brown *et al.*, 2015, 2017). De nombreuses recherches sont toujours en cours sur ce phénomène particulier de dépérissement, car plusieurs questions restent encore sans réponse et nous n’avons pour le moment que peu de certitudes.



**Figure 4.** Les symptômes d'attaque l'Agriole du chêne *A. biguttatus*. Coulée noire exsudée par un chêne dans la forêt de Tronçais, France (à gauche), trou d'émergence d'Agriole du chêne (au milieu) et adulte de l'Agriole du chêne (à droite). Photographie de droite par G. Parmain.

### I.3. L'estimation du dépérissement : le protocole DEPERIS

La dégradation de l'état de santé des forêts en France est un sujet d'actualité qui inquiète fortement les services forestiers. Afin de qualifier et de quantifier les dépérissements forestiers, différentes méthodes de notation symptomatologiques ont été créées, comme les protocoles Depefeu et DEPERIS. Ces deux méthodes se servent de l'aspect du houppier et de la mortalité des tiges pour évaluer quantitativement le dépérissement, car la dégradation du houppier caractérise une perte de vigueur des arbres. Le protocole Depefeu (qui est l'acronyme de DÉPÉrissement d'essences FEUillues) permet d'apprécier l'aspect des houppiers en se fondant sur la notation de neuf critères symptomatologiques (Nageleisen, 2018). Il ne s'applique cependant qu'aux feuillus à un stade adulte. Le protocole DEPERIS, quant à lui, est une version simplifiée de la méthode Depefeu, qui peut être utilisée pour toutes les espèces d'arbres, feuillus comme résineux (Nageleisen *et al.*, 2017; Goudet & Nageleisen, 2019). C'est le protocole que nous avons choisi pour évaluer la santé des chênes des parcelles échantillonnées dans le cadre de ce projet de thèse et de CANOPÉE. La quantification de la perte de vigueur des arbres ne se fonde plus sur neuf critères comme pour Depefeu, mais sur deux critères complémentaires : la mortalité des branches et le manque de ramification (pour les feuillus) ou d'aiguilles (pour les conifères). Une note allant de 0 à 5 est donnée à chacun des critères (Table 1), ce qui permet d'obtenir une note globale DEPERIS allant de A à F pour chaque arbre, en fonction de l'état de son houppier (Figure 5). Un arbre noté A ou B est considéré comme sain alors qu'un arbre classé D est dégradé et E ou F très dégradé (Figure 6). La note C correspond à une classe intermédiaire.

**Table 1.** Notes qualitatives pour les critères de mortalité des branches et de manque de ramifications/aiguilles. Issue de Nageleisen *et al.* (2017).

Note	Intensité	Fréquence	Nombre	% indicatif
0	Absence ou trace	Nulle à très faible	0 à quelques rares	0 à 5
1	Légère	Faible	Quelques à peu nombreux	6 à 25
2	Assez forte	Modérée	Assez nombreux	26 à 50
3	Forte	Importante	Nombreux	51 à 75
4	Très forte	Très importante	Très nombreux	76 à 95
5	Total	Toute la partie notée concernée	Total	96 à 100

		Manque de Ramification (feuillus) Manque d'Aiguilles (résineux sauf mélèze)					
		0	1	2	3	4	5
Mortalités de Branches	0	A	B	C	D	E	F
	1	B	B	C	D	E	F
	2	C	C	D	D	E	F
	3	D	D	D	E	F	F
	4	E	E	E	F	F	F
	5	F	F	F	F	F	F

**Figure 5.** Notation synthétique DEPERIS correspondant à l'état du houppier. Issue de Nageleisen *et al.* (2017).



**Figure 6.** Aspects du houppier de Chênes sessiles selon leur niveau de dépérissement. Gauche : Chêne sessile considéré comme sain (note B) ; milieu : Chêne sessile considéré comme dégradé (note D) ; droite : Chêne sessile considéré comme très dégradé (note F). Photographies issues du site agriculture.gouv.fr et du DSF.

#### I.4. La canopée, une strate forestière ayant de multiples intérêts

La canopée correspond à la strate forestière la plus haute, au niveau de la couronne des arbres et à l'interface avec l'atmosphère (Nakamura *et al.*, 2017). Elle présente une structure complexe, mêlant branches et feuillage, et abritant un ensemble de ressources et de dendro-microhabitats (ou TreMs, pour *Tree-related Microhabitats*) comme divers types de bois mort, du gui, des épiphytes, des champignons opportunistes ou bien des cavités dans le tronc (Ulyshen, 2011; Larrieu *et al.*, 2018). Cela permet d'abriter des communautés diversifiées et originales, tant en termes d'espèces que de guildes fonctionnelles, et de ce fait de conserver des chaînes alimentaires complexes (Nakamura *et al.*, 2017). La canopée joue donc un rôle de réservoir de biodiversité. Les canopées de chênes, par exemple, abritent une communauté d'insectes abondante et riche (Southwood *et al.*, 2005; Gossner, 2008; Vaca-Sánchez *et al.*, 2021). De plus, il a été démontré que les communautés se trouvant dans la canopée pouvaient être plus diversifiées que celles échantillonnées dans les strates basses chez plusieurs groupes taxonomiques. C'est par exemple le cas pour les Neuroptères (Hollier & Belshaw, 1993), les Hétéroptères (Hollier, 2007), certaines familles de Coléoptères (Cerambycidae, Cleridae et Coccinellidae ; Ulyshen & Hanula, 2007), les Coléoptères saproxyliques (Plewa *et al.*, 2017), les Vespidae (Sobek *et al.*, 2009; Ulyshen, Soon, *et al.*, 2011) ou encore les Apidae (Urban-Mead *et al.*, 2021). Les communautés d'insectes sont fortement stratifiées verticalement en forêt, avec une partie qui dépend de la canopée et des ressources qui s'y trouvent (Ulyshen, 2011). Il est estimé qu'entre 20 et 40 % des Coléoptères saproxyliques vivent exclusivement dans la canopée (Bouget *et al.*, 2011). De la même façon, plusieurs espèces d'Ichneumonidae (Di Giovanni *et al.*, 2015), d'Apidae (Ulyshen *et al.*, 2010) ou encore de Sphéciformes (Di Giovanni *et al.*, 2017) sont présentes uniquement dans la canopée. En plus de ces espèces spécialistes, d'autres utilisent la canopée temporairement comme terrain de chasse, corridor de dispersion ou pour trouver un partenaire sexuel, avec des migrations verticales dépendant de plusieurs facteurs (Ulyshen, 2011).

Outre son influence directe sur les espèces forestières, les canopées jouent un rôle prépondérant dans le maintien d'un microclimat favorable aux communautés et à la dynamique forestière. Les microclimats sont en effet grandement façonnés par les canopées, qui vont limiter les variations importantes de température et d'humidité en interceptant le rayonnement lumineux et en réduisant la vitesse du vent entrant dans les forêts (De Frenne *et al.*, 2019). Comparées aux milieux ouverts, les températures extrêmes dans les forêts sont réduites sous la canopée, avec des températures minimales plus chaudes, des températures maximales plus froides et moins de variabilité entre les saisons (Von Arx *et al.*, 2013; De Frenne *et al.*, 2019). Toutes forêts confondues, les températures moyennes et maximales du sous-bois sont en moyenne respectivement plus froides de  $1.7 \pm 0.3$  et de  $4.1 \pm 0.5$  °C que les températures macro-climatiques (De Frenne *et al.*, 2019). Cet effet tampon est notamment intéressant pour réduire les effets néfastes du changement climatique actuel.

Cependant, comme tous les écosystèmes, les canopées sont soumises à plusieurs menaces qui impactent grandement leur intégrité et le maintien de leurs rôles fonctionnels. C'est en effet un compartiment assez fragile et susceptible d'être profondément et rapidement transformé par une perte de vigueur des arbres. Les canopées sont d'ailleurs les premières à répondre aux dépérissements, dont le symptôme initial est la dégradation du houppier (Sallé *et al.*, 2021). Le dépérissement est facilement visible d'une part du fait de l'accumulation de branches mortes dans le houppier et de la perte de ramification et de feuillage entraînant l'ouverture de la canopée. L'ouverture de la canopée



va permettre à une plus grande quantité de lumière du soleil de pénétrer dans la forêt, ce qui va modifier le microclimat du houppier mais également celui du sous-étage et du sol (Sallé *et al.*, 2021; Cours, Bouget, *et al.*, 2023). Grâce aux trouées et à la lumière qu'elles apportent, les ressources du sol sont favorisées, avec une plus grande disponibilité de ressources florales et de zones de nidifications (Cours, Bouget, *et al.*, 2023; Dormann *et al.*, 2020). Cependant, la dégradation de la canopée due aux changements globaux peut avoir des effets délétères forts. Par exemple, on peut observer une réduction de la qualité et de la densité du feuillage et de la production de fleurs, fruits et de graines (Ishii *et al.*, 2004; Günthardt-Goerg *et al.*, 2013; Hu *et al.*, 2013). De plus, la synergie entre l'exposition importante du sous-étage aux rayonnements solaires couplée à l'ouverture du houppier diminue fortement l'effet tampon que joue la canopée et expose le milieu à des températures extrêmes (Abd Latif & Blackburn, 2010; Zellweger *et al.*, 2020). En parallèle de l'ouverture de la canopée, le bois mort et les TreMs associés vont devenir plus abondants et diversifiés, promouvant des structures qui ne sont généralement pas présentes sur les arbres en bonne santé (Larrieu *et al.*, 2018; Cours *et al.*, 2021). Cette détérioration entraîne donc des modifications de la disponibilité des ressources trophiques et des habitats, ce qui complexifie la structure de la forêt et provoque des effets en cascade potentiellement importants sur les communautés d'insectes forestiers (Sallé *et al.*, 2021; Cours, Bouget, *et al.*, 2023).

Cependant, malgré un intérêt grandissant pour l'étude des canopées depuis les années 1980 (Ozanne *et al.*, 2003), nos connaissances sur cette interface et la diversité qu'elle abrite restent encore limitées (Nakamura *et al.*, 2017). C'est encore plus vrai dans le cas des arbres dépérissants, qui rendent l'installation de matériels dans la canopée dangereuse (Sallé *et al.*, 2021). Comparées à celles des forêts tempérées, nous possédons également plus de connaissances et une meilleure compréhension des canopées de forêts tropicales, car beaucoup d'études fondatrices ou majeures ont pris place dans ces forêts (*e.g.* Erwin, 1982; Stork, 1988; Basset *et al.*, 2003). Parmi les différences que nous pouvons observer dans ces deux types de forêts, les canopées de forêts tempérées abritent moins d'espèces spécifiques à ce compartiment que dans celles des forêts tropicales (Floren & Schmidl, 2008). C'est par exemple le cas chez les Formicidae, où 50 % des espèces de fourmis tropicales sont inféodées à la canopée contre seulement 10 % dans les forêts tempérées (Floren *et al.*, 2014). Dans les forêts tropicales, la richesse spécifique des Coléoptères augmente de façon uniforme jusqu'à atteindre un pic dans la canopée, alors que le maximum d'espèces est atteint à 1,30 m dans les forêts tempérées (Weiss *et al.*, 2019). Il semblerait néanmoins que la structure trophique le long de la stratification verticale entre les deux types de forêts soient similaires, malgré les fortes disparités de richesse spécifique observées (Weiss *et al.*, 2019).

## I.5. Pourquoi étudier les communautés d'insectes des canopées ?

La diversité des insectes est soumise de nos jours à un déclin global, provoqué par des menaces déjà bien connues. Ce sont entre autres la destruction et la fragmentation des habitats, l'utilisation des pesticides et l'intensification de l'agriculture, le changement climatique et les espèces invasives qui entraînent des risques importants pour les insectes et participent grandement à leur diminution (Wagner, 2020; Müller *et al.*, 2023). Ce déclin de l'entomofaune est fort dans les milieux ouverts (*e.g.* Hallmann *et al.*, 2017; Seibold *et al.*, 2019) mais les écosystèmes forestiers sont également touchés,

même si c'est dans une moindre mesure (Seibold *et al.*, 2019; Staab *et al.*, 2023). Les enjeux sont élevés car les insectes sont une composante majeure de la biodiversité forestière, où ils occupent des niches fonctionnelles diverses comme la décomposition des matières organiques, la dissémination des graines, la pollinisation ou encore la régulation des organismes (Redak, 2023). Les modifications de l'écosystème, comme les dépérissements, peuvent entraîner des changements dans la communauté des insectes forestiers, en termes de richesse taxonomique, d'abondance mais également de diversité fonctionnelle. Ces variations pourraient fortement impacter les forêts, et en particulier diminuer leur résistance et leur résilience. Il devient alors intéressant d'utiliser des jeux de données multi-taxonomiques ou multi-fonctionnels dans les études sur ces variations de richesses et d'abondances, pour révéler l'ensemble des réponses des insectes aux perturbations de leur milieu (Gerlach *et al.*, 2013; Yekwayo *et al.*, 2018).

### I.5.1. Les Hyménoptères des canopées, une communauté forestière diversifiée et multifonctionnelle

L'ordre des Hyménoptères est parfois considéré comme l'ordre le plus riche du règne animal. Plus de 130 000 espèces d'Hyménoptères ont déjà été décrites dans le monde (Goulet & Huber, 1993) et une étude récente estime qu'ils pourraient être 2,5 à 3,2 fois plus nombreux que les Coléoptères, qui détiennent actuellement le titre d'ordre animal le plus diversifié (Forbes *et al.*, 2018). Leur grande diversité en fait des acteurs de premier plan dans les écosystèmes et particulièrement dans les forêts, grâce à la multitude de rôles fonctionnels majeurs qu'ils occupent dans ces milieux. Par exemple, les abeilles et les guêpes sont principalement connues pour leur rôle de pollinisateurs (Motten, 1986; Yumoto, 1987), les guêpes prédatrices, parasitoïdes et les fourmis assurent le contrôle des ravageurs potentiels (Lichtenberg & Lichtenberg, 2003; Hilszczański, 2018) et les larves de xylophages, d'abeilles et de fourmis nichant dans le bois participent à la décomposition du bois mort (Ulyshen, 2016). Les galles ainsi que les galeries et les nids d'Hyménoptères servent de microhabitats à tout un ensemble d'espèces (Stone, Schönrogge, *et al.*, 2002). Les espèces xylophages et phyllophages peuvent également être des ravageurs majeurs des forêts et infliger des dégâts importants aux arbres (Lyytikäinen-Saarenmaa & Tomppo, 2002; Slippers *et al.*, 2015).

Comme l'ensemble des insectes, les Hyménoptères connaissent un déclin important de leur effectif, causé par les perturbations anthropogéniques (Winfrey *et al.*, 2009). Les pollinisateurs en particulier, dont dépendent 35 % de la production végétale mondiale pour l'alimentation humaine (Klein *et al.*, 2007), font face à un déclin récent qui pourrait mettre en danger notre sécurité alimentaire mais également le maintien de la diversité des plantes sauvages (Potts *et al.*, 2010). Des chutes de 39 % de l'abondance et de 62,5 % de la richesse des espèces d'abeilles ont été répertoriées sur 15 ans dans des forêts de feuillus, qui sont normalement des refuges face aux pressions anthropiques (Ulyshen & Horn, 2023). Ce sont en particulier les abeilles nichant au-dessus du sol qui sont le plus impactées (diminution de 81,1 % de la richesse et de 85,3 % de l'abondance) par rapport aux espèces nichant dans le sol (Ulyshen & Horn, 2023).

Longtemps, les Hyménoptères ont été considérés comme étant plutôt associés aux milieux ouverts (Bogusch & Horák, 2018), et ce n'est que récemment que l'importance des forêts pour la fourniture d'habitats et de ressources nécessaires pour leur cycle de vie a été reconnue (Rappa *et al.*, 2023). Il

semblerait cependant que les Hyménoptères aient une préférence pour les forêts ouvertes (Hanula *et al.*, 2016; Bogusch & Horák, 2018; Rappa *et al.*, 2023) car les ressources florales et les zones de nidifications y sont plus nombreuses. Ainsi, les abeilles et guêpes spécialistes forestières vont dépendre principalement d'une importante couverture herbeuse au sol, de la disponibilité en bois mort sur pied et de la complexité de la parcelle forestière (Rappa *et al.*, 2023). Les espèces saproxyliques profitent notamment du bois mort et des TreMs présents dans les forêts. Ils utilisent les cavités dans le bois mort pour nidifier, ou le bois mort pour se nourrir ou comme matériau de construction pour les nids (Bogusch & Horák, 2018; Jonsell *et al.*, 2023). Les guêpes saproxyliques parasitoïdes demandent des habitats plus spécialisés que les non-parasitoïdes et profitent principalement des arbres morts sur pied ou de bois morts frais et de petit diamètre pour trouver des hôtes (Ulyshen, Pucci, *et al.*, 2011; Jonsell *et al.*, 2023).

En plus des espèces spécialistes forestières, des Hyménoptères non forestiers peuvent utiliser temporairement la forêt pour se nourrir ou nicher. Ces espèces dépendent principalement de l'ouverture de la canopée et de l'altitude, et la composition de leurs communautés est médiée par la surface occupée par la forêt et la richesse en espèces de plantes dans le sous-bois (Rappa *et al.*, 2023). Les pollinisateurs des champs se reposent beaucoup sur les ressources florales forestières, dont celles des arbres pollinisés par le vent, et les ressources non-florales comme le miellat (Ulyshen *et al.*, 2023). Au début du printemps, ils profitent grandement du pollen disponible dans les sous-bois et les canopées adjacents aux champs, avant de se déplacer vers les champs une fois les cultures en fleur (Urban-Mead *et al.*, 2023). Au Royaume-Uni, le pollen et le nectar produits dans la canopée attirent un grand nombre d'abeilles des champs, surtout à la fin du printemps (Allen & Davies, 2023). Les forêts jouent donc un rôle primordial pour leur conservation, alors qu'elles ne sont malheureusement que trop rarement prises en compte dans les mesures de gestion (Urban-Mead *et al.*, 2023).

Outre leur importance fonctionnelle et leur diversité, les Hyménoptères sont des bioindicateurs forestiers précieux qui peuvent être utilisés pour surveiller l'état de santé des forêts. Plusieurs groupes sont utiles en tant qu'outils d'évaluation ou de développement de plan de gestion forestière durable. C'est par exemple le cas des fourmis (Andersen, 1997; Maeto & Sato, 2004; Stephens & Wagner, 2006; Maleque *et al.*, 2009), qui du fait de leur abondance, de leur importance fonctionnelle dans les écosystèmes et de leur sensibilité aux changements du milieu, ont concentré l'attention de la recherche sur les Hyménoptères bioindicateurs (Borges *et al.*, 2021). Nous pouvons également citer les guêpes parasitoïdes, qui appartiennent à un niveau trophique élevé et qui sont sensibles aux changements du milieu (Hilszczański *et al.*, 2005; Fraser *et al.*, 2007; Maleque *et al.*, 2009). Quant aux abeilles, les études qui s'intéressent à leur rôle de bioindicateurs se sont focalisées sur leur association à un compartiment forestier plutôt qu'à un état de la santé de la forêt (Ulyshen *et al.*, 2010; Urban-Mead *et al.*, 2021).

Les canopées supportent une grande communauté d'Hyménoptères, qui l'utilisent pour se nourrir, se reproduire et s'abriter (Ulyshen, 2011) et les espèces ayant une préférence pour les milieux ouverts s'en servent pour se disperser (Pucci, 2008; Di Giovanni *et al.*, 2015, 2017). Les canopées supportent également des espèces spécifiques à cette strate (Ulyshen *et al.*, 2010; Di Giovanni *et al.*, 2015, 2017) et la composition des communautés est significativement différente de celles du sous-bois (Sobek *et al.*, 2009; Ulyshen, Soon, *et al.*, 2011; Urban-Mead *et al.*, 2021). Malgré l'importance évidente de cet étage forestier pour les Hyménoptères, qui est complémentaire avec le sous-bois, peu d'études s'y

sont intéressées. Les études qui existent se sont par ailleurs essentiellement concentrées sur les Aculéates pollinisateurs, et ont significativement augmenté en nombre en Europe suite à l'établissement de la Liste Rouge Européenne des Abeilles (Nieto *et al.*, 2014). Nous avons cependant encore de profondes lacunes concernant les autres groupes d'Hyménoptères et nos efforts actuels sont faibles par rapport à la diversité de ces insectes et à leur intérêt dans le fonctionnement des écosystèmes, en particulier dans le contexte actuel de déclin de l'entomofaune.

### I.5.2. Les agriles : des ravageurs secondaires capables d'aggraver le dépérissement

Les Agrilinae sont des bioagresseurs majeurs de feuillus dans le monde, généralement secondaires et donc cantonnés aux arbres affaiblis ou stressés (Evans *et al.*, 2004; Sallé *et al.*, 2014; Chamorro *et al.*, 2015). Ils sont composés majoritairement d'espèces du genre *Agrilus*, sur lesquelles nous allons nous concentrer durant le reste de ce travail, et dans une moindre mesure d'espèces appartenant aux genres *Coraebus* et *Meliboeus*. Leurs larves coupent la circulation de la sève en creusant leurs galeries, ce qui entraîne une baisse de vigueur de l'arbre hôte pouvant causer sa mort si les attaques sont trop nombreuses ou trop fréquentes (Vansteenkiste *et al.*, 2004; Sallé *et al.*, 2014). Ils font partie des premières espèces de ravageurs secondaires à coloniser ces hôtes, ouvrant la voie à une succession de Buprestidae, Cerambycidae et Scolytidae xylophages secondaires (Hack *et al.*, 1983).

Dans les chênaies européennes, trois espèces d'*Agrilus* sont mentionnées comme étant fréquemment impliquées dans l'aggravation des phénomènes de dépérissements : *A. biguttatus*, *Agrilus angustulus* (Illiger) et *Agrilus sulcicollis* Lacordaire (Moraal & Hilszczanski, 2000; Vansteenkiste *et al.*, 2004; Sallé *et al.*, 2014; Brown *et al.*, 2015, 2017). En Angleterre par exemple, la présence d'*A. biguttatus* est considérée comme étant un des symptômes de l'AOD (Denman *et al.*, 2014). Les chênaies françaises ont connu plusieurs épisodes de dépérissement où des attaques massives d'agriles ont mené à de fortes mortalités. Ce fut notamment le cas lors des dépérissements de 1990, où plusieurs milliers de m<sup>3</sup> de chênes furent colonisés (Nageleisen *et al.*, 2010). Autre exemple avec la forêt domaniale de Vierzon, dans laquelle une dégradation de la santé des arbres est observée depuis 2000. Les agriles y sont mentionnés comme aggravant le dépérissement observé, sans toutefois nommer l'espèce (Douzon, 2006).

En plus des dégâts occasionnés en forant le bois, il est souvent mis en avant que les insectes xylophages peuvent être des vecteurs de champignons lignicoles pathogènes ou de bactéries. Les liens entre champignons et agriles ne sont pas encore bien définis et des doutes persistent quant au rôle de vecteur de ces insectes. Par exemple, Tiberi *et al.* (2009) rapporte que des *Verticillium sp.* (agent de flétrissement du feuillage) seraient transportés par *A. graminis* et que des liens pourraient exister entre *A. biguttatus* et *Fusarium solani* f. sp. *eumartii* (C.W. Carp). Toutefois, la transmission de ces champignons pathogènes à l'arbre n'a jamais été démontrée dans le cas des agriles (Sallé *et al.*, 2014). En revanche, une étude britannique portant sur l'AOD met en avant qu'*A. biguttatus* pourrait participer à la propagation d'un cortège de bactéries nécrotiques, composé de *Brenneria goodwinii* Denman et *Gibbsiella quercinecans* Brady, dans les tissus des chênes (Denman *et al.*, 2018). Ces bactéries seraient en partie responsables des coulées noirâtres observables sur les troncs des chênes dépérissants et attaqués par les agriles.

Les agriles sont des insectes thermophiles et héliophiles, dont la distribution est limitée par leurs exigences thermiques (Reed *et al.*, 2018). L'augmentation des températures leur permet de se développer dans des endroits où les conditions de vie ne leur étaient auparavant pas favorables. Ce sont également de bons disperseurs, capables de voler sur de grandes distances (Taylor *et al.*, 2010) et d'étendre naturellement leur aire de répartition. Chez les agriles dépendant des chênes, nous pouvons citer les exemples d'*A. biguttatus*, qui étend naturellement son aire de répartition au Danemark (Pederson & Jørum, 2009) et au Royaume-Uni (Brown *et al.*, 2015), et d'*A. sulcicollis* qui se développe actuellement au Royaume-Uni, où il n'était pas présent précédemment (Reed *et al.*, 2018). En France, ce sont des espèces méditerranéennes comme *Agrilus hastulifer* (Ratzeburg) ou *A. graminis* qui sont maintenant couramment observées en zone tempérée (Sallé *et al.*, 2020).

L'augmentation des températures et les capacités de dispersion de ces insectes, couplées à l'augmentation de la fréquence et de la répartition des dépérissements de chênes, font craindre à plusieurs auteurs que les dommages causés par les agriles ne deviennent plus nombreux dans les années à venir et entraînent potentiellement une mortalité accrue des arbres (Moraal & Hilszczanski, 2000; Sallé *et al.*, 2014). Pour le moment, les données du DSF (Département de la Santé des Forêts) ne montrent pas d'augmentation des dégâts causés par les agriles sur les chênes en France, malgré les conditions favorables (Sallé *et al.*, 2022). Mais les réponses des chênes aux conditions climatiques étant lentes, leur avenir reste néanmoins incertain.

## I.6. Problématiques et objectifs de la thèse

Dans un monde où les changements globaux impactent parfois sévèrement les écosystèmes, il est important de s'interroger sur les effets que ces modifications ont sur les milieux et par conséquent sur la biodiversité qui y est associée. Les canopées constituent une interface forestière encore peu connue, et qui est la première touchée par la perte de vigueur des arbres. Face aux menaces qui pèsent sur elles, il est nécessaire d'améliorer nos connaissances sur la diversité que les canopées abritent et les processus écologiques à l'œuvre afin de pouvoir estimer comment les perturbations anthropogéniques vont influencer les forêts de demain (Nakamura *et al.*, 2022).

Les études réalisées dans le cadre des projets BUCHE et CANOPÉE amènent à l'approfondissement des connaissances sur la biodiversité et les ravageurs liés à la canopée. Mon travail de thèse s'inscrit dans le cadre de ces deux projets et propose un point de vue d'ensemble des effets des dépérissements de chêne sur les communautés d'insectes des canopées, en prenant en compte spécifiquement les communautés d'Hyménoptères et celle des Agrilinae. Le principal objectif de cette thèse est donc de participer à l'effort scientifique visant à réduire nos lacunes sur la biodiversité des canopées et ses réponses aux changements globaux, afin de fournir les bases pour des stratégies de gestion incluant conservation, résistance et résilience des écosystèmes forestiers face aux perturbations. Deux axes de recherche ont été définis pour répondre à cet objectif, et sont présentés dans ce travail de thèse sous la forme de deux chapitres distincts, les chapitres 1 et 2.

Dans le premier chapitre nous avons étudié **les effets du dépérissement des chênes sur les communautés d'Hyménoptères des canopées**. La question centrale que nous nous sommes posée est la suivante : quels sont les effets du dépérissement des chênes sur la structure taxonomique et

fonctionnelle des communautés d'Hyménoptères des canopées de chênes ? Les approches multi-taxonomiques et multi-fonctionnelles sont ici complémentaires et sont essentielles pour comprendre les réponses parfois complexes des communautés aux modifications de leur environnement. Nous avons pris en compte la communauté des Hyménoptères des canopées échantillonnées lors du projet CANOPÉE en 2019, afin de répondre à notre question. La forte diversité taxonomique de cette communauté ainsi que son importance fonctionnelle en font un modèle intéressant pour étudier l'impact du dépérissement des forêts sur les insectes. Nous avons utilisé des méthodes d'écologie des communautés afin de répondre à nos deux objectifs : (i) caractériser la communauté d'Hyménoptères vivant ou circulant dans les canopées de chênes et (ii) comprendre les impacts du dépérissement en terme fonctionnel (guildes d'habitat, guildes trophiques larvaires, niveaux trophiques, etc).

Dans le second chapitre, nous nous sommes concentrés sur **les agriles, des ravageurs opportunistes favorisés par l'affaiblissement des arbres**. Au vu des impacts importants que les agriles peuvent engendrer sur les écosystèmes dans le monde, dans leurs aires natives ou non, il est important de diversifier nos connaissances. Cela permettra de mettre en place des mesures de gestion efficace pouvant limiter l'arrivée, l'établissement ou la propagation de ces insectes. En effet, il est important de détecter de façon précoce l'introduction des organismes invasifs, car une fois installés, il est difficile de lutter contre eux. Pour ce faire, nous avons travaillé sur trois axes :

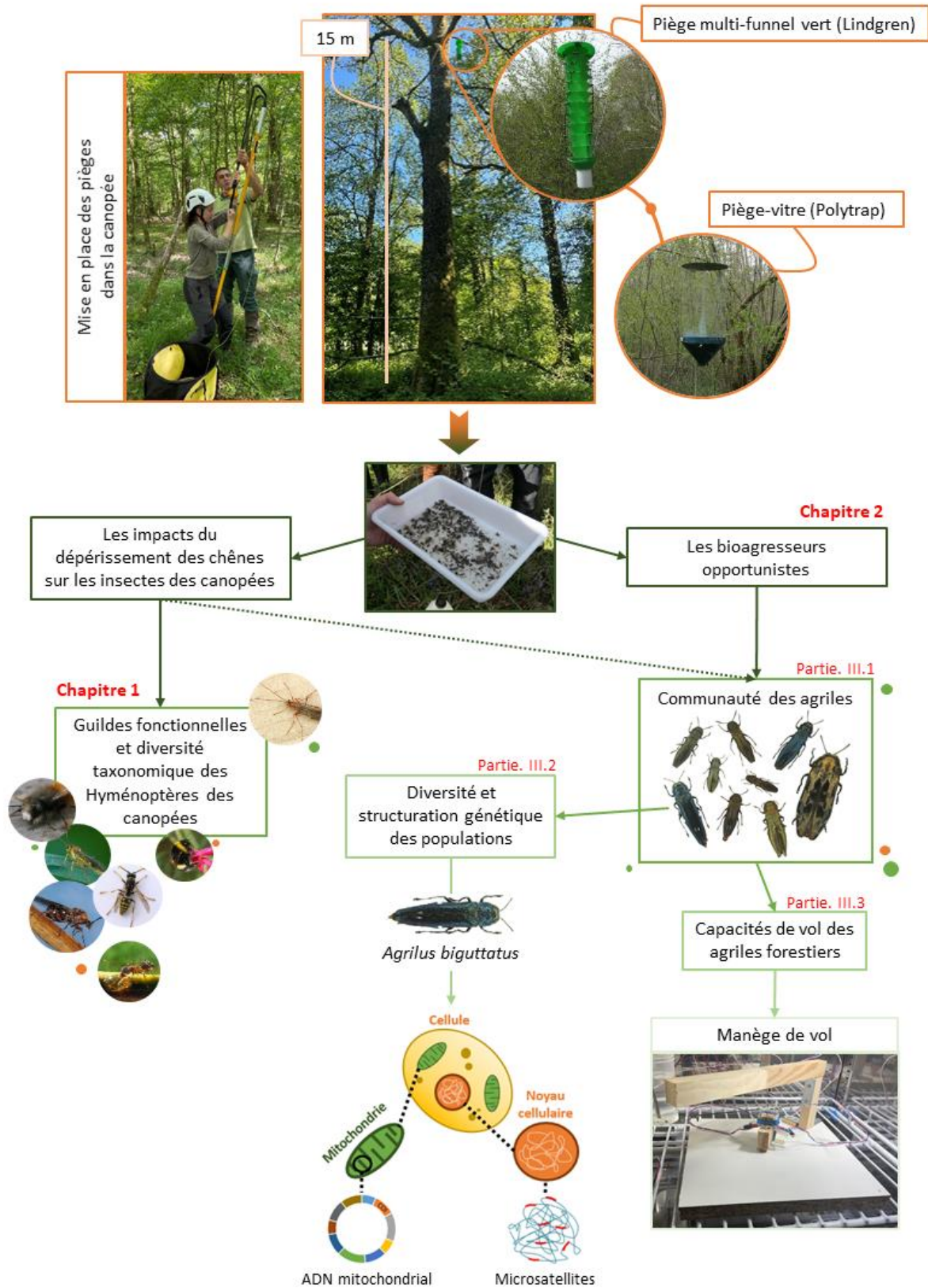
1. Réponses des communautés d'agriles associés aux chênes et aux dépérissements
2. Structuration génétique et phylogéographie d'*A. biguttatus*, l'Agrile du chêne
3. Capacités de vol intra- et interspécifiques des agriles de chênaies

Le premier axe se concentre sur les conséquences du dépérissement sur les agriles liés aux chênaies. Il est en effet attendu que les changements globaux et en particulier le changement climatique permettent aux insectes ravageurs d'étendre leur aire de répartition dans le monde grâce à l'augmentation des températures. De plus, l'affaiblissement des arbres sur de grandes échelles pourrait également favoriser les bioagresseurs et engendrer des dégâts plus importants. Malgré ces conditions favorables, le nombre d'attaques relevées ne semble pourtant pas augmenter en France, ce qui souligne le rôle d'autres facteurs, endogènes ou exogènes, qui pourraient jouer sur les cycles des agriles. Notre principale question pour cette partie est : le dépérissement joue-t-il un rôle structurant dans la variabilité et la dynamique temporelle des communautés d'agriles de chênaies ? Quels autres facteurs contribuent ? Pour répondre à cette problématique, nous avons pour objectifs d'étudier (i) la dynamique temporelle (saisonnnière et interannuelle) de la communauté des Agrilinae associés aux chênaies et (ii) les effets du niveau de dépérissement et de variables stationnelles, géographiques et climatiques sur les Agrilinae. Notre approche est originale car elle se base sur un échantillonnage important, d'une part par l'utilisation de données temporelles sur six années, ce qui n'avait jamais été fait pour ces agriles, et d'autre part par l'étude des communautés provenant de six forêts de chênes différentes.

Dans le deuxième axe, nous étudions la structuration et la diversité génétique des populations de l'Agrile du chêne sur son aire de distribution européenne. Nous nous interrogeons sur l'histoire de migration de cette espèce depuis les derniers refuges glaciaires. Nos questions relatives à cette partie sont : quelle est la diversité génétique de l'espèce estimée à l'aide de deux marqueurs moléculaires, l'ADN mitochondrial (ADNmt) et les microsatellites ? Quel est le niveau de structuration des populations de cet insecte à différentes échelles spatiales ? Ce travail a une importance capitale à

l'international, car à l'instar d'*A. planipennis* avec les frênes, *A. biguttatus* pourrait devenir une espèce invasive et passer d'un statut de ravageur secondaire à celui de ravageur primaire sur des chênes non-natifs et non-résistants. Il permet également de vérifier si l'apparente amélioration des conditions de vie pour les agriles (augmentation de la température et abondance d'hôtes favorables) a des effets sur la diversité génétique de l'espèce.

Le troisième axe se focalise sur les performances de vol des Agrilinae capturés en chênaies. D'après la littérature, les agriles sont généralement de bons disperseurs, mais aucune donnée scientifique ne vient valider ce fait pour les agriles de chênaies. De plus, au vu du contexte actuel qui semble favorable à l'élargissement de leur aire de répartition, il est important de connaître les capacités de vol réelles de ces insectes pour pouvoir mettre en place des mesures de gestion efficaces ou des zones d'exclusion. Couplés à l'étude de phylogéographie, qui permet d'expliquer la distribution actuelle des insectes, ces travaux nous permettront de comprendre plus amplement le rôle de la dispersion dans la connectivité entre les populations. La question que nous nous posons est : quelles sont les variations intra- et interspécifiques des capacités de vol chez les Agrilinae et dans quelles mesures peut-on les relier aux traits morphologiques des espèces ? L'étude a donc pour objectif, d'une part de caractériser les capacités de vol des agriles et espèces associées et d'autre part d'analyser les variations intra- et interspécifiques de ces performances.



**Figure 7.** Structure générale du travail de thèse présenté dans ce mémoire. Photographies d’Hyménoptères : Wikipedia.org ; photographie en haut à gauche : S. Bankhead.





# CHAPITRE 1

## *Les impacts du dépérissement des chênes sur les guildes fonctionnelles d'Hyménoptères des canopées*





Dans ce chapitre, nous allons nous intéresser aux communautés d'Hyménoptères forestiers utilisant les canopées de chênes dans leur cycle de vie, que ce soit pour se reproduire, se nourrir, se déplacer ou pour s'abriter. Les canopées étant difficiles d'accès, l'entomofaune en dépendant est peu connue, tout comme leurs conditions de vie. Les chercheurs sont néanmoins en train de s'intéresser de plus près à ces questions, comme le montrent les multiples projets liés à la canopée qui émergent dans le monde (e.g. Research Topic spécial canopée dans *Frontiers in Forest and Global Change* ; Nakamura et al., 2022).

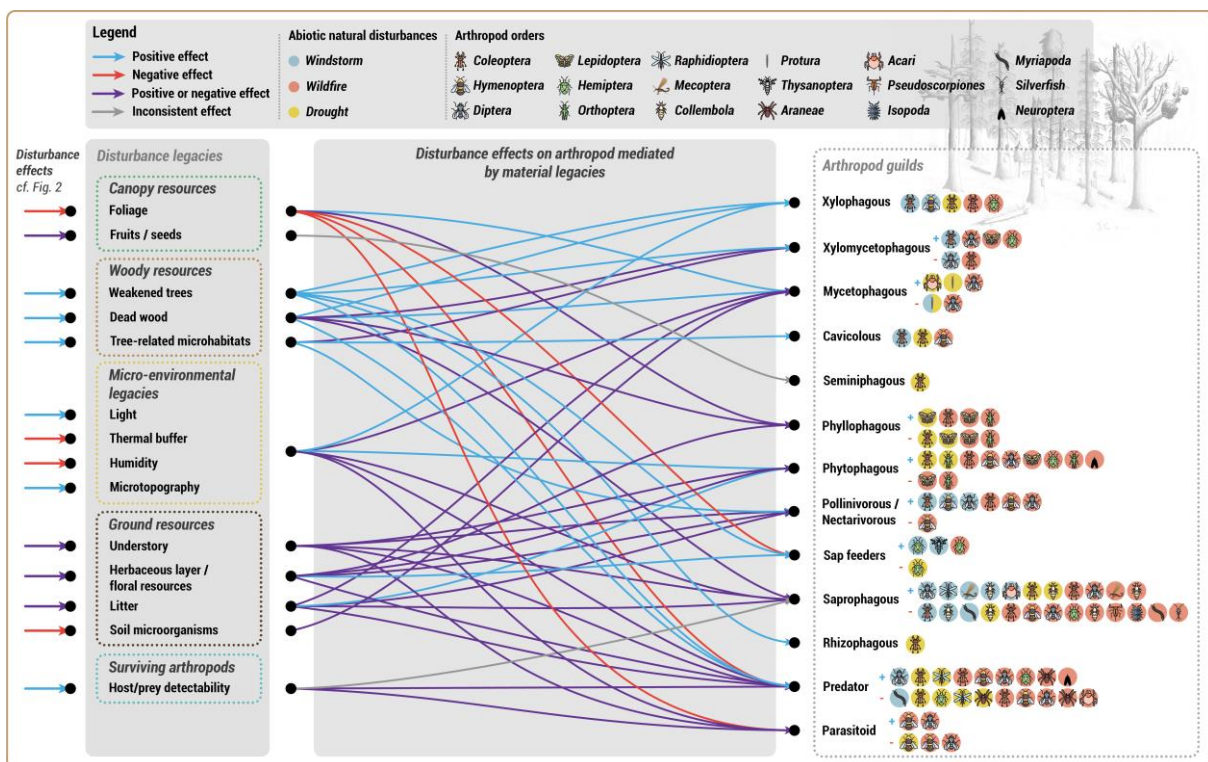
Nous allons nous concentrer en particulier sur les effets du dépérissement des chênes sur la communauté des Hyménoptères des canopées, en prenant en compte une diversité taxonomique et fonctionnelle large. Il est en effet nécessaire de s'intéresser à plusieurs niveaux trophiques et taxonomiques dans les études, afin de décrire au mieux les effets que les modifications de l'écosystème entraînent. Les Hyménoptères des canopées sont directement soumis aux effets du dépérissement des chênes et particulièrement à la dégradation du houppier. Il est donc attendu que les différences de disponibilité en ressources trophiques ou d'habitats impactent les communautés et les remodelent profondément. Ces travaux ont donné lieu à un article, disponible sur bioRxiv et publié dans *Insect Conservation and Diversity*.

J'ai également eu l'occasion de participer à deux reviews se concentrant sur les effets de la dégradation des conditions sanitaires forestières sur les communautés d'Arthropodes. Ces travaux de synthèse sont complémentaires au travail présenté dans ce manuscrit et permettent de lui donner un cadre plus précis. La première review s'est focalisée sur les effets de l'altération de la canopée sur les communautés d'Arthropodes et a été publiée dans *Frontiers in Forests and Global Change* en 2021 (Annexe 2). La deuxième synthèse a étudié les effets des perturbations abiotiques et de leurs héritages biologiques sur les communautés d'Arthropodes forestiers (Annexe 3). Elle a été publiée en 2023 dans *Current Forestry Reports*.



## II.1. Conséquences du dépérissement sur les insectes des canopées de forêts tempérées

Dans le contexte actuel incertain pour la santé des forêts, il est impératif de prévoir comment les insectes vont réagir à l'affaiblissement des arbres afin de maintenir une richesse fonctionnelle et une diversité taxonomique forte. Comme vu précédemment, nos connaissances sur les insectes dépendant de la canopée pour tout ou partie de leur cycle de vie restent limitées (Nakamura *et al.*, 2017) et les effets des modifications du milieu sur les espèces des canopées restent majoritairement incertains (Milam *et al.*, 2022). Or, les dépérissements forestiers provoquent une complexification de la structure de la canopée et modifient la disponibilité des ressources trophiques et des habitats. Les perturbations climatiques en particulier, apportent tout un ensemble d'héritages dans les milieux, qui peuvent moduler les communautés d'Arthropodes, parfois pendant plusieurs années (Georgiev *et al.*, 2022). La figure 8, extraite de la review de Cours *et al.* (2023), permet de résumer nos connaissances actuelles sur les réponses des communautés d'Arthropodes aux perturbations extrêmes.



**Figure 8.** Réponses des guildes trophiques d'Arthropodes forestiers à trois perturbations extrêmes favorables aux dépérissements à large échelle (*i.e.* les sécheresses, les feux de forêt et les tempêtes). Extrait de Cours *et al.* (2023).

Différents concepts classiques en écologie prédisent que des modifications de la richesse, de l'abondance ou de la composition des communautés sont attendues lorsque les écosystèmes subissent une perturbation et peuvent donc s'appliquer dans le cadre des dépérissements. Deux théories nous intéressent dans le cadre de ce manuscrit : l'*intermediate disturbance hypothesis* (IDH) et l'*habitat heterogeneity hypothesis*. D'après l'*habitat heterogeneity hypothesis*, plus un environnement est diversifié et plus il offre de niches écologiques, ce qui permet à de nombreuses espèces de coexister

(MacArthur & MacArthur, 1961). Cette hypothèse est cependant toujours débattue, car des relations négatives ou intermédiaires peuvent également exister (Stein *et al.*, 2014; Heidrich *et al.*, 2020). D'après l'*habitat heterogeneity hypothesis*, la communauté devrait être plus diversifiée quand le peuplement forestier est dans un état de santé déclinant, si la dégradation du milieu permet d'avoir un écosystème complexe et fortement hétérogène. Cette théorie se rapproche de l'IDH, qui souligne quant à elle que la diversité des espèces est maximum à des niveaux intermédiaires de perturbations ou de changements environnementaux (Grime, 1973; Horn, 1975). Si la sévérité et/ou la fréquence des perturbations est trop élevée, seules quelques espèces tolérantes et pionnières peuvent se maintenir. À l'inverse si ces paramètres sont trop faibles alors les communautés sont dominées par quelques espèces, excluant les autres par compétition. L'IDH fait cependant toujours l'objet d'une discussion entre les défenseurs de cette hypothèse (*e.g.* Sheil & Burslem, 2013) et ceux qui souhaitent la voir abandonnée (*e.g.* Fox, 2013). D'après ce concept, la communauté devrait être plus diversifiée quand le peuplement forestier est dans un état de santé intermédiaire (et donc présentant des caractéristiques à la fois de peuplements sains et déclinants).

Comme vu dans la partie I.4., l'un des principaux facteurs de diversification des ressources et habitats disponibles est l'ouverture de la canopée. Le microclimat forestier plus chaud provoqué par un couvert forestier moins dense est considéré comme bénéfique pour la diversification de l'ensemble des insectes, à cause de leur métabolisme dépendant de la température (Grevé *et al.*, 2018). Mais les réponses des espèces forestières peuvent être différentes voire contrastées suivant les taxons étudiés, surtout en fonction des guildes trophiques et d'habitats.

L'ouverture de la canopée est causée entre autres par la forte réduction de la quantité de ramifications, induisant des changements de quantité et qualité du feuillage, de fleurs et de fruits. Les espèces herbivores qui en dépendent devraient de ce fait être négativement impactées par cette diminution de ressources trophiques. Cependant, les effets observés sont plutôt contrastés sur les insectes herbivores. Ainsi, malgré une forte réduction de la quantité de feuillage disponible dans des chênaies déclinantes, les phyllophages répondent différemment suivant leur écologie (Sallé *et al.*, 2020). Il a été montré que l'abondance de certaines espèces de charançons spécialistes des chênes (*e.g.* *Orchestes quercus* (L.)) pouvait diminuer avec la sévérité du déclin, alors qu'au contraire les espèces généralistes et se développant dans le sol (*e.g.* *Phyllobius pyri* (L.)) sont favorisées ; Sallé *et al.*, 2020). Cette différence pourrait s'expliquer par des conditions édaphiques plus favorables au développement larvaire et par une plus grande disponibilité de plantes dans le sous-bois, permettant aux espèces généralistes de trouver des sources de nourritures alternatives en conditions déclinantes. Les habitudes alimentaires peuvent également modifier la réponse des insectes aux déclinements. C'est le cas pour les papillons s'attaquant aux érables, les chenilles mineuses ou semi-dissimulées sont défavorisées dans les forêts en déclin alors que celles étant exposées sur les feuilles sont au contraire favorisées (Martel & Mauffette, 1997). L'augmentation de la température avec l'ouverture de la canopée pourrait être en cause, en tuant les espèces mineuses dans leurs mines ou en forçant les chenilles semi-dissimulées à sortir de leur abri pour se refroidir, ce qui les rendrait plus sensibles à la prédation. Quant aux Coléoptères séminiphages et frugivores, ils ne sont pas influencés par la détérioration de la canopée (Sallé *et al.*, 2020), malgré une probable diminution des fruits et des graines produits.

Le sous-étage profite grandement du plus grand accès à la lumière et de l'augmentation de la température provoqués par la dégradation de la canopée. La plus grande diversité et quantité de

ressources florales dans le sous-étage permet par exemple aux pollinisateurs, c'est-à-dire les pollinivores/nectarivores (Wermelinger *et al.*, 2017; Campbell *et al.*, 2018; Viljur *et al.*, 2022; Perlík *et al.*, 2023), et aux Hétéroptères inféodés à la végétation du sous-bois de se développer (Wermelinger *et al.*, 2017). Cela pourrait également bénéficier aux insectes dont les larves se nourrissent de racines, c'est-à-dire les rhizophages (Cours, Bouget, *et al.*, 2023). Les fourmis, dont les colonies peuvent se trouver au sol mais dont les ouvrières peuvent venir fourrager dans la canopée, sont également connues pour bénéficier de l'ouverture du milieu (Tausan *et al.*, 2017). En revanche, les insectes dont les larves sont saprophages dans le sol, comme les Mécoptères, ne présentent pas de modification de leur abondance avec le dépérissement (Vincent *et al.*, 2020).

Le deuxième facteur important pour les communautés des canopées est l'accumulation et la diversification de bois morts et des TreMs. Le cumul de ces deux éléments supportent en général une biodiversité localement importante (Larrieu *et al.*, 2019; Asbeck *et al.*, 2021) mais il est nécessaire d'investiguer plus en détail les réponses des différents groupes taxonomiques qui peuvent présenter des réponses contrastées à leur présence (Zemlerová *et al.*, 2023). Ce sont principalement les insectes saproxyliques, *i.e.* les insectes dont tout ou une partie du cycle de vie dépend du bois mort ou mourant (Speight, 1989), qui vont profiter de l'augmentation et de la diversification de la dendronécromasse. Les espèces saproxyliques représentent une large proportion des Arthropodes forestiers et comprennent une gamme assez large de guildes trophiques, incluant des espèces xylophages et saproxylophages, des mycophages voire des parasitoïdes et prédateurs de larves d'insectes saproxyliques. Les espèces nichant dans le bois et dans les cavités préexistantes sont également saproxyliques. L'accumulation de bois morts diversifiés et de TreMs dans les forêts perturbées va donc leur fournir le gîte et le couvert, ce qui les avantage (Gossner *et al.*, 2013; Seibold *et al.*, 2016; Sallé *et al.*, 2020; Vincent *et al.*, 2020; Viljur *et al.*, 2022; Perlík *et al.*, 2023). En plus des effets de l'accumulation de bois mort, l'ouverture de la canopée joue également un rôle majeur dans la diversification de la communauté des Coléoptères saproxyliques. L'exposition au soleil promeut en effet une forte hétérogénéité d'habitats microclimatiques à l'intérieur et entre les bois morts, causés par la température, le taux de décomposition et la composition de l'assemblage des champignons (Lettenmaier *et al.*, 2022). Cette exposition au soleil favorise également une activité de vol plus importante dans les forêts ensoleillées que dans les forêts ombragées (Lettenmaier *et al.*, 2022). De plus, les grandes quantités de bois mort ou mourant disponibles après les perturbations ainsi que l'exposition du bois mort au soleil semblent également permettre le retour d'espèces normalement spécialistes des forêts primaires comme le Coléoptère *Peltis grossa* (L.) (Djupström *et al.*, 2012; Busse *et al.*, 2022).

De façon similaire, l'affaiblissement des arbres suivant une perturbation peut promouvoir des insectes xylophages ravageurs opportunistes grâce à la grande disponibilité d'habitats favorables. La forte augmentation de leur abondance peut contribuer à étendre le dépérissement forestier et à amplifier les héritages laissés lors des précédentes perturbations. Nous pouvons citer chez les chênes le cortège des agriles et des corèbes, mais également *C. cerdo*, *P. cylindrus* et *S. intricatus* (Sallé *et al.*, 2014).

Les modifications des différentes communautés entraînées par les dépérissements pourraient avoir des effets en cascade sur les insectes prédateurs ou parasitoïdes, qui font partie des niveaux trophiques les plus hauts. Ces insectes sont également sensibles aux changements d'habitats, car ils peuvent être dépendants d'une grande hétérogénéité d'habitats afin de fournir l'ensemble des proies et hôtes qu'ils recherchent (Fraser *et al.*, 2007; Hilszczański, 2018; Jonsell *et al.*, 2023). La



complexification des milieux avec le dépérissement, couplée à la plus grande quantité de proies disponibles (Cours, Bouget, *et al.*, 2023), devrait donc leur permettre de se développer. Cependant, la modification des habitats disponibles et la disparition ou la diminution de la disponibilité de certaines proies ou hôtes pourraient moduler cet effet, comme observé pour les Raphidioptères (Vincent *et al.*, 2020).

Il reste néanmoins nécessaire de compléter ces résultats avec des études prenant en compte une grande diversité taxonomique et fonctionnelle afin de comprendre pleinement les enjeux du dépérissement pour la biodiversité forestière (Seibold *et al.*, 2018). De plus amples études sont essentielles afin de compléter nos savoirs actuels et de pouvoir protéger au mieux les insectes des canopées et les rôles fonctionnels associés.

## II.2. Techniques d'échantillonnage des Hyménoptères

Les méthodes existantes d'échantillonnage des Hyménoptères sont variées et nombreuses. Parmi les méthodes de chasse active, nous pouvons trouver l'utilisation de filet à papillon ou de filet fauchoir. Ces méthodes sont intéressantes pour la végétation basse mais deviennent inutilisables quand on souhaite collecter des insectes dans la canopée. L'utilisation de pièges en revanche permet de capturer des individus dans différents milieux mais surtout à différentes hauteurs d'arbres (*e.g.* Ulyshen & Hanula, 2007; Pucci, 2008; Ulyshen, 2011). Les pièges sont généralement équipés avec des collecteurs contenant un liquide de conservation comme du propylène-glycol ou bien un mélange d'eau et de savon (et de sel). Parmi les pièges utilisés pour capturer les Hyménoptères, les plus connus sont les tentes Malaise, les assiettes colorées et les pièges-nichoirs. Les pièges Malaise (*Malaise traps* en anglais) sont particulièrement efficaces pour échantillonner une communauté diversifiée d'Hyménoptères (*e.g.* Bartholomew & Prowell, 2005; Ngo *et al.*, 2013; McCravy & Ruholl, 2017), mais restent difficiles à poser dans la canopée. Les assiettes colorées (*pan traps* en anglais) sont surtout utilisées pour capturer des floricoles, dont des abeilles. Même si la couleur jaune est celle qui est le plus utilisée, différentes couleurs existent et peuvent même cibler certains groupes d'espèces en particulier (*e.g.* Hall, 2016; McCravy & Ruholl, 2017; Sircom *et al.*, 2018; Urban-Mead *et al.*, 2021). Quant aux pièges-nichoir (*trap nests* en anglais), ils sont composés de matériaux utilisés par les guêpes et les abeilles cavicoles pour nicher, et ils permettent de capturer une diversité large de guildes trophiques (*e.g.* Staab *et al.*, 2018; Rappa *et al.*, 2023).

Dans le cadre de notre étude, nous avons utilisé deux autres types de pièges pour échantillonner nos insectes. Initialement, nous avons choisi ce protocole d'échantillonnage afin de maximiser la capture des Coléoptères des canopées mais il s'est révélé performant sur les Hyménoptères également. Il s'agit des pièges multi-entonnoirs verts (*multi funnel traps* en anglais) et des pièges transparents à interception de vol (*vane traps* en anglais). Il est en effet souvent recommandé d'utiliser des méthodes d'échantillonnage différentes dans les travaux cherchant à étudier la diversité des communautés, afin de toucher une population diversifiée et de limiter les biais entraînés par l'une des techniques (*e.g.* Bartholomew & Prowell, 2005; Campbell & Hanula, 2007). Les pièges multi-entonnoirs, aussi appelés pièges Lindgren (Lindgren, 1983) sont constitués d'une enfilade verticale d'entonnoirs, souvent recouverte de fluon. En se posant sur le piège, les insectes glissent dans le collecteur. Ce dispositif fut initialement conçu pour capturer des scolytes, grâce à sa forme qui rappelle leurs arbres hôtes

(Lindgren, 1983). Il est cependant utilisé depuis quelques années pour capturer d'autres types d'insectes, comme les Buprestidae (que nous développerons dans la partie III.1.2) mais également des Siricidae, qui sont des Symphytes xylophages (Coyle *et al.*, 2012; Barnes *et al.*, 2014; Haavik *et al.*, 2014). Outre les Symphytes, les pièges Lindgren ont également servi à la capture de la fourmi *Brachymyrmex patagonicus* Mayr aux États-Unis (MacGown *et al.*, 2008), ou des guêpes parasitoïdes de Siricidae de la famille des Ibalidae et Ichneumonidae (Aguilar *et al.*, 2017). L'efficacité de ce type de pièges sur les autres Hyménoptères Apocrites reste cependant peu connue. Comme pour les assiettes colorées, leur couleur joue sur les taux de capture. Skvarla et ses collègues (2016) ont ainsi montré que pour la communauté globale des Symphytes, les Lindgren verts montrent de meilleurs résultats de capture, par rapport aux noirs et aux pourpres. Les multi-entonnoirs verts capturent également plus d'individus que les tentes Malaise en moyenne et sont largement plus performants que les assiettes colorées. Les tentes Malaise ont néanmoins recueilli une plus grande diversité d'espèces. Les pièges à interception de vol, ou Polytrap, sont quant à eux formés de deux panneaux croisés transparents. Les insectes tapent dans les panneaux lors de leur vol et tombent dans le collecteur. Comme pour les pièges Lindgren, ce type de piège fut rarement utilisé pour échantillonner des Hyménoptères mais il donna tout de même des taux de capture convaincants pour les abeilles (Ulyshen *et al.*, 2010), les guêpes prédatrices (Ulyshen, Soon, *et al.*, 2011) et dans une moindre mesure pour les Symphytes (Gossner *et al.*, 2008).

### II.3. Article soumis. "Responses of the hyper-diverse community of canopy-dwelling Hymenoptera to oak decline"

#### Présentation de l'article

**Contexte :** Parmi les insectes forestiers pouvant être impactés par les effets du dépérissement, les Hyménoptères jouent un rôle majeur dans les forêts tempérées. Ils possèdent une grande variété de rôles fonctionnels et utilisent la canopée pour chasser, se reproduire ou pour se disperser. Peu d'études se sont intéressées à la communauté globale des Hyménoptères des canopées et aucune n'a étudié les effets que les dépérissements forestiers pouvaient provoquer sur eux.

**Objectifs et hypothèses :** Nous avons trois objectifs pour ce travail. Le premier était de caractériser la communauté d'Hyménoptères des canopées de chênes. Notre deuxième objectif était d'évaluer les effets du dépérissement des chênes sur la richesse spécifique et l'abondance de la communauté. Pour finir, nous souhaitons déterminer les effets des dépérissements des chênes ainsi que les changements de certaines caractéristiques des parcelles forestières sur neuf guildes trophiques larvaires, cinq guildes d'habitats larvaires et sur les Hyménoptères saproxyliques.

**Matériel et méthodes :** Trois forêts dominées par les chênes ont été échantillonnées en 2019 afin de récolter les insectes des canopées. Il s'agit de la forêt de Vierzon (Centre-Val de Loire), d'Orléans (Centre-Val de Loire) et de Marcenat (Auvergne-Rhône-Alpes). La forêt de Vierzon est la plus dépérisante des trois, depuis maintenant plusieurs années. La forêt de Marcenat présente une proportion intermédiaire d'arbres déclinants et la forêt d'Orléans est quant à elle en bon état sanitaire. Vingt-et-une parcelles présentant des niveaux différents de dépérissement ont été échantillonnées (neuf à Vierzon, neuf à Orléans et trois à Marcenat) à l'aide de pièges multi-entonnoirs verts et de

pièges à interception de vol transparents. Les pièges ont été accrochés dans la canopée de deux arbres par parcelle, un arbre sain et un arbre dépérissant, éloigné d'au moins 50 m l'un de l'autre. Les insectes ont été collectés en 2019 durant la période d'activité des insectes, de fin mars à début septembre et les collecteurs ont été vidés chaque mois.

Le dépérissement des arbres a été estimé à l'aide du protocole DEPERIS (Goudet & Nageleisen, 2019), qui permet de quantifier la dégradation de la canopée. Deux échelles ont été prises en compte dans nos analyses. L'échelle "placette" correspond à un arbre porteur de piège plus neuf chênes autour de lui. L'échelle "parcelle" correspond à la moyenne du dépérissement des deux "placettes" de la parcelle plus d'une placette additionnelle sans piège située entre les deux autres. Le LAI (*Leaf Area Index*) ainsi que les caractéristiques des ressources en bois ont été estimés sur 12 parcelles à Vierzon et Orléans.

Les Hyménoptères collectés ont été identifiés à la famille ou sous-famille au laboratoire P2E puis envoyés à des experts pour une identification au genre, à l'espèce ou à la morpho-espèce. Cela a permis de les classer dans huit guildes trophiques larvaires (galligène, parasitoïde, phyllophage associé aux chênes, phyllophage associé à d'autres plantes, phytophage, polyphage sociaux, xylophage et pollinivore/nectarivore) ainsi que cinq guildes d'habitats larvaires qui nichent soit dans le sol, dans les tiges ou dans le bois, au sens strict ou au sens large (c'est-à-dire dans le sol et/ou dans les tiges et/ou dans le bois). Les taxons saproxyliques ont également été reportés.

**Principaux résultats et discussion :** Au total, 19 289 Hyménoptères appartenant à 918 taxons ont été capturés. Parmi eux, quatorze nouvelles espèces pour la France ont été échantillonnées, ainsi que deux espèces exotiques.

Il s'est avéré que le dépérissement des chênes n'influence ni l'abondance ni la richesse spécifique de la communauté globale. En revanche, il joue un rôle important dans la diversité des Hyménoptères des canopées en façonnant les cortèges d'espèces en fonction du niveau de santé des placettes et des parcelles. Le principal mécanisme jouant sur cette réorganisation est le *turnover* (ou remplacement) des espèces, ce qui est généralement le cas.

Comme nous l'attendions, les différentes communautés répondent de façon contrastée au dépérissement. Certaines ne sont pas influencées (*e.g.* les phyllophages sur chênes) alors que d'autres vont être soit favorisées (*e.g.* les pollinivores/nectarivores) soit négativement impactées (*e.g.* les xylophages). Quelques guildes, familles et taxons vont également montrer un optimum d'abondance ou de richesse pour des niveaux intermédiaires de dépérissement (relation quadratique) et être défavorisés à des niveaux plus forts de déclin (*e.g.* les parasitoïdes). Parmi les différents héritages de l'affaiblissement des arbres, c'est principalement l'ouverture de la canopée qui va influencer favorablement les espèces, permettant à de nombreux taxons dépendant de ressources du sous-étage de se développer, comme les fourmis ou les phyllophages non-associés aux chênes. Au contraire, le taux de mortalité des arbres semble avoir un impact négatif sur les guildes d'Hyménoptères, pour des raisons qu'il reste à établir. Quant à la diversité et l'accumulation de bois mort, favorisées par le taux de mortalité des arbres, elles n'ont eu globalement aucun effet sur les guildes et familles d'Hyménoptères. L'étude ayant eu lieu dans des forêts gérées, la gestion a pu limiter les effets bénéfiques potentiels de la mortalité des arbres et du dépérissement, en réduisant la quantité et diversité de bois mort présent.

Notre étude montre que les Hyménoptères forestiers sont beaucoup plus diversifiés que ce qui est généralement suggéré dépassant, même les Coléoptères. Ils jouent un rôle important de bioindicateurs et sont impliqués dans une large gamme de rôles fonctionnels. Dans un souci de conservation, une mosaïque de placettes et parcelles plus ou moins déperissantes devrait être maintenue dans les forêts afin de garantir les ressources trophiques et les habitats nécessaires à la plus grande diversité d'Hyménoptères.



## Responses of the hyper-diverse community of canopy-dwelling Hymenoptera to oak decline

E. Le Souchu<sup>1</sup>, J. Cours<sup>2,3,4</sup>, T. Cochenille<sup>1</sup>, C. Bouget<sup>4</sup>, S. Bankhead-Dronnet<sup>1</sup>, Y. Braet<sup>5</sup>, P. Burguet<sup>6</sup>, C. Gabard<sup>1</sup>, C. Galkowski<sup>7</sup>, B. Gereys<sup>8</sup>, F. Herbrecht<sup>9</sup>, B. Joncour<sup>1</sup>, E. Marhic<sup>10</sup>, D. Michez<sup>11</sup>, P. Neerup Buhl<sup>12</sup>, T. Noblecourt<sup>13</sup>, D. G. Notton<sup>14</sup>, W. Penigot<sup>15</sup>, J.-Y. Rasplus<sup>16</sup>, T. Robert<sup>17</sup>, A. Staverlokk<sup>18</sup>, C. Vincent-Barbaroux<sup>1</sup>, A. Sallé<sup>1</sup>

<sup>1</sup> University of Orléans, Laboratory of Physiology, Ecology and Environment (P2E, ex-LBLGC), INRAE USC 1328, Orléans, France

<sup>2</sup> Department of Biological and Environmental Science, University of Jyväskylä, Jyväskylä, Finland

<sup>3</sup> School of Resource Wisdom, University of Jyväskylä, Jyväskylä, Finland

<sup>4</sup> INRAE, UR EFNO, Domaine des Barres, Nogent-sur-Vernisson, France

<sup>5</sup> Royal Belgian Institute of Natural Sciences, O.D. Phylogeny and Taxonomy, Entomology, Vautier street 29, B-1000 Brussels, Belgium; Unité d'Entomologie fonctionnelle et évolutive, Gembloux Agro-Bio Tech, Université de Liège, Passage des Déportés 2, B-5030 Gembloux, Belgium

<sup>6</sup> 18 rue du Massaud, 63118 Cébazat, France

<sup>7</sup> Société Linnéenne de Bordeaux, Bordeaux, France

<sup>8</sup> 4 Chemin des Escaranches, 04700 Oraison, France

<sup>9</sup> 2, le Bois Barré, 35390 Sainte-Anne-sur-Vilaine, France

<sup>10</sup> 25 rue du Maréchal de Lattre de Tassigny, 78780 Maurecourt, France

<sup>11</sup> University of Mons, Laboratory of Zoology, Research Institute for Biosciences, Place du parc, 20, 7000 Mons, Belgium

<sup>12</sup> Zoological Museum, Department of Entomology, University of Copenhagen, Universitet sparken 15, DK-2100 Copenhagen, Denmark

<sup>13</sup> Réseau entomologie de l'Office National des Forêts, 14 rue de la Garenne, F-11190 Antugnac, France

<sup>14</sup> Invertebrates Section, Natural Sciences Department, National Museums Collection Centre, 242 West Granton Road, Granton, Edinburgh EH5 1JA, Scotland

<sup>15</sup> 24 rue du Puech de la Borie, 71240 Saint-Juéry, France

<sup>16</sup> CBGP, INRAE, CIRAD, IRD, Montpellier SupAgro, Université de Montpellier, 34988 Montpellier, France

<sup>17</sup> 12 rue du 20<sup>e</sup> bataillon 54120 Baccarat, France

<sup>18</sup> Norwegian Institute for Nature Research, P.O.Box 5685 Torgard, NO-7485 Trondheim, Norway

Corresponding author: [elodie.lesouchu2@gmail.com](mailto:elodie.lesouchu2@gmail.com)

**ABSTRACT**

1. Forest decline and dieback are growing phenomena worldwide, resulting in severe, large-scale degradation of the canopy. This can profoundly alter forest microclimates and the provision of trophic resources and microhabitats for forest arthropods, especially those dwelling in the canopy.

2. In 2019, we assessed the effect of oak decline on the community of canopy-dwelling Hymenoptera. We selected 21 oak stands, and 42 plots, located in three forests in France, presenting contrasting levels of decline. Insects were sampled at the canopy level with green multi-funnel and flight-interception traps.

3. We collected a particularly diverse community of 19,289 insect individuals belonging to 918 taxa, eight larval trophic guilds and five nesting guilds.

4. Oak decline had no effect on the abundance or richness of the overall community, but significantly reshaped the community assemblages. Decline had contrasting effects depending on the taxa and guilds considered. Parasitoids were more abundant at intermediate levels of decline severity. Taxa depending on ground-related resources and microhabitats were promoted. Saproxylic taxa were more diverse while xylophagous insects were negatively impacted.

5. Reduced leaf area index promoted several guilds, and the diversity of the overall community. While an increasing tree mortality rate enhanced the abundance and diversity of deadwood resources, it had negative impacts on Hymenoptera guilds. Our results suggest that micro-environmental changes at the ground-level due to canopy decline have major cascading effects on the communities of canopy-dwelling Hymenoptera.

6. Our study highlights the relevance of studying Hymenoptera communities to investigate the outcomes of disturbances on forest biodiversity.

**Keywords:** trophic guild, habitat guild, deadwood, canopy openness, temperate forest

**INTRODUCTION**

Global change is currently increasing the frequency, severity and spatial extent of major forest disturbances in Europe such as droughts, windstorms and wildfires (Seidl *et al.*, 2017; Samaniego *et al.*, 2018; Spinoni *et al.*, 2018). Disturbances can markedly affect the amount, diversity and distribution of key trophic resources and microhabitats for forest arthropods (Cours, Bouget, *et al.*, 2023). One of the main drivers of these changes is the

degradation of the forest canopy (Sallé *et al.*, 2021; Cours, Bouget, *et al.*, 2023). A reduction in canopy cover can result from direct disturbance impacts on the trees themselves, but also from subsequent forest dieback or decline, as a progressive loss of tree vigour generally translates into crown dieback (Sallé *et al.*, 2021). Decline and dieback can consequently affect the quality and quantity of foliage, and reduce the production of flowers, fruits and seeds in the crown (Ishii *et al.*, 2004; Günthardt-Goerg *et al.*, 2013; Hu *et al.*, 2013).

On the other hand, they may also increase the amount and diversity of deadwood resources and tree-related microhabitats such as fruiting bodies of opportunistic fungi, trunk cavities or perched deadwood (Sallé *et al.*, 2021; Larrieu *et al.*, 2022; Cours, Bouget, *et al.*, 2023; Zemlerová *et al.*, 2023). Increased canopy openness also considerably affects microclimates and trophic resources for arthropods in the lower strata of forest ecosystems for instance, by promoting the accumulation and diversification of floral resources in the herbaceous layer, or of deadwood resources on the ground (Sallé *et al.*, 2021; Cours, Bouget, *et al.*, 2023). Consequently, forest dieback and decline can promote forest biodiversity to a certain extent by increasing structural complexity at multiple scales, as predicted by the pulse dynamics theory (Jentsch & White, 2019; Cours *et al.*, 2022). These modifications can profoundly reshape communities of forest arthropods (Cours, Bouget, *et al.*, 2023). The impact of canopy dieback on forest arthropods has been investigated for several taxonomic groups and functional guilds, including some specifically dwelling in the canopy (Sallé *et al.*, 2020, 2021; Vincent *et al.*, 2020). While the responses of canopy arthropods is largely mediated by their functional and/or trophic guild (*e.g.*, Sallé *et al.*, 2020)), idiosyncratic responses still occur among the taxa of a same guild or taxonomic group (*e.g.*, Vincent *et al.*, 2020). Consequently, the impacts of disturbance-driven changes in canopy structure on arthropod communities are still difficult to predict, especially in the largely under-studied temperate forest canopy (Sallé *et al.*, 2021; Cours, Bouget, *et al.*, 2023). Considering that canopy mortality rate has been on the rise for several decades in Europe (Senf *et al.*, 2018), further studies on how decline and dieback affect canopy-dwelling arthropods are urgently needed, especially for the taxonomic groups

that have received limited attention to date, like the Hymenoptera.

Hymenoptera is a hyper-diverse group of insects, sometimes regarded as the most speciose animal order (Forbes *et al.*, 2018). This group plays a wide variety of functional roles in temperate forests. Ants and predatory and parasitic wasps help to regulate forest pests (Hilszczański, 2018). Bees and wasps pollinate forest plants (Motten, 1986; Yumoto, 1987), while ants can disperse seeds (Rico-Gray & Oliveira, 2008). Hymenoptera nests, galleries and galls also provide microhabitats for many species (Stone, Schönrogge, *et al.*, 2002). Wood-nesting bees and ants, as well as the larvae of xylophagous species, contribute to the decomposition process of wood (Ulyshen, 2016). Phyllophagous and xylophagous species can be major pests for trees (Lyytikäinen-Saarenmaa & Tomppo, 2002; Slippers *et al.*, 2015). The Hymenoptera, especially parasitic wasps, can be used as bioindicators in forest ecosystems (Maleque *et al.*, 2009). Their communities can be largely influenced by stand-related variables such as stand composition (Fraser *et al.*, 2007; Ulyshen, Pucci, *et al.*, 2011), deadwood resources (Hilszczański *et al.*, 2005; Ulyshen, Pucci, *et al.*, 2011; Jonsell *et al.*, 2023) and silvicultural practices (Lewis & Whitfield, 1999; Hilszczański *et al.*, 2005; Rappa *et al.*, 2023). Pollinators in particular are sensitive to canopy opening and the subsequent positive impacts on the floral resources in the herbaceous layer and on ground-nesting sites (Wermelinger *et al.*, 2017; Burkle *et al.*, 2019; Viljur *et al.*, 2022; Cours, Bouget, *et al.*, 2023).

Many Hymenoptera use the canopy as a hunting ground, a nesting site or a breeding site (Ulyshen, 2011). The canopy can also act as a dispersal corridor for species with a preference for open habitats (Pucci, 2008; Di Giovanni *et al.*, 2017). As for other forest

insects, the Hymenoptera community exhibits a conspicuous vertical stratification in temperate forests (Smith *et al.*, 2012). Certain ecological guilds like the predatory and parasitic wasps, and the pollinators, differ significantly between the ground level and the canopy (Sobek *et al.*, 2009; Ulyshen, Soon, *et al.*, 2011; Urban-Mead *et al.*, 2021), and several taxa are specific to the canopy layer (Ulyshen *et al.*, 2010; Di Giovanni *et al.*, 2017). While some studies have investigated the vertical stratification of certain taxonomic groups or ecological guilds of bees and wasps in temperate forests, few have taken into account the whole Hymenoptera community (*e.g.*, Vance *et al.*, 2007), and none have considered this community's response to forest decline.

In the present study, we investigated the impact of oak decline on the community of canopy-dwelling Hymenoptera. We chose to focus on oak forests because they are the dominant forest ecosystem in western Europe; they shelter a diverse entomofauna (Kennedy & Southwood, 1984); finally, they have suffered from historic decline in France (Nageleisen, 2008), and have recently undergone severe summer droughts (in 2018 and 2019) (Saintonge & Goudet, 2020). Our first objective was to characterise the little-known community of canopy-dwelling Hymenoptera in temperate oak forests. Our second objective was to assess how the severity of forest decline affected the richness and taxonomic composition of this community. Our third objective was to evaluate the effects of decline on certain ecological guilds of Hymenoptera, and how changes in stand-related variables drive those effects. We focused on the trophic guilds of larvae and nesting guilds. For these guilds, we formulated three hypotheses. First (H1), we expected to find positive effects of increasing decline severity on pollinivorous/nectarivorous and

phyllophagous species associated with host plants other than oak due to the increased diversity and amount of plant-resources in the herbaceous and shrub layers, commonly observed when canopy closure decreases (Romey *et al.*, 2007; Lu *et al.*, 2019; Cacciatori *et al.*, 2022). Likewise, we expected that soil-nesters would be promoted by more open conditions resulting in warmer soil temperatures. We also hypothesised that xylophagous, saproxylic and wood-nester taxa would benefit from oak dieback and the subsequent increased amount and diversity of deadwood. Conversely (H2), we expected to find negative effects on the guilds that feed on oak foliage, for example, gall-inducing and phyllophagous taxa, due to the decrease in the quality and quantity of leaves. Finally (H3), we hypothesised that decline severity would have contrasted effects on parasitoids and polyphagous taxa, depending on their hosts and trophic resources.

## MATERIAL AND METHODS

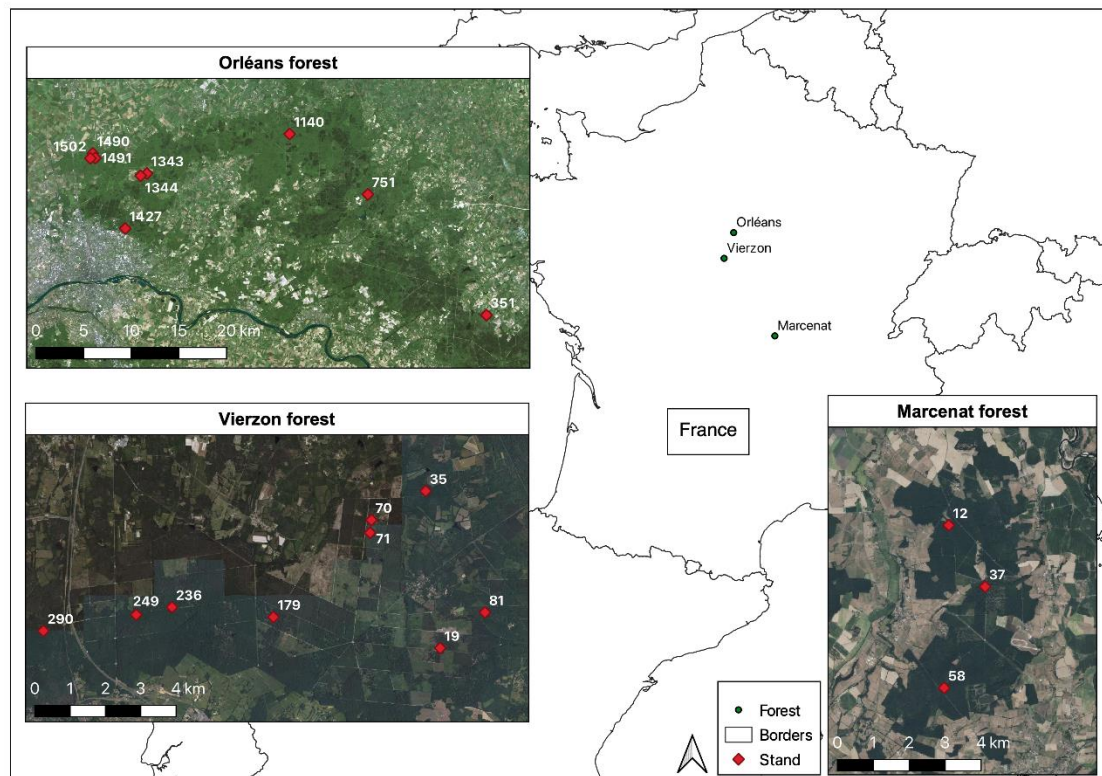
### Study sites

Three oak-dominated (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Quercus robur* L.) French forests were sampled in 2019 (Figure 9, Table S1): one near Orléans (Forêt domaniale d'Orléans, 47°98'97"81N, 1°95'44"E), one near Vierzon (Forêt domaniale de Vierzon, 47°26'89"N, 02°10'74"E) and one near Marcenat (Forêt domaniale de l'Abbaye, 46°21'12"N, 3°36'13"E). All the forests were managed by the French National Forest Service. The Orléans forest covers 35,000 ha and is dominated by oaks (47%) and pines (*Pinus sylvestris* L., 51%). The Vierzon forest covers 7,500 ha and is also dominated by oaks (61%) and pines (*P. sylvestris* and *P. pinaster* Ait., 31%). The Marcenat forest covers 2,100 ha and is dominated by oaks (71%), pines (11%) and Douglas fir (8%). The Vierzon forest suffered the most from decline. Several decline events



had been recorded there since 1920, and massive oak mortality had occurred in several stands (Douzon, 2006). In the Marcenat forest, two summer droughts (2018-2019) had led to

severe decline in several stands (Saintonge & Goudet, 2020). Conversely, no major decline event had been reported in the Orléans forest.



**Figure 9.** Map of France showing the location of the three oak forests studied, and the 21 stands sampled. Details on the stands can be found in Table S1 (Annexe 4).

A total of 21 oak-dominated stands with a minimum surface area of 3 ha were selected in these forests: nine in Orléans, nine in Vierzon and three in Marcenat (Figure 9). In each forest, we selected healthy, moderately declining or severely declining stands (3 for each category in Orléans and Vierzon, 1 in Marcenat). In each of these stands, we selected one declining and one healthy tree, at least 50 m from each other, in which to hang our traps. In each stand, we recorded average tree height, density and diameter, and the stand tree species composition (Table S1). We also evaluated the level of decline according to the DEPERIS protocol (Goudet & Nageleisen, 2019). This protocol makes it possible to quantify decline at the tree level by evaluating the percentage of dead branches and ramification

loss in the crown. Based on these criteria, each tree was assigned to a decline class ranging from A (no decline) to F (severe decline). Trees in the A–C classes were considered healthy. Trees in the D–F classes were considered in decline. We used this protocol to describe tree decline at two embedded spatial scales: (i) the ten closest oaks surrounding each trap-bearing tree, hereafter referred as a “plot”; and (ii) 30 oaks in the stand where the two plots were located (*i.e.*, the 20 trees in the two monitored plots and ten trees in an additional plot located between the two monitored plots), hereafter referred as a “stand”. Decline level was evaluated in January or February in 2019 and 2020, *i.e.*, before and after Hymenoptera sampling, and we averaged the 2019 and 2020 values for our analyses. We classified our plots

and stands into three decline categories depending on the proportion of declining oak trees. When the proportion of declining trees was < 30%, we considered the plot/stand “*healthy*”; when the proportion was between 30% and 60%, the plot/stand was considered “*moderately declining*”; and when the proportion was > 60%, the plot/stand was considered “*severely declining*”.

In the early summer of 2019, we used a plant canopy analyzer LAI-2200C with a half view cap attached to the optical sensor to quantify the leaf area index (LAI) in the 12 stands in the Orléans and Vierzon forests. More than 50 measurements were carried out at each plot at twilight below the canopy along two diagonal transects; these values were then compared with above-canopy readings taken outside the plot. We applied an ellipsoidal post-processing correction to the first three zenith angles and used the FV2200 software to compute LAI by the gap fraction method. Then, in October 2020, we used a Bitterlich relascope with an opening angle corresponding to counting factor  $n^{\circ} 1$  (ratio 1/50) with a mean plot area of about 0.3 ha (Bouget *et al.*, submitted) to characterise the woody resources in each of the 18 plots in the Orléans and Vierzon forests. For each tree, we recorded its status (*i.e.*, living tree, standing dead tree (snag) or downed dead tree (log)), decay stage, tree species and diameter at breast height (DBH). We defined the mortality rate as the basal area of standing and lying deadwood over the total basal area of all the recorded trees (*i.e.*, the sum of both living and dead trees). We calculated the overall volume of living trees and deadwood. For deadwood, we calculated the volume for each status (standing or downed deadwood), decay stage (slightly vs. highly decayed) and diameter class (deadwood DBH < 40 cm vs.  $\geq$  40 cm). We compiled all this information (*i.e.*, status, species, decay stage and DBH) to calculate deadwood diversity. Finally, we used

the dbFD function from the FD R-package to calculate the mean status value of the woody resources and the dispersion value for each plot, based on an ordinal scale (*i.e.*, living trees = 3, snags = 2, logs = 1). For more information, see <https://doi.org/10.5281/zenodo.7816954>.

### **Insect sampling**

We hung two types of traps in each selected tree: one green multi-funnel trap (ChemTica Internacional, San José, Costa Rica) with 12 fluon-coated funnels, and one cross-vane flight interception trap (Polytrap<sup>TM</sup>). The first type is used to sample borers like *Agrilus* (Rassati *et al.*, 2019); the experiment was initially designed to sample the community of borers along the decline gradient in oak stands (Le Souchu, Bouget & Sallé, 2024). This type of trap is also efficient for sampling guilds of foliage-associated insects (Sallé *et al.*, 2020; Vincent *et al.*, 2020). The second type of trap is commonly used in forests to sample saproxylic beetles (Bouget *et al.*, 2008).

Both types of traps were suspended among the lower branches in the canopy (*i.e.*, approximately 10 – 15 m above the ground). The collectors were filled with a 50 % (v/v) monopropylene glycol - water solution with a drop of detergent. The traps were in place from the end of March to the beginning of September 2019, during the insects’ activity period, and they were emptied every month.

### **Identification and ecological trait list**

All sampled Hymenoptera were sorted and identified to the family or superfamily level, according to the identification key by Goulet and Huber (1993). Then the specimens were sent to taxonomical experts who identified them to the genus, species or morphospecies level. Only the Cynipidae and Figitidae were not identified at a lower taxonomic level.

We arranged the taxa into eight larval trophic guilds: gall-inducers, carnivorous, parasitoids, oak-associated phyllophagous larvae, other phyllophagous larvae, phytophagous larvae (*i.e.* feeding on plant parts other than leaves, for example, seeds), social polyphagous larvae, xylophagous larvae and pollinivorous/nectarivorous larvae. Preferred larval habitat (larval nesting guild) was also considered, when known. Taxa were divided into gall-nesters (gall-inducers and their inquiline parasitoids), soil-nesters, stem-nesters (generally in hollow plant stems) and wood-nesters. For the latter three guilds, we separated the specialists (*spe.*) from the generalists (*gen.*), nesting in wood and/or soil and/or stems. Specialist wood-nesters were considered analogous to saproxylic taxa (Jonsell *et al.*, 2023).

### Data analysis

All analyses and graphs were performed in R, version 4.1.1 (R Core Team, 2021). We used the *ggplot2* R-package (Wickham, 2016) to produce the figures. Unless otherwise stated, analyses were realised with the Hymenoptera community collected at the plot level, and the proportion of declining trees at both plot and stand scales. The figures with stand decline levels are included in the body of the present article since they are more informative than the figures with plot decline levels, which are available in the Supplementary Data (Annexe 4).

Some specimens of Cynipidae, Figitidae, Halictidae, Andrenidae, Pteromalidae, Encyrtidae and Platygasteridae were not identified, either because of a lack of expertise or because the specimens were too damaged for identification. These unidentified specimens were removed from the community analyses.

To extrapolate the species richness for the whole community (*i.e.*,  $\gamma$ -diversity) and for each decline category, we first plotted species rarefaction curves (functions *iNEXT* and *ggiNEXT*, *iNEXT* R-package; Hsieh *et al.*, 2016) and calculated Chao, Jackknife, Jackknife 2 and Bootstrap diversity indices (function *specpool*, *vegan* R-package; Oksanen *et al.*, 2022). We used the additive diversity partitioning method (Lande, 1996; Crist *et al.*, 2003) to evaluate the contribution of  $\alpha$ - and  $\beta$ -diversity to the  $\gamma$ -diversity of canopy-dwelling Hymenoptera over the entire sampled area (function *adipart*, *index* = "richness", 1,000 permutations, *vegan* R-package). We tested whether observed species richness differed from the one we expected by chance (null hypothesis). At the plot scale, we used three levels of differentiation: plot, plot decline category and the whole sampled area.  $\alpha$  plot corresponds to the average species diversity per plot,  $\beta$  plot to the diversity among plots and  $\beta$  *cat\_plot* to the diversity among plot decline categories.  $\gamma$ -diversity is the sum of  $\alpha$  plot,  $\beta$  plot and  $\beta$  *cat\_plot* ( $\gamma = \alpha \text{ plot} + \beta \text{ plot} + \beta \text{ cat\_plot}$ ). At the stand scale, we used a similar approach except that four levels of differentiation were included: plot, stand, stand decline category and the whole sampled area. In addition, we separated  $\beta$ -diversity (Sorensen dissimilarity index) between plots, stands, decline categories and pairs of decline categories into  $\beta$ -turnover, *i.e.*, species replacement (Simpson dissimilarity index) and  $\beta$ -nestedness (nestedness-resultant fraction of Sorensen dissimilarity) (function *beta.multi*, Sorensen family, *betapart* R-package; Baselga, 2010; Baselga & Orme, 2012).

We assessed the effect of oak decline on the abundance and species richness of the overall community, of each taxonomic family (when  $n > 30$  ind.), and on the abundance of each taxa (when  $n > 30$  ind.). We also assessed the oak-decline effect on each guild (*i.e.*, larval trophic

guilds and nesting guilds). To do this, we used generalised linear mixed-effects models (GLMMs; function `glmer`, `glmer.nb` or `lmer`, `lme4` R-package; Bates *et al.*, 2022) fitted for the Poisson family, the negative binomial family or the log-normal distribution (*i.e.*, log-transformed response). We first selected the best suited family distribution with the `fitdistrplus` R-package (function `fitdist` and `gofstat`; Delignette-Muller & Dutang, 2015). We then performed GLMMs with either abundance or species richness at both scales (plot and stand). To adjust the decline variable to our dataset, we used linear and quadratic equations. We added forest and stand as nested random effects on the intercept in the mixed models to account for repeated measurements and the spatial configuration of the sampling design. Since some traps were not continuously functional, for example, because they fell from the tree, we also added an offset of the log-number of effective traps across the entrapment season, weighted by the efficacy of each type of trap. To assess model quality, we used marginal  $R^2$  (function `R2`, performance R-package; Lüdtke *et al.*, 2021). We used the differences in AICc scores (function `AICc`, `AICcmodavg` R-package; Mazerolle, 2023) to compare the fit among models. When the linear and quadratic models were undifferentiated, we only show the results for the simplest one, *i.e.*, the linear model. We also used the `indicpecies` R-package (function `multipatt`, `func = "IndVal.g"`, 1,000 permutations) to identify indicator species for healthy, moderately-declining and severely-declining stands and plots (Dufrene & Legendre, 1997; De Cáceres & Legendre, 2009; De Cáceres *et al.*, 2010).

In a second step, we implemented Structural Equation Modelling (SEM, `piecewiseSEM` R-package; Lefcheck, 2016) to evaluate the cascading effects of tree decline (*i.e.*, the proportion of declining trees) and tree

mortality (*i.e.*, the proportion of dead trees) on taxonomic families and ecological guilds through changes in canopy closure (LAI) and deadwood resources. SEM was used only for the plots located in the Orléans and Vierzon forests. LAI was originally measured in 12 plots in the Orléans and Vierzon forests, and correlated strongly with tree decline rate at the stand scale (Figure S1). Consequently, in order to avoid excluding additional plots in the SEM analysis, we extrapolated LAI from the tree decline rate in the six remaining plots using the equation of the regression curve (Figure S1). We studied Hymenoptera responses through (i) the abundance of each taxonomic family, and (ii) the abundance and species richness of each ecological guild (see above). Response variables that did not respect assumptions of residual normality and homoscedasticity for linear regressions were log-transformed. In addition, in a first set of mixed models, we added forest identity (*i.e.*, Orléans or Vierzon) as a random effect in the `lmer` function from `lme4` R-package. We finally deleted this random effect since it was redundant with the fixed effects and caused model non-convergence. Finally, we used a linear model with the `lm` function. Several plots were installed close to wetlands, so we added this information to the models as a fixed effect since the characteristic might affect soil-nesters and phyllophagous species associated with plants in the herbaceous and shrub layers. We also added an offset term of the log-number of effective traps across the entrapment season to our models. Finally, since we tested 14 predictors in SEMs to assess the cascading effects of oak decline on each canopy-dwelling Hymenoptera community metric (*i.e.*, multiple tests), we adjusted the p.value to avoid an increased risk of type I errors and only considered effects for which p.values were lower than 0.0036 (*i.e.*, 0.05/14).

RESULTS

The community of canopy-dwelling Hymenoptera

We collected 19,289 individuals, belonging to 54 families and 918 taxa (Figure 10; Table S2). The most abundant families were the Ichneumonidae (22% of the specimens), the Cynipidae (22%) and the Perilampidae (14%), while the most diverse were the Ichneumonidae (321 taxa), the Braconidae (121) and the Tenthredinidae (88) (Figure 10). The dominant species was the chalcid *Perilampus ruficornis* (F.) (2,614 individuals), followed by the ant *Dolichoderus quadripunctatus* (L.), the common wasp *Vespula vulgaris* (L.) (647 ind.), and the halictid

*Lasioglossum pallens* (Brullé) (605 ind.). Most of the community was composed of singletons (344 taxa) and doubletons (129), and only 198 taxa occurred with more than ten individuals (Table S2). Several species cited for the first time in France were sampled, especially members of the Ichneumonidae family (Table S2). We also collected 35 bee species registered on Worldwide or European Red Lists (Table S2). Among them, three species were near-threatened: *Andrena fulvida* Schenck, *Lasioglossum monstificum* (Morawitz) and *Lasioglossum sexnotatum* (Kirby). The other species were classified as either “data deficient” (13 spp.) or “of least concern” (19 spp.).

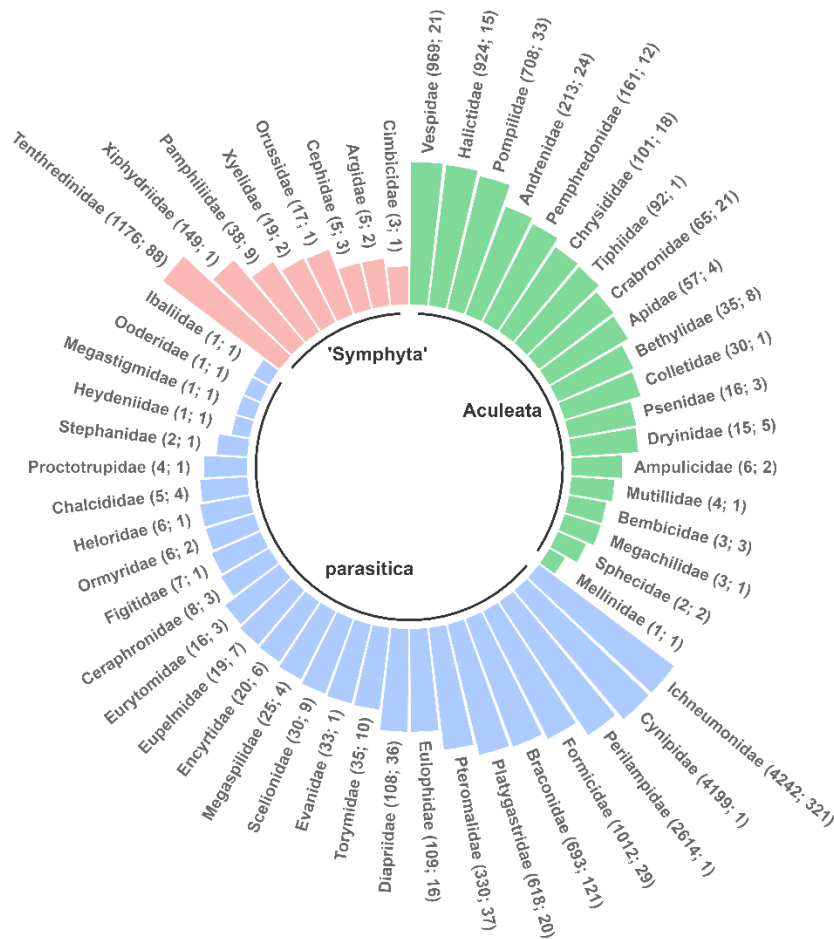


Figure 10. Overview of the abundances (log-transformed) of the Hymenoptera families sampled in oak canopies. Families are arranged in three taxonomic groups: 'Symphyta', Apocrita Aculeata and Apocrita parasitica. Numbers between brackets indicate the number of individuals and the number of taxa identified for each family.

The activity of most families peaked in the spring (Figure S2), and the community was the most abundant (64% of total specimens) in April. Species richness was more evenly distributed throughout the sampling period, but also peaked in April (48% of all taxa). Overall, the green multi-funnel traps clearly outperformed the flight interception traps (93% vs. 7% of total abundance, 94% vs. 28% of all taxa) (Figure S3); for each guild and family, both abundance and species richness were higher in the multi-funnel traps.

According to our species-diversity estimators (Table 2), there should have been between 1,074 and 1,505 species in the entire sampled area. We collected between 61% and 85% of these estimations, and consequently, the

rarefaction curve for the whole community barely approached an asymptote (Figure 11). Both moderately declining and severely declining plots and stands were predicted to shelter slightly more taxa than healthy ones (Table 2, Figure 11, Table S3, Figure S4). The communities in healthy and severely declining stands were clearly distinct, but both were partially similar to those in moderately declining stands (Figure 12). At the plot scale, a similar pattern was observed, although the divergence was less marked (Figure S5). Consequently, the differences between decline categories were significant at both the plot (PERMANOVA,  $F = 2.49$ ,  $df = 2$ ,  $R^2 = 0.11$ ,  $p = 0.001$ ) and stand scales (PERMANOVA,  $F = 3.76$ ,  $df = 2$ ,  $R^2 = 0.16$ ,  $p = 0.001$ ).

**Table 2.** Species diversity estimators for the overall community and for each category of stand decline in three temperate oak forests (21 stands and 42 plots).

Stand status	Observed species richness	Number of plots	Chao	Jackknife 1	Jackknife 2	Bootstrap	Range
All stands	918	42	1,407 ± 70	1,279 ± 65	1,505	1,074 ± 32	1,074 - 1,505
Healthy	501	14	943 ± 79	742 ± 76	909	604 ± 37	604 - 943
Moderately declining	629	16	943 ± 51	891 ± 76	1,041	745 ± 39	745 - 1,041
Severely declining	532	12	898 ± 61	783 ± 78	940	641 ± 35	641 - 940

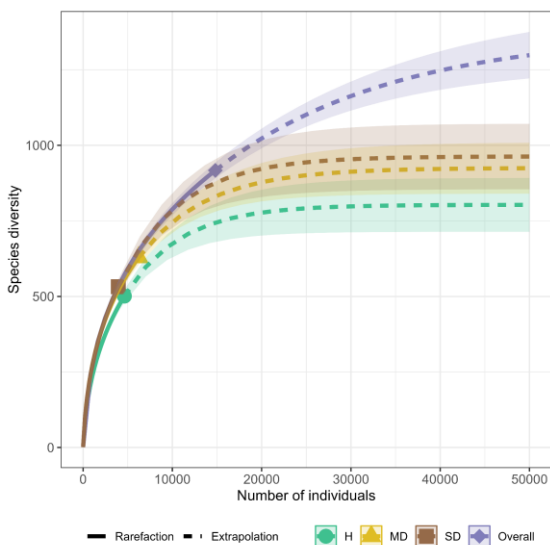
**Table 3.** Overall  $\beta$ -diversity,  $\beta$  turnover and  $\beta$  nestedness between pairs of stand-decline category. Overall  $\beta$ -diversity corresponds to Sorensen dissimilarity,  $\beta$  turnover to Simpson dissimilarity and  $\beta$  nestedness to the difference between Sorensen and Simpson dissimilarity. H = healthy stands, MD = moderately declining stands, SD = severely declining stands.

	Overall $\beta$ -diversity	$\beta$ turnover	$\beta$ nestedness
Among plots	0.95	0.93 (97.89%)	0.02 (2.11%)
Among stands	0.89	0.85 (95.51%)	0.04 (4.49%)
Among categories of stand decline	0.47	0.41 (87.23%)	0.06 (12.77%)
Between H and MD stands	0.37	0.29 (78.38%)	0.08 (21.62%)
Between MD and SD stands	0.38	0.32 (84.21%)	0.06 (15.79%)
Between H and SD stands	0.42	0.40 (95.24%)	0.02 (4.76%)

**Contribution of  $\alpha$ - and  $\beta$ -diversity to  $\gamma$ -diversity**

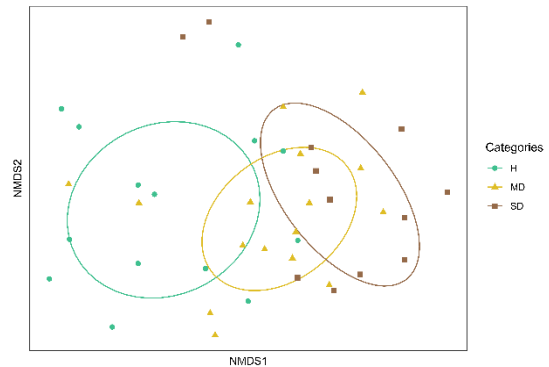
The additive partitioning of species richness showed that, at the plot scale,  $\beta$  plot did not show any significant difference between observed and expected richness (Figure S6). At the stand scale, the observed richness of  $\beta$  plot was significantly lower than expected (Figure 13), while observed  $\beta$  stand was similar to predicted  $\beta$  stand. Conversely, decline categories contributed largely to  $\gamma$ -diversity. Observed  $\beta$  cat\_plot and  $\beta$  cat\_stand were significantly higher than expected and respectively represented 39% and 40% of the  $\gamma$ -diversity.

Overall  $\beta$ -diversity was mainly due to species turnover, among all plots and stands (Table 3), and between each pair of plots (Table S4) and stand decline categories (Table 3). At the plot scale,  $\beta$  nestedness was very low. At the stand scale, however,  $\beta$  nestedness was a significant part of the  $\beta$ -diversity between moderately declining stands and healthy ones (22%), as well as between moderately and severely declining stands (16%).

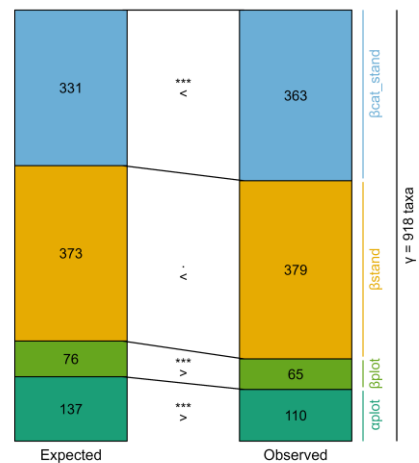


**Figure 11.** Rarefaction curves for canopy-dwelling Hymenoptera from the three forests, 21 stands and 42 plots. H = healthy stands, MD = moderately

declining stands, SD = severely declining stands, Overall = all stands. See main text for details on stand decline categories.



**Figure 12.** NMDS ordination (k = 3, stress = 0.18) of species composition per plot, grouped by stand decline category. H = healthy stands, MD = moderately declining stands, SD = severely declining stands. Species with fewer than 10 individuals were removed from the analysis. See main text for details on stand decline categories.



**Figure 13.** Global additive partitioning of species richness of the canopy-dwelling Hymenoptera in the three oak forests, at plot and stand scales. Four levels are represented:  $\alpha$  plot (within plot),  $\beta$  plot (among plots),  $\beta$  stand (among stands) and  $\beta$  cat\_stand (among levels of stand decline). Significance levels correspond to the difference between expected and observed values, with \*\*\*:  $p < 0.001$ ; . :  $p < 0.1$ .

### Indicator species

One species was associated with healthy plots, 11 with moderately declining plots and 11 with severely declining plots (Table S5). At the stand scale, five species were associated with healthy stands, five with moderately declining stands and seventeen with severely declining stands (Table S6). Four species were indicators at both plot and stand scales. The majority of the indicators were parasitoids. Several sawflies that feed on non-oak host plants were also indicators of severely declining stands, and a few species with pollinivorous/nectarivorous larvae were indicators of moderately declining plots.

### The effect of oak decline on ecological guilds and taxonomic families and taxa

Neither the abundance nor the species richness of the community of canopy-dwelling Hymenoptera was influenced by the extent of the decline. However, contrasting effects were observed among guilds, taxonomic families and taxa (Tables 4 & 5, Figure S7). For larval trophic guilds, the abundance of pollinivorous/nectarivorous and polyphagous species increased with decline severity, while those of xylophagous species decreased (Table 3). Parasitoid species were more abundant at intermediate levels of decline (40% of declining trees, Figure S7). Carnivorous and polyphagous taxa also became more diverse as decline severity increased (Table 5). For larval habitat guilds, oak decline only slightly affected the abundance of gall-nesting taxa, while the abundance of both specialist wood-nesters and specialist soil-nesters was promoted (Table 4). Decline also promoted the diversity of generalist soil-, wood- and stem-nesters (Table 5).

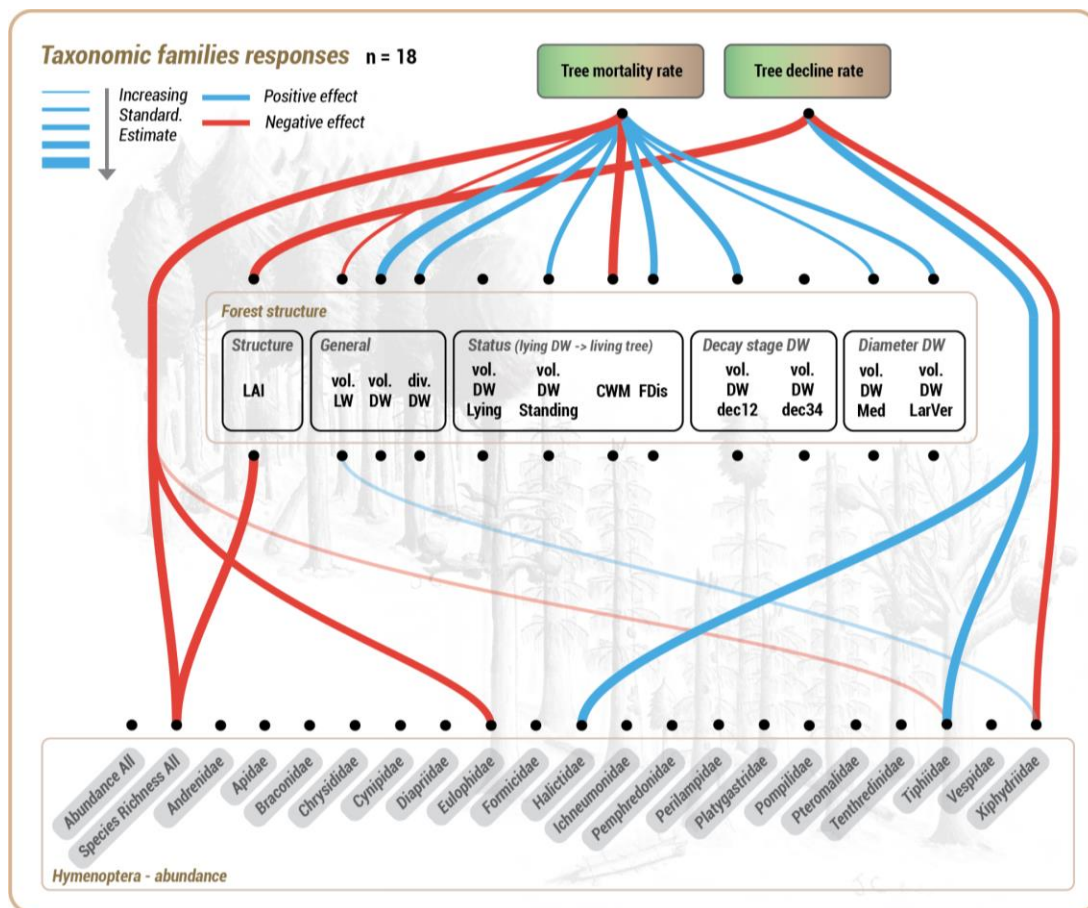
For taxonomic groups, as some guilds were composed of a single family, or sometimes a single species, the effect of oak decline on

these families concurred with the effect on the guilds (e.g., Xiphydriidae, *Xiphydria longicollis* (Geoffroy) for xylophagous taxa and Cynipidae for gall-inducers) (Tables 4 & 5). Consistent results were also observed for the families making up the majority of a guild, like the Formicidae (polyphagous), the Halictidae (pollinivorous/nectarivorous) and the Vespidae (carnivorous). In addition, the abundance of Evaniidae (*Brachygaster minuta* (Olivier)), Pamphilidae and Tiphidae (*Tiphia femorata* F.) was promoted with decline severity. This was also true for Pamphilidae diversity. Conversely, the Perilampidae (*P. ruficornis*) were negatively affected by decline, and the abundance of Ichneumonidae peaked at intermediate levels of decline (approx. 50% of declining trees, Table 4). At the species level, the abundance of 18 species out of the 83 tested was influenced by oak decline, either positively (5 species), negatively (4) or non-linearly (9). Eleven of them were parasitoids / hyperparasitoids (Table 4, Figure S7). Two species of ants (*D. quadripunctatus*, *Myrmecina graminicola* (Latreille)) were also promoted by intermediate or high levels of decline. The SEM showed that tree mortality promoted the abundance and diversity of deadwood habitats and that tree decline markedly reduced LAI (Figures 14 & 15). Tree mortality rate negatively affected overall species richness, the abundance of the Eulophidae and, to a lesser extent, that of the Tiphidae (Figure 14). Tree decline rate also had direct impacts and promoted both the Halictidae and the Tiphidae, but reduced Xiphydriidae abundance. Few effects on taxonomic guilds were mediated by changes in forest structure (Figure 14). The most notable effect was the positive effect of tree decline rate on the overall species richness of Hymenoptera mediated by its negative impact on LAI (Figure 14).

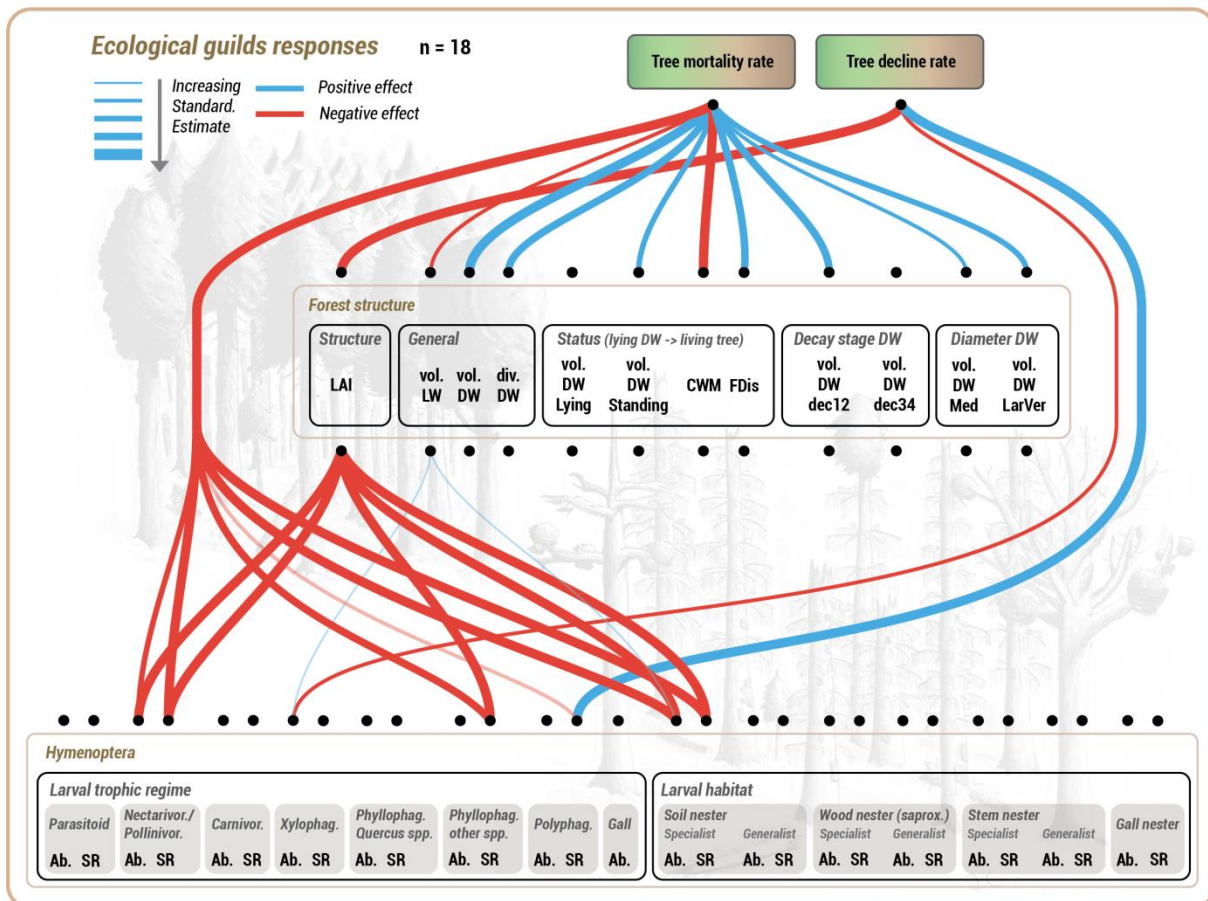


Tree mortality and decline rates also had direct effects on ecological guilds (Figure 15). An increasing tree mortality rate reduced the abundance and species richness of nectarivorous/pollinivorous species, and the species richness of non-oak phyllophagous, polyphagous and soil-nesting species. As mentioned above, tree decline rate negatively affected the abundance of xylophagous Hymenoptera (Xiphydriidae), but also promoted the species richness of polyphagous species. Nonetheless, the most important impact of tree decline rate was mediated by the reduction in LAI which promoted the species richness of non-oak phyllophagous species, and both the species richness and

abundance of nectarivorous/pollinivorous and specialist soil-nesting taxa. LAI impacts on guilds were consistently similar to those of tree mortality, leading to opposite effects of tree decline and tree mortality on ecological guilds (Figure 15). For the overall community, as well as for nectarivorous/pollinivorous and non-oak phyllophagous taxa, species richness consistently decreased when LAI increased, and was always low when tree mortality rate was high (Figure S8). Finally, changes in deadwood resources, mediated by tree mortality, only marginally influenced xylophagous taxa and had no impact on the other ecological guilds (Figure 15).



**Figure 14.** Results of the Structural Equation Modelling (SEM) for the effects of oak decline on the abundance of the main Hymenoptera taxonomic families through changes in forest structure. Since we tested 14 predictors, we used 0.0036 as the p-value (0.05/14). The transparent lines had a p-value below 0.05 but above 0.0036 and help to explain the response variables in the multiple regression models. LAI: leaf area index, vol.: volume, DW: deadwood, LW: living wood, CWM: community-weighted mean trait value, FDis: functional diversity, Med: medium-sized, LarVer: large and very large, dec12: low level of decay, dec34: high level of decay.



**Figure 15.** Results of the Structural Equation Modelling (SEM) for the effects of oak decline on Hymenoptera ecological guilds through changes in forest structure. Since we tested 14 predictors, we used 0.0036 as the p.value (0.05/14). See the caption for Figure 14 for complementary information.

**DISCUSSION**

**The community of canopy-dwelling Hymenoptera in temperate oak forests**

With more than 150,000 species described worldwide, Hymenoptera are one of the most diverse orders of insects (Huber, 2017; Aberlenc, 2020). In our study, we identified 918 taxa, indicating that the community of Hymenoptera dwelling in the canopy of the oak stands was particularly diverse. As a comparison, with the same sampling design, in the same plots and at the same time, we collected approximately 97,000 Coleoptera and 10,000 Hemiptera, and identified 562 and 169 taxa respectively (unpubl. data). In agreement with earlier predictions (Forbes *et al.*, 2018), these results suggest that the

community of Hymenoptera could be one of the most diverse, if not the most diverse, community of arthropods in temperate oak forests.

We collected numerous phyllophagous and gall-inducing species (Table S2), which supports using green multi-funnel traps to collect foliage-feeding arthropods (Sallé *et al.*, 2020). With the same traps, we also collected a wide diversity of parasitoids and predators, which might have been attracted by the green colour, indicative of potential hunting grounds for their hosts and prey. For example, the most common species in our sampling, *P. ruficornis*, is a hyperparasitoid that frequently parasitises leaf-chewing caterpillars and cynipids (Mitroiu & Koutsoukos, 2023). We also collected several phytophagous species that feed on oak foliage

**Table 4.** Effect of the proportion of declining oak trees (plot or stand decline) on the abundance of oak-dwelling Hymenoptera, and on the abundance of guilds (larval trophic guilds, larval nesting guild, saproxylic guild), families (abundance > 30 ind.) and taxa (abundance > 30 ind.). GLMMs were fitted for the negative binomial family (NB), the Poisson family (P) or the log-normal family (Log), with forest and stand as random effects. Models with either linear or quadratic decline variables were tested.  $\Delta$ AICc = AICc (decline model) – AICc (null model). The best model between plot and stand scales is highlighted in bold. Only significant relationships are shown.

Community / taxa	Abund.	Dist. fam.	Plot decline					Stand decline				
			Delta AICc	Estimate	S. E.	z or t value	Marginal R <sup>2</sup>	Delta AICc	Estimate	S. E.	z or t value	Marginal R <sup>2</sup>
<b>Overall community</b>	19,282	Log	2.72	-	-	-	-	2.09	-	-	-	-
<b>Larval trophic guilds</b>												
Gall-inducer	4,199	Log	<b>-4.29</b>	<b>d1. 1.74 ns</b> <b>d2. -3.06 ns</b>	<b>1.7</b> <b>1.9</b>	<b>1.01</b> <b>-1.65</b>	<b>0.20</b>	<b>-5.15</b>	<b>d1. 2.44 ns</b> <b>d2. -4.06 .</b>	<b>2.0</b> <b>2.2</b>	<b>1.22</b> <b>-1.85</b>	<b>0.24</b>
Parasitoid	9,904	Log	1.75	-	-	-	-	<b>-6.35</b>	<b>d1. 1.49 *</b> <b>d2. -2.25 **</b>	<b>0.7</b> <b>0.7</b>	<b>2.23</b> <b>-3.12</b>	<b>0.12</b>
Pollinivorous/Nectarivorous	1,246	Log	<b>-3.05</b>	<b>d1. 3.19 *</b> <b>d2. - 2.74 .</b>	<b>1.5</b> <b>1.6</b>	<b>2.13</b> <b>-1.72</b>	<b>0.07</b>	<b>-4.30</b>	<b>1.56 *</b>	<b>0.6</b>	<b>2.63</b>	<b>0.15</b>
Polyphagous	1,281	NB	<b>-9.35</b>	<b>1.29 ***</b>	<b>0.1</b>	<b>113.57</b>	<b>0.19</b>	-3.99	<b>1.22 ***</b>	<b>0.1</b>	<b>112.82</b>	<b>0.14</b>
Xylophagous	149	NB	<b>-3.51</b>	<b>-3.47 *</b>	<b>1.5</b>	<b>-2.33</b>	<b>0.35</b>	2.57	-	-	-	-
<b>Larval nesting guilds</b>												
Gall nest	5,090	Log	0.72	-	-	-	-	<b>-5.24</b>	<b>d1. 3.05 ns</b> <b>d2. -4.55 *</b>	<b>2.0</b> <b>2.2</b>	<b>1.55</b> <b>-2.12</b>	<b>0.25</b>
Spe. Soil nesters	1,384	NB	0.16					<b>-4.60</b>	<b>0.75 ***</b>	<b>0.01</b>	<b>101.35</b>	<b>0.04</b>
Spe. Wood nesters	1,866	Log	<b>-3.07</b>	<b>0.74 *</b>	<b>0.3</b>	<b>2.59</b>	<b>0.10</b>	<b>-2.67</b>	<b>0.85 *</b>	<b>0.3</b>	<b>2.49</b>	<b>0.11</b>
<b>Families</b>												
Cynipidae	4,199	Log	<b>-4.29</b>	<b>d1. 1.74 ns</b> <b>d2. -3.06 ns</b>	<b>1.7</b> <b>1.9</b>	<b>1.01</b> <b>-1.65</b>	<b>0.20</b>	<b>-5.15</b>	<b>d1. 2.44 ns</b> <b>d2. -4.06 .</b>	<b>2.0</b> <b>2.2</b>	<b>1.22</b> <b>-1.85</b>	<b>0.24</b>
Evanidae	33	P	-3.13	<b>2.87 **</b>	<b>1.1</b>	<b>2.74</b>	<b>0.15</b>	<b>-11.88</b>	<b>5.03 ***</b>	<b>1.3</b>	<b>3.97</b>	<b>0.35</b>
Formicidae	1,339	NB	<b>-8.98</b>	<b>1.23 ***</b>	<b>0.1</b>	<b>113.00</b>	<b>0.18</b>	-3.35	<b>1.14 **</b>	<b>0.1</b>	<b>109.721</b>	<b>0.13</b>

Table 4 continued

Community / taxa	Abund.	Dist. fam.	Plot decline					Stand decline				
			Delta AICc	Estimate	S. E.	z or t value	Marginal R <sup>2</sup>	Delta AICc	Estimate	S. E.	z or t value	Marginal R <sup>2</sup>
Halictidae	924	Log	<b>-3.94</b>	<b>d1. 3.81 *</b>	<b>0.6</b>	<b>2.17</b>	<b>0.06</b>	<b>-4.90</b>	<b>1.82 *</b>	<b>0.7</b>	<b>2.70</b>	<b>0.12</b>
				<b>d2. -3.25 .</b>	<b>0.6</b>	<b>-1.75</b>						
Ichneumonidae	4,242	Log	3.89	-	-	-	-	<b>-4.46</b>	<b>d1. 2.24 **</b>	<b>0.7</b>	<b>3.40</b>	<b>0.11</b>
				-	-	-	-		<b>d2. -2.37 **</b>	<b>0.7</b>	<b>-3.33</b>	
Pamphiliidae	38	NB	-1.55	-	-	-	-	<b>-4.77</b>	<b>3 *</b>	<b>1.1</b>	<b>2.66</b>	<b>0.21</b>
Perilampidae	2,614	NB	-6.30	-1.72 **	0.5	-3.24	0.38	<b>-9.87</b>	<b>-2.67 *</b>	<b>0.8</b>	<b>-3.45</b>	<b>0.42</b>
Tiphiidae	92	P	<b>-2.44</b>	<b>2.39 *</b>	<b>1.1</b>	<b>2.21</b>	<b>0.05</b>	<b>-2.17</b>	<b>4.24 *</b>	<b>1.9</b>	<b>2.29</b>	<b>0.12</b>
Xiphydriidae	149	NB	<b>-3.51</b>	<b>-3.47 *</b>	<b>1.5</b>	<b>-2.33</b>	<b>0.35</b>	2.57	-	-	-	-
<b>Taxa</b>												
<i>Agrypon flaveolatum</i>	32	P	<b>-2.63</b>	<b>-2.18 *</b>	<b>1.1</b>	<b>-2.00</b>	<b>0.11</b>	2.32	-	-	-	-
<i>Bassus sp.1</i>	38	NB	<b>-4.54</b>	<b>d1. 9.06 *</b>	<b>3.5</b>	<b>2.58</b>	<b>0.36</b>	0.07	-	-	-	-
				<b>d2. -12.59 **</b>	<b>4.7</b>	<b>-2.67</b>						
<i>Brachygaster minuta</i>	33	P	-3.13	2.87 *	1.1	2.74	0.15	<b>-11.88</b>	<b>5.03 ***</b>	<b>1.3</b>	<b>3.97</b>	<b>0.35</b>
<i>Ctenopelmatinae sp.1</i>	88	P	<b>-86.47</b>	<b>d1. 41.56 ***</b>	<b>8.3</b>	<b>4.99</b>	<b>0.53</b>	1.88	-	-	-	-
				<b>d2. -51.48 ***</b>	<b>11.3</b>	<b>-4.55</b>						
<i>Ctenopelmatinae sp.7</i>	73	P	<b>-20.70</b>	<b>2.92 ***</b>	<b>0.7</b>	<b>4.45</b>	<b>0.18</b>	2.41	-	-	-	-
<i>Deuteraenia vechti</i>	44	P	<b>-6.11</b>	<b>-3.05 *</b>	<b>1.2</b>	<b>-2.62</b>	<b>0.14</b>	0.11	-	-	-	-
<i>Dolichoderus quadripunctatus</i>	718	NB	<b>-6.30</b>	<b>1.49 *</b>	<b>0.5</b>	<b>3.06</b>	<b>0.18</b>	-3.30	1.34 *	0.6	2.38	0.12
<i>Earinus elator</i>	180	NB	2.53	-	-	-	-	2.56	-	-	-	-
<i>Earinus gloriatorius</i>	43	NB	<b>-4.19</b>	<b>d1. 7.77 ***</b>	<b>1.7</b>	<b>4.50</b>	<b>0.21</b>	2.57	-	-	-	-
				<b>d2. -9.29 ***</b>	<b>2.0</b>	<b>-4.73</b>						
<i>Empria tridens</i>	30	P	<b>-2.72</b>	<b>-2.18 *</b>	<b>0.9</b>	<b>-2.33</b>	<b>0.11</b>	1.07	-	-	-	-
<i>Macrocentrus nitidus</i>	42	NB	<b>-3.08</b>	<b>d1. 5.12 ***</b>	<b>1.2</b>	<b>4.15</b>	<b>0.24</b>	-0.01	-	-	-	-
				<b>d2. -7.78 ***</b>	<b>1.6</b>	<b>-4.98</b>						

Table 4 continued

Community / taxa	Abund.	Dist. fam.	Plot decline					Stand decline				
			Delta AICc	Estimate	S. E.	z or t value	Marginal R <sup>2</sup>	Delta AICc	Estimate	S. E.	z or t value	Marginal R <sup>2</sup>
<i>Myrmecina graminicola</i>	39	P	<b>-10.86</b>	<b>d1. 12.48 **</b>	<b>3.8</b>	<b>3.29</b>	<b>0.30</b>	-3.03	d1. 9.87 **	3.7	2.64	0.21
				<b>d2. -12.13 **</b>	<b>4.0</b>	<b>-3.04</b>			d2. -9.68 *	4.1	-2.39	
<i>Perilampus ruficornis</i>	2,614	NB	-8.50	d1. 2.00 ***	0.1	131.40	0.38	<b>-22.79</b>	<b>d1. 3.53 ***</b>	<b>0.1</b>	<b>124.97</b>	<b>0.67</b>
				d2. -4.36 ***	0.1	-287.19			<b>d2. -7.43 ***</b>	<b>0.1</b>	<b>-262.53</b>	
<i>Priocnemis perturbator</i>	38	P	<b>-4.30</b>	<b>d1. 9.73 *</b>	<b>3.9</b>	<b>2.47</b>	<b>0.17</b>	1.33	-	-	-	-
				<b>d2. -8.37 *</b>	<b>3.9</b>	<b>-2.16</b>						
<i>Strongylogaster multifasciata</i>	52	P	<b>-12.98</b>	<b>d1. 15.97 **</b>	<b>4.7</b>	<b>3.40</b>	<b>0.31</b>	-1.43	-	-	-	-
				<b>d2. -11.87 **</b>	<b>3.5</b>	<b>-3.39</b>						
<i>Tiphia femorata</i>	92	P	<b>-2.44</b>	<b>2.39 *</b>	<b>1.1</b>	<b>2.21</b>	<b>0.04</b>	<b>-2.17</b>	<b>4.24 *</b>	<b>1.9</b>	<b>2.29</b>	<b>0.12</b>
<i>Vespa crabro</i>	240	NB	<b>-3.70</b>	<b>1.61 *</b>	<b>0.7</b>	<b>2.43</b>	<b>0.10</b>	-0.27	-	-	-	-
<i>Xiphydria longicollis</i>	149	NB	<b>-3.51</b>	<b>-3.47 *</b>	<b>1.5</b>	<b>-2.33</b>	<b>0.35</b>	2.57	-	-	-	-
<i>Xorides praecatorius</i>	30	P	1.37	-	-	-	-	<b>-3.07</b>	<b>d1. 9.88 *</b>	<b>3.9</b>	<b>2.53</b>	<b>0.22</b>
									<b>d2. -9.82 *</b>	<b>4.0</b>	<b>-2.46</b>	

**Table 5.** Effect of the proportion of declining oak trees (plot or stand decline) on the species richness of oak-dwelling Hymenoptera, and on the species richness of guilds (larval trophic guilds, larval nesting guild, saproxylic guild) and families (abundance > 30 ind.). Only significant relationships are shown. See the caption for Table 3 for more information.

Community / taxa	Species richness	Dist. fam.	Plot decline					Stand decline				
			Delta AICc	Estimate	S. E.	z or t value	Marginal R <sup>2</sup>	Delta AICc	Estimate	S. E.	z or t value	Marginal R <sup>2</sup>
<b>Overall community</b>	918	Log	0.75	-	-	-	-	-0.97	-	-	-	-
<b>Larval trophic guilds</b>												
Carnivorous	70	P	<b>-3.60</b>	<b>0.57 *</b>	<b>0.23</b>	<b>2.54</b>	<b>0.05</b>	<b>-3.23</b>	<b>0.63 *</b>	<b>0.25</b>	<b>2.56</b>	<b>0.05</b>
Non-oak phyllophagous	86	Log	1.62	-	-	-	-	<b>-3.16</b>	<b>0.89 *</b>	<b>0.64</b>	<b>2.6</b>	<b>0.11</b>
Polyphagous	25	P	<b>-2.66</b>	<b>0.56 *</b>	<b>0.25</b>	<b>2.79</b>	<b>0.04</b>	<b>-3.24</b>	<b>0.66 *</b>	<b>0.28</b>	<b>2.40</b>	<b>0.05</b>
<b>Larval nesting guilds</b>												
Gen. Soil nesters	28	P	<b>-2.13</b>	<b>0.53*</b>	<b>0.24</b>	<b>2.19</b>	<b>0.03</b>	<b>-0.68</b>				
Gen. Stem nesters	32	P	<b>-2.92</b>	<b>0.58 *</b>	<b>0.24</b>	<b>2.39</b>	<b>0.04</b>	<b>-3.65</b>	<b>0.67 *</b>	<b>0.27</b>	<b>2.53</b>	<b>0.04</b>
Gen. Wood nesters	40	P	<b>-3.89</b>	<b>0.55 *</b>	<b>0.22</b>	<b>2.57</b>	<b>0.04</b>	<b>-2.72</b>	<b>0.55 *</b>	<b>0.24</b>	<b>2.32</b>	<b>0.03</b>
<b>Families</b>												
Formicidae	29	P	<b>-2.08</b>	<b>0.49 *</b>	<b>0.23</b>	<b>2.15</b>	<b>0.03</b>	-1.54	-	-	-	-
Pamphiliidae	9	P	<b>-4.51</b>	<b>2.00 **</b>	<b>0.69</b>	<b>2.89</b>	<b>0.12</b>	<b>-7.45</b>	<b>2.58 **</b>	<b>0.79</b>	<b>3.29</b>	<b>0.17</b>

(e.g., *Periclista* spp.) and oak pollen (e.g., *Andrena ferox* Smith, *L. pallens*), and saproxylic taxa known to develop in oak branches (i.e., *X. longicollis*) or to nest in standing deadwood and/or in branches (e.g., *D. quadripunctatus*, *Deuteragenia subintermedia* (Magretti)). We therefore expected to find all of these taxa in the canopy (e.g., Kampichler & Teschner, 2002, for gall-inducers). Conversely, we found several unexpected taxa in the canopy layer. For instance, we collected species that feed on plants in the herbaceous layer (e.g., *Strongylogaster multifasciata* (Geoffroy), a fern-feeder), as well as parasitoids of soil-dwelling grubs (i.e., *T. femorata*) or spiders (i.e., *Aporus unicolor* Spinola). We also sampled several uncommon or even rare species (e.g., *Chrysis equestris* Dahlbom, *Pamphilius balteatus* (Fallén), *Parascleroderma sulcatifrons* (Kieffer), Marhic & Noblecourt, pers. obs.), including three species of bees that are near-threatened at the European level (i.e., *A. fulvida*, *L. monstificum*, and *L. sexnotatum*; Nieto *et al.*, 2014), and several species new for France (e.g., *Gastrancistrus laticeps* Graham, *Spathius polonicus* Niezabitowski), or even Europe (i.e., *Plastanoxus evansi* Gorbatovsky). This highlights how little we still know about the composition and ecology of canopy-dwelling arthropods in general, and Hymenoptera in particular (Hilszczański, 2018; Sallé *et al.*, 2021), in temperate forests.

### **The effects of forest decline on the community, guilds and taxa of canopy-dwelling Hymenoptera**

Oak decline did not directly affect the abundance and richness of the community of canopy-dwelling Hymenoptera. However, it did markedly reshape its composition, which differed significantly along the decline gradient. Species turnover was the main component of these changes, as has been commonly observed (Soininen *et al.*, 2018),

while difference among decline categories was the main contributor to global diversity. The significant contribution of nestedness to the  $\beta$ -diversity between moderately declining stands and both healthy and severely declining stands is congruent with the NMDS results, and indicates that the community characteristic of an intermediate level of decline is composed of taxa from the other two levels rather than of specific taxa new to the community. Similarly, in a previous study, the species richness of canopy-dwelling beetles was not influenced by oak decline, although both their abundance and their biomass increased (Sallé *et al.*, 2020). Our result is nonetheless surprising since a recent meta-analysis indicates that forest Hymenoptera diversity (excluding ants) is generally promoted by disturbances like wildfires, windstorms and pest outbreaks (Viljur *et al.*, 2022). However, the meta-analysis also found that the magnitude of increase in species richness was quite variable among studies (Viljur *et al.*, 2022). In our case study, the decline effect was generally consistent between the two spatial scales considered (plot vs. stand), but the magnitude of the effects was sometimes different. This might reflect differences in foraging behaviour and habitat use among taxa and/or guilds.

Changes in community composition were driven by contrasting responses of taxa and ecological guilds to oak decline, supporting the importance of multi-taxonomic and multitrophic approaches in research on how environmental changes affect community structure (Seibold *et al.*, 2018). As expected from the literature (Gaston, 1991), the parasitoid guild was both the most diverse and the most abundant guild. Since parasitoids, and especially koinobionts, require a diversity of habitats to support the full assemblage of their hosts, they are highly sensitive to changes in habitat (Fraser *et al.*, 2007; Hilszczański, 2018; Jonsell *et al.*, 2023). Overall, in our study, they

exhibited quadratic relationships with decline levels, and were more abundant at intermediate levels of decline severity (*i.e.*, 40% of declining oaks). At the taxa level, a majority of species whose abundance was affected by decline also exhibited a similar pattern, with a peak of abundance at low or moderate levels of decline (*i.e.*, 30% to 60% of declining oaks). This suggests that a moderate decline may provide a greater diversity of habitats and trophic resources for parasitoids, as predicted, for instance, by the intermediate disturbance hypothesis (Grime, 1973; Horn, 1975). This overall trend might be further modulated by the host type of the parasitoid. We observed that both Tiphidae (*e.g.*, *T. femorata*) and Evanidae (*e.g.*, *B. minuta*), which parasitize chafers and cockroaches respectively, benefited from tree decline, while the parasitoids of defoliating or mining moths (*e.g.*, *Agrypon flaveolatum* (Gravenhorst), *Bassus* sp. 1, *Earinus gloriatorius* (Panzer), *Macrocentrus nitidus* (Wesmael), *P. ruficornis*; Mitroiu & Koutsoukos, 2023), were somewhat disadvantaged by high levels of decline. Further studies would be necessary to assess whether these effects depend on host type or are idiosyncratic species responses. It might also be interesting to investigate whether koinobionts are more responsive to forest decline than idiobionts. The other guild belonging to a higher trophic level, the carnivorous taxa, was promoted by oak decline. Disturbances can have highly contrasted effects on predators (Cours, Bouget, *et al.*, 2023). In our study, this guild included several taxonomic families such as Vespidae, Formicidae and Pempredonidae that prey on a wide range of taxa. The positive decline effect might result either from a higher abundance or accessibility of prey (Cours, Bouget, *et al.*, 2023), or from better habitat conditions. Further studies would be required to identify the factors underpinning this positive effect.

As expected, the abundance of pollinivorous/nectarivorous taxa increased with severity of decline. This is in line with previous studies showing that disturbances generally promote pollinators by providing more floral resources and nesting sites (Wermelinger *et al.*, 2017; Viljur *et al.*, 2022; Perlík *et al.*, 2023). Interestingly, however, the dominant family of pollinivorous/nectarivorous bees, Halictidae, was mostly represented by *L. pallens*, a soil-nesting bee which mainly feeds on oak pollen and consequently, does not rely on other floral resources (Herrmann *et al.*, 2003). Since the overall abundance of specialist soil-nesters was also promoted by stand decline, this suggests that soil conditions were potentially a more important driver of community change for the guild of pollinivorous/nectarivorous taxa than were floral resources in the herbaceous layer. The abundance and the diversity of polyphagous species were also enhanced by oak decline. This is congruent with the fact that ants, which dominated the guild of polyphagous species, are known to benefit from silvicultural practices leading to more open conditions (Tausan *et al.*, 2017; Grevé *et al.*, 2018; Cours, Bouget, *et al.*, 2023).

Oak decline promoted the abundance, but not the diversity, of specialist wood-nesters, *i.e.* of saproxylic taxa. Yet, the accumulation and diversification of deadwood resources and weakened hosts during forest dieback and decline events generally favour saproxylic taxa abundance and diversity (Beudert *et al.*, 2015; Kozák *et al.*, 2020; Cours *et al.*, 2022; 2023), including those dwelling in the canopy (Stone *et al.*, 2010; Sallé *et al.*, 2020; Le Souchu, Bouget & Sallé, 2024). This overall trend for the guild might be contradicted at the species level, since some saproxylic species can be negatively affected by forest dieback or decline (Vincent *et al.*, 2020). In line with this, the only xylophagous species in our survey *i.e.*, *X.*



*longicollis*, was negatively affected by decline severity. The larvae of this species bore into the branches of weakened broadleaved trees and are sometimes associated with oak decline (Dominik & Starzyk, 1988). Nonetheless, severe decline conditions may have reduced the amount of living branches in the canopy, thereby reducing the amount of breeding substrates for the species, as suggested by both the direct effect of tree decline rate, and the indirect effect of tree mortality on *X. longicollis* abundance.

The diversity of generalist stem-, wood- and soil-nesters was promoted by oak decline, while the species richness of the specialist guilds remained unaffected. The decline process may lead to resources pulses, which may be more readily exploited by generalist species (Cours, Bouget, *et al.*, 2023).

Contrary to our hypothesis, oak decline did not influence the phyllophagous species typically associated with oaks, and only marginally affected gall-inducers and gall-nesters. Responses of leaf-feeding insects to tree decline can be highly variable, ranging from negative to positive effects (Martel & Mauffette, 1997; Stone *et al.*, 2010; Sallé *et al.*, 2020, 2021). Host specificity might modulate the outcome of tree decline on leaf-feeding species, but we did not observe any such tendency in our survey. Interestingly, oak decline had an overall negative effect on the parasitoids of defoliating or mining caterpillars. This suggests a negative impact of decline on leaf-feeding moths, with potential cascading impacts on higher trophic levels. Conversely, the diversity of leaf-feeders associated with other host plants increased with decline severity, and several of them were indicators of high levels of decline (*i.e.*, *S. multifasciata* and *Aneugmenus padi* (L.), both fern-feeders; *Tenthredopsis nassata* (L.) and *Dolerus gonager* (F.), bentgrass-feeders;

*Eutomostethus luteiventris* (Klug), a rush-feeder; and *Pachyprotasis simulans* (Klug), a goldenrod-feeder; Lacourt, 2020). All of the above were "Symphyta" and their increase might reflect the preference of these wasps for open forests (Lehnert *et al.*, 2013), but it might also result from a cascading effect of an increase in plant diversity and biomass along with increased canopy openness (Lehnert *et al.*, 2013; Lu *et al.*, 2019; Cacciatori *et al.*, 2022).

### Key parameters of decline-driven changes in Hymenoptera guilds and taxa

The results of the SEMs were consistent with those of the GLMMs, indicating that the effects highlighted by the SEM approach were probably also involved in hymenopteran responses to oak decline over the whole sampling design. Changes in community composition and structure resulted either from the direct effects of tree mortality and tree decline, or from indirect effects mediated by alterations of the forest structure. As dead branches accumulated in the crown of declining trees, an increase in tree decline rate markedly reduced the LAI. Most of the tree decline effects on ecological guilds were mediated by changes in LAI, which was therefore a major driver of community change. In parallel, an increase in tree mortality rate increased the volume and diversity of deadwood resources.

An increasing tree decline rate directly promoted the abundance of the Halictidae and Tiphiidae. Both families rely on ground-related trophic resources (floral resources for the Halictidae and soil-dwelling larvae for the Tiphiidae) and ground habitats since they are soil-nesters (Michez *et al.*, 2019). In declining stands, soil-nesters may benefit from better or warmer micro-environmental conditions but also from better underground resources due to LAI reduction (Cours, Bouget, *et al.*, 2023). In

line with this, generalist leaf-feeding weevils, with root-feeding larvae, have been shown to benefit from oak decline (Sallé *et al.*, 2020). The positive effect of a reduction in LAI on nectarivorous/pollinivorous taxa is also congruent with its positive effect on the diversity of non-oak phyllophagous taxa, supporting the above-mentioned hypothesis of a pulse in plant diversity and floral resources when canopy openness increases (Romey *et al.*, 2007; Lu *et al.*, 2019; Cacciatori *et al.*, 2022). In our study, canopy opening promoted the overall diversity of the Hymenoptera taxa, which supports previous observations (Eckerter *et al.*, 2022; Viljur *et al.*, 2022; Cours, Bouget, *et al.*, 2023; Perlík *et al.*, 2023; Rappa *et al.*, 2023). This result also indicates that micro-environmental modifications at the ground level can have critical impacts on the communities dwelling in higher forest strata, especially when species have developmental instars that rely on ground resources or ground micro-habitats.

Surprisingly, while tree mortality rate altered a large array of deadwood resources, we did not observe any effect of these alterations on the taxonomic families and guilds of Hymenoptera, aside from the negative effect of a reduction in the number of living trees on the xylophagous Xiphydriidae. This contradicts several studies where the accumulation and/or diversification of deadwood resources promoted the abundance, species richness or community composition of different Hymenoptera guilds and taxa like bees and wasps (Bogusch & Horák, 2018; Urban-Mead *et al.*, 2021; Rappa *et al.*, 2023), and parasitoid wasps (Hilszczański *et al.*, 2005; Ulyshen, Pucci, *et al.*, 2011). However, our results are congruent with recent observations where changes in deadwood amounts did not influence the species richness or community composition of either cavity- or non-cavity- nesting Hymenoptera, at least at a local scale (Perlík *et al.*, 2023). Our study plots

were located in managed oak forests, and active forest management likely restricted the magnitude of accumulation and diversification of deadwood resources (Bouget *et al.*, *subm.*). This may have limited the potentially beneficial effects of tree mortality and decline on saproxylic Hymenoptera, thus only weakly promoting saproxylic taxa and wood-nesters. It may also be a matter of spatial scale; considering the amount and diversity of deadwood resources over larger spatial scales might be more relevant, especially for taxa with a high dispersal capacity (Cours, Bouget, *et al.*, 2023). In addition, considering more precise parasitoid subguilds, especially those with saproxylic hosts, might also help to unravel the impacts of changes in deadwood on the forest Hymenoptera community (but see below).

In our study, the effects of tree mortality rate on the ecological guilds were consistently opposed to those of the decline rate, and were, overall, negative. The stands with a high tree mortality rate might very well have experienced more severe and frequent droughts in the years before the study, leading to pervasive cascading effects on Hymenoptera through alterations in plant-pollinator or host-parasitoid interactions, for instance (Rouault *et al.*, 2006; Endres *et al.*, 2021). The negative effects could also indicate that canopies with dead trees are avoided by Hymenoptera, thus leading to an overall reduction in abundance and species richness. Stands with high levels of tree mortality might also have experienced critical changes in micro-environmental conditions and trophic resources, but further studies are required to better understand the processes underpinning these deleterious effects.

### **Forest Hymenoptera and conservation**

We have shown that the  $\beta$ -diversity among decline categories at the stand level

significantly contributed to the overall  $\gamma$ -diversity, mostly through species turnover. This suggests that, when possible, maintaining a landscape mosaic including stands at different levels of decline or dieback may serve a conservation purpose (Socolar *et al.*, 2016), especially since maintaining high habitat heterogeneity is generally a key goal for the conservation of insect communities (Samways, 2015). There are probably underlying mechanisms linked to resource and habitat supplementation and complementation in the heterogeneous forest landscape (Dunning *et al.*, 1992).

Our results highlight the extreme diversity of the forest Hymenoptera community, and the relevance of Hymenoptera in studying changes in global community structure and forest functional processes. Our results also support their value as forest bioindicators, as previously proposed by Maleque *et al.* (2009). Nonetheless, our study also underlines the relative lack of knowledge of this group in temperate forests (Hilszczański, 2018; Jonsell *et al.*, 2023). Except for a few well-known species, it was difficult to obtain information on the biology and ecology of the taxa we collected. We therefore had to limit the number of ecological traits in our analyses, and our current list of traits is still partially incomplete. This is unfortunate since databases of ecological traits have proven to be useful tools for ecological studies and conservation purposes (*e.g.*, Bouget *et al.*, 2013, 2019). Consequently, considering the growing threats to biodiversity in general, and to insect communities in particular (Wagner, 2020), we call for thorough investigations on the diversity and ecology of Hymenoptera to make better use of their potential as bioindicators (Maleque *et al.*, 2009), understand their ecological services, and better evaluate their conservation value.

## CONCLUSION

Oak decline had mixed effects on canopy-dwelling Hymenoptera in our study. We found contrasting responses for some taxa and ecological guilds, which profoundly reshaped the species assemblage but did not affect the overall abundance or diversity of the community. Although tree mortality rate influenced several guilds and taxa, local changes in deadwood resources only had marginal effects on forest Hymenoptera. However, we confirmed the critical role of canopy openness on the ecological guilds and taxa dependant on ground-related resources and microhabitats (floral resources, herbaceous layer and soil conditions). This suggests that micro-environmental changes at the ground level strongly influence changes in canopy communities. We call for a thorough investigation of the changes in ecological processes and community structure at the ground level following forest decline and dieback.

## ACKNOWLEDGEMENTS

We thank C. Moliard (INRAE), G. Parmain (INRAE), X. Pineau (LBLGC) and O. Denux (INRAE) for their technical assistance. We also thank T. Wood, S. Flaminio and P. Rosa for their help in determining the Andrenidae, Halictidae and Chrysididae. We are grateful to the National Forest Office (Office National des Forêts) for their field assistance. This work was supported by Région Centre-Val de Loire Project no. 2018-00124136 (CANOPEE) coordinated by A. Sallé.

## SUPPLEMENTARY INFORMATION

Representative specimens of Braconidae, Ichneumonidae, Halictidae, Andrenidae, Crabronidae and Pemphredonidae are housed at the Orleans Museum for Biodiversity and the Environment (MOBE, Orléans, France). R

scripts, the list of species traits and the list of plot and stand characteristics can be found at:  
<https://doi.org/10.57745/H8CBG1>





## *CHAPITRE 2*

### *Les agriles, des bioagresseurs opportunistes*





La vie des insectes forestiers est touchée par le dépérissement des chênes et ils répondent de manière contrastée aux modifications de l'environnement. Une partie de ces insectes profitent cependant de la perte de vigueur de leur hôte et font même partie intégrante du processus de dépérissement. C'est notamment le cas de la famille des Agrilinae et des agriles.

À part pour *A. biguttatus*, sur lequel se concentrent les efforts de recherche en Europe du fait de son rôle dans le dépérissement, le cortège d'espèces associé aux chênes est assez peu étudié. Il est pourtant nécessaire d'améliorer nos connaissances sur ce groupe de ravageurs secondaires, car l'augmentation des températures et le dépérissement provoqués par le changement climatique pourraient favoriser ces insectes. Ces insectes sont déjà en train d'étendre leur aire de répartition suite au changement climatique, mais il ne semble pas y avoir, en France, d'augmentation recensée des dégâts qu'ils provoquent. Les dépérissements forestiers ne sont donc pas les seuls facteurs qui influencent les populations d'agriles. Le premier article présenté dans ce chapitre tente de mettre en évidence les facteurs qui contribuent à la dynamique temporelle et aux changements des communautés d'agriles associés aux chênes. Il s'organise en trois grandes parties :

1. Description de la communauté des Agrilinae dans six massifs forestiers français ;
2. Évaluation des effets du dépérissement ainsi que des caractéristiques des parcelles forestières, des variables géographiques et climatiques sur les agriles de chênaies ;
3. Description de la dynamique temporelle de l'abondance et de la richesse spécifique de la communauté des Agrilinae au cours d'un processus de dépérissement.

Malgré leur impact phytosanitaire fort, les connaissances sur les agriles dans leur zone d'origine mais également en dehors restent peu nombreuses. Leurs dommages ont mis en avant la nécessité de compléter les connaissances connues sur ces ravageurs, qui peuvent devenir des menaces économiques ou écologiques au sein ou au-delà de leur aire de distribution. Dans le deuxième article présenté dans ce chapitre, nous nous sommes intéressés à *A. biguttatus*, qui est un parfait exemple des enjeux phytosanitaires autour des agriles. À l'aide des marqueurs microsatellites et de l'ADN mitochondrial, nous avons mis en œuvre des analyses de génétique des populations et de la phylogéographie, afin d'étudier la distribution génétique des populations de l'Agrile du chêne sur son aire de répartition européenne. Nous voulions également étudier si l'amélioration supposée des conditions de vie pour ces insectes et son expansion récente (dus à l'augmentation de la température et à l'abondance d'hôtes favorables) ont des effets visibles sur la diversité génétique du groupe. La rédaction de cet article est en cours, et la version présentée dans ce manuscrit est la première version d'un article qui sera soumis en 2024.

Enfin, nous avons étudié les performances de vol d'agriles forestiers majoritairement inféodés aux chênes. Le vol est en effet impliqué dans un ensemble de processus biologiques, dont la recherche de nourritures et de partenaires, mais également dans la dissémination des insectes exotiques dans des milieux favorables à leur installation. Il est donc nécessaire d'améliorer les connaissances sur le vol des insectes ravageurs et potentiellement invasifs afin d'améliorer l'efficacité des stratégies de gestion de ces organismes. Cette étude vient s'ajouter à nos travaux de génétique, afin d'avoir une idée globale des capacités de dispersion et des flux d'individus qui existent entre les populations. Nous avons utilisé des manèges de vol adaptés aux agriles afin d'évaluer les capacités de vol de douze espèces (dont un *Coraeus* et un *Meliboeus*). L'article présenté dans ce manuscrit est une première

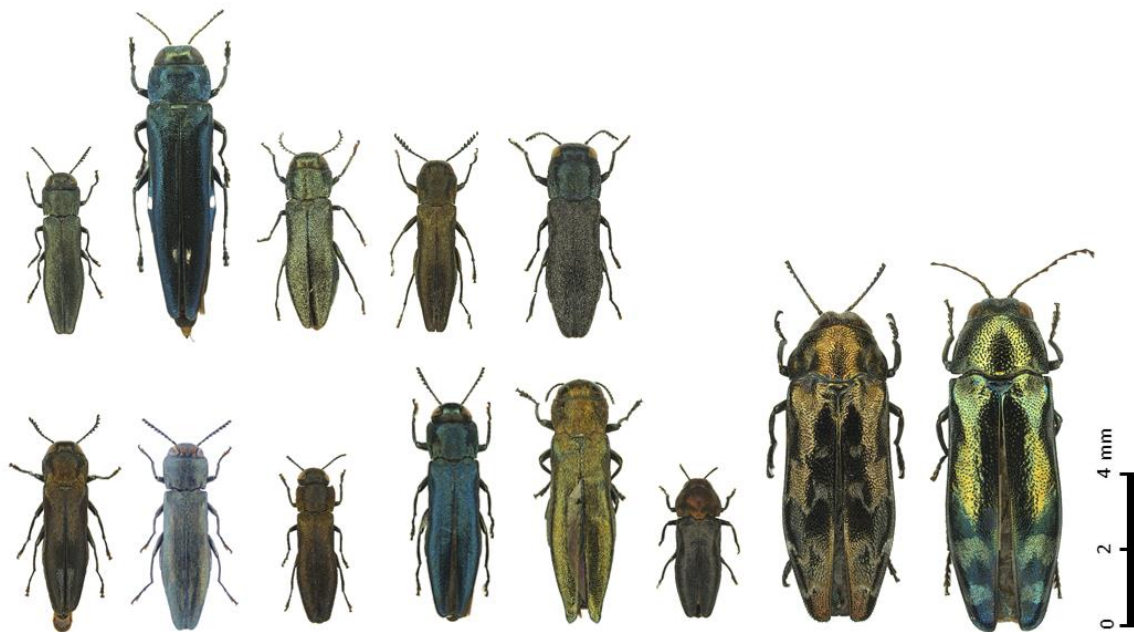


version, qui doit être finalisée avant de pouvoir être soumise à la révision. Nous souhaitons terminer et soumettre l'article courant 2024.

### III.1. Présentation des agriles, des ravageurs de faiblesse impliqués dans le dépérissement

#### III.1.1. Cycle de vie et biologie des agriles forestiers

Les *Agrilus* Curtis (Coleoptera : Buprestidae), plus communément appelés agriles, sont des insectes phytophages s'attaquant à une grande diversité de plantes hôtes, essentiellement des Angiospermes (Jendek & Poláková, 2014). Le genre *Agrilus* est considéré comme le plus diversifié du règne animal, avec plus de 3 000 espèces décrites (Bellamy, 2008; Chamorro *et al.*, 2015; Kelnarova *et al.*, 2019). Malgré cette diversité d'espèces, les agriles sont plutôt morphologiquement homogènes (Figure 16).



**Figure 16.** Cortège d'espèces des Agrilinae associées aux chênes en France. 1<sup>re</sup> ligne, de gauche à droite : *A. angustulus*, *A. biguttatus*, *A. curtulus*, *A. graminis*, *A. grandiceps hemiphanes*. 2<sup>e</sup> ligne, de gauche à droite : *A. hastulifer*, *A. laticornis*\*, *A. obscuricollis*, *A. olivicolor*, *A. sulcicollis*, *A. viridis*, *Meliboeus fulgidicollis*, *C. undatus*, *Coraebus fasciatus*. \*Photographie issue de Wikipédia.org.

Les adultes ont une forme allongée entre 3 et 18 mm de long et sont de couleur métallique. Les espèces forestières en particulier, qui présentent peu de dimorphisme sexuel, sont généralement dans des teintes bleues, vertes, bronzes ou cuivrées avec parfois des taches de pubescence blanche. La similitude de leur aspect peut les rendre difficiles à déterminer, et seul l'examen de caractères précis voire de l'édéage des mâles peut permettre d'identifier une espèce. Mais ce n'est pas pour leur aspect brillant que les agriles sont les plus connus. Ils sont en effet plutôt redoutés pour les dégâts importants qu'ils infligent à leur plante hôte, à cause des galeries forées par les larves. Les agriles peuvent parfois se comporter à la fois comme des ravageurs primaires, souvent en profitant de la présence d'hôtes non-résistants et naïfs (voir partie III.1.3.), mais plus souvent comme des ravageurs secondaires ciblant des individus déjà affaiblis par des facteurs biotiques ou abiotiques (comme avec le dépérissement, voir partie I.5.2).

Parmi les hôtes favoris des agriles, le chêne est particulièrement ciblé. Ainsi, sur les 44 espèces d'*Agrilus* européens présentées par Bílý (2002), 14 sont inféodées aux chênes. En France métropolitaine et en Corse, 42 espèces d'agriles sont actuellement connues. Le cortège associé aux chênes est quant à lui composé de neuf espèces, avec *A. biguttatus* et *A. sulcicollis* qui sont les plus connues, ainsi que *A. angustulus*, *Agrilus obscuricollis* Kiesenwetter, *Agrilus laticornis* (Illiger), *A. graminis*, *Agrilus hastulifer* (Ratzeburg), *Agrilus curtulus* Mulsant & Rey, *Agrilus grandiceps hemiphanes* Marseul (Figure 16). En plus des agriles, trois autres espèces d'Agrilinae font également partie du cortège associé aux chênes en France. Il s'agit de deux espèces de Corèbes, *C. undatus* et *Coraebus fasciatus* (Villers), ainsi qu'une espèce de *Meliboeus*, *Meliboeus fulgidicollis* (Lucas). Leur cycle de vie est similaire à celui des agriles, et les deux espèces de Corèbes pourraient faire partie des espèces aggravant le dépérissement des chênes (Du Merle & Attié, 1992; Sallé *et al.*, 2014, 2022). Seul le *Meliboeus* n'est pas considéré comme un ravageur.

Les informations précises sur le cycle de vie des différentes espèces étant éparpillées dans la littérature et dans différentes langues, je me suis ici inspirée des synthèses de Bílý (2002) et de Chamorro *et al.* (2015) pour présenter le déroulement typique de la vie d'un agrile forestier. Les agriles sont typiquement xylophages (même s'il existe quelques espèces rhizophages) à l'état larvaire et phyllophages une fois adulte, avec un cycle de vie en milieu tempéré assez homogène entre les espèces. Généralement, le cycle dure un à deux ans pour une seule génération. La femelle dépose ses oeufs par paquet de 2 à 18 œufs qui sont protégés de la dessiccation par un bouclier blanc. Elle les dépose dans les crevasses de l'écorce du tronc ou des branches, et parfois dans l'écorce molle des branchettes, sur la face exposée au soleil. Le développement des œufs dure de quelques jours à un mois et sa durée dépend de plusieurs paramètres, dont la température, l'humidité et l'exposition au soleil. Lorsque les larves éclosent, elles entrent dans le bois par la face de l'œuf qui est collée à l'écorce.



**Figure 17.** Larve d'agrile dans sa galerie, dans une grume de chêne de la forêt de Tronçais, France.

Les larves d'agriles (Figure 17 ; Bílý, 1999) sont blanches, apodes et aplaties dorso-ventralement. Elles ont une forme de "marteau" de fait de leur prothorax élargi, qui est caractéristique des Buprestidae. Elles se différencient des autres buprestes grâce aux deux pointes sclérotinisées, les urogomphes, qu'elles possèdent sur le dernier segment abdominal. Les larves d'agriles se développent en général dans le phloème, voire superficiellement dans le xylème, où elles creusent des galeries (Figure 17) qui ralentissent ou qui coupent la circulation de la sève et impactent la santé de l'arbre hôte, voire causent sa mort s'il y a de nombreuses larves (Vansteenkiste *et al.*, 2004). Des fissures dans l'écorce ainsi que des suintements noirâtres peuvent alors être observés sur le tronc à cause de l'obstruction des vaisseaux, même si ceux-là ne sont plus visibles quand les arbres ont été trop affaiblis (Nageleisen *et al.*, 2010). La longueur et la forme des galeries dépendent des espèces, même si la longueur totale fait en général moins d'un mètre. Des galeries d'1,5 m ont toutefois été relevées chez l'Agrile du chêne. Le développement larvaire compte en général quatre stades et sa durée dépend des conditions de vie dans le substrat (humidité, exposition au soleil, etc.). C'est souvent le dernier stade larvaire ou la prénymphe qui va hiberner. Durant la diapause hivernale, la larve va se recourber et va prendre une forme de J ou de U dans la loge nymphale, qui se situe sous l'écorce ou à la limite de la surface. La nymphose se déroule en début de printemps ou d'été et dure entre une et quatre semaines suivant les conditions de températures. Les adultes vont ensuite émerger de l'arbre par un trou en forme de D, qui est caractéristique des buprestides. Comme ce sont des insectes thermophiles et héliophiles, les adultes sont actifs durant les mois chauds de l'année. Ils sont observables du début du printemps, aux alentours du mois de mai, jusqu'à la fin de l'été en août voire septembre. Le pic d'activité se situe généralement vers juin-juillet. Une fois sortis de leur hôte, ils volent vers la canopée où ils se nourrissent de feuilles pendant une à deux semaines, pour réaliser une nutrition de maturation sexuelle, avant de pouvoir s'accoupler. L'accouplement a lieu sur la plante hôte, dans le feuillage, sur le tronc ou les branches. Ce sont les mâles qui volent à la rencontre des femelles, qu'ils détectent visuellement. Une fois la femelle repérée, le mâle se pose sur elle ou à côté et lui saute brusquement dessus. Après l'accouplement, les femelles vont chercher des arbres favorables à la ponte, c'est-à-dire des arbres stressés et affaiblis, souvent victimes de sécheresses sévères ou de défoliations répétées. Les hôtes peu vigoureux sont en effet moins à même de tuer la larve durant son développement, en formant des cals autour de la larve (Dunn *et al.*, 1990).

Les agriles font également face à divers prédateurs et parasitoïdes qui peuvent exercer une pression forte sur les populations. Les œufs et les larves sont sensibles aux champignons et aux moisissures, à divers Coléoptères, Diptères (Lonchaeidae) et Hyménoptères prédateurs (Formicidae) ainsi qu'à des Hyménoptères parasitoïdes (essentiellement des Braconidae) (Heering, 1956; Moraal & Hilszczanski, 2000; Bauer *et al.*, 2007; Kenis & Hilszczanski, 2007; Wang *et al.*, 2010; Coleman, Lopez, *et al.*, 2012; Bauer *et al.*, 2015). Les pics (Piciformes : Picidae) sont également des prédateurs communs des larves (Moraal & Hilszczanski, 2000; Vansteenkiste *et al.*, 2004; Bauer *et al.*, 2007; Kenis & Hilszczanski, 2007; Lindell *et al.*, 2008; Wang *et al.*, 2010), surtout si les larves ne sont pas parasitées par des parasitoïdes (Jennings *et al.*, 2013; Murphy *et al.*, 2018). Au stade adulte, ils peuvent être la cible de Diptères prédateurs comme les Asilidae (Kenis & Hilszczanski, 2007) ou de Crabronidae (Careless *et al.*, 2014).

### III.1.2. Méthodes de piégeage d'agriles, développées pour *A. planipennis*

Les adultes utilisent un ensemble de signaux visuels et olfactifs pour localiser les hôtes et les partenaires disponibles (Crook *et al.*, 2012). En s'aidant de ces signaux, différents types de pièges ont pu être développés afin d'optimiser la collecte et la surveillance de ces ravageurs forestiers. De nombreuses couleurs de pièges ont été testées, comme le jaune, le violet, le noir, le rouge, le blanc ou encore le vert, mais ce sont les pièges violets et verts qui montrent majoritairement les meilleurs résultats, les violets surpassant même régulièrement les verts (*e.g.* Francese *et al.*, 2005, 2008; Crook *et al.*, 2009, 2012; Petrice & Haack, 2015; Allison & Redak, 2017; Brown *et al.*, 2017; Rassati *et al.*, 2019). Les couleurs vertes et violettes ont été initialement développées pour la surveillance et la capture d'*A. planipennis*, suite à son introduction en Amérique du Nord (Francese *et al.*, 2005, 2008, 2010; Crook *et al.*, 2009; Crook & Mastro, 2010; Crook *et al.*, 2012), et ont ensuite été utilisées avec succès pour la capture d'agriles forestiers européens (Domingue *et al.*, 2013; Brown *et al.*, 2017; Rassati *et al.*, 2019; Sallé *et al.*, 2020). La couleur n'est cependant pas le seul élément important à prendre en compte pour piéger les agriles : le type de piège, sa position et l'utilisation de leurres olfactifs ou visuels étant également à étudier.



**Figure 18.** Exemples de pièges. De gauche à droite : piège multi-entonnoir vert, piège multi-entonnoir noir, piège à prisme vert et piège à interception de vol transparent (ou Polytrap).

Ainsi, l'emplacement optimal pour capturer les agriles semble être dans la canopée, au minimum à 10 m de hauteur (Francese *et al.*, 2008; Crook *et al.*, 2009; Rassati *et al.*, 2019; Sallé *et al.*, 2020). Les pièges de couleur verte y sont même plus efficaces que les violets car ils simulent le feuillage recherché par les adultes pour se nourrir et se reproduire (Crook *et al.*, 2009). Quant au type de pièges (Figure 18), ce sont les pièges à prismes enduits de colle et les pièges multi-entonnoirs qui montrent de bons résultats (Francese *et al.*, 2008; Petrice & Haack, 2015; Brown *et al.*, 2017; Rassati *et al.*, 2019; Sallé *et al.*, 2020). Il est cependant plus compliqué de récupérer les insectes sur les pièges à prismes englués, car ils cassent facilement et une étape de nettoyage est nécessaire avant de pouvoir les identifier (comm. pers. A. Sallé). L'utilisation de leurres olfactifs (comme par exemple l'éthanol, l'huile essentielle de manuka, le (Z)-3-hexen-1-ol ou le (Z)-9-tricosène) pour appâter les pièges semble peu voire pas efficace sur les agriles européens (Domingue *et al.*, 2013; Brown *et al.*, 2017; Rassati *et al.*, 2019), sauf

marginalement sur *A. angustulus* et *A. sulcicollis* (Domingue *et al.*, 2013). Au contraire, les leurres visuels ont déjà montré de bons résultats, particulièrement sur *A. biguttatus* (Domingue *et al.*, 2013), même si d'autres recherches sont en cours pour définir l'utilité de ces leurres sur le taux de capture.

### III.1.3. Potentiel invasif des agriles

Les Buprestidae, juste après les Curculionidae (106 milliards US\$) et les Noctuidae (105 milliards US\$), dominent les dommages causés par les invertébrés terrestres invasifs avec un coût estimé à 65 milliards US\$ (Renault *et al.*, 2022). C'est par le transport de bois (palettes, grumes, bois de calage, etc.) que l'introduction des buprestides est facilitée (*e.g.* Wu *et al.*, 2017). En effet, chez la majorité des espèces de cette famille, les larves se développent dans le bois ou l'écorce et possèdent un développement lent, ce qui a déjà permis à de nombreuses espèces d'être transportées et introduites loin de leur zone d'origine (Chamorro *et al.*, 2015). Toutefois, le taux d'introduction (*i.e.* la proportion d'espèces invasives) des buprestides étant de 0,76 % (Ruzzier *et al.*, 2023), il est plutôt faible comparé à celui des Curculionidae Scolytinae qui atteint les 2,17 % (Lantschner *et al.*, 2020). En effet, malgré un transport facilité des larves, des caractéristiques particulières comme une alimentation de maturation et une reproduction sexuée obligatoires limiteraient l'installation des Buprestidae (Ruzzier *et al.*, 2023).

Les agriles ont néanmoins prouvé à plusieurs reprises leur fort potentiel invasif et les dégâts majeurs qu'ils pouvaient infliger aux arbres naïfs (*e.g.* Bozorov *et al.*, 2019). L'une des espèces invasives la plus connue est justement un agrile. Il s'agit de l'Agrile du frêne, *A. planipennis*, qui est natif d'Asie de l'Est (Orlova-Bienkowskaja & Volkovitsh, 2018). Cette espèce comptabilise à elle seule la majorité des coûts attribués aux buprestes invasifs (Renault *et al.*, 2022) et concentre l'attention des chercheur.e.s dans plusieurs domaines depuis son arrivée en Amérique du Nord en 2002 et en Russie européenne en 2003 (Haack *et al.*, 2002; Orlova-Bienkowskaja & Volkovitsh, 2018). Initialement, *A. planipennis* était plutôt rare dans son aire de répartition native (Liu *et al.*, 2007; Bray *et al.*, 2011; Jendek & Grebennikov, 2011; Chamorro *et al.*, 2015), mais le remplacement des frênes natifs résistants au ravageur par des frênes américains (surtout *Fraxinus pennsylvanica* Marshall) non résistants a provoqué des pullulations de l'insecte (Orlova-Bienkowskaja & Volkovitsh, 2018). Ce sont ces épisodes de pullulations, et en particulier ceux de Tianjin et Hebei en Chine, qui auraient favorisé son établissement dans d'autres pays via le commerce de bois, grâce à la grande quantité d'individus disponibles (Orlova-Bienkowskaja & Volkovitsh, 2018). Il est maintenant considéré comme un bioagresseur primaire dans les zones où il a été introduit.

Cet agrile n'est cependant pas le seul à s'être établi en dehors de son aire d'origine à partir d'introductions accidentelles. Beaucoup d'autres espèces ont également voyagé avec le transport de bois (*e.g.* Haack *et al.*, 2009; Jendek & Grebennikov, 2009; Coleman & Seybold, 2011; Hızal & Arslangündoğdu, 2018; Bozorov *et al.*, 2019) mais les dégâts engendrés n'atteignent pas ceux d'*A. planipennis*. Certaines espèces invasives sont tout de même problématiques, et menacent fortement l'intégrité de leur plante hôte, comme c'est le cas pour *Agrilus mali* Matsumura qui s'attaque aux pommiers sauvages du nord-ouest de la Chine (Bozorov *et al.*, 2019; Cui *et al.*, 2019) et *Agrilus auroguttatus* Schaeffer en Californie, États-Unis (Coleman, Graves, *et al.*, 2012). Il est donc nécessaire de surveiller la progression des espèces ravageuses considérées comme des invasives potentielles (*e.g.*

*A. planipennis* et *Agrilus anxius* Gory), afin de limiter et de gérer leur établissement dans des zones non natives (Evans *et al.*, 2020). L'exemple d'*Agrilus fleischeri* Obenberger est particulièrement parlant sur cet aspect car il est similaire au schéma d'invasion d'*A. planipennis* précédemment cité. Dans sa zone native en Chine, les peupliers locaux (*Populus davidiana* Dode) ont été remplacés par des peupliers non natifs et naïfs (*Populus nigra* var. *italica* Du Roi). En ayant accès à ces hôtes non résistants, la population d'*A. fleischeri* a fortement augmenté (Volkovitsh *et al.*, 2020), ce qui pourrait amener une future introduction dans des pays où l'espèce n'est pas présente. D'autres espèces, comme le cortège d'agriles associés aux chênes, pourraient également s'établir dans des pays avec des essences de chênes non résistantes. En effet, il est attendu que ces insectes soient favorisés par le dépérissement des chênaies et par le changement climatique. Certains se sont même déjà établis en dehors de leur zone de répartition, comme l'Agrile européen des chênes *A. sulcicollis* aux États-Unis. Il convient tout de même de noter que malgré son introduction dans une aire avec des chênes naïfs, cet agrile n'a pas pris l'avantage sur ses hôtes au point de provoquer des dégâts importants (Haack *et al.*, 2009; Jendek & Grebennikov, 2009). C'est une autre espèce associée aux chênes, *A. biguttatus*, dont le potentiel invasif est particulièrement redouté. Comme nous l'avons précédemment vu, *A. biguttatus* est déjà en train d'étendre naturellement son aire de répartition en Europe grâce au changement climatique, notamment au Danemark (Pederson & Jørum, 2009) et au nord du Royaume-Uni (Brown *et al.*, 2015). Cet insecte fut également transporté dans du bois de calage et intercepté près d'un port en Nouvelle-Zélande (Milligan, 1966). Au vu de son implication potentielle dans l'AOD (Brown *et al.*, 2015, 2017) et redoutant les dégâts qu'*A. biguttatus* pourrait engendrer sur les chênes naïfs s'il venait à être introduit et à s'établir, les États-Unis surveillent de très près sa potentielle arrivée (USDA-APHIS, 2011).

#### III.1.4. Article soumis. "Community responses of oak-associated borers (Coleoptera: Buprestidae) to local and temporal variations in oak sanitary conditions"

##### Présentation de l'article

**Contexte :** La dégradation de la santé des forêts, affectée par le changement climatique, pourrait favoriser les insectes ravageurs secondaires forestiers. Parmi eux, le groupe des Agrilinae présente un enjeu phytosanitaire fort, car ces xylophages sont souvent impliqués dans les dépérissements. Mais l'absence d'augmentation des dégâts dus aux agriles nous fait nous interroger sur l'influence de la seule détérioration de la santé des chênes sur ces insectes. D'autres facteurs, en particulier climatiques, forestiers ou géographiques, pourraient également contribuer au modelage des populations.

**Objectifs et hypothèses :** Le principal objectif de ce travail est d'identifier les facteurs environnementaux et forestiers impliqués dans la dynamique temporelle des agriles de chênaies ainsi que dans la composition de leurs populations en France. Nous voulons (i) caractériser la composition et la phénologie de la communauté, (ii) évaluer les impacts du dépérissement et d'autres facteurs forestiers, climatiques et géographiques sur la composition, la richesse et l'abondance des agriles et (iii) définir la dynamique temporelle des agriles sur six ans et les facteurs qui peuvent l'influencer. De façon générale, nous nous attendons à avoir une communauté plus diversifiée et plus abondante avec l'augmentation du dépérissement. Nous supposons également que l'abondance et la richesse des agriles seraient positivement liées avec la température et négativement avec la latitude.

**Matériel et méthodes :** Les Agrilinae ont été piégés dans des forêts domaniales de chênes à l'aide de pièges multi-entonnoirs verts placés dans la canopée. Entre une et deux placettes ont été sélectionnées par parcelle afin de placer les pièges. Plusieurs variables forestières ont été relevées (proportion d'arbres dépérissants, hauteur moyenne des arbres, densité des arbres et surface basale des chênes) ainsi que des variables géographiques (latitude et longitude) et climatiques (températures et précipitations moyennes entre 2015 et 2020, annuelles et par mois). Nous avons mené deux campagnes d'échantillonnages. La première fut entreprise entre 2016 et 2021 dans la forêt de Vierzon, afin d'obtenir des données temporelles sur les agriles. Entre 2016 et 2018, une seule placette fut équipée d'un piège par parcelle, et à partir de 2019 il y eut deux placettes par parcelle. La deuxième campagne correspond aux données récoltées uniquement en 2021 dans six forêts (Orléans, Marcenat, Vierzon, Chantilly, Châteauroux et Boulogne), sur deux placettes par parcelle. Des Agrilinae ont également été piégés à Orléans en 2019 et 2020 et à Marcenat en 2019, mais ces données ont uniquement servi à la description de la communauté. Les Agrilinae capturés furent tous identifiés au LBLGC.

### Principaux résultats et discussion :

41 919 individus appartenant à 10 espèces d'Agrilinae furent capturés : *A. laticornis*, *A. angustulus*, *A. hastulifer*, *A. obscuricollis*, *A. graminis*, *A. sulcicollis*, *A. biguttatus*, *A. curtulus*, *C. undatus*, *C. fasciatus* et *M. fulgidicollis* qui sont tous inféodés aux chênes, ainsi que *A. olivicolor* sur charmes, *A. viridis* var. *fagi* sur hêtres. *A. laticornis* et *A. olivicolor* sont les deux espèces les plus abondantes et correspondent à plus de la moitié de la quantité des agriles échantillonnés. Entre les forêts, la communauté d'agriles associés aux chênes est plutôt homogène, et seul *A. curtulus* ne fut pas capturé partout, même s'il fut localement abondant. *A. curtulus* est en effet considéré comme rare au niveau national. Plusieurs espèces méditerranéennes, comme *A. hastulifer* et *A. graminis* ont été échantillonnées parfois en quantité. Cette tendance s'observe depuis maintenant quelques années et s'explique en partie par l'expansion vers le nord de nombreuses espèces d'Agrilinae. Concernant la phénologie des agriles, les pics d'abondance et de richesse des principales espèces de notre étude se situent en juin et en juillet.

Comme attendu, le dépérissement influence grandement la diversité et l'abondance des agriles inféodés aux chênes, ainsi que la composition de la communauté. Cet effet fut observé à la fois pour le dépérissement de la placette mais également au niveau de la parcelle, et met en avant que c'est à la fois les conditions de santé de l'arbre porteur du piège mais également celles au niveau de la parcelle qui influencent l'échantillonnage, en impactant respectivement l'attraction des pièges et en influençant la taille de la population.

Mais le dépérissement des chênes n'est pas le seul paramètre impliqué dans la dynamique et la distribution des populations d'agriles. En 2021, l'abondance dans les six forêts était également influencée par la densité d'arbres au niveau de la parcelle et par la température moyenne en juin et la longitude au niveau de la placette. Nous pensons qu'une grande densité d'arbre réduirait l'attractivité de nos pièges en les rendant moins visibles mais il semble au contraire qu'elle pourrait servir d'habitats à une plus grosse densité d'agriles. Concernant la température moyenne en juin, le résultat obtenu est logique avec la phénologie de nos insectes, dont les pics d'activité se situent en juin et juillet. C'est le moment où les adultes commencent à sortir de leur arbre hôte. Le résultat impliquant la longitude en



revanche est à prendre avec précaution car il pourrait plutôt refléter le dépérissement plus fort des forêts à l'est qu'un effet direct sur la population.

Pour finir, la dynamique temporelle des agriles montre un effondrement de la population et de la richesse en 2017. Cette année-là, une période chaude en début d'année suivie de gels tardifs importants en avril pourrait avoir causé une mortalité importante d'agriles. La période chaude aurait pu interrompre la diapause des larves, rendant les insectes sensibles aux vagues de froid qui ont suivi. Les populations d'agriles ont lentement augmenté les années suivantes.

Pour conclure, l'expansion du dépérissement forestier et l'augmentation de sa fréquence et de sa sévérité pourraient être favorables aux Agrilinae, grâce à la plus grande disponibilité d'hôtes vulnérables. Ceux-ci seraient en mesure d'étendre leur aire de répartition et de provoquer plus de dommages, faisant peser une menace importante sur la santé des forêts. Cependant, d'autres facteurs que le dépérissement influencent également la dynamique des agriles. Les événements climatiques extrêmes comme les périodes chaudes suivies de gels tardifs pourraient même limiter leur expansion et leurs dégâts.



## Community responses of oak-associated borers (Coleoptera: Buprestidae) to local and temporal variations in oak sanitary conditions

E. Le Souchu<sup>\*1</sup>, C. Bouget<sup>2</sup>, A. Sallé<sup>1</sup>

<sup>1</sup> University of Orléans, Laboratory of Physiology, Ecology and Environment (P2E, ex-LBLGC), INRAE USC 1328, Orléans, France

<sup>2</sup> INRAE, UR EFNO, Domaine des Barres, Nogent-sur-Vernisson, France

\* Corresponding author: [elodie.lesouchu2@gmail.com](mailto:elodie.lesouchu2@gmail.com)

### ABSTRACT

Forest health is being challenged worldwide due to changing disturbance regimes. These changes could promote the abundance and diversity of secondary forest pests, like the Agrilinae (Coleoptera: Buprestidae) borers, which are frequently involved in oak decline in Europe. We assessed the contribution of oak decline and other environmental factors to local abundance and temporal dynamics of oak-dwelling borers in France. We set up green multi-funnel traps in oak stands exhibiting a gradient of decline across six forests in 2021, and monitored the traps for six consecutive years in one forest. The community of borers was homogeneous among the forests, and included many Mediterranean species. Increasing severity of decline at the plot and stand scales enhanced the abundance and species richness of the borers and influenced the composition of their community. Tree density, longitude and mean June temperature also influenced the abundance of the community. Our multi-year survey indicated that inter-annual fluctuations in decline level weakly correlated with those of borer species. Most species experienced a major crash in 2017, suggesting that extreme climate events such as a warm early spring followed by a late frost can decimate borer populations. This may explain why borer damage has recently been relatively limited in France.

**Keywords:** *Agrilus*, *Coraebus*, *Quercus*, Agrilinae, late frost, drought

### INTRODUCTION

Climate change exacerbates the effects of several types of disturbance in forest ecosystems, such as droughts, wildfires and windstorms (Seidl *et al.*, 2017), leading to detrimental effects on forest health worldwide, including large-scale decline and dieback (Allen *et al.*, 2010; McDowell *et al.*, 2020; Senf & Seidl, 2021). Large amounts of weakened trees may promote outbreaks of opportunistic pests, like bark beetles in conifer forests (Pineau, 2017; Biedermann *et al.*, 2019).

In broadleaved forests, borers in the Agrilinae (Coleoptera: Buprestidae) group are prominent aggravating agents of forest decline worldwide (Sallé *et al.*, 2014; Haack & Petrice, 2019). Their larval development in the cortical tissues of weakened trees and shrubs can cause stem girdling and disrupt sap flow, thereby affecting host vigour and even jeopardising survival (Vansteenkiste *et al.*, 2004). In Europe, *Agrilus biguttatus* (Fabricius) and *Agrilus viridis* (Linnaeus) are frequently involved in oak and beech decline and dieback, respectively (Sallé *et al.*, 2014; Brown *et al.*, 2017; Brück-Dyckhoff *et al.*, 2019; Macháčová

*et al.*, 2022). Several other species of Agrilinae have also been associated with oak decline, such as *Agrilus angustulus* (Illiger), *Agrilus sulcicollis* Lacordaire, *Coraebus undatus* (Fabricius) and *Coraebus fasciatus* (Villers) (Du Merle & Attié, 1992; Vansteenkiste *et al.*, 2004; Sallé *et al.*, 2014; Macháčová *et al.*, 2022). Consequently, large-scale decline and dieback of oak forests may promote both the abundance and diversity of oak-associated borers. In addition, Agrilinae are thermophilous and heliophilous species, and their distribution is limited by their thermal requirements (Du Merle & Attié, 1992; Cardenas & Gallardo, 2013; Reed *et al.*, 2018). Thus, in temperate areas, global warming may directly promote their populations, especially those of Mediterranean species. For example, several species of borers have recently extended their geographical distribution range northwards in Europe (Pederson & Jørum, 2009; Buse *et al.*, 2013; Brown *et al.*, 2015). Climate change may consequently have both direct (*i.e.* through survival and developmental effects) and indirect (*i.e.* by increasing the number of favourable, weakened hosts) positive effects on borers in Europe, which gives rise to fears their increasing economic and ecological incidence (Moraal & Hilszczanski, 2000; Sallé *et al.*, 2014).

According to the French Forest Health Department (DSF) and the National Forest Inventory (IFN) the overall forest sanitary condition in France has been deteriorating for the last few years, including in oak forests (Drain *et al.*, 2021). Several oak forests exhibited increased tree dieback and mortality following the severe summer droughts in 2018, 2019 and 2020 (Saintonge & Goudet, 2020). Nevertheless, despite the increasing number of weakened oaks, records of borer damage in the DSF database remained relatively stable over the same period, suggesting that other

factors may have regulated borer populations (Sallé *et al.*, 2022).

While there is growing concern about the ecological and economic impacts of Agrilinae on forest ecosystems, few studies have investigated the community's composition, its temporal variations and the factors underpinning these variations (Redilla & McCullough, 2017; Sallé *et al.*, 2020). Basic knowledge of the population dynamics of borers in their native range would be useful to optimise monitoring their populations either during forest decline and dieback events, or in the context of biological invasions. Some European *Agrilus* species have already become established outside Europe, mostly following accidental introductions (Jendek & Grebennikov, 2009), but none of them has caused significant damage to the forest ecosystems in their introduction area (Haack *et al.*, 2009). Nonetheless, several species of Agrilinae have already proven to be particularly aggressive invasives, acting as primary pests on native hosts in their introduction area (Coleman & Seybold, 2011; Herms & McCullough, 2014; Bozorov *et al.*, 2019).

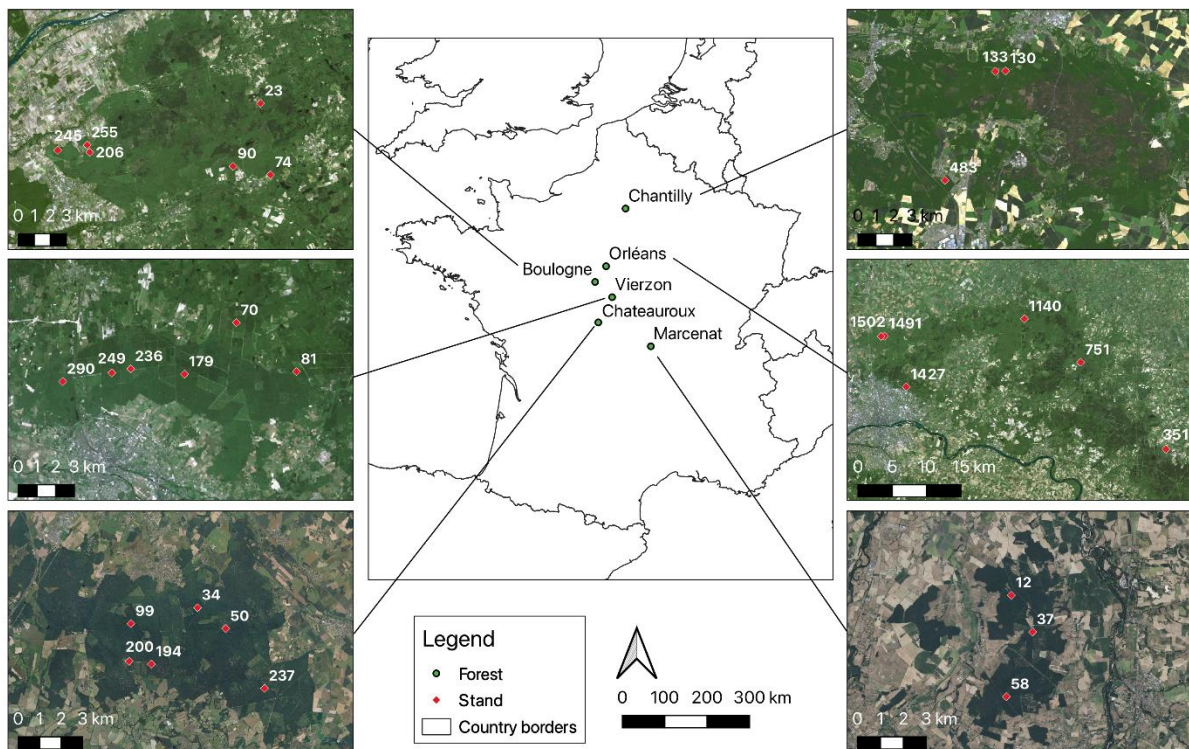
The main objective of the present study was to confirm the influence of forest sanitary conditions on oak-associated borer communities in the temperate zone. We hypothesised that declining oak forests and stands may shelter more abundant and diverse communities of borers than do healthy ones, and that both abundance and diversity should increase over time with decline severity in affected forests. To verify these hypotheses, we sampled oak-associated borers in six forests with oak stands exhibiting different levels of decline, and, in one forest, maintained monitoring for six consecutive years. Our second aim was to identify other environmental factors that may affect oak-associated borer communities. We assessed

the effects of climatic, geographic and stand-related factors on the species composition, abundance and species richness of oak-dwelling borers. As Agrilinae are thermophilous species, we expected more diverse and more abundant communities under warmer conditions, and/or at lower latitudes. Finally, we aimed to provide information regarding phenology and trapping efficiency to facilitate monitoring these European species.

**MATERIAL AND METHODS**

**Study area**

The study was conducted in six lowland forests located in France (Table 6; Figure 19). The two dominant tree species in these forests were *Quercus robur* L. and *Quercus petraea* (Matt) Liebl. All of the forests are managed by the National Forestry Office (ONF) for the production of high-quality oak timber, and consequently, all the sites undergo similar forest management strategies. In each forest, we visually selected several oak stands along a gradient of decline from healthy to severely declining, based on their crown condition (see the section on plot and stand characteristics below), in order to obtain an equivalent number of severely declining, moderately declining and healthy stands.



**Figure 19.** Map of France showing the six forests, and the selected stands, sampled between 2016 and 2021.

The Vierzon forest had been affected by several decline and dieback events since 1920, and was still experiencing oak mortality in several stands during the survey period (Sallé *et al.*, 2020; Sardin *et al.*, 2022). Here, the prominent decline-inducing factors were defoliation caused by powdery mildew and

severe droughts (Douzon, 2006; Marçais & Desprez-Loustau, 2014), and the major aggravating agents were armillaria honey fungi, *Armillaria mellea* (Vahl) Kumm. and *A. biguttatus* (Douzon, 2006). In the Chantilly forest, the sandy soil promoted both cockchafer, *Melolontha hippocastani*

(Fabricius), outbreaks and droughts. As a result, this forest has experienced severe decline for the last 20 years (Le Bouler, 2023). The health condition of the Marcenat, Châteauroux and Orléans forests was evaluated during a national survey of oak forests conducted in 2020 (Saintonge &

Goudet, 2020). At that time, the Marcenat and Châteauroux forests were experiencing a decline, subsequent to the recurrent summer droughts of 2018 and 2019, while the Orléans forest was healthier (Saintonge & Goudet, 2020). Likewise, the Boulogne forest was considered healthy.

**Table 6.** Characteristics of the monitored forests. Lat.: latitude, Long.: longitude, Nb.: number, surf.: total surface area of the sampled forest.

Forest name	Monitoring years	Nb. of stands	Nb. of traps	Lat.	Long.	Dominant trees	Understory	Surf. (ha)	Sanitary condition
Boulogne	2021	6	12	47.57	1.53	oaks (86%)	hornbeam, pines	4,068	Healthy
Chantilly	2021	3	6	49.17	2.51	oaks (59%), lime (19%),	hornbeam, chestnut	6,314	Severe decline
Châteauroux	2021	6	12	46.74	1.72	oaks (100%)	hornbeam, beech, holly	5,322	Moderate decline
Marcenat	2019 and 2021	3	5	46.23	3.37	oaks (71%), pines (11%),	hornbeam, lime	2,066	Moderate decline
Orléans	2019 to 2021	9 (2019) 6 (2020, 2021)	18 12	47.87	2.41	oaks (47%), pines (51%)	hornbeam	34,699	Slight decline
Vierzon	2016 to 2021	11 (2016-2018) 9 (2019, 2020) 6 (2021)	11 18 12	47.46	2.19	oaks (61%), pines (31%)	hornbeam	7,532	Severe decline

### Beetle sampling and identification

The data were collected during two successive projects, the first from 2016 to 2018 and the second from 2019 to 2021; there were slight changes in protocol between these two periods. We used green multi-funnel traps (Chemtica Internacional, San Jose, Costa Rica), with 12 fluon-coated funnels to sample the borer communities. The traps were suspended among the lower branches of the canopy (*i.e.* approximately 10 - 15 m above the ground). The collectors were filled with a 50/50% (v/v) solution of monopropylene glycol and water plus a drop of detergent. No lure was added to the traps. This set-up (a green trap in the canopy layer) is one of the most efficient ways to capture Agrilinae (Rassati *et al.*, 2019; Sallé *et al.*, 2020), since young Agrilinae adults carry

out maturation feeding and mate on foliage (Sallé *et al.*, 2014). Each year, the traps were hung from approximately April to September, and were emptied every month. From 2016 to 2018, we installed one trap per stand. From 2019 to 2021, we placed two traps per stand, one in each of two plots (see below). In 2021, a 13-mm wire mesh was added between the trap and the collector to avoid catching bats.

All collected Agrilinae were identified to the species level according to the identification keys in Farrugia (2007) and Schaefer (1949). We computed the number of species (richness) and the number of individuals (abundance) at the plot level (corresponding to one trap), either cumulated over the whole yearly sampling season or by month.

### Plot and stand characteristics

We selected stands dominated by mature oaks, with a minimal surface area of 3 ha, to avoid potential edge effects. We considered environmental variables at both plot and stand scales in our study. The plot scale corresponded to the tree equipped with a trap plus the ten closest oaks. The stand scale corresponded to all of the plots within a given stand. We considered these two embedded spatial scales because both scales may affect the sampling for different reasons. The plot scale should reflect environmental conditions in the vicinity of the traps, which may affect their attractiveness. The larger stand scale should better reflect the environmental conditions under which the borer population developed. Sampling two plots per stand also allowed us to better take into account potential variability in borer populations within stands.

One plot per stand was sampled in 2016-2018. In each plot, we measured the average tree height for five trees, tree density over 2000 m<sup>2</sup> and total oak basal area. Two plots per stand, separated by at least 50 m, were sampled in 2019-2021. At the plot scale, the same parameters previously described were recorded, then stand-level characteristics were calculated by averaging the parameter values of three plots: the two plots with a trap and an additional plot, with no trap.

The level of decline for each plot and stand was evaluated each year in winter, following the DEPERIS protocol (Goudet & Nageleisen, 2019). This protocol quantifies decline at the tree level by evaluating the percentage of dead branches and ramification loss in the crown. The ten closest oaks surrounding each trap were surveyed from 2016 to 2018. From 2019 to 2021, 30 oaks (*i.e.* ten per plot) were assessed for each monitored stand. The decline level at the plot and stand levels was the

proportion of declining oaks (*i.e.* with a DEPERIS classification  $\geq D$ ) before (*i.e.* winter  $n$ ) and after (*i.e.* winter  $n+1$ ) the beetle sampling period. Plots and stands were considered healthy when the proportion of declining oak was between 0 and 0.3, moderately declining when the proportion was between 0.3 and 0.6 and severely declining when the proportion was above 0.6. Stand and plot characteristics are presented in Supplementary Table S7 (Annexe 5).

At the plot scale, we also gathered geographical data (longitude, latitude and altitude) and climatic data. We computed mean yearly and monthly temperature and precipitation between 2015 and 2020 from the `easyclimate` R-package (Cruz-Alonso *et al.*, 2022). This package makes available high-resolution (1 km) daily climate data (precipitation, minimum and maximum temperatures) for Europe from the European climatic database hosted at the University of Natural Resources and Life Sciences in Vienna, Austria. Data are currently available from 1950 to 2020.

### Data analysis

All analyses were performed in R, version 4.1.1 (R Core Team, 2021) and graphs were made with the `ggplot2` R-package. The description of the community was based on the entire dataset, from 2016 to 2021 and included all the sampled forests. We then separated our data into two smaller datasets to run our analyses. To investigate the factors driving the local abundance and diversity of oak borers, we used only the data collected in the six forests in 2021, *i.e.* when a maximum number of plots, stands and forests were investigated. To explore the temporal dynamics of the community, we used only the data collected in Vierzon between 2016 and 2021, *i.e.* the forest where the longest time series was available.

We performed each analysis at both plot and stand scales.

We used multivariate regressions to investigate the relative effects of different groups of variables on the species richness and abundance of the borers found in each trap. Three groups of variables commonly associated with community ecology and forest entomology studies were considered: stand characteristics (*i.e.*, decline level, mean tree height, oak basal area and tree density), geographical variables (*i.e.*, latitude, longitude and altitude), and climatic variables (*i.e.* temperature and precipitation). We used GLMMs, fitted to the most relevant distribution to limit over-dispersion, *i.e.* either the Poisson family (function *glmer*, lme4 R-package) or the negative binomial family (function *glmer.nb*, lme4 R-package). Thanks to the R-package MuMIn, we built the best models through automatic model selection (function *dredge*) and model averaging (function *model.avg*, subset = delta < 2). Only significant variables ( $p < 0.05$  across all the models) were retained in the best models. To limit co-linearity among variables, we sequentially removed variables with the highest variance inflation factor (VIF) until all VIFs were below a threshold of 3 (function *vif*, car R-package). To account for repeat measurements and the spatial configuration of the sampling design, forest and stand were added as nested random effects on the intercept in the mixed models. There was collinearity between the climatic variables from the same month. Consequently, we selected the models by sequentially comparing models with each average monthly and yearly temperature with the mean yearly precipitation, then by sequentially comparing models with each average monthly and yearly precipitation with the mean yearly temperature. We kept the models that best explained our data.

We also used GLMMs to evaluate the effect of the proportion of declining oaks per plot or per stand in 2021 on the abundance of each borer species per trap (only the most abundant species > 50 individuals). We first selected the best family distribution for each species with the *fitdistrplus* R-package (function *fitdist* and *gofstat*). Three distribution families were finally selected: negative binomial, and Poisson and log-normal distributions (*i.e.* log-transformed response). We added forest and stand as nested random effects on the intercept in the mixed models. For each response variable, we compared the null model and models including plot/stand decline based on their Akaike Information Criterion scores with a correction for small sample sizes (AICc; function *AICc*, AICcmodavg R-package).

To determine if the borer communities collected in 2021 were influenced by plot or stand decline category (*i.e.* healthy (< 0.3 declining trees), moderately declining (0.3 and 0.6) and severely declining (> 0.6)), we performed a PERMANOVA (function *adonis2*, Bray-Curtis index, by = "term", 999 permutations, vegan R-package). We added forest as a covariate and the forest-decline category interaction was analysed.

In order to investigate the temporal dynamics of the oak borer community, we used the data collected in Vierzon between 2016 and 2021 with a standardised sampling period from early June to the end of August. Firstly, we tested the potential temporal autocorrelation of abundance, species richness, plot and stand decline levels with the *acf* function. No autocorrelation was found (Figure S9). We assessed the effect of sampling year on the abundance and species richness per trap of the overall community, on the abundance of each species separately, and on the proportion of declining trees per plot or stand, using a Kruskal-Wallis test. We then used a post-hoc

Dunn test (function *dunn\_test*, Holm adjustment method, *rstatix* R-package). To determine whether the composition of the community was driven by the above-mentioned decline category, we performed a PERMANOVA. We added sampling year as a covariate and the interaction between sampling year and decline category was analysed. To assess whether inter-annual fluctuations were synchronous among species, we performed Spearman and Pearson correlation tests (function *cor*, *stats* R-package) and we realised a correlogram (function *corrplot*, *order = hclust*, *corrplot* R-package).

## RESULTS

### Communities of oak-associated borers: composition, distribution and phenology

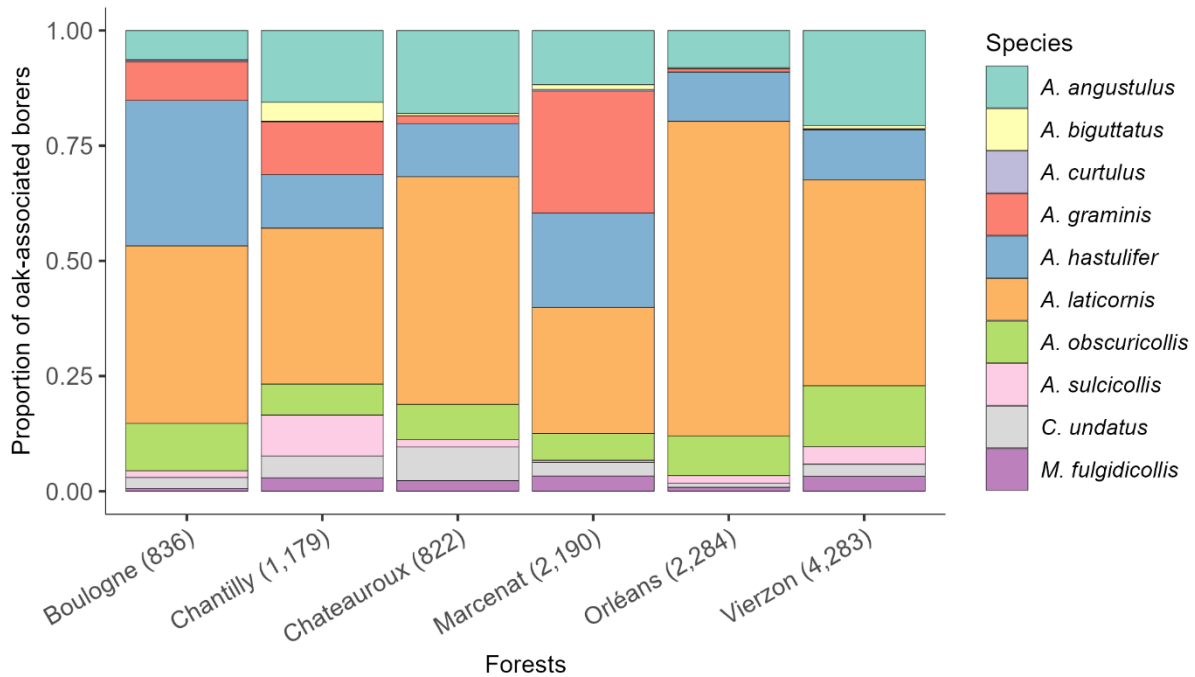
**Composition** - From 2016 to 2021, 41,919 individuals belonging to ten species of oak-associated borers were collected. Eight *Agrilus* species developing on oaks were found: *Agrilus laticornis* (Illiger) (16,188), *A. angustulus* (8,662 individuals), *Agrilus hastulifer* (Ratzeburg) (5,341), *Agrilus obscuricollis* Kiesenwetter (4,176), *Agrilus graminis* Kiesenwetter (3,472), *A. sulcicollis* (1,835), *A. biguttatus* (569) and *Agrilus curtulus* Mulsant & Rey (75). We also caught two *Coraebus* species: *C. undatus* (997) and *C. fasciatus* (2), and one *Meliboeus* species: *Meliboeus fulgidicollis* (Lucas) (604). Several species associated with other host plants were also collected. Among them, the two dominant species were *Agrilus olivicolor* Kiesenwetter (20,457) and *A. viridis* var. *fagi* Ratz. (386), associated with hornbeam and beech, respectively (Jendek & Poláková, 2014). We also trapped a few specimens of *Agrilus ater* (Linnaeus) (12), *Agrilus betuleti* Ratzeburg (4), *Agrilus convexicollis* Redtenbacher (9), *Agrilus*

*cyanescens* (Ratzeburg) (1) and *Agrilus pratensis* (Ratzeburg) (1). More than half of the community was composed of *A. olivicolor* (33%) and *A. laticornis* (26%), with *A. angustulus* (14%) being the third most abundant species.

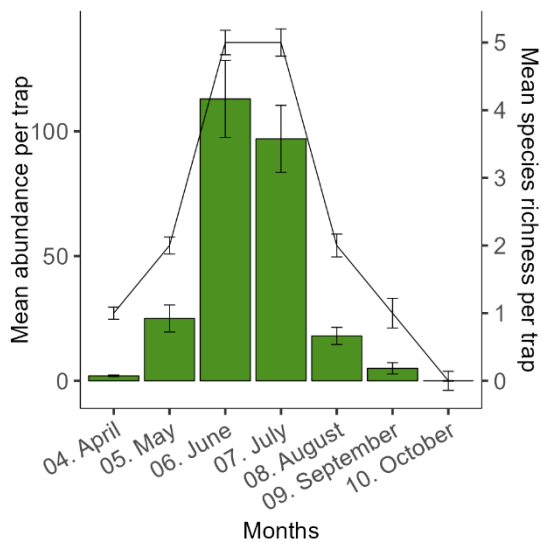
**Distribution** - Overall, the composition of the oak-borer community was similar among the six forests sampled. Nine species of oak-feeding borers were collected in all of six forests in 2021, while *A. curtulus* was found in only four (Boulogne, Chantilly, Marcenat and Vierzon) (Figure 20). *Agrilus laticornis* dominated the community in most forests. The only exception was Marcenat, where *A. graminis* was as abundant as *A. laticornis*. Although *A. graminis* and *A. sulcicollis* were found everywhere, their relative abundance was quite variable among forests, ranging from 0.2% to 26.5% for *A. graminis*, and from 0.4% to 8.9% for *A. sulcicollis*.

**Phenology** - Most of the borer activity was concentrated in June and July (Figure 21), and species richness also peaked in June and July (Figure 21). When considered separately, the abundance of all species (including *A. olivicolor* and *A. viridis*, for information) peaked either in June or in July (Figure S10). *Agrilus viridis*, *A. sulcicollis*, *A. laticornis* and *A. angustulus* were active early in the season, while *A. biguttatus*, *A. hastulifer*, *A. graminis*, *A. curtulus*, *C. undatus* and *M. fulgidicollis* were more active during the late part of the season. *A. viridis* was the only species active during the entire sampling season, from April to October. *M. fulgidicollis*, *A. obscuricollis*, *A. hastulifer*, *A. curtulus* and *A. biguttatus* were active for a shorter period of time than the other oak borers.





**Figure 20.** Stacked diagram of the relative abundance of oak borer species, collected in 2021 in six oak forests. The total abundance of borers in each forest is given between brackets. The number of traps and the average number of insects caught per trap were as follows: Boulogne - 12 traps and 70 individuals per trap; Chantilly - 6 and 197; Châteauroux - 12 and 69; Marcenat - 5 and 438; Orléans - 12 and 190; Vierzon: 12 and 357.



**Figure 21.** Seasonal variations in abundance (bars) and richness (line) of oak borers in oak forests. Mean values ( $\pm$  SE) per trap, collected from 2016 to 2021 in six French oak-dominated state forests (see Table 6 for details).

**Effects of oak decline and other environmental variables on the community of oak borers at a regional scale**

The stands sampled in 2021 presented a full range of decline levels; both healthy and declining stands were sampled in each forest. The minimum and maximum proportion of declining oak trees per plot was respectively 0.05 and 0.95 for Boulogne, 0.1 and 0.9 for Chantilly, 0.2 and 1 for Châteauroux, 0.2 and 0.9 for Marcenat, 0.1 and 0.9 for Orléans and 0.1 and 1 for Vierzon. Per stand, it was 0.1 and 0.92 for Boulogne, 0.16 and 0.9 for Chantilly, 0.32 and 0.87 for Châteauroux, 0.53 and 0.73 for Marcenat, 0.15 and 0.93 for Orléans and 0.21 and 0.95 for Vierzon.

**Effect of decline and environmental variables at the community level**

For both the plot and stand scales, the overall abundance of oak borers, as well as the species richness, were positively influenced by the severity of oak decline (Table 7). At the stand level, increasing tree density also promoted the abundance of borers. Most monthly mean temperature and precipitation values were discarded during the

model selection phase. Only the mean temperature in June had an influence on the abundance of oak borers at the plot level.

Finally, longitude also influenced borer abundance at the plot level.

Community composition of the oak-dwelling borers was influenced by stand decline category ( $F = 2.61$ ,  $df = 2$ ,  $R^2 = 0.08$ ,  $p = 0.01$ ), but not by forest ( $F = 1.81$ ,  $df = 5$ ,  $R^2 = 0.12$ ,  $p = 0.06$ ) or the interaction between stand decline category and forest ( $F = 1.17$ ,  $df = 13$ ,  $R^2 = 0.11$ ,  $p = 0.24$ ). The results at the plot level were similar.

**Table 7.** Multi-model averaged estimates for either plot- or stand-related variables determining the response of oak-associated borer abundance or richness. Generalised linear mixed-effects models (GLMMs) were fitted for the negative binomial family (abundance) or the Poisson (richness) family with forest and stand as nested random effects. Several variables were included in the model selection process: stand characteristics (decline level, mean oak height, oak basal area and tree density), geographical variables (latitude, longitude and altitude), and climatic variables (monthly or yearly mean temperature and precipitation). Only significant variables (\*\*\*)  $p < 0.001$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*  $p < 0.05$ ) were selected. The best model was the one with the lowest AICc. SE: standard error, Adj. SE: adjusted standard error.

Model	Scale	Predictor	Model-averaged estimate	SE	Adj. SE	z value	Best model	AICc
Abundance	Plot	Decline	0.68 ***	0.20	0.20	3.33	Plot decline + Longitude	697.4
		Longitude	0.42 *	0.21	0.21	1.99		
		Mean June T°C	0.45 *	0.22	0.23	1.99		
	Stand	Decline	0.85 ***	0.19	0.19	4.39	Stand decline + Tree density	689.9
		Tree density	0.53 **	0.19	0.19	2.77		
Richness	Plot	Decline	0.18 **	0.06	0.06	3.06	Plot decline	268.9
	Stand	Decline	0.19 **	0.06	0.06	3.28	Stand decline	267.5

**Effect of oak decline on oak borer species** - All the oak borer species were promoted by oak decline (Table 8). However, the abundance of *A. biguttatus*, *A. hastulifer* and *A. sulcicollis* were not always significantly influenced by decline at both plot and stand levels. Oak-borer abundance was generally better explained by the proportion of declining oaks at the stand scale rather than at the plot scale. *A. olivicolor* and *A. viridis*, which do not feed on oak, were unaffected by the proportion of declining oak trees.

#### Inter-annual dynamics of oak decline and oak-associated borers in the Vierzon forest

Decline severity increased in the plots (Kruskal-Wallis,  $X^2(5) = 12.5$ ,  $p = 0.03$ ,  $n = 81$ ) and in the stands (Kruskal-Wallis,  $X^2(5) = 13$ ,  $p = 0.02$ ,  $n = 81$ ) monitored in the forest of Vierzon over the six-year sampling period. Significant differences were observed between 2016 and 2021 at the plot scale but no significant inter-annual variation at the stand scale was detected with the Dunn test (Figure 4). The overall abundance of borers was influenced by sampling year (Kruskal-Wallis,  $X^2(5) = 20.1$ ,  $p = 0.001$ ,  $n = 81$ ), with the largest catches occurring in 2016 and the smallest in 2017 (Figure 22). After a sharp drop in 2017, borer abundance increased regularly from 2017 to 2021 but never regained the 2016 value. Significant differences in abundance were observed only between 2016 and 2017. Species

richness was also influenced by sampling year (Kruskal-Wallis,  $X^2(5) = 11.9$ ,  $p = 0.04$ ,  $n = 81$ ), although no significant inter-annual variations were detected with the Dunn test. As for the

abundance, a sharp drop was observed in 2017.

**Table 8.** Effect of the proportion of declining oak trees on the abundance of Agrilinae species (oak-associated and non-oak species). Generalised linear mixed-effects models were fitted for the negative binomial family (NB), the Poisson family (P) or the log-normal family (Log; *i.e.* log-transformed response) with forest and stand as random effects.  $\Delta AICc = AICc$  (decline model) –  $AICc$  (null model). If  $\Delta AICc < -2$ , we considered that the decline model better explained the abundance of each species than did the null model. If  $\Delta AICc > -2$ , the null model was kept. We removed *A. curtulus* from this analysis because the number of individuals was less than 50. Significance levels are shown as \*\*\*  $p < 0.001$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*  $p < 0.05$ . Non-significant values are not shown. The best scale to explain the abundance of a species is noted in bold. Dist. Family: distribution family, SE: standard error.

Species	Abund.	Dist. family	Plot				Stand			
			$\Delta AICc$	Estimate	SE	z or t value	$\Delta AICc$	Estimate	SE	z or t value
<b>Oak-associated borers</b>										
<i>A. angustulus</i>	1,712	NB	-4.1	2.52 **	0.94	2.7	<b>-12.6</b>	<b>4.79 ***</b>	<b>1.12</b>	<b>4.3</b>
<i>A. biguttatus</i>	110	P	<b>-31.2</b>	<b>4.69 ***</b>	<b>1.15</b>	<b>4.1</b>	-1.5	-	-	-
<i>A. graminis</i>	823	Log	-3.3	1.10 *	0.44	2.5	<b>-5.6</b>	<b>1.42 **</b>	<b>0.49</b>	<b>2.9</b>
<i>A. hastulifer</i>	1,653	NB	<b>-2.1</b>	<b>2.35 ***</b>	<b>0.04</b>	<b>64.6</b>	-1.9	-	-	-
<i>A. laticornis</i>	5,200	Log	-6.8	1.94 *	0.64	3.1	<b>-9.4</b>	<b>2.56 **</b>	<b>0.73</b>	<b>3.5</b>
<i>A. obscuricollis</i>	1,118	NB	-4.3	2.27 ***	0.01	235.9	<b>-6.5</b>	<b>3.32 ***</b>	<b>0.02</b>	<b>138.8</b>
<i>A. sulcicollis</i>	340	NB	-0.5	-	-	-	<b>-3.1</b>	<b>3.65 *</b>	<b>1.63</b>	<b>2.2</b>
<i>C. undatus</i>	338	NB	<b>-11.7</b>	<b>3.32 ***</b>	<b>0.75</b>	<b>4.4</b>	-5.1	2.94 **	0.95	3.1
<i>M. fulgidicollis</i>	285	NB	<b>-8.1</b>	<b>3.05 **</b>	<b>0.91</b>	<b>3.3</b>	<b>-8.5</b>	<b>3.72 **</b>	<b>1.15</b>	<b>3.2</b>
<b>Other borers</b>										
<i>A. olivicolor</i>	4,538	Log	0.59	-	-	-	-0.27	-	-	-
<i>A. viridis</i>	99	P	2.20	-	-	-	1.33	-	-	-

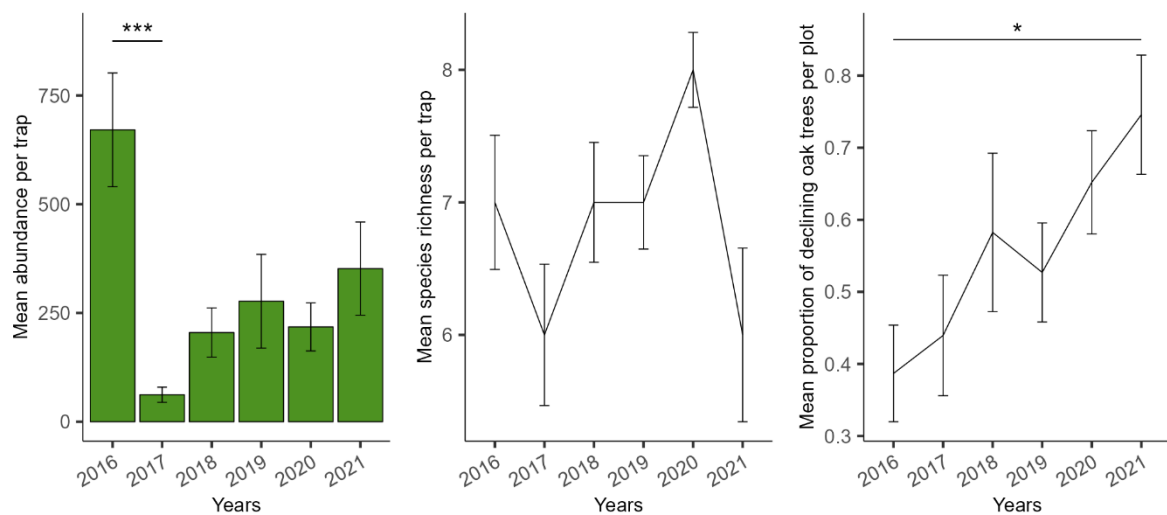
At the plot scale, community composition was influenced by sampling year ( $F = 2.80$ ,  $df = 1$ ,  $R^2 = 0.03$ ,  $p = 0.03$ ) and by decline category ( $F = 2.81$ ,  $df = 2$ ,  $R^2 = 0.07$ ,  $p = 0.01$ ) but not by the interaction between sampling year and decline category ( $F = 1.42$ ,  $df = 2$ ,  $R^2 = 0.03$ ,  $p = 0.18$ ). At the stand scale, the results were slightly different. Community composition was influenced not only by sampling year ( $F = 4.09$ ,  $df = 1$ ,  $R^2 = 0.05$ ,  $p = 0.006$ ) and decline category

( $F = 3.90$ ,  $df = 2$ ,  $R^2 = 0.09$ ,  $p = 0.002$ ) but also by the interaction between sampling year and decline category ( $F = 2.14$ ,  $df = 2$ ,  $R^2 = 0.05$ ,  $p = 0.04$ ).

When considered separately, the abundance of most oak-borer species experienced a marked decrease in 2017, compared to 2016 (Figure 23). As for overall oak-borer abundance, this decrease was followed by a progressive

increase during the following years for most species, and their inter-annual fluctuations were correlated, making them synchronous (Figure S11). Only *A. graminis* showed inter-annual fluctuations that were not correlated with those of the other Agrilinae species, probably due to its peak abundance in 2020, which was not observed for the other species. Non-oak borers showed two distinct patterns. *A. olivicolor* abundance followed an inter-annual pattern similar to the oak-associated

species, with a large decrease of its mean abundance per trap in 2017. In contrast, the mean abundance of *A. viridis* remained relatively constant. Only the inter-annual fluctuations of *C. undatus* (Spearman corr. = 0.54,  $p = 0.004$ ), *A. laticornis* (Spearman corr. = 0.34,  $p = 0.03$ ) and *M. fulgidicollis* (Spearman corr. = 0.26,  $p = 0.04$ ) were positively correlated with those of oak-decline severity at the stand scale, and no correlation was observed with decline severity at the plot scale.



**Figure 22.** Mean abundance ( $\pm$  SE) of oak-associated borers caught from 2016 to 2021 (left), mean species richness ( $\pm$  SE) of oak-associated borers caught from 2016 to 2021 (middle), and mean proportion ( $\pm$  SE) of declining oaks per monitored stand (right) in the Vierzon state forest. Significance levels correspond to the results of the Dunn test with \*\*\*  $p < 0.001$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*  $p < 0.05$ . Non-significant values are not shown.

## DISCUSSION

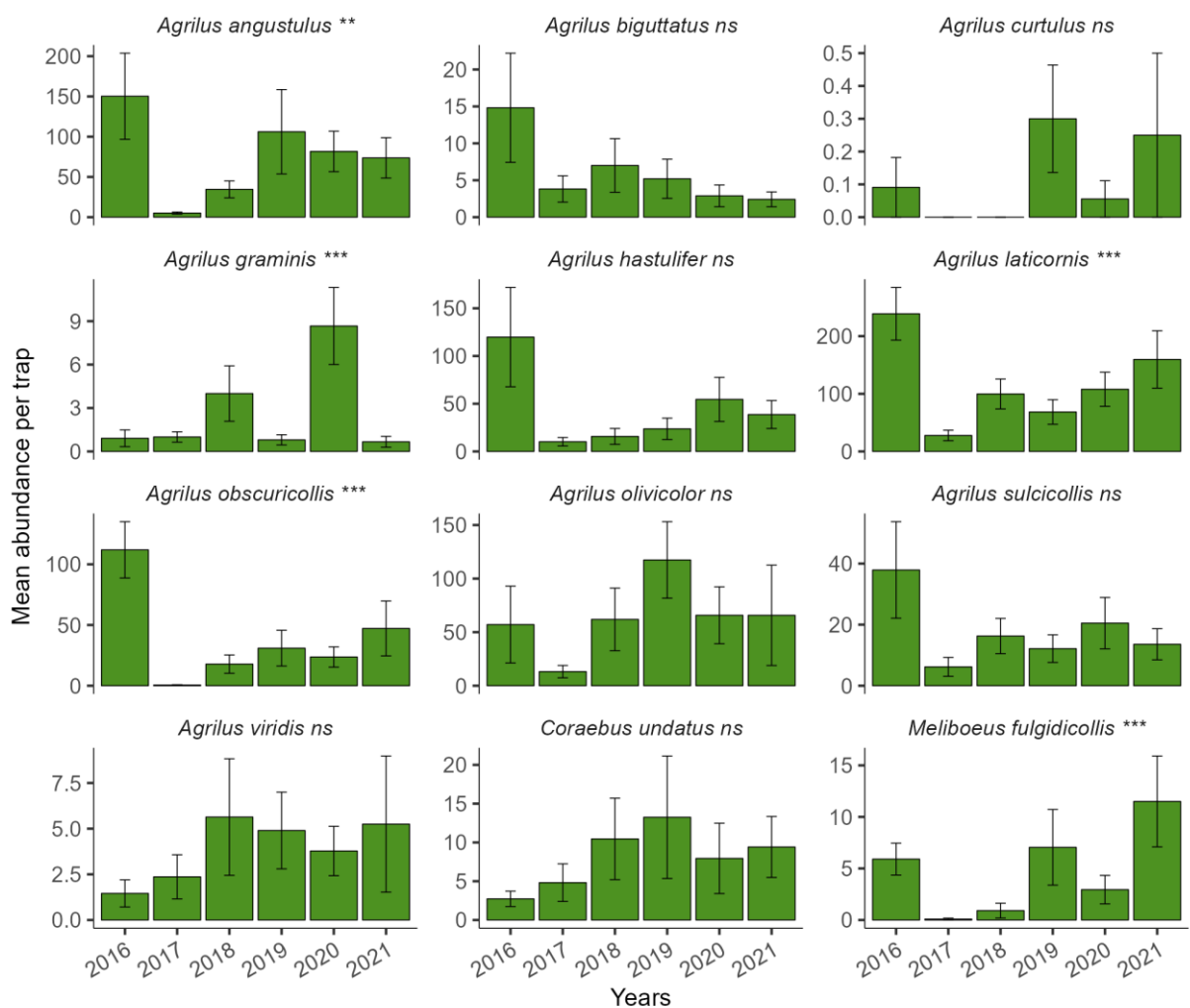
### A community reshaped by global warming

We observed similar borer communities in the six forests sampled, where only the relative abundance of *A. graminis* and *A. sulcicollis* fluctuated. During our survey, we captured all of the oak-associated borer species found in France except one, *Agrilus grandiceps hemiphanes* Marseul. Since this species is mostly associated with Mediterranean and evergreen oak species (Farrugia, 2007; Jendek & Poláková, 2014), it is not surprising that it

was not present in our samples. However, we did capture other Mediterranean species, sometimes in large numbers, like *A. hastulifer* and *A. graminis*, as previously reported in Sallé *et al.* (2020). Until recently, these species were considered rare in the area (Chapelin-Viscardi & Binon, 2007), but a recent increase in abundance is in agreement with the current northward expansion of several other Agrilinae species in Europe (*e.g.*, Pederson & Jørum, 2009; Buse *et al.*, 2013; Brown *et al.*, 2015). Likewise, although *A. curtulus* is considered one of the rarest *Agrilus* in France, present in

only a few localities (Chapelin-Viscardi & Binon, 2007; Sallé *et al.*, 2022), we found it in four of our six forests, though always in small numbers. This species could have a larger distribution area than previously thought, or may have recently expanded its geographical distribution range with climate warming. In addition to global warming, this increased detection of rare, Mediterranean species might also stem from our sampling method, with green multi-funnel traps hung in the canopy. This method has rarely been used in European forests and is particularly effective for

collecting Agrilinae (Rassati *et al.*, 2019; Sallé *et al.*, 2020). It should be noted, however, that the number of *C. fasciatus* captured was extremely low. This Mediterranean species has also expanded northwards due to climate change (Buse *et al.*, 2013), and its conspicuous damage on oak branches has been repeatedly observed throughout France (Sallé *et al.*, 2014, 2022). The low number of captures in our study suggests either that, although its damage is frequent, the population level of the beetle is still low, or that our trapping design was not efficient for this particular species.



**Figure 23.** Mean abundance ( $\pm$  SE) of oak-associated borer species caught from 2016 to 2021 in the Vierzon forest. The significance of each Kruskal-Wallis test is given after the name of the species. \*\*\*  $p < 0.001$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*  $p < 0.05$ . *A. olivicolor* and *A. viridis* were added for information.

The two most abundant oak-associated species collected were *A. laticornis* and *A. angustulus*. Both species are common (Farrugia, 2007) and develop in oak branches (Schaefer, 1949). They are consequently closely associated with the canopy, where the traps had been installed. Conversely, species developing on the trunk, such as *C. undatus*, *A. biguttatus*, and *A. sulcicollis* (Hastir & Gaspar, 2002; Jendek & Grebennikov, 2011), were far less abundant in our traps, suggesting that canopy traps might be less efficient for these species, as suggested by Brown *et al.* (2017) for *A. biguttatus*. Surprisingly, the most abundant species in our survey, *A. olivicolor*, is not associated with oaks but with hornbeam. However, this species is often captured in great numbers during surveys in European forests and orchards (Moraglio *et al.*, 2013; Rhainds *et al.*, 2017). In addition, declining hornbeam was frequent in the understory of several of the stands we monitored (pers. obs.). Whether these abundance results relate to the number of borers that have developed locally, both in the canopy and on the trunk, or whether they better reflect flight activity at the canopy level is still unclear. Comparing results from multi-funnel traps to those from rearing traps in a same plot or stand might help to answer this question.

As we continued sampling for several years and in several forests, we were able to obtain a robust overview of the phenology of borer species in temperate oak forests. Adult activity peaked in June or July for all species, with 82% of all catches. This suggests that a sampling period ranging from mid-May until mid-August should cover most of the beetles' activity period. A few species were active slightly earlier: *A. sulcicollis*, *A. laticornis* and *A. angustulus*. Some were active later in the season: *A. graminis*, *A. hastulifer* and *A. curtulus*. Since both *A. graminis* and *A. hastulifer* are Mediterranean species, this

suggests that they may have higher thermal requirements than the other species, and consequently emerge later in the season from their larval host.

### **Forest decline drives the abundance, richness and composition of oak-associated borers**

Our methodology allowed us to sample borers in a wide range of decline levels, in both healthy and declining plots and stands within the same forest. Our results confirm that oak decline influences the local abundance, richness and community composition of oak borers.

All the oak borer species were promoted by oak decline, as previously reported in France (Sallé *et al.*, 2020, except for *A. hastulifer*). Consequently, decline level at both plot and stand scales also markedly affected the composition of the oak-borer community. This is congruent with the preference of *Agrilus* spp. for weakened hosts (*e.g.*, Dunn *et al.*, 1987, 1990; Vansteenkiste *et al.*, 2004; McCullough *et al.*, 2009). The abundance of most species was better related to oak decline level at the broader stand scale than at the finer plot scale. This somewhat contradicts earlier observations indicating that the abundance of several borer species was more influenced by the decline level at the tree scale than at the plot scale (Sallé *et al.*, 2020). This might be because borer catches in a particular trap reflect both tree condition, which might interfere with trap attractiveness, and stand condition, which might influence the size of borer populations. Consequently, the plot scale may not be the best scale at which to consider the effects of environmental conditions on borer populations. The contrasting effect of oak decline on *A. hastulifer* is partially congruent with previous observations (Sallé *et al.*, 2020).

Our multi-year monitoring in the Vierzon forest showed that oak decline increased throughout the period (2016-2021), which was marked by several severe summer droughts (2018, 2019, 2020). The resulting water stress probably affected oak health. We expected that the weakening of their host trees would promote borer populations over the years. However, the species richness and abundance of oak-dwelling borers exhibited significant inter-annual fluctuations. These fluctuations were remarkably synchronous among most species, suggesting that the different species probably responded to similar environmental drivers. For several species, these inter-annual variations correlated with those of decline level. The sharp decline in abundance and species richness observed in 2017 was, nonetheless, apparently unrelated to any particular change in stand condition. Borer community composition was influenced by decline level over the monitored period, and also marginally by sampling year. Although decline level influenced the population dynamics of oak borers, our results suggest that it was not the sole driver of the inter-annual variations.

#### **Other environmental drivers involved in oak-borer population dynamics and community composition**

The analysis of the inter-annual fluctuations in population levels in Vierzon indicates that the population levels of most of the borer species sharply dropped in 2017, then slowly and progressively recovered. These fluctuations may have resulted from environmental or endogenous factors. However, since the abundance of all the species fluctuated synchronously, endogenous factors are unlikely. The drop in 2017 might have resulted from higher predation or parasitism in 2016-2017. Although we cannot totally rule this out, the magnitude of the population crash and the

fact that it was observed synchronously in different species with slightly different ecological niches, does not fully support this hypothesis. Another possibility is that the climatic conditions in 2017 caused the death of most of the borers. Spring 2017 in Central and Western Europe was characterised by an unusually long warm period followed by a late frost at the end of April (Vitasse & Rebetez, 2018). In the Vierzon forest, temperatures between -0°C and -3°C were recorded from April 19 to 29 (data extracted from the *easyclimate* R-package). Most Agrilinae overwinter as larvae in the cortical tissues of their host tree, or in pupal cells in the outer bark or outer sapwood, and their pupation occurs in spring (*e.g.*, Haack & Benjamin, 1982; Chamorro *et al.*, 2015). Overwintering *Agrilus* larvae can tolerate severe frosts (*e.g.*, Crosthwaite *et al.*, 2011). For *A. biguttatus*, the developmental thresholds are 12.1, 11.9 and 15.1 °C for eggs, larvae and pupae, respectively (Reed *et al.*, 2018), which are close to those reported for *A. planipennis* (Duan *et al.*, 2013). These thresholds are relatively high, but the unusually warm early spring of 2017 could have broken the dormancy of the overwintering larvae, making them more vulnerable to subsequent frosts. Interestingly, other forest insects were directly affected by the late frost in 2017. In Spain, the abundance of the Asian chestnut gall wasp, *Dryocosmus kuriphilus* Yasumatsu, was reduced by 25-40%. It took three years for the population to recover from the event (Lombardero *et al.*, 2021). Late frosts also occurred in Vierzon in 2016, 2019 and 2021, but without similar effects. However, these late frosts were not preceded by exceptionally long warm periods (Cantat *et al.*, 2019; METEO FRANCE, 2016, 2017, 2019, 2021). With climate change, springs are becoming warmer, temperatures rise earlier (Trenberth *et al.*, 2007), and the frequency of late spring frosts is increasing in Europe (Zohner *et al.*, 2020). Although freeze stress

may affect host-tree vigour, thus promoting the colonisation by secondary pests (*e.g.*, La Spina *et al.*, 2013; Ranger *et al.*, 2019) and occasionally triggering *Agrilus* outbreaks (Haack & Petrice, 2019), the direct impacts of mild winters and warm springs followed by late spring frosts may hinder borer proliferation and reduce their damage in declining forests. Accordingly, while a general degradation of forest health over the last decade has been observed in France, the number of damage reports due to borers has not increased over this period (Sallé *et al.*, 2022).

Among the variables included in our model selection, only tree density, longitude and mean June temperature affected the local abundance of oak-dwelling borers. Increased tree density may decrease the attractiveness of green-coloured traps, making them less visible when surrounded by many trees. In our case study, however, it seems that tree density acted more as a reservoir for oak borers. We did not specifically measure oak density, but since our study was located in pure oak stands, an increase in tree density probably implied an increased amount of trophic resources. The positive effect of mean June temperature on the number of catches is congruent with the phenology of most species (see above). Warmer June conditions probably enhance and synchronise adult emergence and dispersal activity, leading to an increase in catches.

Surprisingly, our results did not support our latitude hypothesis, as latitude was discarded during the model selection process. This said, latitude has diverse effects on insects. For instance, the number of orders and families (*e.g.*, Jacobsen *et al.*, 1997) and species richness (*e.g.*, Willig *et al.*, 2003) can decrease with increasing latitude. For *Agrilus*, fecundity, body size and the weight of female *A. planipennis* are negatively correlated to latitude (Marshall *et al.*, 2013). We therefore

expected both lower abundance and richness of oak borers at higher latitudes. On the contrary, longitude only marginally influenced the abundance of the community, with a greater abundance of oak borers in the eastern forests. Since our sample did not include a wide range of longitudinal gradients, this should be considered with caution. It might reflect the fact that forest decline was more acute in the eastern forests, where recent droughts have been more severe, thereby promoting borer populations.

## CONCLUSION

The increase in the frequency, spatial extent and severity of forest decline will likely favour the expansion and abundance of borers in Europe, which may in turn further aggravate decline. Concern for the future health of European oak forests is therefore increasing. However, our results show that the sanitary condition of the host trees is not the only driver of oak-borer population dynamics. Tree density and warm June conditions can promote the local abundance and/or activity of borers. Borers were also more abundant in the easternmost forests of our sampled area. Our results also suggest that extreme climatic events such as a warm period followed by late frosts influence these communities and could markedly affect their population dynamics. Finally, our data suggest that the use of green multi-funnel traps in the oak canopy, especially from mid-May to mid-August, makes it possible to sample a large range of oak-related species, but may underestimate the population of species developing at the trunk level.

## ACKNOWLEDGMENTS

We thank C. Moliard (INRAE), G. Parmain (INRAE), X. Pineau (LBLGC), B. Nusillard (INRAE) and O. Denux (INRAE) for their technical assistance. We are grateful to the National Forestry Office (Office National des Forêts) and to the Forest Health



Service (Département de la Santé des Forêts) for their field assistance. We would like to thank the two anonymous reviewers whose insightful comments improved this manuscript.



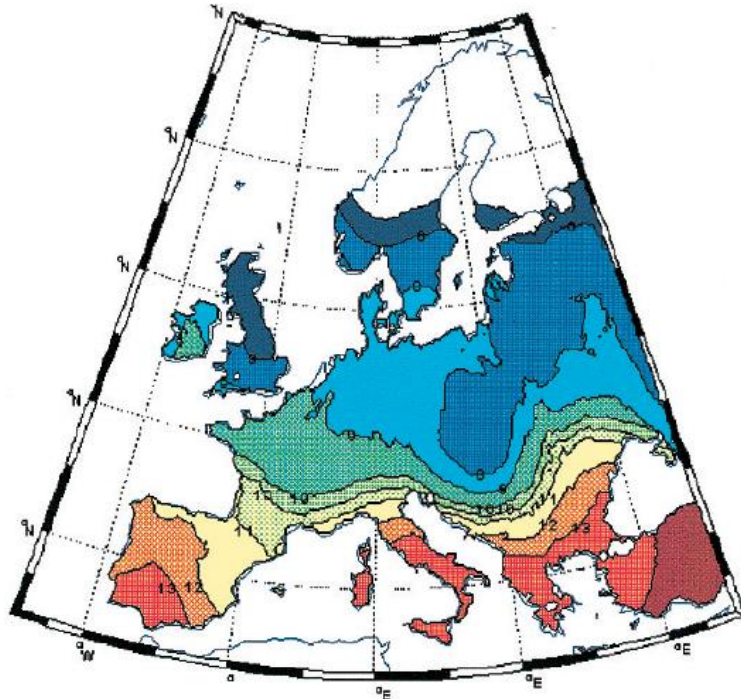
## III.2. Étude de la structuration génétique des populations d'*A. biguttatus* et de leur histoire évolutive

### III.2.1. Description de la diversité génétique et de la structuration des populations à l'aide de la phylogéographie

L'étude de la structure génétique des populations et des processus évolutifs et écologiques qui l'influencent est appelée la phylogéographie (Avice *et al.*, 1987; Avice, 2000). Elle permet d'étudier les schémas de dispersions géographiques des organismes afin de comprendre les mécanismes responsables de leur distribution et d'aider à la compréhension de leur histoire évolutive (Beheregaray, 2008; Kumar & Kumar, 2018). Ce sont en particulier les épisodes de contractions et d'expansion des populations suite aux événements glaciaires du Quaternaire qui ont façonné la distribution actuelle des espèces et leur diversité en Europe. La période du Quaternaire (de -2,6 Ma au présent) est en effet marquée par plusieurs âges glaciaires, qui recouvraient une grande partie de l'Europe de glace, de toundras et de steppes froides (Hewitt, 1996) et rendaient les milieux peu habitables pour les espèces tempérées. Ces modifications dramatiques des écosystèmes vont avoir un impact très important sur les espèces en provoquant de grands mouvements démographiques, la création de zones refuges, de zones hybrides/de suture, etc. (Hewitt, 1996). La disparition des habitats au nord de l'Europe va pousser les organismes à rejoindre des refuges glaciaires, ce qui correspond à des épisodes de contraction. Classiquement, les principales zones refuges sont au sud de la péninsule des Balkans, ibérique et italienne (Hewitt, 1996; Taberlet *et al.*, 1998; 2000, 2004). Des zones de refuges plus petites et temporaires ont également existé, fournissant un abri pour des périodes froides plus courtes (Brewer *et al.*, 2002). C'est à partir de ces zones de refuge que les espèces ont ensuite pu progresser de nouveau vers le nord lors des périodes interglaciaires, à l'issue du retrait des glaciers. Ces mouvements des populations correspondent à des événements de migration/recolonisation. Ces refuges ont donc joué un rôle essentiel dans le maintien de la diversité taxonomique et génétique des espèces, mais également dans la structuration génétique qui est distincte entre les refuges (Hewitt, 1996; Taberlet *et al.*, 1998; Hewitt, 2000, 2004; Stone, Atkinson, *et al.*, 2002). Les individus d'une même espèce mais provenant de zones de refuges différents peuvent se rencontrer lors de leur migration post-glaciaire au niveau de "zone de contact" ou "zone de suture". Ces zones se trouvent souvent proches des barrières biogéographiques ou au niveau de point de rencontre de voies de recolonisation. En brassant des individus provenant de différentes zones de refuges, ayant évolué séparément, les zones de contact concentrent une diversité génétique très importante (Petit *et al.*, 2003).

Prenons par exemple le cas des chênes. Après leur isolation lors du dernier épisode glaciaire dans les trois principaux refuges précédemment cités, les chênes blancs européens (ici le complexe Chêne sessile - Chêne pédonculé) commencent à migrer doucement vers le nord puis dans des directions différentes selon leur origine. D'après Brewer *et al.* (2002), la colonisation de l'Europe par ces arbres s'est déroulée en deux étapes (Figure 24). Tout d'abord, de -13 000 à -11 000 ans, les chênes se sont étendus jusqu'aux montagnes centrales d'Europe (Pyrénées, Alpes et Carpathes) depuis les trois principaux refuges glaciaires. Leur progression s'est stoppée entre -11 000 et -10 000 à cause de l'installation d'un climat froid et sec et ce n'est qu'après l'apparition d'un climat favorable vers -10 000 ans que les chênes ont pu continuer leur colonisation depuis les refuges temporaires, pour atteindre rapidement le nord-ouest de l'Europe et plus lentement l'Europe centrale et du nord-est à cause de

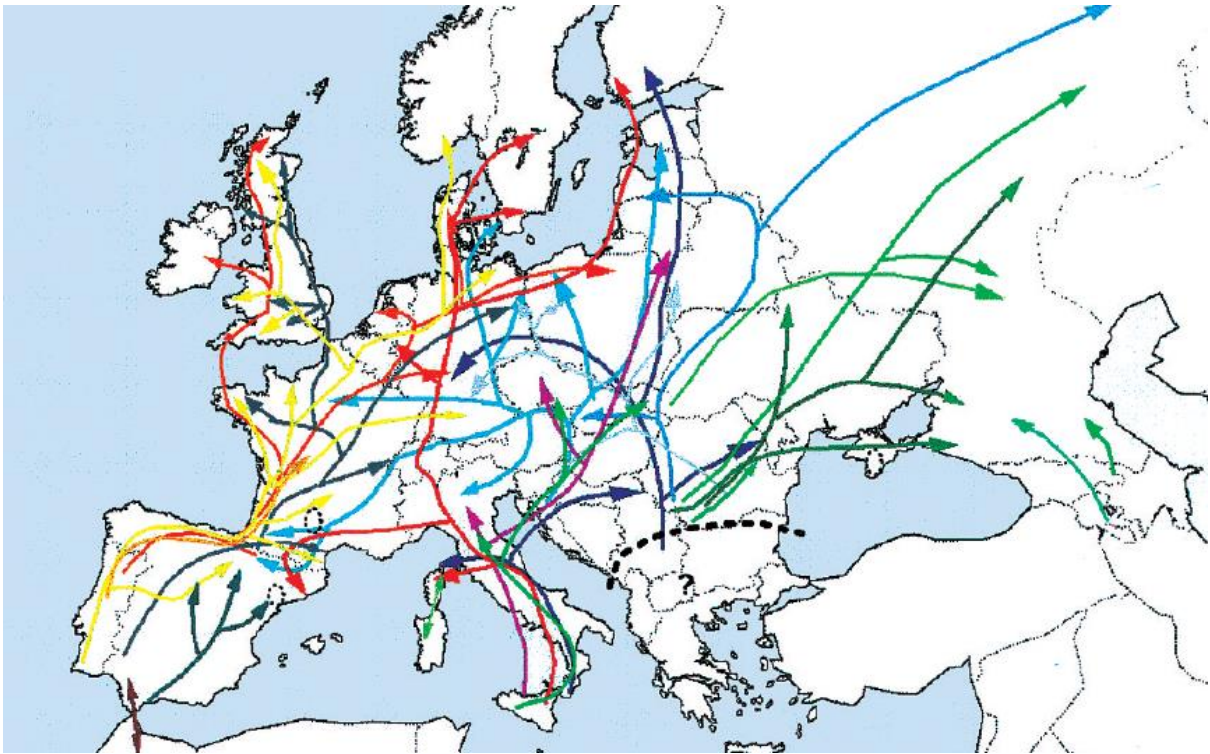
barrières biogéographiques (notamment les chaînes montagneuses, comme les Alpes). En - 6 000, les chênes s'étaient étendus sur la majorité de leur aire de répartition actuelle.



**Figure 24.** Migrations des chênes en Europe depuis les dernières glaciations, il y a 18 000 ans. La carte a été obtenue à l'aide de données polliniques. Elle est construite pour s'étendre de - 13 000 à - 6 000 avec des tranches de 1 000 ans. Cette carte est une synthèse des travaux de Brewer *et al.* (2002) présentée dans Kremer *et al.* (2002).

Ce sont les travaux de Petit et ses collègues (2002) qui ont identifié les voies de recolonisation suivies par les chênes (Figure 25). Ils ont montré que les migrants issus des refuges ibériques sont remontés au nord en passant par la France et sont allés jusqu'au nord du Royaume-Uni et au sud de la Norvège et de la Finlande. Les migrants provenant des Balkans sont eux remontés vers le nord au sud de la péninsule Scandinave et de la Finlande, et se sont également grandement étendus vers l'ouest (en passant au nord des Alpes) et l'est. Quant à ceux provenant du dernier refuge glaciaire, la péninsule italienne, ils se sont partiellement engouffrés en France en longeant la Côte d'Azur et ont également continué leur colonisation vers le nord de l'Europe.

Les trois refuges glaciaires européens dans lesquels les chênes se sont concentrés pendant la dernière période glaciaire ont également pu rassembler les espèces, et en particulier les ravageurs, qui leur sont associés. C'est notamment le cas pour le défoliateur *Tortrix viridana* (L.), aussi appelé la Tordeuse verte de chêne. Les refuges insulaires des chênes au niveau de l'Italie (Corse, Sardaigne, Sicile) furent des réservoirs de diversité pour la Tordeuse, d'où l'ensemble des populations de l'insecte a ensuite pu s'étendre peu de temps après la fin de la dernière ère glaciaire (Serra *et al.*, 2019). Chez les Cynipidae, des galligènes dont la majorité des espèces sont liées aux chênes, les trois refuges glaciaires européens furent primordiaux dans la conservation de leur diversité génétique lors des épisodes glaciaires et après lors de la recolonisation post-glaciaire (Stone, Atkinson, *et al.*, 2002).



**Figure 25.** Carte des voies de recolonisation empruntées par les chênes blancs européens (complexe Chêne pédonculé - Chêne sessile). Les flèches indiquent les principales voies de migration suivies par les chênes et la couleur des flèches correspond aux six grandes lignées de variants chloroplastiques. Cette carte est une synthèse des travaux présentés dans Petit *et al.* (2002) et illustrés dans Kremer *et al.* (2002).

Les voies de recolonisation post-glaciaires suivies par les chênes, l'évolution de la structure génétique de leurs populations ainsi que certains aspects de leur biologie ont également pu influencer leurs espèces associées, présentes avec eux dans les refuges (Kremer *et al.*, 2002). Pour *Andricus kollari* (Hartig) et *Andricus quercuscalicis* (Burgsdorff), deux espèces de Cynipidae ayant besoin de *Q. robur* et *Q. petraea* mais également de *Quercus cerris* (L.) pendant une partie de leur cycle de vie, ce sont principalement les galligènes des Balkans et de l'Italie qui se sont étendus en Europe (Rokas *et al.*, 2001; Stone *et al.*, 2001), alors que les chênes des trois refuges ont participé à la recolonisation de l'Europe centrale (Dumolin-Lapègue *et al.*, 1997; Kremer *et al.*, 2002; Petit *et al.*, 2002). Les populations de la péninsule ibérique, elles, n'ont pas réussi à étendre leur répartition à la France (Rokas *et al.*, 2001; Stone *et al.*, 2001). Ces espèces ont également montré des patrons d'invasions différents, sur des échelles de temps similaires (Stone, Atkinson, *et al.*, 2002). La dépendance aux chênes n'est donc pas suffisante pour que des espèces proches montrent des schémas de diversité génétiques similaires. D'autres aspects de la biologie des chênes ont également dû intervenir, comme des variations cycliques des ressources trophiques nécessaires, c'est-à-dire les glands, bourgeons, etc. (Stone, Atkinson, *et al.*, 2002). Chez *T. viridana*, la structuration des populations de ce ravageur est induite en partie par la phénologie des chênes, les barrières géographiques et le flux de gènes porté par les mâles (Serra *et al.*, 2019). Les capacités de dispersion des espèces peuvent également influencer les variations génétiques entre les ravageurs et leurs hôtes (Schroeder & Degen, 2008). En revanche, aucun travail de phylogéographie n'a été réalisé pour le moment sur les agriles associés aux chênes en Europe.

### III.2.2. Quels marqueurs génétiques utiliser pour caractériser la diversité génétique et la structuration des populations ?

Plusieurs marqueurs génétiques ont été développés comme outil pour répondre à la question de la structuration spatiale des populations. Les travaux de phylogéographie sont largement dominés par l'utilisation de l'ADN mitochondrial (ADNmt) en tant que marqueur moléculaire, et dans une moindre mesure de marqueurs nucléaires (Beheregaray, 2008). Dans le cadre de ce travail de thèse, deux marqueurs en particulier ont été sélectionnés pour leur complémentarité : l'ADNmt et les microsatellites. Ensemble, ces marqueurs permettent de diversifier les analyses réalisées pour tester les hypothèses de phylogéographie (Dong *et al.*, 2021) et d'avoir des conclusions robustes. Les autres marqueurs ne seront pas discutés ici.

#### III.2.2.1. L'ADN mitochondrial

L'ADN mitochondrial (ADNmt) est constitué de gènes dont les séquences ou portions de séquences sont utilisées comme des marqueurs moléculaires universels. Ces marqueurs sont de loin les plus utilisés en biologie et en écologie évolutive, du fait de leur importance pour comprendre la phylogénie des espèces, leurs liens de parenté et pour retracer leur histoire évolutive. Ils présentent également un coût modéré et une certaine facilité d'utilisation. Certains auteurs considèrent l'ADNmt comme un outil de base dans les études de génétique s'intéressant aux insectes (Dong *et al.*, 2021). De nos jours, l'ADNmt est principalement connu pour permettre l'identification des espèces grâce au "barcode" (Hebert *et al.*, 2003; Hebert & Gregory, 2005). Il est également utilisé dans de nombreuses études de phylogéographie d'insectes forestiers, concernant aussi bien des espèces endémiques (Drag *et al.*, 2015; Avtzis *et al.*, 2019) qu'invasives (Bray *et al.*, 2011; Auger-Rozenberg *et al.*, 2012; Bras *et al.*, 2019; Javal *et al.*, 2019).

L'ADNmt est un ADN circulaire et haploïde. Il est extrait des mitochondries, qui sont des organites permettant l'apport d'énergie chez les organismes eucaryotes (Das, 2006). L'ADNmt possède plusieurs caractéristiques qui en font le témoin idéal de l'histoire évolutive des populations. Tout d'abord, il est présent en grande quantité dans les mitochondries, ce qui le rend facile à amplifier. Il est également considéré comme neutre (*i.e.* non soumis à sélection), non recombinant, transmis par un seul des parents (héritage clonal, le plus souvent par la mère) et comme possédant un taux d'évolution régulier. Son taux d'évolution est supérieur à celui de l'ADN nucléaire (ADNnu), avec un rapport entre le taux de mutation de l'ADNmt et celui de l'ADNnu qui varie entre 2 et 6 (Allio *et al.*, 2017). Le taux rapide de mutation de l'ADNmt en fait un marqueur de choix dans les études phylogénétiques et phylogéographiques (Galtier *et al.*, 2009).

Cependant, la pertinence de l'utilisation de l'ADNmt en génétique des populations est remise en question depuis quelques années, car certains de ses mécanismes pourraient fausser les résultats obtenus et par conséquent les interprétations que nous pouvons en tirer. Ainsi, la présence de pseudogène (ou NUMTs) peut profondément affecter les conclusions des études, en menant à une surestimation de la diversité en espèces (Song *et al.*, 2008) et de la diversité génétique intra-spécifique (Haran *et al.*, 2015). La diversité génétique peut également être surestimée lors de la présence d'hétéroplasmie, c'est-à-dire quand deux molécules d'ADNmt différentes sont présentes en même temps chez un individu (Avise *et al.*, 1987; Avise, 2009). La neutralité présumée de l'ADNmt est

également remise en cause, car il serait en fait soumis à des balayages sélectifs (Galtier *et al.*, 2009). Il reste cependant un marqueur de choix dans les études sur les insectes, pour sa facilité d'utilisation et son faible coût, même s'il convient de faire attention aux conclusions que nous pouvons tirer des analyses impliquant ce marqueur (Dong *et al.*, 2021).

### III.2.2.2. Les marqueurs microsatellites

Les marqueurs microsatellites sont des fragments d'ADN nucléaire constitués de séquences répétées d'un à six nucléotides, également appelés SSRs (*simple sequence repeats*) ou STRs (*short tandem repeats*). Généralement, un marqueur microsatellite peut être composé de 5 et 40 répétitions d'un même motif (motif dinucléotide majoritairement, ou tri- ou tétranucléotide) induisant un polymorphisme de taille (Li *et al.*, 2002). Les fragments amplifiés de tailles différentes seront ainsi considérés comme des allèles différents pour un même marqueur microsatellite.

Les microsatellites sont plutôt populaires dans les études de génétique des populations car ils présentent plusieurs caractéristiques intéressantes. Ce sont des marqueurs nucléaires co-dominants et à héritabilité biparentale, et ils sont particulièrement répandus dans le génome nucléaire de la plupart des taxons eucaryotes et procaryotes. Il est généralement supposé que les microsatellites sont des marqueurs neutres, présents dans les régions non-codantes du génome. Ils possèdent un taux de mutation élevé, et présentent donc une variabilité forte (Selkoe & Toonen, 2006; Guichoux *et al.*, 2011; Senan *et al.*, 2014). Cependant, comme pour l'ADNmt, certaines des caractéristiques attribuées aux marqueurs microsatellites ne sont pas vérifiées systématiquement et peuvent induire des erreurs dans les interprétations. En particulier, bien qu'ils soient considérés comme neutres, ils ont quand même une importance fonctionnelle dans plusieurs phénomènes biologiques (Li *et al.*, 2002). Des mutations peuvent également provoquer des cas d'homoplasie, qui peuvent conduire à la sous-estimation de la différenciation des populations, même si cela reste néanmoins peu préoccupant dans la majorité des études de génétiques des populations (Estoup *et al.*, 2002). Des mutations peuvent également survenir dans les régions entourant les microsatellites, là où s'accrochent les amorces, et peuvent provoquer des allèles nuls ou empêcher l'amplification des microsatellites. La présence d'allèles nuls réduit la diversité génétique et peut de ce fait entraîner une surestimation de la différenciation des populations (Chapuis & Estoup, 2007).

Ces marqueurs restent cependant des outils utiles : ils permettent d'étudier l'histoire récente des populations, de détecter la présence d'une structuration génétique entre les populations, d'étudier les flux de gènes existants ou encore de caractériser la diversité génétique intra- et inter-populationnelle (Zhang & Hewitt, 2003; Putman & Carbone, 2014). Ils sont beaucoup utilisés à la fois pour déterminer les processus d'invasion, comme pour détecter la source des populations introduites ou les routes d'invasions suivies par les espèces (Estoup & Guillemaud, 2010; Cristescu, 2015) mais également les processus d'évolution et de migration contemporains (Zhang & Hewitt, 2003; Guichoux *et al.*, 2011).

L'une des principales limites des microsatellites est qu'ils sont spécifiques d'une espèce, et doivent donc être développés indépendamment pour chaque (Selkoe & Toonen, 2006; Senan *et al.*, 2014). Le coût pour les isoler et les définir est également particulièrement élevé. Des marqueurs microsatellites ont été développés pour quelques espèces d'*Agilus*, comme *A. planipennis* (Bray *et al.*, 2011; Keever *et al.*, 2013) et *A. mali* (Fang *et al.*, 2017), mais aucun n'existait pour *A. biguttatus*.

### III.2.3. Article en préparation. “Distribution of the genetic diversity of *Agrilus biguttatus* Fabricius (Coleoptera: Buprestidae), a potential threat for native and non-native oaks”

#### Présentation de l'article

**Contexte :** *Agrilus biguttatus* est un ravageur secondaire forestier, connu pour participer à l'aggravation du dépérissement des chênes. Malgré son importance économique et écologique, il n'existe pas de travaux sur sa distribution génétique ni sur la structuration de ses populations européennes. Pourtant, ces données sont nécessaires afin de comprendre les voies de colonisation suivies par cet insecte mais également pour pouvoir rapidement identifier les populations sources en cas d'introduction dans des zones non natives.

**Objectifs et hypothèses :** Le principal objectif de ce travail est de réaliser la première étude de phylogéographie et de génétique des populations d'*A. biguttatus*. Nous voulons notamment mieux comprendre la distribution actuelle de ces insectes, en s'intéressant aux possibles zones refuges et à sa structuration à large échelle. Nous nous attendons à ce que les différentes populations d'*A. biguttatus* aient suivi les mêmes voies de recolonisation que les chênes à travers l'Europe et que par conséquent elles présentent une certaine structuration génétique sur l'aire de distribution de l'insecte, suivant les chemins de recolonisation empruntés. Nous nous attendons également à ce que le changement climatique actuel, avec l'augmentation des températures et la plus grande disponibilité d'arbres hôtes viables pour les bioagresseurs, influence la distribution de la variabilité génétique d'*A. biguttatus*.

#### Matériel et méthodes :

Nous avons sollicité l'aide de collaborateurs nationaux et internationaux afin de récolter des *A. biguttatus* sur sa zone de distribution européenne. Les collaborateurs internationaux nous ont envoyé les individus qu'ils possédaient. Nous avons également posé des pièges multi-entonnoirs verts en France, dans plusieurs forêts domaniales de chênes. Les collaborateurs nationaux ont régulièrement relevé ces pièges et nous ont envoyé les adultes récoltés. En complément, des campagnes d'écorçage de grumes de chênes ont également été organisées pour récupérer des larves.

Deux types de marqueurs différents ont été choisis pour étudier cet insecte : le fragment d'ADN mitochondrial COI Jerry-Pat et des marqueurs microsatellites que nous avons fait développer pour *A. biguttatus*. Le travail d'extraction d'ADN a été réalisé au laboratoire P2E de l'Université d'Orléans et le séquençage a été fait par Eurofins pour l'ADNmt (et quelques séquences avec INRAE URZF), et Genoscreen pour les microsatellites. Pour l'ADNmt, nous avons obtenu un fragment de 752 pb, sur 102 *A. biguttatus* provenant de 25 populations européennes. Pour les microsatellites, nous avons génotypé 12 loci (Abi34, Abi14, Abi11, Abi21, Abi31, Abi27, Abi22, Abi26, Abi02, Abi29, Abi39, Abi17) pour 215 individus provenant de 12 populations (parmi les 25 citées plus haut).

#### Principaux résultats et discussion :

L'analyse des séquences d'ADNmt a révélé l'existence de 16 haplotypes différents, dont certains spécifiques à des zones géographiques (*e.g.* H9 uniquement en Angleterre, H10 en Biélorussie, H4 en Italie). Plusieurs de nos résultats suggèrent une expansion récente d'*A. biguttatus* sur son aire de répartition, à la suite de la dernière ère glaciaire ou plus récemment suite au changement climatique.

En effet, l'haplotype 1 est abondant (74 ind.) et largement réparti dans les populations, et les autres haplotypes ne diffèrent de H1 que par une ou deux substitutions. La faible diversité génétique ainsi que la valeur négative du  $D$  de Tajima soutiennent également l'hypothèse d'une expansion récente de l'insecte.

La diversité génétique microsatellite était assez élevée dans chacune des 12 populations, et au total nous avons détecté 233 allèles pour l'ensemble des loci. Nous avons relevé l'existence de 46 allèles privés, donc présents uniquement dans certaines populations, qui doivent avoir une influence sur la détection de la structure génétique.

Les populations européennes de l'Agrile du chêne semblent en effet être réparties au minimum entre deux clusters d'après les marqueurs microsatellites (Europe de l'Ouest et Europe de l'Est). Les analyses mitochondriales montrent la possible existence de quatre groupes (Europe de l'Ouest sans l'Angleterre, Europe de l'Est sans la Bulgarie, Angleterre et Bulgarie). Ces groupes de populations correspondent probablement aux voies de recolonisation post-glaciaire suivies par ces agriles depuis les trois refuges glaciaires européens de leurs hôtes, les chênes. Dans le cluster Ouest, nous avons noté une absence de structure génétique entre les populations ce qui démontre l'existence d'échanges entre les populations. Il n'est cependant pas possible avec nos résultats de définir si ces flux de gènes sont le fruit de la dispersion naturelle des insectes ou bien de transports humains de bois. Il reste cependant fondamental d'étendre les futurs travaux sur ce ravageur forestier à un plus grand nombre de populations et de localités, afin de valider les résultats que nous avons obtenus.





## **Distribution of the genetic diversity of *Agrius biguttatus* Fabricius (Coleoptera: Buprestidae), a potential threat for native and non-native oaks**

E. Le Souchu\*<sup>1</sup>, E. Magnoux<sup>2</sup>, A. Sallé<sup>1</sup>, M-A. Auger-Rozenberg<sup>2</sup>, S. Bankhead-Dronnet<sup>1</sup>

<sup>1</sup> University of Orléans, Laboratory of Physiology, Ecology and Environment (P2E, ex-LBLGC), INRAE USC 1328, Orléans, France

<sup>2</sup> INRAE, URZF (Forest Zoology Research Unit), Orléans, France

\* Corresponding author: [elodie.lesouchu2@gmail.com](mailto:elodie.lesouchu2@gmail.com)

### **ABSTRACT**

*Agrius biguttatus* is a xylophagous coleoptera known as an aggravating agent of oak decline in Europe. Large-scale forest declines, provoked by global changes, are expected to favor this insect, which is currently expanding its distribution area northward and might be responsible for more phytosanitary threats in the future. More knowledge about the population biology and ecology of *A. biguttatus* are then required to improve both its early detection and the management measures, especially in case of introduction in countries out of its native area. The reconstruction of historical relationships between regions within its range should indicate dispersal patterns and help us to predict future responses to shifts in climate and host availability. Our objective was to investigate the phylogeographic pattern and genetic structure of several populations of *A. biguttatus* sampled in Europe. We sequenced a mitochondrial COI fragment in 25 populations and screened microsatellite variation in 199 individuals from 12 populations at 12 new markers developed for the first time for this species. The predominance of a single COI haplotype among only 15 other haplotypes, and the negative Tajima's D in sampled area fit with a population expansion model. Using different genetic analyses (PCA and Bayesian STRUCTURE analyses), microsatellite data indicated the existence of two well-defined clusters, one in the Eastern part of Europe and another one in the Western part. Finally, a sPCA integrating both geographic and genetic information performed within the Western cluster did not show any differentiation among the populations, suggesting that contemporary gene flow at large scale. We hypothesized that changes in climate and in the distribution of its host oak after post-glacial colonization shaped the distribution of this temperate-adapted insect species, but the recent global changes may accelerate its expansion. This first study on *A. biguttatus* genetics revealed the importance to better understand migration routes and present-day species distributions in such a xylophagous insect.

**Keywords:** xylophagous insect, temperate forest, population structure, mitochondrial DNA, microsatellites, range expansion

### **INTRODUCTION**

Climate change is challenging the health of temperate forests, by increasing the frequency, intensity and magnitude of major

forest disturbances, *i.e.* droughts, windstorms and wildfires (Seidl *et al.*, 2017; Samaniego *et al.*, 2018; Spinoni *et al.*, 2018). These disturbances lead to large-scale forest declines (Allen *et al.*, 2010; McDowell *et al.*, 2020; Senf

& Seidl, 2021) and the pulse of weakening trees that follow provide available breeding habitats for opportunistic pests (Cours, Bouget, *et al.*, 2023). Among them, Buprestidae are causing serious phytosanitary problems worldwide (Ruzzier *et al.*, 2023), with *Agrilus* species being a main threat as famous aggravating agents of broadleaves forest decline (Evans *et al.*, 2004; Sallé *et al.*, 2014; Haack & Petrice, 2019). This genus of phytophagous insects is one of the most species-rich with more than 3,200 species described (Bellamy, 2008; Chamorro *et al.*, 2015; Kelnarova *et al.*, 2019). However, the increase of climate-induced forest decline is expected to favor the distribution and damages caused by *Agrilus* species, even if extreme climate events such as warm winter followed by late spring frosts could buffer their impact (*e.g.*, Le Souchu, Bouget & Sallé, 2024). One species in particular, *Agrilus biguttatus* (Fabricius), is considered as a major threat for European oak forest (Hilszczański & Sierpinski, 2007; Sallé *et al.*, 2014; Macháčová *et al.*, 2022), especially in France (Douzon, 2006; Sallé *et al.*, 2014) but also in the United Kingdom (UK) where it is partially responsible for the Acute Oak Decline (Denman *et al.*, 2014; Brown *et al.*, 2015, 2017). The larvae stay between one and two years in the trunk of weakening oak trees where they feed on the phloem. Their girdling disrupts sap circulation, causing branches to die in the canopy, and multiple attacks can even endanger tree survival (Vansteenkiste *et al.*, 2004). Adults only feed on canopy leaves, during their maturation stage (Moraal & Hilszczanski, 2000; Vansteenkiste *et al.*, 2004). In Europe, this thermophilous and heliophilous insect is already expanding northward and eastward due to climate warming (Pederson & Jørum, 2009; Brown *et al.*, 2015).

Furthermore, *Agrilus* species are a potential threat for non-native trees, as their lifecycle is particularly favorable to human-mediated transport of larvae through logs (Ruzzier *et al.*,

2023). For example, *A. biguttatus* has already reached New Zealand in oak dunnage but was intercepted at the port (Milligan, 1966). Other countries, such as the USA, are monitoring this species to avoid its introduction (USDA-APHIS, 2011). Indeed, they are already fighting one of the most infamous invasive species, *Agrilus planipennis* Fairmaire (Emerald Ash Borer, EAB), that was introduced to North America and European Russia from Asia (Herms & McCullough, 2014; Orlova-Bienkowskaja *et al.*, 2020), causing huge economic damage (Renault *et al.*, 2022).

Despite the economical and ecological threats provoked by these phytophagous species, only a few works focused on genetic studies on *Agrilus* species. The most extensive study had aimed at revisiting the phylogeny of *Agrilus* genus, based on the analysis of three mitochondrial fragments for approximately 100 species from the temperate zone of the Northern Hemisphere, *i.e.* 3% of the genus diversity (Kelnarova *et al.*, 2019). Such databases might nevertheless speed up the detection of new invasive species and potentially limit their expansion in new areas. Concerning population genetics of *Agrilus* species, most analyses focused especially on the invasive *Agrilus* species to trace their invasion histories. For instance, the genetic diversity of *Agrilus mali* Matsumura in China was assessed both by mitochondrial markers (Bozorov *et al.*, 2019; Sun *et al.*, 2022) and by microsatellites (Fang *et al.*, 2017). Bray *et al.* (2011) as well as Keever *et al.* (2013) used respectively AFLP/mitochondrial DNA (mtDNA) and microsatellites to identify potential source populations of the introduction of EAB in North America and to describe the population genetic variation throughout its native and introduced ranges. The area of origin of *Agrilus auroguttatus* Schaeffer, an aggressive phloem and wood borer in southern California and native from southern Arizona, was investigated

using mtDNA and nuclear ribosomal DNA (Coleman, Lopez, *et al.*, 2012; Lopez, Rugman-Jones, *et al.*, 2014). However, no genetic studies on *A. biguttatus* have been conducted yet, and no specific microsatellite markers have been developed.

Our objective was to carry out the first phylogeographic and population genetics studies of *A. biguttatus* in order to better understand its history of colonization as well as its present-day distribution. We expected that *A. biguttatus* followed the European path of *Quercus* recolonization from Quaternary Glacial Refugia in Italian, Balkan and Iberian peninsulas (Kremer *et al.*, 2002; Petit *et al.*, 2002). Consequently, we predicted our populations present a certain genetic structure through its large distribution area. Moreover, we also assumed that the recent increase in temperatures and availability of suitable hosts for *A. biguttatus* could have impacted its genetic diversity and distribution. Using a mitochondrial DNA fragment and new microsatellite markers, this work provides important insights into the relationships of populations across its European range.

## MATERIAL & METHODS

### Sample collection and DNA extraction

A total of 245 individuals of *A. biguttatus* were sampled between 2020 and 2023 in oak forests from 25 localities in Europe, whose two populations were sampled in 2014 and one in 2012 (Figure 26; Table 9). Adults were collected either in green multi-funnel traps filled with a mix of 50/50% (v/v) monopropylene glycol and water solution and hung in the canopy of weakened oaks, or in emergence traps. Larvae were retrieved by removing bark from oak logs. At the laboratory, insects were stored at -20°C in 96° ethanol. Genomic DNA was extracted using NucleoSpin™ Tissue (Macherey-Nagel,

ref. 740952). We took thoracic muscles of adults and abdominal muscles of larvae after the removal of the digestive tube to limit possible contaminations from the guts. Muscles were mixed with 25 µl of Proteinase K and 180 µl of T1 buffer, crushed with a sterile pestle and placed overnight at 56°C in a water bath. DNA was then lysed and eluted following manufacturer's instructions. DNA samples were stored at -20°C and their quantification was carried out using a Nanodrop system (Nanodrop One, Thermo Scientific, Wilmington, DE).

### Mitochondrial DNA sequencing and analysis

We screened for mitochondrial DNA variation by sequencing a 752-pb fragment of the cytochrome oxidase subunit I (COI) gene using the primers C1-J-2183a (Jerry) (5'-CAACATTTATTTTGATTTTTGG-3') and TL2-N-3014 (Pat) (5'-TTCAATGCACTTATTCTGCCATATTA-3') (Simon *et al.*, 1994). The amplification procedure consisted of an initial 30-sec denaturation step at 98°C, 30 iterations of the temperature cycle (98 °C for 10 sec), 59 °C for 20 sec, 72 °C for 30 sec), and a 2-min final extension step at 72 °C. PCR products were purified using NucleoSpin Gel and PCR Clean-up Kit (Macherey-Nagel, ref. 740609). Purified PCR products were then sequenced using a capillary ABI 3730 DNA automatic sequencer. Sequence electrophoregrams were examined to confirm the absence of nuclear pseudogenes, corrected and aligned using CodonCode Aligner 10.0.2. The sequences are available in GenBank under the accession numbers OR514486 to OR514501.

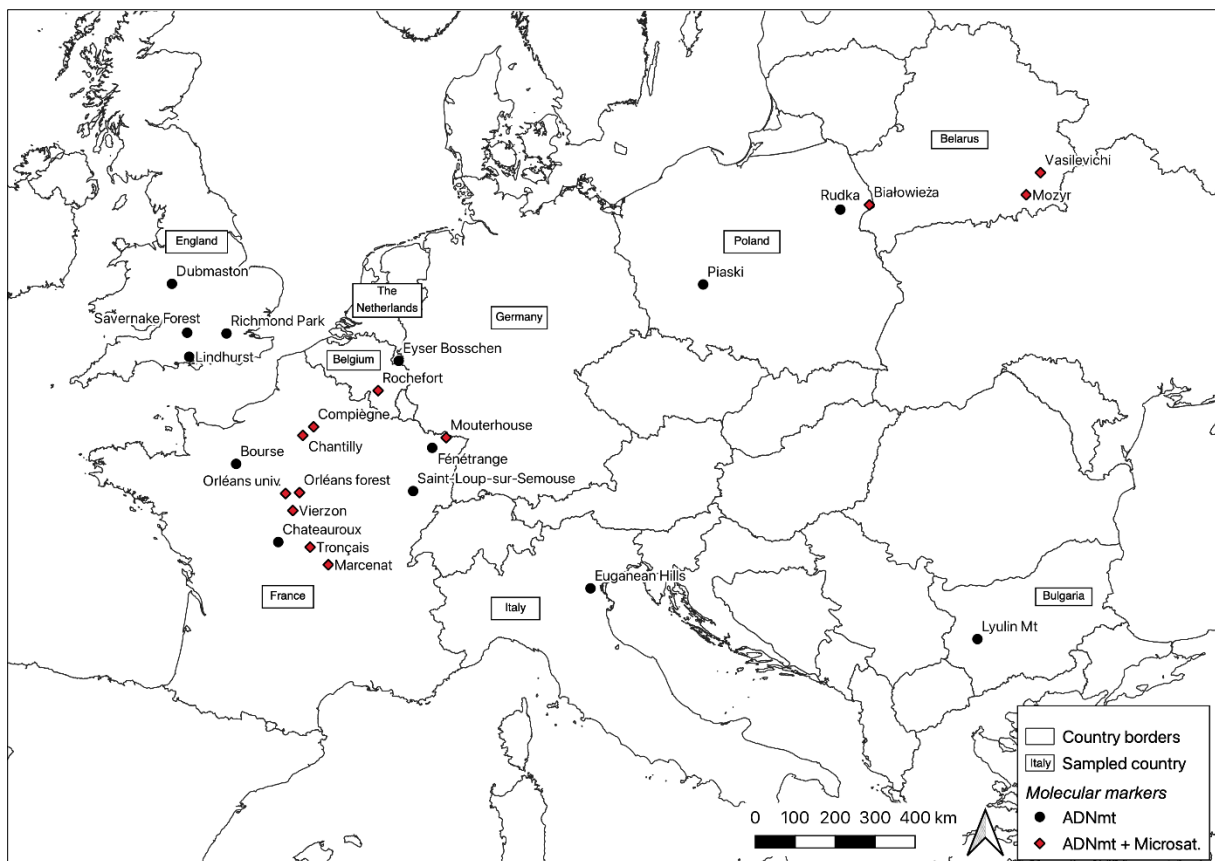
We used the software PopART (Leigh & Bryant, 2015) to build a haplotype network, using minimum spanning network ( $\epsilon = 0$ ). We projected the haplotype distribution and population size on a map of Europe, using QGIS 3.8. DnaSP v.6 (Rozas *et al.*, 2017) permitted to

calculate the haplotype diversity ( $h$ ), nucleotide diversity ( $\pi$ ), Tajima's D and gene flow ( $Nm$ ). To complete, we performed analyses of molecular variance (AMOVA; Excoffier *et al.*, 1992) with Arlequin 3.5 (Excoffier & Lischer, 2010) to measure the partitioning of genetic variance between groups of populations. For this analysis, the Italian population was removed because it was containing only one individual. We grouped our 24 populations by geographic localities into either four clusters corresponding to Western Europe (*i.e.*, populations from France, Belgium and the Netherlands), Eastern Europe (*i.e.*, Belarus and Poland), England and Bulgaria; or two clusters corresponding to Western Europe (including England) and Eastern Europe (including Bulgaria); or seven clusters corresponding to the country (*i.e.*, England,

France, Belgium, the Netherlands, Bulgaria, Poland and Belarus). The comparisons of pairs of population samples (population pairwise  $F_{ST}$ ) was also computed with Arlequin.

### Development of microsatellite genetic markers and genotyping

Firstly, microsatellite loci were first isolated at Genoscreen (Lille, France) from genomic DNA of 14 individuals from France using the following steps. A total of 1  $\mu$ g was used for the development of microsatellite libraries through 454 GS-FLX Titanium pyrosequencing of enriched DNA libraries, as described in Malausa *et al.* (2011). Briefly, total DNA was enriched for AG, AC, AAC, AAG, AGG, ACG, ACAT, and ATCT repeat motifs and subsequently amplified. PCR products were



**Figure 26.** Map showing the sampled locations of the 25 *A. biguttatus* populations, for which either the mtDNA COI fragment was sequenced (“mtDNA”) or both mtDNA COI fragment and microsatellite markers were analysed (“mtDNA + Microsat”).

**Table 9.** Sampling locations for *A. biguttatus* individuals used in this study, including the number of individuals sequenced at mtDNA COI fragment and the number of genotyped individuals at 12 microsatellite markers.

Country	Population	Sampling year	Latitude	Longitude	Nb. indiv. mtDNA	Nb. indiv. microsat.
Belarus	Vasilevichi	2022	52.28	30.17	5	20
Belarus	Mozyr	2022	51.92	29.40	4	20
Belgium	Rochefort	2021-2022	50.17	5.16	5	24
Bulgaria	Lyulin Mt	2021	42.58	23.50	4	
England	Savernake Forest	2014	51.41	-1.70	3	
England	Dudmaston	2014	52.50	-2.37	3	
England	Richmond Park	2020	51.44	-0.27	3	
England	New Forest	2020	50.87	-1.58	2	
France	Bourse	2021	48.49	0.24	5	
France	Chantilly	2021	49.17	2.51	4	20
France	Compiègne	2022	49.37	2.88	5	9
France	Chateauroux	2021	46.74	1.72	4	
France	Fénétrange	2022	48.82	6.96	3	
France	St-Loup-sur-Semouse	2021-2022	47.86	6.25	4	
France	Marcenat	2021	46.23	3.37	5	17
France	Monterhouse	2022	49.04	7.46	5	11
France	Orléans forest	2020-2021-2022	47.87	2.41	6	9
France	Orléans university	2022	47.85	1.94	2	
France	Tronçais	2020	46.63	2.77	5	20
France	Vierzon	2020-2021	47.46	2.19	5	19
Italy	Euganean Hills	2020	45.35	11.83	1	
Poland	Białowieża Primeval Forest	2021	52.74	23.77	4	15
Poland	Piaski	2023	51.81	17.15	5	
Poland	Rudka	2023	52.81	22.68	5	
the Netherlands	Eyser Bosschen	2012	50.83	5.92	5	15
<b>Total</b>					102	199

purified, quantified, and GsFLX libraries were then constructed following manufacturer's protocols (Roche Diagnostics) and sequenced on a GsFLX-PTP. The bioinformatics program QDD (Megléc *et al.*, 2010) was used to analyze sequences. QDD treats all bioinformatics steps from raw sequences until obtaining PCR primers: removing adapters/vectors, detection of microsatellites, detection of redundancy/possible mobile element association, selection of sequences with target microsatellites and primer design by using BLAST, ClustalW and Primer3 programs. Finally,

among 367,289 sequences comprising a microsatellites motif, 6,418 primer sets were designed. For the validation step, a sub-group of 47 primer pairs was tested for amplification on 8 *A. biguttatus* DNA samples from France. PCR amplifications were performed in 10  $\mu$ L reactions containing 20 ng of template DNA, 1 $\times$  reaction buffer, 37.5 pmol MgCl<sub>2</sub>, 6 pmol dNTP, 10 pmol of each primer, and 0.5 U Taq polymerase (FastStart - Roche Diagnostics). The PCR cycling consisted of an initial denaturation at 95°C for 10 min, followed by 40 cycles: denaturation at 95°C for 30 s, annealing

at 55°C for 30 s, and extension at 72°C for 1 min and a final extension at 72°C for 10 min. Primer pairs were discarded if they failed to amplify or led to multiple fragments. Then, from validated primers pairs, 24 microsatellites loci were selected for polymorphism study on 15 DNA samples from France and England. PCR amplifications were performed with the same conditions as previously but with labeled primers (fluorochromes 6-FAM, NED, VIC, or PET). Each PCR product was diluted with dH2O (1:25), mixed with Hi-Di Formamide and GeneScan 500LIZ Size Standard (Applied Biosystems). Fragments were separated using an Applied Biosystems 3730XL DNA Analyzer.

Alleles were scored using GeneMapper v5.0 software (Applied Biosystems). Finally, 12 polymorphic markers were selected to optimize multiplexed PCR then for population genotyping (Table 10).

Secondly, at the University of Orléans and INRAE, we genotyped 215 *A. biguttatus* individuals from 12 populations at those 12 microsatellite loci: Abi34, Abi14, Abi11, Abi21, Abi31, Abi27, Abi22, Abi26, Abi02, Abi29, Abi39, Abi17 We scored alleles using GeneMapper v4.1 with allele panels defined for these new markers.

**Table 10.** Characteristics of the multiplex PCRs amplifying the 12 microsatellite loci developed in this study for *Agrilus biguttatus*. Two separate multiplexes IIIa and IIIb were first performed during the amplification step, and secondly mixed as a multiplex III before migration step. The size range corresponded to this one observed in the current study from the 12 populations.

Multiplex	Locus	Repeat motif	F-Primer	R-Primer	F-5' Label	Size range (bp)
I	Abi34	(AT) <sub>11</sub>	ACAAGGAGATATCAGATCTACCTACG	AGATCATGCGCCATCTGTTCA	6FAM	97-181
	Abi14	(AT) <sub>13</sub>	CACGCTGCTATAATTGATTGTAATTT	CCTATGCTTCTACTAATGTCACCA	VIC	178-236
	Abi11	(AT) <sub>14</sub>	CCACCCGTCTCATCAGTGAC	TCAGCTGCAGTTTACAGTGA	NED	126-172
	Abi21	(AT) <sub>12</sub>	CTCCCATCCCAATTCCT	ACACCCACTGTACCCATTTGT	PET	202-234
II	Abi31	(ACT) <sub>11</sub>	GGCGGTAGTAAGGAGTGTGC	ACACAAAGGAATGCCGGTCT	6FAM	139-175
	Abi27	(AG) <sub>11</sub>	AAAGAAACCGTTGAAGATCGTGA	ACTAAAGTAGAAATTGGCAATTGCG	VIC	184-238
	Abi22	(AT) <sub>12</sub>	AGATCATAAATCTACCAACGGCT	CCAACACCCATTACTATACCTGT	NED	178-222
	Abi26	(AT) <sub>11</sub>	GTGAATCGAAACCAGGACGG	CTGTTCTTCATGCCGGAGA	PET	185-219
IIIa	Abi02	(AG) <sub>21</sub>	ATGTTTCGCTATATTTACAGATGCT	AAATCACTGCTGCTCCTCCCG	6FAM	270-312
	Abi29	(ACAT) <sub>11</sub>	CGTGGTCTGTCTACGTGGAC	CCAGCATTCTACTGCCACA	VIC	150-234
IIIb	Abi39	(AT) <sub>10</sub>	GGGAATAGTTTGTGGTGAATTCAA	GCGGTGCAATCTACCTACCA	NED	253-301
	Abi17	(AT) <sub>12</sub>	GGCTATGAGTACATACACGGAGT	CCGCCATAGAAACACAAACTG	PET	290-328

**Population genetics analysis using microsatellites**

In total, 215 individuals were genotyped from 12 populations. The DNA extractions of

individuals that failed to amplify at six or more loci were low quality and discarded, leaving 199 genotyped individuals. We estimated null allele frequencies with the ML-Null software (Kalinowski & Taper, 2006). The total number

of alleles per locus, expected ( $H_E$ ) and observed ( $H_o$ ) heterozygosities, and fixation index  $F_{IS}$  were computed using Genalex (Peakall & Smouse, 2006). We also computed a value of allelic richness per locus with FSTAT version 2.9.4 (Goudet, 2005) and we calculated the number of private alleles in each population (*i.e.*, the number of alleles specific to a population) using Genalex. Deviations from Hardy-Weinberg equilibrium (HWE) and linkage equilibrium were tested using Genepop (online version 4.7.5; Raymond & Rousset, 1995; Rousset, 2008), and a sequential Bonferroni correction was applied per locus to account for multiple tests.

To explore the structuring pattern, a Principal Component Analysis (PCA) was first performed using Adegnet (v. 2.1.10) package in R v.4.2.3 (Jombart, 2008; R Core Team, 2021) to detect differentiation among *A. biguttatus* genotypes: individuals were plotted in a two-dimensional space based on their genetic proximity. After that, the software STRUCTURE v.2.3.4. was used to infer population structure and estimate K (the number of hypothetical subpopulations) for the entire dataset. Ten independent runs were carried out for K values ranging from 1 to the number of populations using 100,000 Markov Chain Monte Carlo (MCMC) repetitions after a burnin period of 50,000 steps assuming an admixture model and correlated allele frequencies among populations. The best K value for our dataset was assessed using the website STRUCTURE HARVESTER (Earl & vonHoldt, 2012) and the results of the Evanno method (Evanno *et al.*, 2005) implemented. We then performed the same analysis for inferring population substructuring in the Eastern cluster (*i.e.*, individuals from the Bialowieza Primeval Forest, Mozyr and Vasiveliichi) and finally, in the Western cluster (*i.e.*, all individuals except those from the three latter Eastern populations).

The integration of both geographic and genetic information into spatial genetic models might improve the identification of weakly differentiated populations and yield accurate spatial locations of clusters (Storfer *et al.*, 2007). We then explored spatial structure within the previously identified Western cluster (defined from previous PCA and STRUCTURE results) using a spatial principal component analysis (sPCA; Jombart, 2008). The spatial structure of this cluster regrouping nine populations was described by spatial autocorrelations based on Moran's I index, and by global and local statistical tests to detect global and/or local structuration forces. Global patterns are present when entities are more genetically similar to their neighbors than expected in populations with random spatial distributions (positive spatial autocorrelation), whereas local patterns occur when entities are more dissimilar than expected (negative spatial autocorrelation) (Jombart, 2008).

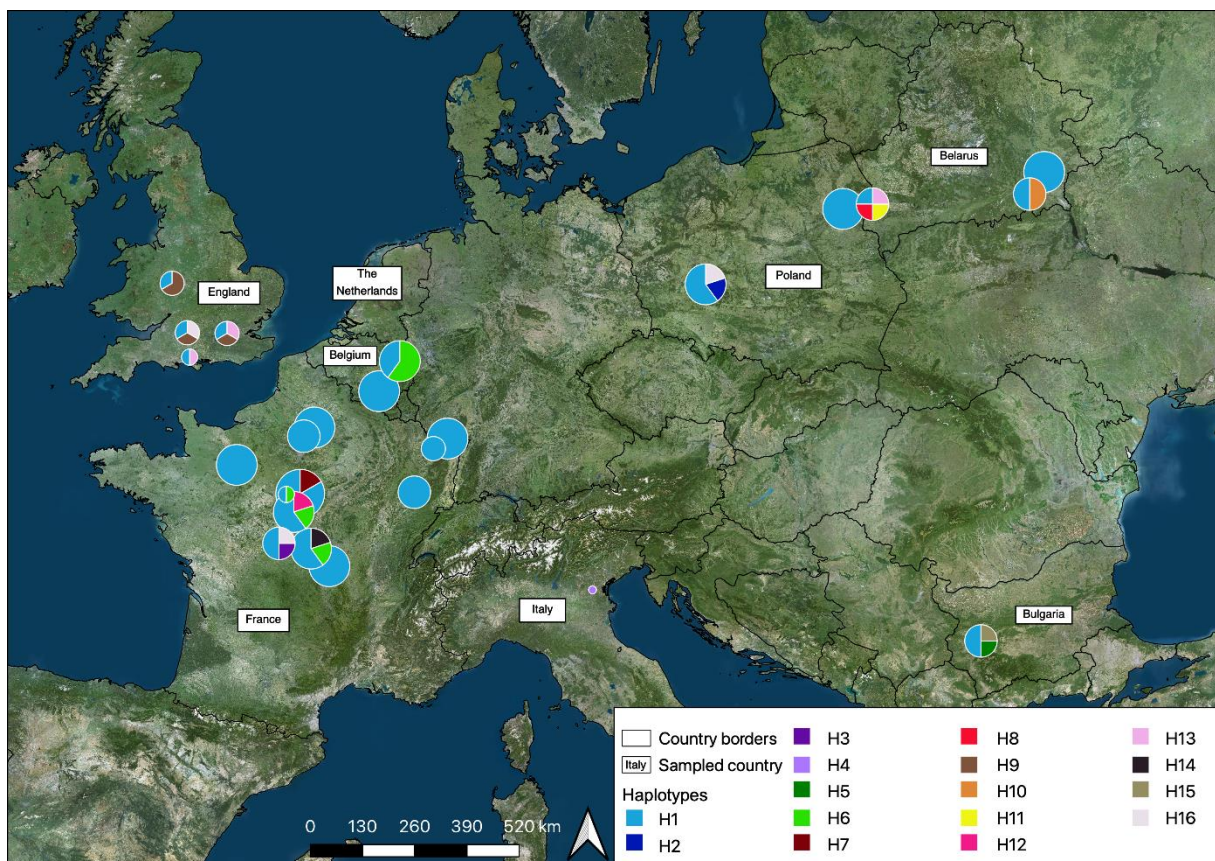
## RESULTS

### Mitochondrial DNA diversity and phylogeographic structure

Genetic diversity was low for the mitochondrial 752-pb COI sequences, showing 16 haplotypes, one of which strongly dominated the majority of populations since it was present in all populations except one. The distribution of the haplotypes on the geographic area of the beetle is shown in Figure 27. The 102 *A. biguttatus* individuals had a haplotype diversity ( $h$ ) of 0.47, and a nucleotide diversity ( $\pi$ ) of 0.00079. Tajima's D was -2.19 ( $p < 0.05$ ) and indicated an excess of low frequency polymorphisms and a weak diversity and divergence of sequences likely due to population expansion. It confirmed the dominance of the haplotype H1, as also revealed by the haplotype network (Figure 28). The network was indeed star-like, with all

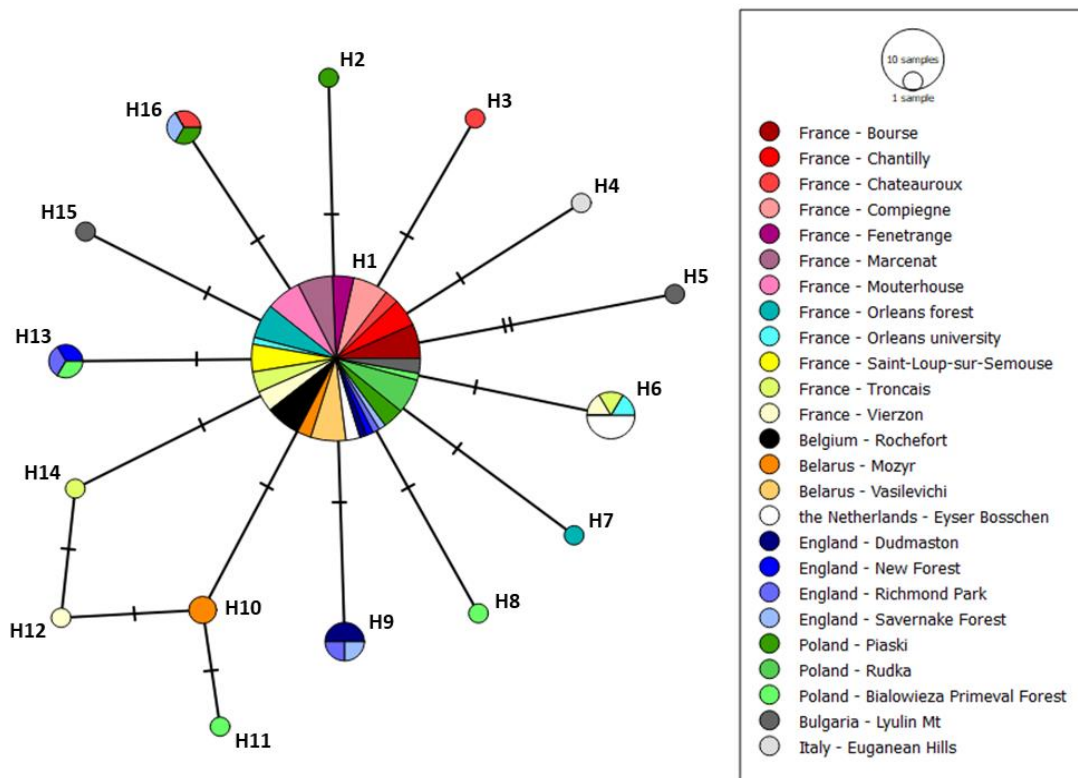
haplotypes linked on this most common haplotype (H1, n = 74 individuals) and no more than 2-bp distant from H1. Only nucleotide substitutions were reported. Twelve haplotypes differed from H1 by a single nucleotide (H2 to H4, H6 to H10, H13 to H16) and three by two nucleotides (H5, H11, H12). The majority of haplotypes were found in one or two individuals from a single population (H2 to H5, H7, H8, H10 to H12, H14, H15). Haplotype H6 was shared by insects from 3 locations in France (University of Orléans, Tronçais, Vierzon) and from the Netherlands. Haplotype H9 was specific to England and

found in three populations (Dubmaston, Richmond Park, Savernake Forest). Similarly to H9, H13 was mainly found in England (Richmond Park and New forest) but was also present in Poland (Bialowieza Primeval Forest). The most widely shared haplotype (H16) was found in three countries: France (Chateauroux), England (Savernake Forest) and Poland (Piaski). The star-shape of the network and the low number of individuals by haplotypes suggested a recent expansion of *A. biguttatus* through the sampled area.



**Figure 27.** Haplotype repartition through the European distribution area of *A. biguttatus*. Circle size is proportional to the number of specimens in the population, with the largest circle (France - Orléans forest) corresponding to six individuals and the smallest one to one insect (Italy - Euganean Hills).





**Figure 28.** Mitochondrial haplotype network for 102 *A. biguttatus* individuals collected in 25 populations in Europe. Circle size is proportional to the number of specimens sharing the haplotype.

AMOVA revealed several trends in the structuration of the 25 *A. biguttatus* populations. AMOVA showed that grouping the populations in two groups according to their geographical location (*i.e.*, Western - Eastern) did not explain a significant proportion of genetic variance ( $F_{CT} = -0.004$ ,  $p = 0.35$  ns; Table 11), while grouping them into 4 groups (*i.e.*, Western without England, Eastern without Bulgaria, England, Bulgaria) and by country were significant (respectively,  $F_{CT} = 0.12$ ,  $p = 0.007$  and  $F_{CT} = 0.16$ ,  $p < 0.0001$ , Table 11). AMOVA results revealed that most of the genetic variation occurred within populations (around 80 %), which suggested a high gene flow between the populations, which is confirmed by the calculation of a high value of  $N_m$  ( $N_m = 5.87$ ). The variation among groups within populations is relatively low (8 % for the 4 clusters,  $p = 0.04$ ) or non-significant (when populations are grouped by country). The  $F_{ST}$  value is great ( $F_{ST} = 0.20$ ) and suggested a

significant genetic differentiation between populations. However, the pairwise comparisons of  $F_{ST}$  proposed contradicted results. Between all the pairs of populations, only five indicated a significant and high genetic differentiation and thus population structure: England - Richmond Park and France - Mouterhouse ( $F_{ST} = 0.42$ ), Poland - Bialowieza and Belgium - Rochefort ( $F_{ST} = 0.39$ ), Poland - Bialowieza and Belarus - Vasilevichi ( $F_{ST} = 0.39$ ), Poland - Bialowieza and France - Marcenat ( $F_{ST} = 0.39$ ) and to finish Poland - Bialowieza and France - Mouterhouse ( $F_{ST} = 0.39$ ).

### Genetic diversity and differentiation at microsatellites

All 12 microsatellite markers were polymorphic, showing a total of 233 alleles across all loci and all populations. The variability at each locus is shown in Table 12. The number of alleles ranged from 12 to 33

(mean number of alleles =  $8.25 \pm 0.26$ , Table 12). In total, we detected 46 private alleles. None of the loci showed significant presence of null alleles. Observed ( $H_o$ ) and expected ( $H_e$ ) heterozygosities ranged from 0.393 to 0.816 and from 0.632 to 0.827 respectively.

Observed heterozygosity was lower than expected heterozygosity at eleven loci, thus

revealing an excess of homozygotes that was confirmed by  $F_{IS}$  values. Not surprisingly, Genepop analysis detected a significant deviation from Hardy-Weinberg due to heterozygote deficiency in the overall sampling area (all loci  $p < 0.05$ ), except for locus Abi31 ( $p = 0.68$ ) when performing HW test for each locus.

**Table 11.** Table containing the AMOVA results. **(a)** Populations are divided into 4 groups depending on their geographical locations (*i.e.*, Western without England, Eastern without Bulgaria, England, Bulgaria). **(b)** Populations are divided only into 2 groups (*i.e.*, Western and Eastern). **(c)** Populations are divided according to their country (*i.e.*, Belarus, Belgium, Bulgaria, England, France, Poland, the Netherlands). The Italian population was removed from the analysis as it was containing one individual.  $F_{CT}$  corresponds to the proportion of genetic variance ascribed at the group level and  $F_{SC}$  to the variance among populations within groups.

Source of variation	d.f.	Variance components	Percentage of variation	Fixation indices
<i>a) Populations grouped according to their geographical location (4 groups)</i>				
Among groups	3	0.03	12.46	$F_{CT} = 0.12$ ( $p = 0.007$ )
Among populations within groups	20	0.020	8.25	$F_{SC} = 0.09$ ( $p = 0.04$ )
Within population	77	0.19	79.29	
Total	100	0.24		$F_{ST} = 0.21$ ( $p < 0.0001$ )
<i>b) Populations grouped according to their geographical location (2 groups)</i>				
Among groups	1	-0.001	-0.35	$F_{CT} = -0.004$ ( $p = 0.35$ ns)
Among populations within groups	22	0.04	16.41	$F_{SC} = 0.16$ ( $p < 0.0001$ )
Within population	77	0.19	83.94	
Total	100	0.23		$F_{ST} = 0.16$ ( $p < 0.001$ )
<i>c) Populations grouped according to their country (7 groups)</i>				
Among groups	6	0.04	15.56	$F_{CT} = 0.16$ ( $p < 0.0001$ )
Among populations within groups	17	0.01	4.45	$F_{SC} = 0.05$ ( $p = 0.15$ ns)
Within population	77	0.19	80	
Total	100	0.24		$F_{ST} = 0.20$ ( $p < 0.0001$ )

The first three PCA components, PC-1, PC-2 and PC-3, accounted for 36,9 % of the total variance. Compared to the others, PC-1 alone explained the high degree of variation in allele frequency as it contributed to 27.8 % of this total. The PCA plots (Figure 29) showed the distinctiveness of two Belarusian and the Polish populations geographically identified on the Eastern part of the sampling area (Vasilevichi, Mozyr, Bielowieza), while all the other

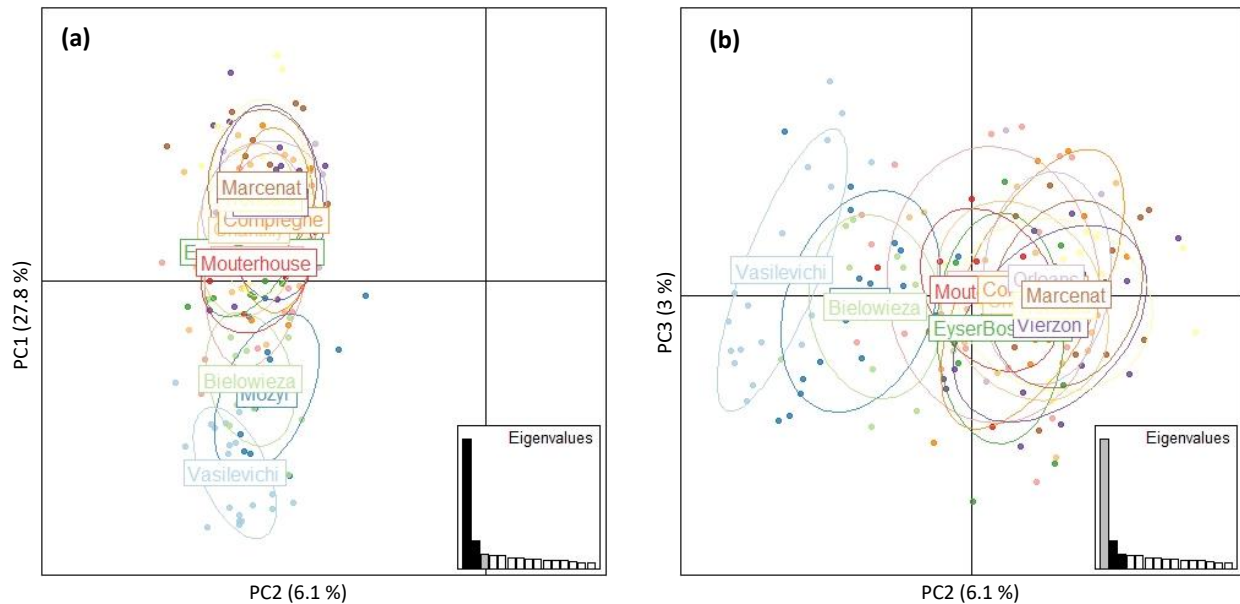
populations from the Western sampling area overlapped.

The Bayesian analysis performed in STRUCTURE to highlight the genetic structure of the sampled *A. biguttatus* populations detected a partition in two clusters ( $K = 2$ ): a cluster comprising Eastern populations (Poland + Belarus) separated from a cluster with all Western populations (Figure 30a), congruently

with previous PCA results. When analysing each cluster independently, it revealed a new clustering within the Eastern cluster, with the Vasilevichi population distinct from the Mozyr

and the Bialowieza Primeval Forest populations (Figure 30b).

**Figure 29.** Results of the principal component analysis (PCA) performed on the microsatellite data for the 199 *A. biguttatus* individuals collected from twelve populations in Europe. The graph represents the individuals as dots and the populations as inertia ellipses. The scatterplots show the first principal components **(a)** PC1 and PC2, and **(b)** PC2 and PC3.

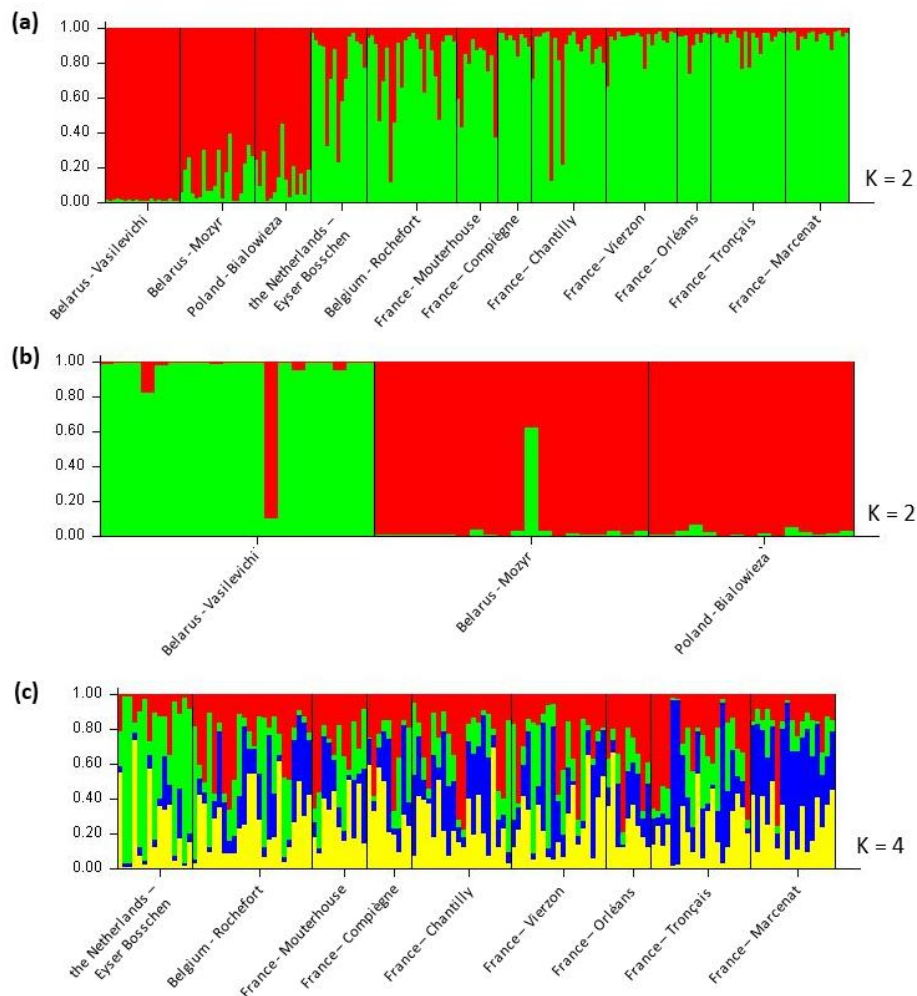


**Table 12.** Summary of genetic variability at 12 microsatellite loci used in this study.  $N_A$ , total number of alleles;  $N_{AR}$ , allelic richness estimated by rarefaction on sample sizes  $n = 6$ ;  $H_o$ ,  $H_e$ , observed and expected heterozygosity;  $F_{IS}$ , Wright’s Fixation index.  $P$ -values of the test for Hardy-Weinberg equilibrium are indicated as \*:  $p < 0.05$ , \*\*:  $p < 0.01$ .

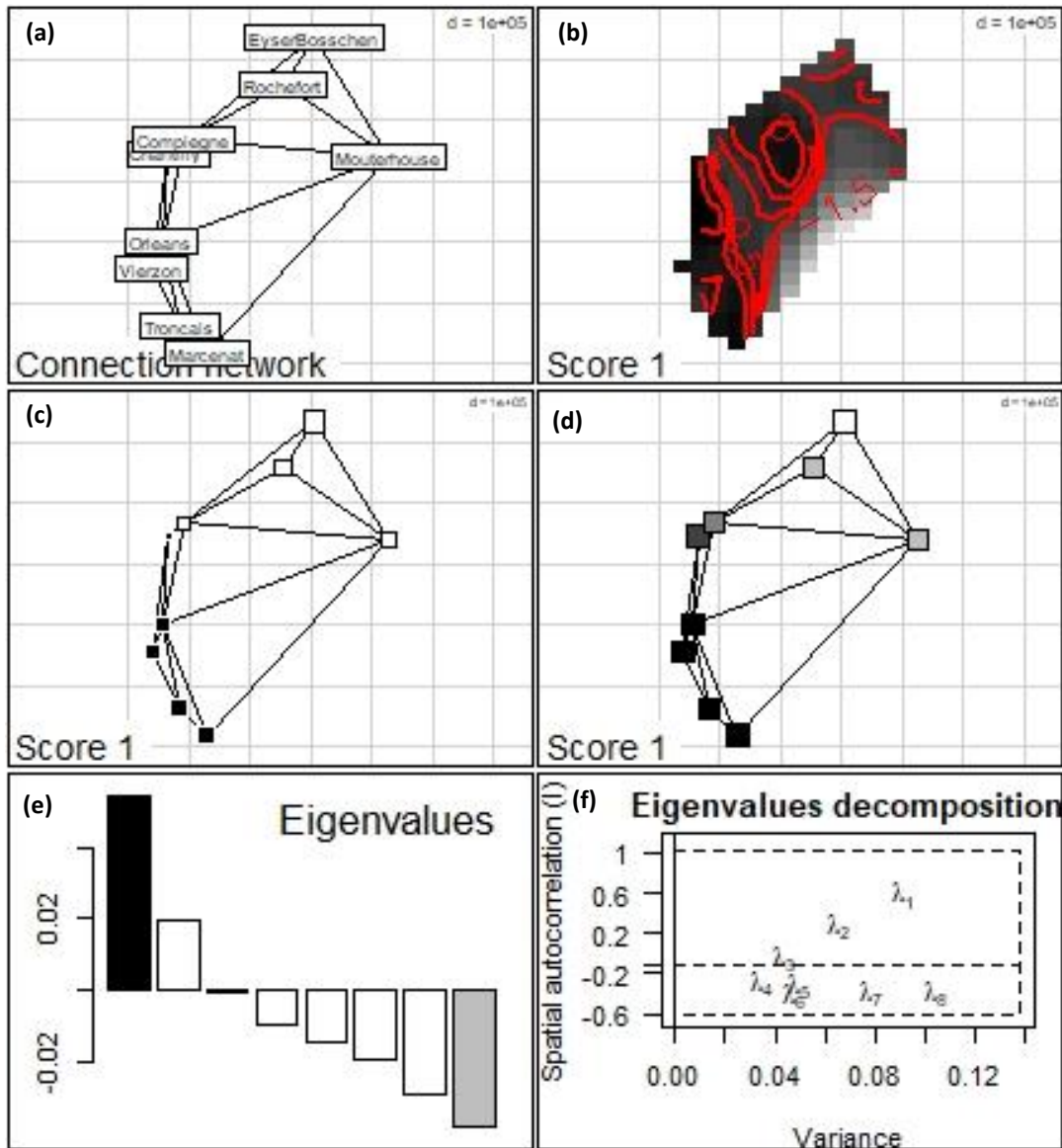
Locus	$N_A$	$N_{AR}$	$H_o$	$H_e$	$F_{IS}$
Abi34	33	7.05	0.49	0.78	0.38**
Abi14	23	7.34	0.82	0.83	0.01*
Abi11	20	6.29	0.63	0.76	0.17**
Abi21	14	4.85	0.52	0.68	0.22**
Abi31	13	5.34	0.74	0.71	-0.03
Abi27	11	4.43	0.64	0.67	0.05*
Abi22	22	6.92	0.44	0.73	0.42**
Abi26	17	7.10	0.79	0.82	0.03**
Abi02	19	7.50	0.77	0.85	0.11**
Abi29	21	5.51	0.60	0.63	0.06**
Abi39	23	6.81	0.39	0.79	0.51**
Abi17	17	6.50	0.63	0.79	0.21**

In contrast, while a detection of  $K = 4$  was the best clustering option, the pattern of cluster assignment differentiation within the Western cluster was not clear, as illustrated by the bar plot in Figure 30c. Only most individuals from the Netherlands population were assigned to one cluster (but not in a clear structuring), as well most individuals from the Marcenat population in France were mainly assigned to another cluster. The spatial component analysis (sPCA) of the nine populations (including 144 individuals, 212 alleles) that had been regrouped into a unique Western cluster was performed to better understand this

apparent absence of non-structuring at this scale. The first global principal component was strikingly large ( $\lambda_1 = 0.06$ ), in terms of variance and of spatial autocorrelation, and is well distinguished from all the other eigenvalues. Nevertheless, there was no significant correlation between genetic and geographic distances ( $p = 0.18$ ; Mantel test with 999 permutations), which revealed an absence of global structure at the scale of the Western cluster. The spatial genetic pattern was visualized in the interpolated gradient map of individual scores and by the individual scores (Figure 31).



**Figure 30.** Results of STRUCTURE clustering analyses based on 12 populations and 12 microsatellites markers. Individuals in the bar plots are represented by thin vertical lines, showing the membership to the clusters inferred by the program (colored bars) where the proportion of each color represents the posterior probability of assignment to one of each cluster. **(a)** Full dataset, which identified two main clusters (Eastern and Western); **(b)** Individuals from the Eastern cluster (Belarus and Poland populations) analysed separately from the initial dataset divided into two sub-groups. **(c)** Individuals from the Western cluster were not mainly assigned to specific clusters.



**Figure 31.** Spatial principal component analysis (sPCA) of the 9 *A. biguttatus* populations from the Western cluster defined by PCA and STRUCTURE analyses: **(a)** The plot shows the connection network that was used to define spatial weightings; **(b)** Contour lines illustrate the genetic gradients based on the interpolation of the sPCA scores across the study area; **(c, d)** The third and fourth plots are different representations of a score of populations in space: Each square represents a given population’s score and is positioned in accordance with the population’s geographical coordinates. In the third plot **(c)**, large black squares are well differentiated from large white squares, but small squares are less differentiated, and the color (black or white) of the square corresponds to the sign of the score (positive or negative, respectively). The fourth plot **(d)** is a variant using grey levels; **(e, f)** These plots represent eigenvalues of sPCA:  $\lambda_1$  is the highest positive eigenvalue, followed by  $\lambda_2$ , while the other  $\lambda$  are negative eigenvalues, according to their variance and Moran’s I components.

**DISCUSSION**

This study provides new insights into the expansion process of this xylophagous insect species, whose populations may have been

influenced notably by past and current climate changes. Our results indicated that post-glacial colonization events and current complex spatiotemporal dynamics under global change should be taken into account to explain the

geographic distribution of *A. biguttatus*. The prevalence of a single haplotype across the twenty-five populations sampled across Europe, the star-like haplotype network, negative Tajima values and low haplotype diversity are consistent with possible population size expansion after reduction over a long period. The AMOVA based on mtDNA described interesting patterns of genetic subdivision of *A. biguttatus* populations into at least four clusters (*i.e.*, Western Europe without England, Eastern Europe without Bulgaria, England, Bulgaria) that might correspond to different patterns of recolonization after the last Quaternary Ice Age. Indeed, during the last glacial age, species joined glacial refuge areas to survive. Three main refugia are known in Europe: Italian, Iberian and Balkan peninsulas (Hewitt, 2000). They were likely to contain oaks (*i.e.*, the main host tree of *A. biguttatus*) and hence its associated pests. After the last Quaternary Ice Age, oaks recolonised Europe from these refugia, by taking different recolonisation routes depending on the starting refugia (Kremer *et al.*, 2002; Petit *et al.*, 2002). The associated pests may have followed, which could explain how the evolution of the host genetic structure could have an important impact on the genetic structure of the *Agrilus* species depending on oak hosts.

The genetic structure was explored using twelve new developed microsatellite markers in twelve populations that showed high gene diversity and heterozygosity. Populations were structured in two clusters: one Western European cluster (France, Belgium, the Netherlands), genetically distinct from an Eastern cluster (Poland and Belarus). We propose a scenario, in which Eastern populations may have experienced periods of isolation and local adaptation on this territory. For example, the Białowieża Forest is one of the last primary forests in Europe, straddling

the Polish and Belarusian territories. Formed ten thousand years ago, during the last ice age, it has historically remained untouched by most human influences. It could partly explain the genetic differences from populations located in the Western range of the distribution area. However, we must take these results with caution, as our sampling scheme suffers from a lack of populations between these two differentiated clusters. Also, although the genetic structure is strong, we cannot exclude the existence of intermediate populations located in Germany or in the central part of Poland, leading to a likely attenuated genetic contrast among all sampled populations.

We found weak genetic differentiation between populations within the Western cluster in the STRUCTURE analysis. Admixture was evident in these populations, as several individuals had mixed posterior probabilities of assignment to each of the other subclusters defined by STRUCTURE. To improve the identification of weakly differentiated populations, we therefore analyzed these nine populations by including geographic information in the spatial clustering process. Though the spatial principal component analysis tended to show a certain differentiation between Northern (The Netherlands, Belgium and the two French populations Mouterhouse and Chantilly) and more Southern populations (Orléans, Vierzon, Tronçais, Marcenat), there was no significant global genetic differentiation gene flow at large scale. These results are consistent with the observed current expansion of populations reflected by the increase of their damages, and with the literature (Pederson & Jørum, 2009; Brown *et al.*, 2015). The natural dispersal of the species should be involved since *Agrilus* species are known to be potential good dispersers (Taylor *et al.*, 2010) but they need suitable hosts to disperse long distances (Lopez, Rugman-Jones, *et al.*, 2014). Oaks are the

major trees composing the European forests and are widely distributed, *A. biguttatus* might not have suffered from the lack of available hosts to disperse. Another hypothesis that may explain such connection among such distant populations could be the human-mediated transportation of infested logs. The intensification of international trade favored the transportation of insects, even beyond their biogeographic limits (Hulme *et al.*, 2008; Roques *et al.*, 2016).

Despite the active research of specimens, the sampling area was not exhaustive enough to confirm all our results. In particular, it would have been interesting to sequence more *A. biguttatus* individuals from the Southern distribution area of the species and principally into the three main glacial refugia in Europe, to further confirm the existence of distinct refugial populations. However, this work is the first attempt to highlight the phylogeography of *A. biguttatus*, and the creation of the first database of 12 microsatellites loci and 16 mtDNA haplotype sequences for this beetle will contribute to the development of genetic research on this secondary forest pest. Additionally, it could be informative to develop the phylogeography of other European oak-associated *Agrilus*, to compare the trends and the potential expansion paths. For instance, two oak gall-inducer species with similar biology, *Andricus kollari* (Hartig) and *Andricus quercuscalicis* (Burgsdorff), showed different colonization patterns after the last glacial age (Stone, Atkinson, *et al.*, 2002).

## CONCLUSION

Results in this study provided novel information on the large-scale population structure of *Agrilus biguttatus* in Europe, contributing to identify the level of genetic diversity and the population connections. This first genetic study also revealed the importance of knowing its present-day species distribution, since *A. biguttatus* benefits from the warmer temperatures and the large-scale diebacks to proliferate (Sallé *et al.*, 2021). However, extreme climatic events such as warm winter followed by severe late spring frost might limit their expansion (Le Souchu, Bouget & Sallé, 2024). Consequently, it would be interesting to further characterize populations that have experienced size reductions in order to monitor changes in genetic diversity over the long term.

## ACKNOWLEDGMENTS

We are very grateful to all the collaborators that helped us to collect *A. biguttatus* from Europe for this study: D. Inward (England), A. Kuhn and Q. Leroy (Belgium), D. Rassati (Italy), A. Sazonov (Belarus), T. Heijerman (the Netherlands), R. Plewa (Poland), M. Georgieva (Bulgaria) and B. Hoppe (Germany). We are very grateful to the network of collaborators from both the French government (DSF) and academic institutions for their field assistance in France: F.-X. Saintonge, G. Douzon, S. Brault, M. Huet, G. Mathieu, H. Schmuck, A. Brin, T. Boivin, S. Grandjean, L. Eichenlaub. This work was supported by Région Centre-Val de Loire Project no. 2018-00124136 (CANOPEE).



### III.3. Étude du vol chez les agriles

#### III.3.1. Le vol chez les insectes

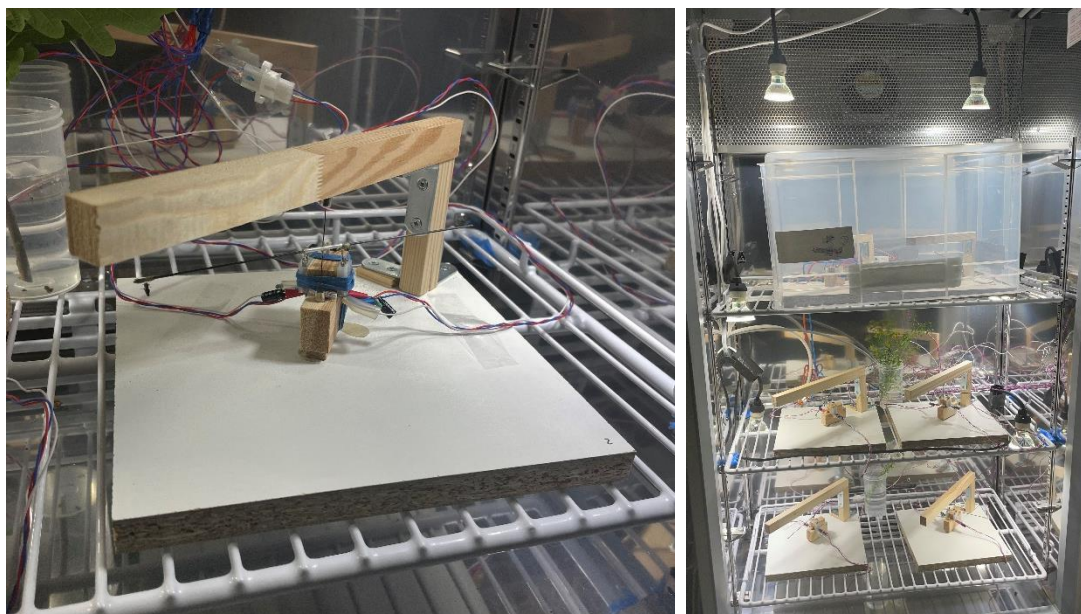
Le vol est un mode de locomotion distinctif et caractéristique chez la plupart des insectes et il joue un rôle clé dans leur survie et dans leur évolution (Sane, 2003). Il est impliqué notamment dans la recherche de sources de nourriture et de partenaires sexuels, mais il est également utilisé pour échapper aux prédateurs ou à des conditions de vie qui se détériorent (Dudley, 2002; Minter *et al.*, 2018). Bien que les capacités de vol soient très variables entre espèces, deux types de vol peuvent globalement être distingués : les vols courts et les vols longs. Les vols sur de courtes distances correspondent à des “mouvements de routine”, permettant notamment de chercher de la nourriture, un partenaire sexuel ou un abri (Van Dyck & Baguette, 2005). Ce type de vol est observé chez les agriles au moment de leur émergence : après avoir quitté leur tronc par le trou en D, ils s’envolent pour atteindre la canopée des arbres alentours afin de réaliser leur alimentation de maturation (Wang *et al.*, 2010). Quand la température est supérieure à 25°C, *A. planipennis* est plutôt actif dans la canopée et se déplace souvent d’arbres en arbres en faisant des vols courts (Wang *et al.*, 2010). Les vols sur de longues distances sont plutôt des vols de dispersion ou de migration, permettant à l’insecte de s’éloigner du site où il vivait précédemment ou de son lieu de naissance (Van Dyck & Baguette, 2005). Chez les Agriles du frêne, les femelles qui viennent de s’accoupler peuvent entamer de long vols, ce qui suggère que l’accouplement déclenche un comportement de dispersion chez elles (Taylor *et al.*, 2010). Cela n'est cependant probablement pas un trait commun à tous les agriles (Lopez, McClanahan, *et al.*, 2014), au vu de leur grande diversité spécifique et de la divergence potentielle de leur stratégie de dispersion.

La performance de vol est influencée à la fois par des facteurs intrinsèques et des facteurs extrinsèques, comme le sexe, l’âge, la taille de l’insecte, le statut trophique ou reproducteur, la densité d’individus (Sarvary *et al.*, 2008; Taylor *et al.*, 2010; Lopez, McClanahan, *et al.*, 2014; Zboralski *et al.*, 2016; Fischbein *et al.*, 2018) ou, parmi les facteurs environnementaux, le vent et la température (Byers, 2000; Kenna *et al.*, 2021) ou la disponibilité en nourriture. Comprendre les effets de ces facteurs sur le comportement locomoteur et les capacités de vol est nécessaire au développement de stratégies de gestion efficaces, tant pour aider à la conservation d’espèces (Ranius, 2006; Dubois *et al.*, 2009 pour *Osmoderma eremita* Scopoli) que pour limiter la propagation des espèces invasives. Dans le cas des insectes ravageurs ou invasifs, cela permet notamment d’évaluer leur dynamique spatiale (Robinet *et al.*, 2012; Lopez, McClanahan, *et al.*, 2014) et d’aider à la définition des zones de quarantaine efficaces autour des zones infestées (Taylor *et al.*, 2010). Cependant, l’étude des capacités de vol est souvent difficile et coûteuse en temps, ce qui limite sa mise en œuvre chez un grand nombre de ravageurs et/ou insectes invasifs malgré une méconnaissance importante de leur stratégie de dispersion. Il devient alors intéressant de se concentrer sur certaines espèces modèles, qui pourront être considérées comme représentatives des performances de vol de l’ensemble de la communauté (Ranius, 2006).



### III.3.2. Le manège de vol, une méthode utile pour étudier les performances de vol

En dépit de la nécessité d'une meilleure compréhension des capacités de dispersion des insectes, particulièrement chez les ravageurs ou espèces allochtones, le vol des insectes reste un phénomène difficile à étudier. Sur le terrain, les techniques de capture-marquage-recapture voire de suivi à vue (Delattre, 2010) peuvent être mises en œuvre, mais leur difficulté sur des organismes relativement peu longévifs comme les insectes limite considérablement ces approches en entomologie. L'évaluation de la performance de vol en laboratoire est alors souvent privilégiée (Minter *et al.*, 2018; Naranjo, 2019). Depuis plus d'une soixantaine d'années, plusieurs méthodes ont été imaginées afin de caractériser la performance de vol des insectes. Parmi les différentes techniques disponibles, certaines permettent le vol libre comme les tunnels de vol (*e.g.* Crall *et al.*, 2017) et les chambres de vol libre (*e.g.* Taylor *et al.*, 2010). Le plus souvent, la performance est cependant mesurée par des techniques de vol captif comme le manège de vol, en raison de leur compacité et leur faible coût qui permettent de les répliquer, de les placer dans des conditions contrôlées et de standardiser les mesures. Un manège de vol (Figure 32) est généralement un appareil muni d'un bras léger et aérodynamique auquel l'insecte est attaché et lui permettant de voler en cercle avec un minimum de friction. Le bras peut alors être disposé à l'horizontale (*e.g.* Martí-Campoy *et al.*, 2016), à la verticale (*e.g.* Wales *et al.*, 1985), ou permettre des mouvements horizontaux et verticaux (*e.g.* Ribak *et al.*, 2017; Barkan *et al.*, 2018).



**Figure 32.** Dispositif de l'expérimentation en manège de vol. Manège de vol construit et utilisé pour l'étude du vol des agriles associés aux chênes (à gauche) et enceinte climatique contenant six manèges de vol (à droite). Une caisse retournée est disposée sur les manèges les plus proches de la ventilation de l'enceinte afin de constituer une barrière aux flux d'air directs.

Hocking (1953) est le premier à avoir construit et publié un modèle de manège de vol, adapté aux moustiques. Depuis, de nombreux ajustements selon les caractéristiques morphologiques des groupes d'insectes ont été proposés, permettant parfois des avancées technologiques, comme l'automatisation de la collecte des données via des capteurs électroniques (Naranjo, 2019). Chez les agriles, les effets de plusieurs conditions biotiques sur la performance de vol ont ainsi pu être évalués à l'aide de manèges de vol, comme l'âge, le sexe, le statut reproducteur, le repos ainsi que

l'alimentation (Taylor *et al.*, 2010; Lopez, McClanahan, *et al.*, 2014). Cependant, cette technique ne permet pas d'imiter le vol naturel, ce qui est sa principale limite. En effet, les conditions expérimentales de laboratoire ne sont pas capables de reconstituer l'ensemble des éléments pouvant intervenir dans la stimulation ou la suppression du vol (Taylor *et al.*, 2010). De plus, le manque de contact tarsal avec un substrat pourrait provoquer une surestimation des capacités de vol (Edwards, 2006), en forçant les individus à voler car ils n'ont pas la possibilité de décoller ou d'atterrir (Minter *et al.*, 2018). La fixation de l'insecte sur le bras mobile peut également perturber le vol en exerçant une force centripète inhabituelle, et ainsi entraîner des comportements non naturels et limiter la vitesse angulaire des insectes. Taylor *et al.* (2010) ont par exemple testé le vol d'*A. planipennis* en manège de vol et en vol libre, mettant en évidence une vitesse en vol libre près de trois fois supérieure à celle du vol captif. Les manèges de vol sont donc intéressants pour leur simplicité d'utilisation et leur capacité à apprécier de manière indirecte mais standardisée la locomotion d'insectes volants. Néanmoins, les données produites par cette méthode ne représentent pas les véritables capacités ni la motivation réelle des espèces et individus à voler, et doivent par conséquent être interprétées avec précaution.

### III.3.3. Article en préparation. "Intra- and interspecific variations in flight performance of oak forest Agrilinae (Coleoptera) using computerised flight mills"

#### Présentation de l'article

**Contexte** : Les agriles sont considérés comme étant de bons disperseurs, mais peu de données scientifiques viennent étayer ces observations. Leur statut de ravageur et leur potentiel invasif important rendent pourtant nécessaire l'étude de leurs capacités de vol afin d'améliorer les outils de détection disponibles et d'aider à l'établissement de stratégies de gestion efficaces. Dans cet article, nous avons cherché à évaluer les performances de vol intra- et interspécifiques des Agrilinae associés aux chênaies ainsi que d'une espèce d'agrile de la strate herbacée, à l'aide de manèges de vol.

**Matériel et méthodes** : Nous avons réalisé trois périodes de tests de vol aux printemps-été 2021, 2022 et 2023. Les insectes ont été capturés à l'aide de pièges multi-entonnoirs verts, placés dans la canopée de chênes en mauvais état de santé à l'Université d'Orléans et sur le site de l'INRAE d'Ardon. Des captures complémentaires ont été réalisées à l'aide de filets fauchoirs, afin de récupérer des Agriles du millepertuis *Agrilus hyperici* (Creutzer) sur des pieds de millepertuis ainsi que des agriles associés aux chênes sur des grumes.

Les insectes capturés ont été maintenus dans des tubes d'élevage où ils avaient accès à de la nourriture (feuilles de chêne fraîches, excepté pour l'agrile du millepertuis qui avait des feuilles et fleurs de millepertuis) et de l'eau. Une enceinte climatique suivant une photopériode de 16 h de jour et 8 h de nuit, avec un cycle de températures de 20-25 °C et une humidité relative de 60 % ± 5 % a permis de stocker les tubes d'élevage.

Pour les préparer à l'expérience, les Agrilinae ont d'abord été pesés puis endormis dans une chambre froide à 3 °C. L'extrémité d'une lanière en papier cartonné a été collée sur leur pronotum afin de pouvoir les attacher aux manèges. Le modèle de manège de vol que nous avons utilisé a été spécialement conçu pour tester les performances de vol des agriles. Il consiste en un support qui

maintient un bras horizontal à l'extrémité duquel l'insecte est attaché. Le bras permet à l'insecte de voler en rond. Des capteurs permettent de détecter le passage du bras lorsque l'insecte fait un tour. Deux types de tests ont été réalisés. Après une journée de repos après leur capture, les Coléoptères participaient à une expérience de vol de 8 h sur le manège (de 10 h à 18 h). À l'issue de l'expérience, les insectes ont été décrochés du manège et replacés dans leur tubes d'élevage. Après ce premier vol, ils ont été quotidiennement testés pendant 4 h (de 14 h à 18 h) jusqu'à leur mort.

**Principaux résultats et discussion :** Ce travail est le premier à s'intéresser aux caractéristiques de vol (performance + comportement) des Agrilinae européens de chênaies. Nous avons testé les capacités de vol de 12 espèces d'Agrilinae. Au total, 221 premiers vols (*i.e.* vol de 8 h) sont analysables. Trois espèces dominent l'assemblage, *A. laticornis* (106 ind.), *A. hyperici* (40 ind.) et *A. olivicolor* (18 ind.), et sont suivies d'*A. hastulifer* (11 ind.), *A. angustulus* (10 ind.), *A. graminis* (9 ind.), *C. undatus* (7 ind.), *M. fulgidicollis* (7 ind.), *A. obscuricollis* (5 ind.), *A. sulcicollis* (4 ind.) et *A. viridis* (4 ind.).

Notre étude a souligné le comportement de vol des agriles, qui préfèrent réaliser plusieurs petits vols au cours des tests plutôt que de voler longtemps. Un tiers des insectes n'ont pas volé du tout lors de leur premier test et la majorité des individus restants n'ont pas parcouru de grandes distances. Un quart des individus seulement ont volé plus de 211 m et 1 % plus de 2 138 m. Les plus longues distances totales parcourues durant le premier vol ont été réalisées par des *C. undatus* et des *A. hyperici*. *C. undatus* est largement plus grand et lourd que toutes les autres espèces testées, nous nous attendions à ce que ses capacités soient supérieures à celles des autres espèces. Quant à *A. hyperici*, il est déjà connu comme bon disperseur suite à son introduction volontaire aux États-Unis comme biocontrôle du millepertuis.

La masse des insectes joue un rôle important dans leur performance. Chez deux des trois espèces les plus abondantes, *A. hyperici* et *A. laticornis*, les individus plus lourds parcourent des distances plus grandes en 8 h et font plus de phases de vol. Au contraire, le sexe des insectes n'influence pas les compétences de vol des trois espèces abondantes.

En prenant cette fois-ci en compte l'ensemble des vols effectués par les individus, nous avons observé que la distance totale parcourue durant l'expérience diminue au cours de la vie des insectes sauf chez trois espèces, *C. undatus*, *A. hyperici* et *A. graminis*, dont une partie des individus a continué à effectuer de longs vols même après plusieurs jours de tests. Ces trois espèces furent les seules observées s'alimenter suffisamment dans leur tube d'élevage, ce qui a pu leur permettre de survivre avec assez d'énergie pour continuer à voler sur de longues distances, comparé aux autres espèces qui se sont peu alimentées.

Le déséquilibre entre les effectifs des différentes espèces ainsi que celui du *sex-ratio* (biaisé en faveur des femelles, sauf pour les espèces abondantes) a pu impacter nos résultats et notamment limiter la détection des individus ayant de bonnes capacités de vol. L'utilisation de pièges multi-entonnoirs et de filets fauchoirs pour récupérer les Agrilinae a limité le nombre de facteurs que nous avons pu tester pour évaluer le vol de ces Coléoptères. Nous n'avons aucun moyen de connaître l'âge des insectes ni leur statut de reproduction. Nous conseillons l'utilisation de pièges à émergence pour les expérimentations de manèges de vol, afin de contrôler l'ensemble des facteurs pouvant influencer le vol.



## Intra- and interspecific variations in flight performance of oak forest Agrilinae (Coleoptera) using computerised flight mills

E. Le Souchu\*<sup>1</sup>, Sallé A.<sup>1</sup>, Bankhead-Dronnet S.<sup>1</sup>, Laparie M.<sup>2\*</sup>, Sauvard D.<sup>2\*</sup>

<sup>1</sup> University of Orléans, Laboratory of Physiology, Ecology and Environment (P2E, ex-LBLGC), INRAE USC 1328, Orléans, France

<sup>2</sup> INRAE, URZF (Forest Zoology Research Unit), Orléans, France

\* These authors contributed equally to the work.

Corresponding author: [elodie.lesouchu2@gmail.com](mailto:elodie.lesouchu2@gmail.com)

### ABSTRACT

Most *Agrilus* species (Coleoptera: Buprestidae) are secondary pests of deciduous forests, and some of them are also major invasive pests. These thermophilous borers are expected to be favoured by climate change and the global deterioration of forest health, and ultimately expand their range and damage. Yet, flight behaviour and performance of these forest borers are poorly known despite their critical role in potential dispersal inside and outside native ranges and their relevance for management purposes. This study aimed to determine intra- and interspecific variability of active flight in several Agrilinae species to contribute to filling this gap and help to establish management strategies. We assessed the flight performance of 11 species associated with oaks (9 *Agrilus*, 1 *Coraeus* and 1 *Meliboeus*) plus 1 *Agrilus* associated with the herbaceous layer. Computer-monitored flight mills were used to measure multiple flight parameters in a total of 250 beetles. Overall, flight capacities were rather homogeneous among species, with a dominance of poor flyers and only *Coraeus undatus* showing outstanding performance. Beetles generally performed several short flight bouts within one trial, and only a few individuals sustained long flight. Flight abilities varied greatly among individuals, but were not influenced by sex. Preflight body mass had mixed effects depending on the species, presumably related to different dispersal patterns. Most tested species appeared to have limited dispersal capacities over multiple flight trials, but this assessment is to be related with lifespan under controlled conditions, which appeared to be abnormally low in this experiment. Overall, dispersal over long distances and colonisation events probably depend mainly on a small proportion of individuals which largely exceeded the median performance. However, results obtained from flight mill designs must be interpreted with caution, as tethered flight under laboratory conditions could not directly reflect capabilities *in natura*.

**Keywords:** xylophagous insect, oak forest, dispersal, flight behaviour

### INTRODUCTION

The jewel beetle genus *Agrilus* (Coleoptera: Buprestidae) is a particularly diverse animal genera worldwide, with more than 3,200

species described (Bellamy, 2008; Chamorro *et al.*, 2015; Kelnarova *et al.*, 2019). These thermophilous and heliophilous insects (Reed *et al.*, 2018) are known to be phytosanitary threats on a wide diversity of woody and some

non-woody plants (Jendek & Poláková, 2014) and can have important economical and ecological impacts in their native area. Larvae develop in the roots, stems, trunks or branches of their host plant. Within trees, larval development typically lasts several years. Imaginal moult takes place in spring, within host tissues. After emergence, they usually move towards the foliage to perform a maturation feed and mate. Then females search for a suitable host to lay their eggs (Bílý, 2002).

As opportunistic pests, Agrilinae are associated with forest declines and diebacks (Le Souchu, Bouget & Sallé, 2024), and they can have important economic and ecological impacts in their native area. In temperate forests, wood-borers such as *Agrilus biguttatus* (Fabricius), *Agrilus sulcicollis* Lacordaire and *Agrilus viridis* (Linnaeus) are active aggravating agents of large scale oak and beech forest declines (Sallé *et al.*, 2014; Brown *et al.*, 2015; Brück-Dyckhoff *et al.*, 2019; Macháčová *et al.*, 2022). A related Agrilinae species, *Coraeus undatus* (Fabricius) has also been associated with oak decline (Du Merle & Attié, 1992; Sallé *et al.*, 2014). *Agrilus* species are also known for their high invasive potential, supported by numerous examples of human-mediated invasions (*e.g.*, Wu *et al.*, 2017; Hizal & Arslangündoğdu, 2018; Bozorov *et al.*, 2019). Their long and cryptic pre-imaginal life in the wood facilitates unnoticed transportations and introductions (Chamorro *et al.*, 2015; Ruzzier *et al.*, 2023), while their high flight capabilities may facilitate further dispersal (*e.g.*, Taylor *et al.*, 2010; USDA-APHIS, 2011). One of the prominent invasive pests worldwide is the Emerald Ash Borer (EAB), *Agrilus planipennis* Fairmaire. It is responsible for most of the worldwide economic damage attributed to Buprestidae (Renault *et al.*, 2022). This species has invaded North America from Asia (Herms & McCullough, 2014) and arrived in Russia in 2003, now threatening the

western part of Europe (Orlova-Bienkowskaja *et al.*, 2020). Other *Agrilus* have been identified as potential future invaders, particularly within the European assemblage of oak-associated borers, including *A. biguttatus*. Current forest decline phenomena are beneficial to these borers (Le Souchu, Bouget & Sallé, 2024), together with climate change which is suspected to assist their northward expansion (Pederson & Jørum, 2009; Brown *et al.*, 2015). For instance, *A. biguttatus* is being monitored in North America due to the danger its invasion would pose (USDA-APHIS, 2011). Numerous *Agrilus* species were already intercepted at international ports (Ruzzier *et al.*, 2023), such as *A. biguttatus* in New Zealand (Milligan, 1966). Within this context, evaluating flight capabilities of intercepted or introduced species is of paramount importance to evaluate their dispersal capacities and implement efficient monitoring and control strategies.

Active flight is a central function in the life strategies of most insects (Dickinson *et al.*, 1999; Dudley, 2002). This mode of locomotion is involved in the search for a mate, trophic resources or favourable environmental conditions, as well as in dispersal and colonisation of new geographic areas (Dudley, 2002). The distance covered during the lifetime of an individual can vary considerably among genera, species, and even individuals. It can be influenced by numerous factors, ranging from intrinsic features such as physiological traits, morphological characteristics and behaviours related to dispersal propensity, to external factors such as immediate biotic and abiotic environmental conditions. The study of flight capabilities and their variations at multiple focal scales can provide valuable insights to better understand the ecology of species and, in particular, help to estimate their dispersal potential. Yet, despite the economical and ecological damages caused by *Agrilus spp.* and

their predisposition to be accidentally introduced into new environments, this information remains scattered in the literature. Their flight capacities have rarely been tested and studies are still needed for European species. Therefore, the numerous works on *A. planipennis* are used to estimate the expected dispersal capacities of potential invasive *Agrilus* spp. or introduced ones (e.g., Baranchikov *et al.*, 2019b, 2019a). Males *Agrilus* are expected to stay within the range of their host, even to search for a mate (Rodriguez-Soana *et al.*, 2007), while gravid females are able to disperse several kilometres far from their host (Taylor *et al.*, 2010). However, females will mostly disperse less than 100 m if viable host plants are available nearby (Mercader *et al.*, 2009).

In this study, we aimed at determining flight capabilities of several *Agrilus* species, and specifically their intra- and interspecific variations. The focus on *Agrilus* behaviour and biology may help establish management strategies and improve detection tools. We measured flight potential of oak-associated species using wild individuals tethered to computer-monitored flight mills. An herbaceous species, *Agrilus hyperici* (Creutzer), was opportunistically added to the pool of species. Given the documented flight dispersal for this species, which was intentionally introduced in North America from France in 1953 as a biological control agent to target *H. perforatum* (Jendek & Grebennikov, 2009; Gov. of British Columbia, 2018), this addition could allow to (i) confirm that the designed flight mill was able to capture flight activity in a presumably dispersing *Agrilus* species of this size, and (ii) compare flight performance of forest species to that of an herbaceous-associated species. First, we expected noticeable flight differences among species, as previously observed within multiple coleopteran families (Nitidulidae (Van Dam *et*

*al.*, 2000) and Cetoniidae (Dubois *et al.*, 2009)). Second, we hypothesised high inter-individual variations in flight measurements, especially a strong sexual dimorphism with females putatively flying greater distances than males, as is the case for mated females of *A. planipennis* (Taylor *et al.*, 2010).

## MATERIAL AND METHODS

### Sampling and rearing design

We conducted three consecutive years of experiments, from 2021 to 2023. Live *Agrilus* were caught using two methods. First, we used green multi-funnel traps (ChemTica Internacional, San Jose, Costa Rica) with twelve fluon-coated funnels. These traps are commonly used to sample Agrilinae (Rassati *et al.*, 2019; Sallé *et al.*, 2020; Le Souchu, Bouget & Sallé, 2024). From June 23 to August 06 in 2021 and from May 09 to July 27 in 2022, respectively six and eight traps were set at the University of Orléans (France), and four and six traps at the INRAE site of Ardon (France). These two sites are separated by 2.6 km. Selected forest patches in these areas were dominated by *Quercus robur* (L.) and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. A fresh oak leaf was placed in each collector to provide food and support to trapped insects, and no preservative liquid was used in order to keep them alive. Traps were hung among the lower branches in the canopy (*i.e.*, approximately 15 m above the ground), to capture adults after their emergence or during their search for a mate or a suitable host. No lure was added to the traps and the collectors were emptied every morning during weekdays. Additionally, we captured *A. hyperici* on *Hypericum perforatum* L. and oak borers on oak logs using a sweep net. In 2022, *A. hyperici* were sampled in three locations, at Saint-Jean-le-Blanc, (France) on June 26 and 28, at the University of Orléans on July 04, and at the INRAE site of Ardon on July 06. In 2023, we

similarly captured *A. hyperici* in Vouzon (France) on June 16. The same day, several specimens of oak borers were captured in a log deposit nearby. All combined, the oak-associated species caught were: *Agrilus angustulus* (Illiger), *Agrilus graminis* Kiesenwetter, *Agrilus hastulifer* (Ratzeburg), *Agrilus laticornis* (Illiger), *A. sulcicollis*, *C. undatus*, *Meliboeus fulgidicollis* (P.H. Lucas); and species specialised in others hosts were: *Agrilus graecus* Obenberger (*Viscum spp.*), *Agrilus olivicolor* Kiesenwetter (*Carpinus spp.*), *A. viridis*. (*Fagus spp.*) and *A. hyperici* (*Hypericum perforatum*).

Live Agrilinae collected were maintained in the INRAE site of Ardon, in a climatic chamber (Galli GTEST-CL-0700) at a 12:8-hour cycle of 25:20 °C ± 0.2 °C with 2-hour gradients between both phases, 16:8-hour L:D photoperiod using three LED spots (Lédis, 3.5 W, 300 lumens, 4500 K), and 60 % ± 5 % relative humidity (warm phase and photophase were centred on solar midday, 2 pm local time). Each insect was put in an individual plastic vial capped with wet cotton to allow ventilation and provide a water source. Since species were determined only after death, all vials but those containing *A. hyperici* (which were known in advance due to the different sampling method) were supplied with a fresh oak leaf renewed every two days, whereas vials containing *A. hyperici* were supplied with fresh *H. perforatum* leaves.

### Flight mill design

A flight mill was designed to test the flight capacities of the beetles. It was built on a 19-cm<sup>2</sup> wooden base. A wooden stand was placed at the centre of the base. On one corner, the base carried a wooden half-arch reaching the centre of the base. Two magnets (Supermagnete, <https://www.supermagnete.de/>, S-05-05-N) were placed on the stand and under the arch, aligned vertically in the centre of the base; they

maintained between them an entomology pin (size 2); to reduce friction, pinhead had no contact with the lower magnet, and only the point of the pin was in contact with the upper magnet. The pin supported a horizontal 16-cm arm, composed of two identical 1-mm-diameter carbon rods connected by a 2-mm-diameter 2-cm aluminium tube; a hole was drilled in the middle of the tube, through which the pin was inserted and glued. The arm carried a small magnet (Supermagnete, S-03-02-N) glued under it near one end of the tube. The insect was placed at the end of the arm opposite to this magnet and driven the arm while flying; for heavy species (like *C. undatus*), a counterweight made of reusable adhesive paste was also placed on the arm end opposite to the insect. One full lap of the arm corresponded to a travel distance of 0.5 metre for the insect.

Arm moves were surveyed using two Hall effect sensors (DiodesZetex AH337-PG-B) positioned on the stand just below the arm, at approximately 60° to each other. The sensors detected each small magnet transit over them. They were connected to a single board computer (Raspberry Pi), to which signals were transmitted. An in-house Crystal program running on this computer managed the signals. The program initiated each flight test with flight mill number, insect identifier and gender (if known in advance), and start time, creating two dedicated CSV files, one per sensor, hereafter referred to as log files. Then, each associated signal was time-stamped and recorded in the appropriate file. At the end of the test, end time was also recorded and the log files were closed.

We built 26 flight mills. They were managed using 4 Raspberry Pi (1 Raspberry Pi B+, managing 2 flight mills; 1 Raspberry Pi 2 B, 1 Raspberry Pi 3 B and 1 Raspberry Pi 3 B+, each managing 8 flight mills).

Flight mills were installed in climate chambers (three PHCBI MIR-254-PE, with six flight mills each, and two Galli GTEST-TM-0700, with four flight mills each;  $25\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 0.5\text{ }^{\circ}\text{C}$ ,  $50\% \pm 10\%$  relative humidity). Each chamber shelf carried a pair of flight mills, which were lit by two LED spots (same as in the rearing chamber). In order to stimulate flight, fresh oak branches with leaves (or *H. perforatum* branches when *A. hyperici* was tested) were placed on each shelf, between the flight mills.

### Experimental design

As Agrilinae are diurnal and thermophilous insects, we tested them for flight capacities during daytime and in relatively warm conditions. After its sampling, each beetle was maintained one day in rearing conditions (initial rest). The first flight test occurred the next working day; it lasted 8 hours. The beetle was then tested again on the flight mill each working day until its death, but these flight tests lasted only 4 hours. However, test frequency was lowered to a test per week after the tenth one. Test time was chosen so that insects were extracted from the rearing chamber at least an hour after the beginning of the warm phase of their rearing thermal cycle; first tests started at approximately 10 am, and next tests at about 2 pm. In 2021, due to initial low availability of flight mills, only the first test was done with some beetles; as two of them remained alive three weeks after, they had then been tested (during 4 hours) each working day until their death.

Before a flight test, each beetle was weighed on a microbalance (Mettler Toledo AG204,  $d = 0.1\text{ mg}$ ), then placed in a  $3^{\circ}\text{C}$  walk-in chamber for 15-30 minutes to reduce its movements and suppress flight ability. When it was quiet, a strip of paper, narrower than the insects' width, was glued to their pronotum with cyanoacrylate glue, the most common glue

used to tether insects (Naranjo, 2019). The length and the width of the strip were adjusted to the dimensions of the tested insect. The insect returned then to ambient temperature, and it was immediately attached to the flight mill with reusable adhesive paste between the arm and the strip of paper (if necessary, a counterweight was also placed on the arm). This setup allowed rapidly installing and removing tested insects at the beginning and the end of experiments. At the end of the flight test, the paper strip was delicately removed from the insect, as well as any visible residue of glue, and the insect was weighed again before being returned to their rearing vial and chamber.

### Data analysis

In-house Ruby scripts were developed to analyse the log files generated by the Crystal program used to monitor flight mills. They gathered data from the two log files generated by a flight mill during a test, separated flight phases, hereafter referred to as flight bouts (identified using unequal alternance of signals from the two Hall sensors) from noise and oscillations, and recorded their timestamp, duration and length in the raw dataset used in further analyses.

We focused our study on several measures of flight capacities, traditionally used to assess flight performance, which included total flight distance (m), mean flight bout distance (m), total flight duration (s), mean flight bout duration (s), number of flight bouts and latency to first flight bout (s). The latency to first flight bout was used as a measure of the propensity to fly. We also explored the relationship between the fresh body mass before the first mill trial, hereafter referred to as preflight mass, with the performance. For statistical reasons, species with fewer than six individuals in total were removed from all per-species



analyses or figures, and only included in approaches where all species were pooled together.

Standard linear model (LM) was used to assess linear regression. Kruskal-Wallis tests (KW) were used to assess the difference in flight capacities between groups, followed by a post-hoc Dunn test with the Holm adjustment method. The Benjamini-Hochberg method was used to correct p-values for False Discovery Rate. LMERS were used to evaluate the effect of sex and preflight body mass on response variables associated with flight performance of the three most abundant species (*i.e.*, *A. hyperici*, *A. laticornis*, *A. olivicolor*). Every response variable was log-transformed to improve the models, and Q-Q plots were used to review them. Since data from all three years were analysed together, the year of experiment (*i.e.*, 2020, 2021, 2022) was included as a random effect. For each response variable, the null model was compared to the model with preflight mass and sex as explanatory variables, based on their respective AICc (Akaike Information Criterion scores) with a correction for small sample sizes. All analyses and figures were realised using R 4.1.1 (R Core Team, 2021).

## RESULTS

### General results

A total of 250 beetles were tested during the three-year experiment, with 102 individuals in 2021, 125 in 2022, and 23 in 2023 when only hand-collections were conducted (Table 13). Twelve species were collected, among which three dominated the samples: *A. laticornis*, *A. hyperici* and *A. olivicolor*. Sex ratio was found to be relatively balanced in the three most numerous species, and often biased towards fewer males than females in rarer species, but their small sample sizes warrants

caution on this result. No clear variation of the fresh mass was observed during a flight mill trial or during beetle life, likely due to the rather low precision of our balance regarding to the mass of the beetles. Consequently, only the initial preflight mass was used.

The overall lifespan after capture was low and highly variable (Figure S12; Annexe 6). Median was only 4 days, with a quarter of beetles living more than 6 days, 5 % (15 beetles) more than 13 days and 1 % (4 beetles) between 38 and 56 days. Beetles that survived the longest despite repeated trials had a noticeably high feeding activity. Lifespan values are to be taken with caution since the age of individuals at the time of their capture remains unknown. Flight distance distribution during beetle lifespan was also highly variable. Median flown distance in *Agrilus* and *Meliboeus* (taking into account 28 % of non-flying insects) was 53 m; a quarter of the beetles flew more than 243 m, 10 % more than 730 m, and 1 % (3 beetles) flew between 2 748 m and 4 636 m. Distances were longer in the seven *C. undatus*: median distance 967 m with one exceptional beetle above 16 km. Flown distance was globally linked with the number of trials (LM,  $p < 0.001$ ,  $R^2 = 0.42$ , *C. undatus* excluded); no significant variation with species or sex had been observed.

### General flight characteristics among species

Comparisons among species were done on first (eight-hours) trial data, which allowed to include as many insects as possible without having to manage repeated measurements. All species and sexes combined, 222 individuals (123 females, 99 males) have been analysed, taking into account the removal of individuals for which some issue occurred during the trial (such as insect escape or electronic issue). Main results are displayed in figure 33. Preflight mass differed significantly among

species (Kruskal-Wallis,  $\chi^2(7) = 67.4$ ,  $p < 0.001$ ,  $n = 208$ ). According to Dunn's test, *C. undatus*, *A. hastulifer* and *A. graminis* were significantly heavier than the other species tested (Figure 33). Even if *C. undatus* was not significantly

heavier than *A. hastulifer* and *A. graminis*, presumably because small sample size and high inter-individual variation, this species was clearly out of category in terms of size and mass.

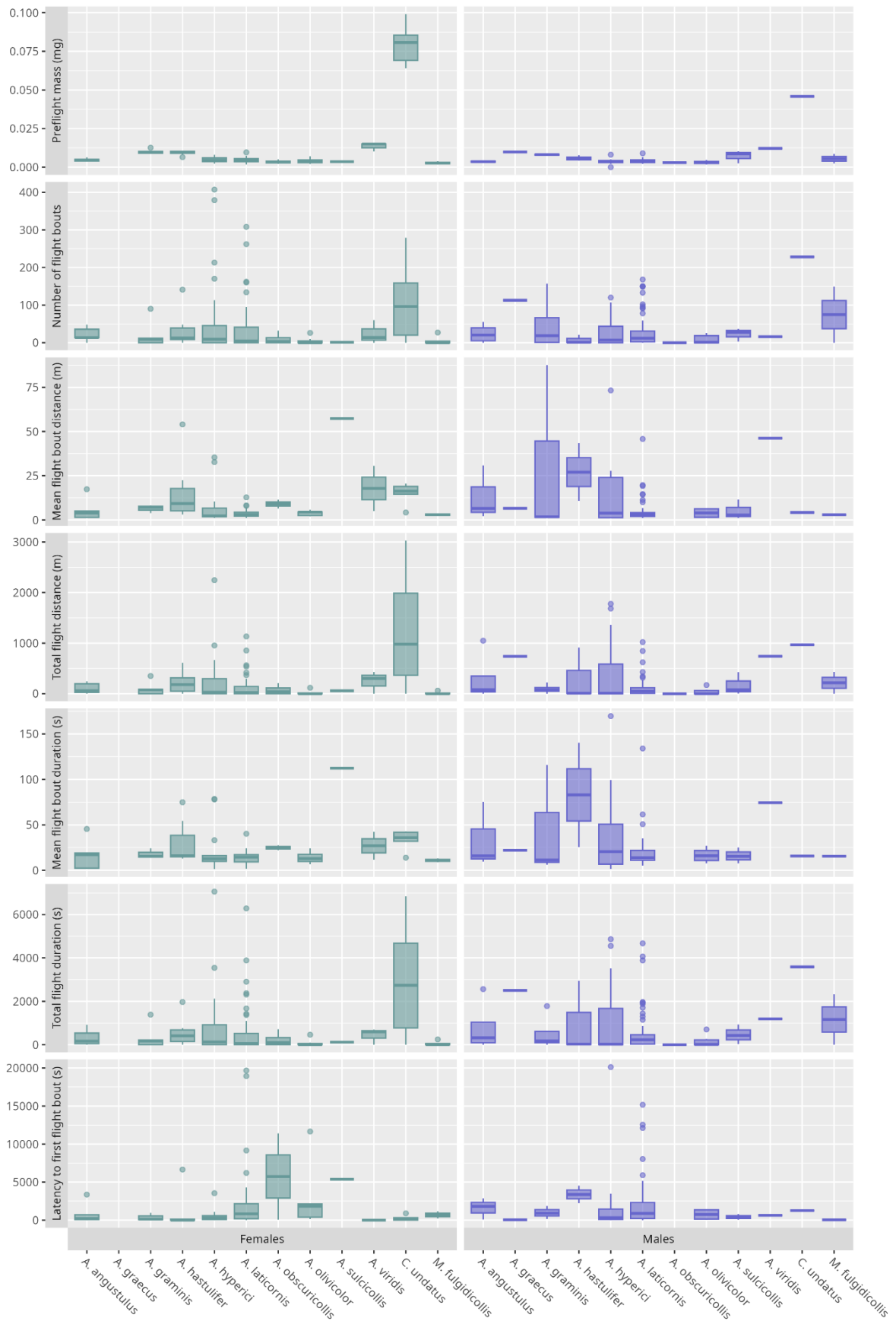
**Table 13.** Sample sizes for each species and sex over the three-year experiment. Values outside brackets indicate the number of individuals of each species and sex collected and tested in flight mills, and values within brackets indicate the number of those insects that could be incorporated in analyses and figures for the first trial. The four rarest species (indicated by an asterisk) were discarded from all analyses or figures that included a species factor.

Species	2021		2022		2023		Total
	Females	Males	Females	Males	Females	Males	
<i>Agrilus angustulus</i>	1 (0)		1 (1)	2 (2)	5 (5)	2 (2)	11 (10)
<i>Agrilus graecus</i> *		1 (0)					1 (0)
<i>Agrilus graminis</i>	2 (2)	3 (3)	3 (3)	1 (1)			9 (9)
<i>Agrilus hastulifer</i>	7 (6)	3 (3)	2 (2)				12 (11)
<i>Agrilus hyperici</i>			14 (14)	13 (11)	8 (8)	7 (7)	42 (40)
<i>Agrilus laticornis</i>	29 (25)	21 (19)	31 (26)	41 (35)	1 (1)		123 (106)
<i>Agrilus obscuricollis</i> *	2 (2)	1 (1)	2 (2)				5 (5)
<i>Agrilus olivicolor</i>	8 (6)	8 (6)	5 (5)	1 (1)			22 (18)
<i>Agrilus sulcicollis</i> *		1 (1)	1 (1)	2 (2)			4 (4)
<i>Agrilus viridis</i> *	3 (3)	2 (1)					5 (4)
<i>Coraebus undatus</i>	4 (4)		2 (2)	1 (1)			7 (7)
<i>Meliboeus fulgidicollis</i>	6 (5)		1 (0)	2 (2)			9 (7)

Flight distance distribution during the first trial was highly variable: 70 insects (31 %) did not fly, 44 % (98 beetles) flew between 1 m and 211 m, 25 % (56 beetles) flew more than 211 m, 10 % (23 beetles) more than 596 m, 5 % (12 beetles) more than 948 m, and 1 % (3 beetles) more than 2 138 m (Figure 34). The longest total distance flown within an eight-hour trial was 3 028 m for a female *C. undatus*, 2 246 m for an *Agrilus spp.* (a female *A. hyperici*), and 429 m for a male *M. fulgidicollis*. Remarkably, some individuals of *C. undatus* (two females) and *A. hyperici* (one female, four males) flew distances long enough to stand out from the right tail of the distributions, even after their first trial, and

may be considered extreme (Figure 34). Despite the exceptional performances of a female *C. undatus*, no significant difference has been observed between sexes. The flight speed of *Coraebus* and other species showed low variation and was respectively  $0.40 \text{ m/s} \pm 0.03 \text{ m/s}$  and  $0.26 \text{ m/s} \pm 0.13 \text{ m/s}$ .

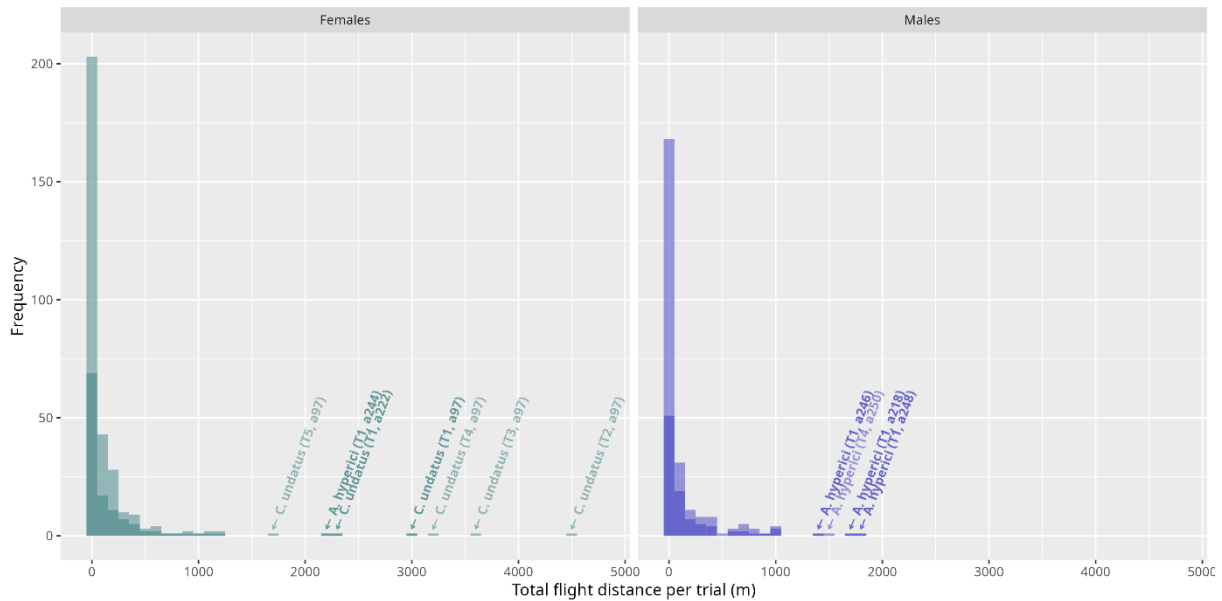
Regardless of their species, most tested individuals performed several short flight bouts within a single eight-hours trial (Figure 33). Flight bout number was highly variable: 25 or less for half of trials with flight activity, but more than 58 for a quarter (39 trials), and 16 trials (10 %) overreaching this number with more than 150 flight bouts over eight hours.



**Figure 33.** Values for a selection of response variables measured during the first trial (eight hours), per sex and species. Females: left (green), males: right (purple).

Three trials even exceeded 300 flight bouts: two by females *A. hyperici* (407 and 379 flight bouts) and one by a female *A. laticornis* (308 flight bouts). Flight bout duration was also

highly variable (median 12 s, 10 % above 36 s, up to 1 406 s), so was the corresponding flown distance (median 2 m, 10 % above 9.5 m, up to 653 m).



**Figure 34.** Distribution of total distance flown per trial depending on sex, all 12 species pooled together ( $n_{\text{females}} = 123$ ,  $n_{\text{males}} = 99$ ). Darker bars represent the first trial (eight hours) while lighter bars represent all consecutive trials (four hours), cumulated on top of the first trial. Individual flights  $\geq 1300$  m are marked with an arrow indicating the corresponding species, with the trial number and individual identifier in brackets.

### Correlations among variables

Considering the large body size of *C. undatus* compared to other species, global (*i.e.*, non-species-specific) correlations among variables were analysed with and without *C. undatus* in the pool of species (Figure 35). In both cases, strong correlations were found between distance variables (total flight distance, mean flight bout distance) and their duration counterparts (total flight duration, mean flight bout duration). Considering these strong correlations, duration variables were discarded from further analyses and emphasis was put on distance variables instead.

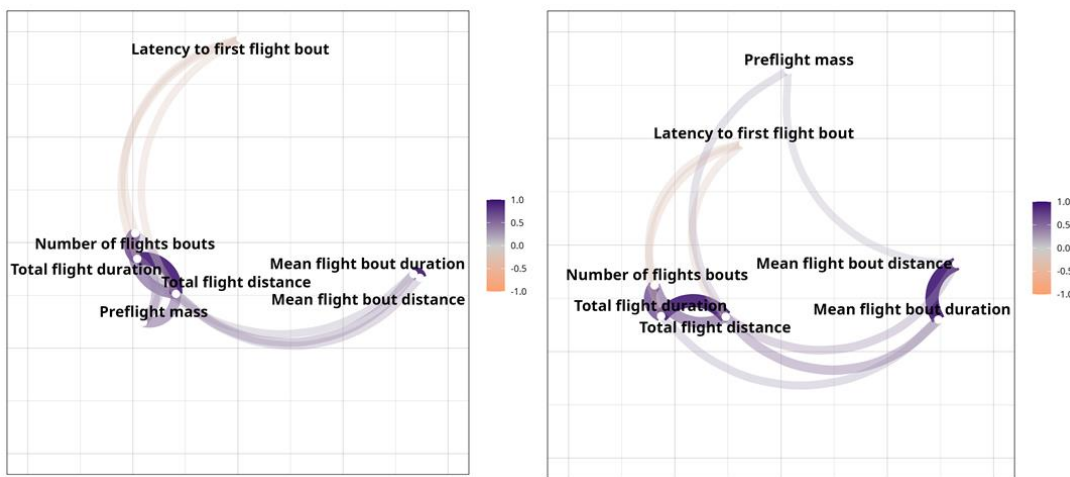
When *C. undatus* was included in the multidimensional clustering of variables, preflight mass clustered tightly with total flight distance, while the association became looser

when excluding *C. undatus* from the pool. In addition, when *C. undatus* was excluded, preflight mass correlated with mean flight bout distance. The number of flight bouts was correlated with total flight duration or distance only when *C. undatus* was excluded, suggesting that other species performed multiple flights while *C. undatus* showed sustained flight bouts. With or without *C. undatus*, the latency to the first flight bout was inversely correlated with total flight distance.

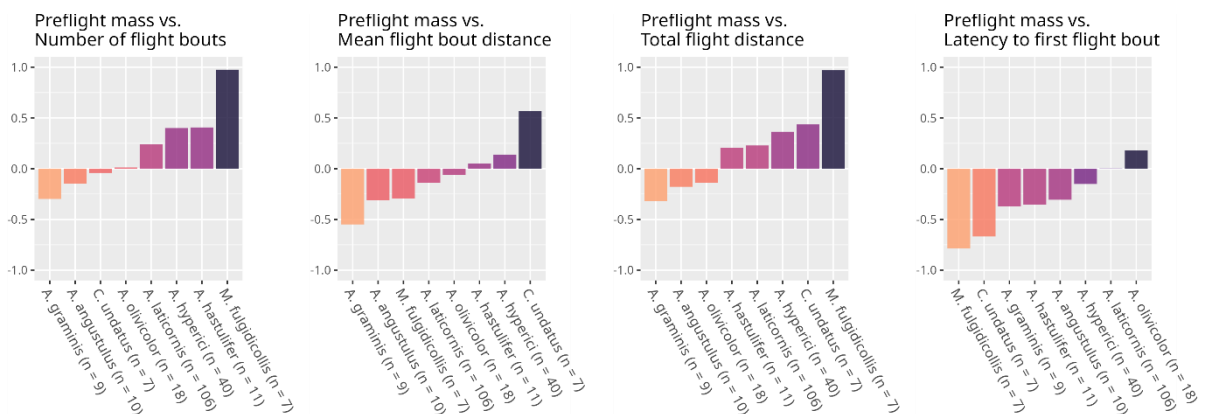
Given that species may show different flight strategies and are not equally represented in the sample, correlations with preflight mass were further analysed within the eight most numerous species only (Figure 36). In all species but *A. olivicolor*, higher preflight mass negatively impacted the latency to the first flight bout, in other words it increased the

propensity to take off, or showed no relationship. This effect did not appear clearly in the multivariate analysis (Figure 35), but could have been concealed by near-zero correlation coefficients in the two most abundant species, *A. laticornis* and *A. hyperici*. Mixed effects with mean flight bout distance, total flight distance and number of flight bouts were found. Noticeable positive correlations were found for preflight mass with the former two variables in *C. undatus* only, and with the

latter two variables in *M. fulgidicollis*, *A. hyperici*, *A. laticornis* and *A. hastulifer*. Some particularly high correlations coefficients found in *M. fulgidicollis* are, however, to be considered cautiously considering the low sample size and scarce active flights recorded in this species (four in total, see Figure 39), suggesting that such high coefficients resulted from a fraction of the individuals and could correspond to a biased sample.



**Figure 35.** Correlation network among a selection of response variables measured for the eight-hours trials, with all 12 species pooled together (left) and all but *C. undatus* (right). Highly correlated variables appear closer to each other, the proximity of points being determined by multidimensional clustering using a Principal Coordinates Analysis with `stats::cmdscale((1 - abs(correlations)), k = 2)` in R (see `corr` package; Kuhn *et al.*, 2022) and are joined by stronger paths. Path color is determined by the correlation coefficient and sign, and correlations whose absolute value is below 0.2 are not shown.



**Figure 36.** Correlation coefficients between preflight mass and a selection of response variables during the eight-hours trial, sorted by increasing value, in the eight most abundant species in the samples.

## Flight performance

Two flight performance variables measured during the first (eight-hours) trial varied significantly among species (sex pooled): total flight distance (Kruskal-Wallis,  $\chi^2(7) = 19.6$ ,  $p = 0.01$ ,  $n = 208$ ) and mean distance flown per flight bout (Kruskal-Wallis,  $\chi^2(7) = 19.3$ ,  $p = 0.01$ ,  $n = 208$ ). However, Dunn tests highlighted only few differences among groups: between *A. olivicolor* and *C. undatus* for total flight distance, between *A. hastulifer* and *A. laticornis* for mean distance flown per flight bouts. Move latency ( $\chi^2(7) = 8.46$ ,  $p = 0.29$ ,  $n = 208$ ) and number of flight bouts ( $\chi^2(7) = 14.1$ ,  $p = 0.06$ ,  $n = 208$ ) were not influenced by species.

Intraspecific differences in the three most abundant species (*i.e.*, *A. hyperici*, *A. laticornis*, *A. olivicolor*) demonstrated that endogenous factors influenced some of their flight capacities. Preflight mass positively affected total flight distance, as well as the number of flight bouts in *A. hyperici* and *A. laticornis*, but not in *A. olivicolor* (Table 14). Other response variables showed no sex bias, as either fixed effects had no significant influence, or null models were better. However, marginal  $R^2$  were weak and other factors likely have impacted flight performance. Only *A. hyperici* showed standing out marginal  $R^2$  with number of moves ( $R^2 = 0.25$ ) and total flight length ( $R^2 = 0.28$ ) while every other  $R^2$  did not exceed 0.13.

## Consecutive flight patterns

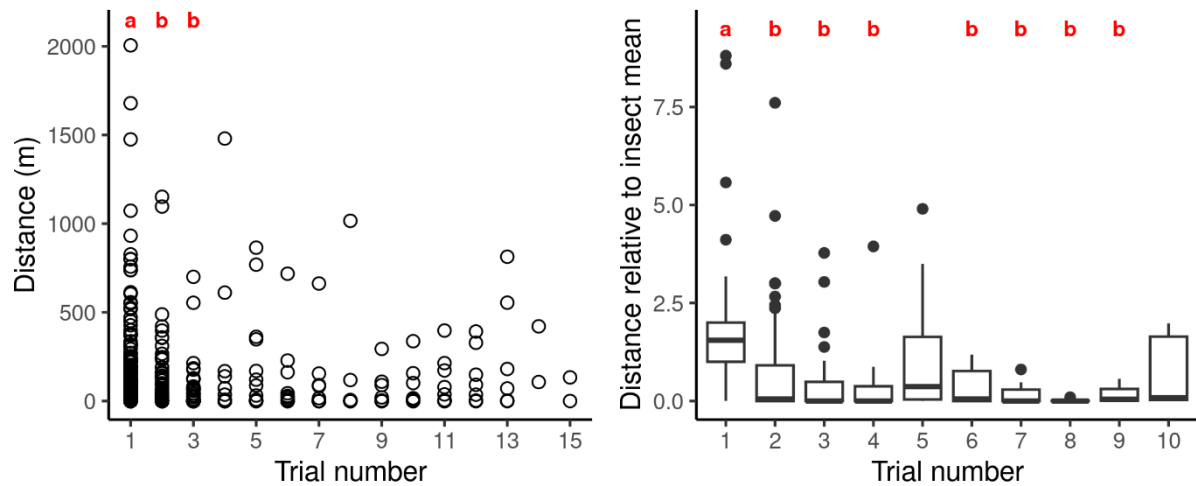
Flight performance varied over consecutive trials. To compare the first eight-hours trial with the consecutive four-hours trials, we truncated the former one to simulate a four-hours trial. It can be noticed that few data were discarded, as on average 83 % of total distance is flown during the first four hours. Overall, raw flight performance decreased over consecutive

trials (Figure 37 left; *Coraebus* data was discarded due to its specificities, see below; Kruskal-Wallis,  $\chi^2(14) = 43.6$ ,  $p < 0.001$ ,  $n = 550$ ). Differences were mainly observed between the first trial and others (Dunn's test only separated trial 1 from trials 2 and 3). Extreme long distance flights (> 1 250 m, but this threshold is arbitrary) only took place during the four first trials (and mainly in the first one). Individual patterns over time were analysed using flight distance standardised by mean performance of each beetle. For each individual, standardised flight distance showed large variations between consecutive trials (Figure S13; Annexe 6). However, global distribution showed that the beetles flew a larger distance during their first trial, other trials showing no variation (Figure 37 right; Kruskal-Wallis,  $\chi^2(9) = 138$ ,  $p < 0.001$ ,  $n = 518$ ; Dunn's test showed differences only between the first trial and all others except the fifth and the tenth ones).

Variable flight patterns over time were observed among species, with *A. hyperici*, *A. graminis*, and *C. undatus* standing out from the others because a fraction of their individuals covered long distances after the first or even subsequent trials (Figure 38; Figure 39). No such pattern was observed in other species, either due to a generally low flight activity, or comparatively lower lifespan in rearing conditions, reducing the number of consecutive trials per individual. Regardless of species, 35 % of individuals were dead after the first trial, 70 % after the second and 86 % after the third. Most individuals (93 %) were dead after four trials, and the remaining (7 %) were composed of individuals of the three above mentioned species (12 *A. hyperici*, 1 *A. graminis* and 1 *C. undatus*) as well as of 2 *A. hastulifer*. The vast majority of individuals that survived across multiple trials were unable to sustain long flight distances over time (mainly feeding the "[0]" category in figures 38

and 39), such as *A. laticornis* and *A. hastulifer*. However, some individuals diverged from this trend. A female *C. undatus* and a male *A. hyperici* flew long distances even after their first flight mill trial, despite an experiment duration reduced to four hours in next trials (Figure 34; Figure 38), as well as a female *A. hyperici* flying more than 800 m during its

fifth trial (although not indicated with an arrow in Figure 34; Figure 38). Remarkably, the extreme *C. undatus* female flew several kilometres in five consecutive trials, cumulating over 16 km of active flight after its capture (Figure 34). Finally, none of the individuals of the other species has reached the fourth trial.



**Figure 37.** Evolution of flight performance during consecutive trials. Left: Distribution of distance flown during four-hours trials across consecutive trials. Right: Distribution of relative flight performance across consecutive trials; for each beetle and trial, relative flight performance was computed as the distance it flew during the trial divided by mean distance it flew during all its trials; unusual trial frequency data (trials after the tenth one, plus two 2021 beetles) were discarded. For both graphics, data of eight-hours trial was truncated into four-hours trials and *Coraebus* data was discarded. Different letters above the data indicate a significant difference according to Dunn's test.

## DISCUSSION

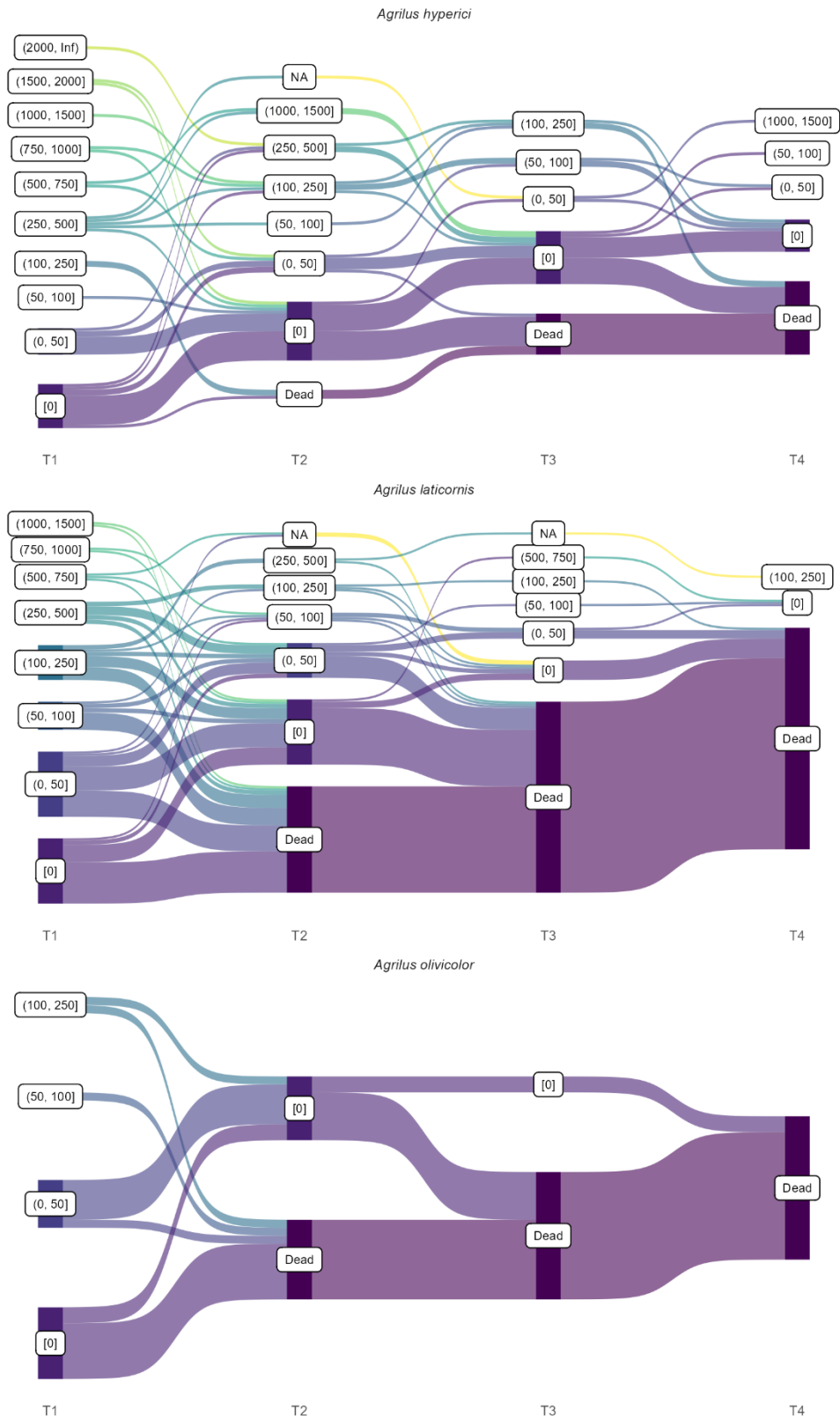
This study allowed a first analysis of flight characteristics of several European Agrilinae, including flight performance and behaviour. It revealed several common patterns and some specificities among species. The first observation was the high variation of most flight performance measures among individuals. A hypothesis could be the influence of the prior history (including age and flight history) of the individuals, which is unknown.

However, flight performance did not greatly vary during consecutive trials, and remarkably, the best flyer in *C. undatus* was able to fly long distances during several consecutive trials. As a matter of fact, high variability is common in flight mill experiments (Taylor *et al.*, 2010; Sauvard *et al.*, 2018). Such behaviour could allow species to mainly exploit local resources, easily accessible, but also to survive a local disaster thanks to few individuals which succeeded in their hazardous search for more distant ones.

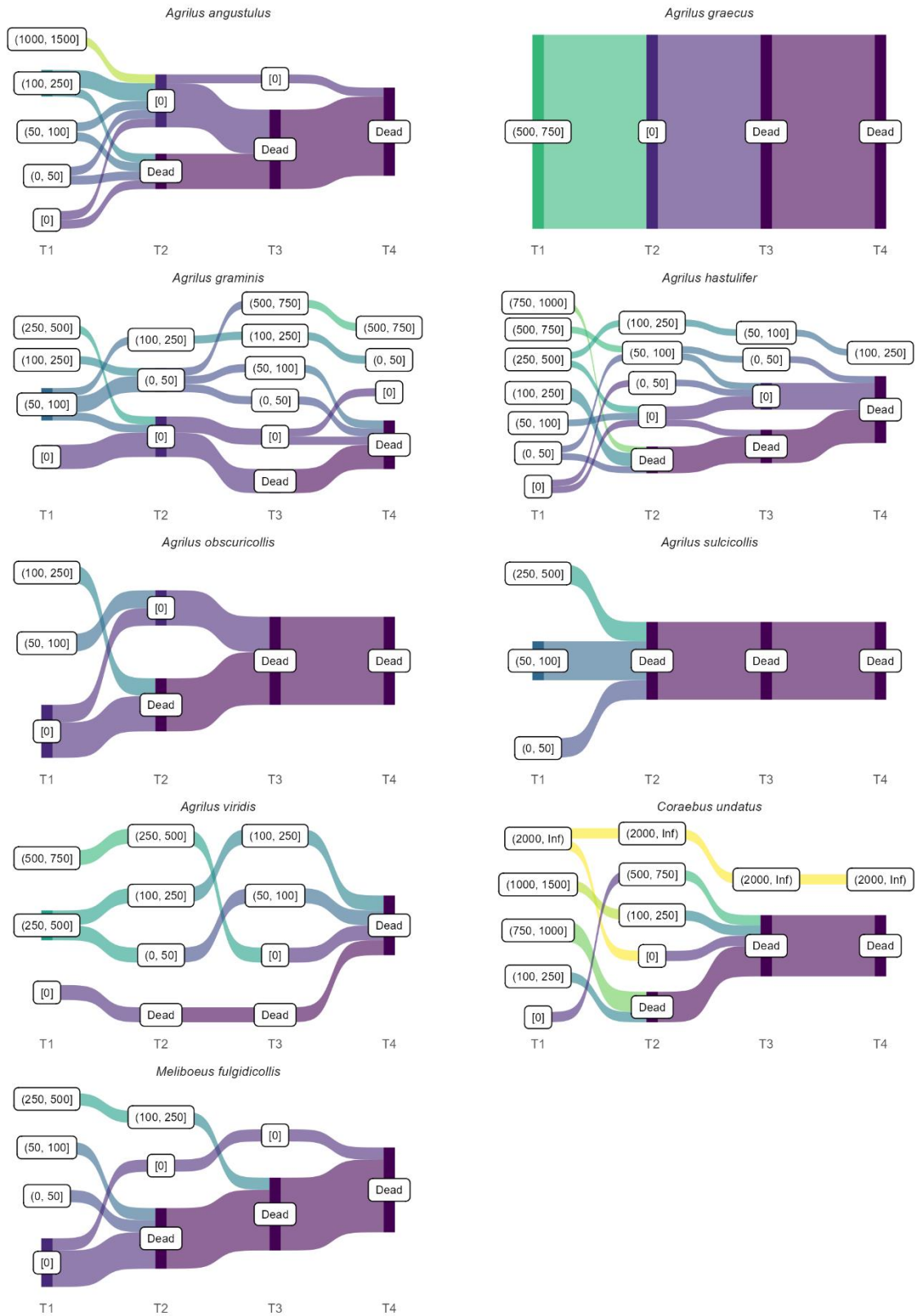
**Table 14.** LMER tests results for the effects of sex and preflight mass on a selection of response variables during the eight-hour trial, with year of experiment as random effect. Response variables in each Linear Mixed-Effects Models were log-transformed. The reference level for the categorical factor 'sex' is female.  $\Delta AICc = AICc$  (full model) –  $AICc$  (null model). The full model was considered to better explain the response variable than the null model when  $\Delta AICc$  was lower than -2, and the opposite when  $\Delta AICc$  was higher than -2. Marginal  $R^2$  considers only the variance of the fixed effect while conditional  $R^2$  corresponds to the variance of both fixed and random effects.

Species	Variables	$\Delta AICc$	Sex (female)			Mass			Conditional R2	Marginal R2
			Estimate	SE	t value	Estimate	SE	t value		
<i>A. hyperici</i>	Total flight distance	- 22.51	1.09	0.85	1.28	1,025.36 ***	264.91	3.87		0.28
	Number of flight bouts	- 19.98	0.45	0.61	0.73	679.24 ***	189.78	3.58		0.25
	Mean flight bout distance	8.62	-	-	-	-	-	-	-	-
	Latency to first flight bout	- 11.33	0.85	1.07	0.79	-308.19	369.73	-0.83	0.09	0.07
<i>A. laticornis</i>	Total flight distance	- 17.81	0.81	0.44	1.85	461.98 **	150.70	3.07	0.14	0.09
	Number of flight bouts	- 15.85	0.54	0.34	1.56	351.75 **	116.63	3.02	0.11	0.09
	Mean flight bout distance	-3.27	0.05	0.15	0.35	5.67	51.74	0.11	0.12	0.001
	Latency to first flight bout	-8.95	-0.30	0.61	-0.48	13.63	203.92	0.07		0.004
<i>A. olivicolor</i>	Total flight distance	- 10.82	1.58	0.97	1.63	456.42	346.36	1.31	0.45	0.12
	Number of flight bouts	-9.36	1.13	0.67	1.71	294.03	238.59	1.23	0.42	0.13
	Mean flight bout distance	7.55	-	-	-	-	-	-	-	-
	Latency to first flight bout	1.67	-	-	-	-	-	-	-	-





**Figure 38.** Individual flight trajectories across four consecutive trials in the three most numerous species (*i.e.*, *A. hyperici*, *A. laticornis*, *A. olivicolor*), with the first trial spanning eight hours and the following four hours. Total flight distance is discretized in categories of increasing width to simplify individual trajectories. The NA category corresponds to missing data due to a technical issue during the trial (typically, a temporary escape of an individual).



**Figure 39.** Individual flight trajectories across four consecutive trials in the less numerous species with the first trial spanning eight hours and the following four hours. Total flight distance is discretized in categories of increasing width to simplify individual trajectories.

At the species level, the assessment of flight performance of several Agrilinae revealed rather homogeneous flight capacities among species, under the experimental conditions of tethered flights. Only the few *C. undatus* individuals presented substantial differences. Even if their number was too low to exhibit many significant results, these beetles actually performed some flights which largely exceeded the dispersal distance of any other species. However, this species is also much bigger than others. The huge intraspecific variation and the relatively low sample size, moreover unbalanced between species, had probably impeded identifying specific flight characteristics. *C. undatus* excepted, the low variation of beetle size among the sampled species and the low flight activity of most tested individuals might have also reduced our ability to discriminate the results among species. Data available on flight capacities of other *Agrilus* species in similar experiment indicates better performance: median of 750 m for *A. planipennis* (Taylor *et al.*, 2010) and mean between 200 to 1 800 m for *A. auroguttatus*, depending on conditions (Lopez, McClanahan, *et al.*, 2014). These values are rather similar to *C. undatus* performance, but, as this latter species, *A. planipennis* and *A. auroguttatus* are also bigger than the *Agrilus* and *Meliboeus* we tested. From a more general perspective, Agrilinae performances are lower than those of some bigger beetles such as *Monochamus galloprovincialis* (2 km per day; David *et al.*, 2014) and *Rhynchophorus ferrugineus* (Olivier) (2.6 km per day; Ávalos *et al.*, 2014), and far from those of some long-flight insects such as hornets (median about 20 km per day; Sauvard *et al.*, 2018).

At a trial level, most flying individuals showed no sustained flight, and instead completed multiple short flight bouts. This flying pattern could correspond to "routine flight" (Van Dyck & Baguette, 2005), typically associated with

foraging or the search for a sexual partner or shelter. In contrast, these authors described longer flights as dispersal flights, presumably allowing insects to escape from bad conditions or predators, and were almost never observed during our experiment. However, the opposition between the two flight types is not necessarily relevant. The high correlation between number of flight bouts and the total distance flown by individuals highlighted that instead of covering long distances at once, *Agrilus* could spread by performing a series of short flights (*e.g.*, Ávalos *et al.*, 2014).

Globally, over the course of a day, tested beetles tended to be poor dispersers in the experimental setting, with most of them not taking off or flying over very short ranges (generally less than 200 m). Only *C. undatus* seemed to fly significantly longer (median 1 000 m). This observation may suggest resident strategies, *i.e.*, individuals that tend to stay in the range of their emergence area. One third of beetles did not fly at all. This could seem high, but this results is congruent with studies on other beetle species, which found a similar percentage of non-flyers, such as for *Ips sexdentatus* Boern (Jactel, 1993) and *R. ferrugineus* (Ávalos *et al.*, 2014). These authors hypothesised that such a high proportion of non-flying insects might be due to the tethered of the beetles and to the flight mill itself, or be a consequence of the individual incapacity to fly. As some non-flying beetles flew during a later trial, non-flying was probably due to interaction between beetle behaviour and flight mill. Nevertheless, as flight performance distribution had a very long tail, some insects largely exceeded the median performance of their conspecifics and could be considered good dispersers. As such, they may perform better at reaching new distant habitats if enough patches of viable hosts are available on their path (Lopez, McClanahan, *et al.*, 2014), which is normally the case for oak-associated

species in European temperate areas. Within *Agrilus* species, an *A. hyperici* appeared to be the most active disperser; interestingly, this species was the only one that was not associated with forest habitats in our sample, and their relatively high performance could be related to its more scattered herbaceous habitat.

We expected a greater flight performance in females than males, as already demonstrated with mated females of *A. planipennis* (Taylor *et al.*, 2010). Yet, sex did not impact any flight variables in the overall sample. Those results are concordant, however, with observations on *A. auroguttatus* whose flight capacities were not affected by sex either (Lopez, McClanahan, *et al.*, 2014). Lack of sexual dimorphism in flight performance seems then frequent in Agrilinae species. Both sexes are then suspected to participate in dispersal in the tested species. Males are known to use flight to actively search for females, while mated females typically disperse to find a suitable host for egg laying (Chamorro *et al.*, 2015), and both behaviours may contribute to species dispersal. However, it is rather considered that females are the ones which are able to disperse far away from their host when necessary while males stay close to their natal or maturation area (Rodriguez-Soana *et al.*, 2007; Mercader *et al.*, 2009; Taylor *et al.*, 2010).

Insect body mass is also known to influence flight performance of insects. There is often a positive correlation between this performance and the body mass, which is generally considered to reflect the available fuel load (Minter *et al.*, 2018). Such a relation was observed in the majority of the species we tested, including the best flyer (*C. undatus*) and the two most numerous species (*A. laticornis* and *A. hyperici*). Relation to body mass seemed to differ between these groups; in *C. undatus*, heavier individuals tend to fly immediately and

to perform longer bouts; in the two *Agrilus*, heavier individuals tend, on the contrary, to increase the number of bouts. In contrast to these species, performance of other ones, including the third most numerous one (*A. olivicolor*), was not impacted by preflight mass, which corroborates what was observed in some other *Agrilus* species, *i.e.*, *A. auroguttatus* (Lopez, McClanahan, *et al.*, 2014) and *A. planipennis* (Taylor *et al.*, 2010). This difference could be related to the relative importance of reserves vs. dead weight (mainly structure) in mass variation, but also to insect strategy (noticeably, they could mainly fly when reserves are high, or, on the contrary, when they are low, to forage in order to increase them). It should be noted, however, that even when preflight mass was related to flight performance, it explains only a small part of its variation. Other factors should be considered, and the effect of some of them, diet, mating status and age, has been demonstrated in other *Agrilus* species (Taylor *et al.*, 2010; Lopez, McClanahan, *et al.*, 2014). Future studies should include these factors to further investigate Agrilinae flight performance.

Flight mills under controlled conditions are a proven method to assess the flight potential of insects. They are especially valuable to compare species or investigate the influence of factors on flight activity. However, tethered flight performance recorded with this design cannot be considered a direct measurement of free flight or natural flight (Ribak *et al.*, 2017; Sauvard *et al.*, 2018; Naranjo, 2019), and must be taken with caution. Flight mill creates artificial conditions and could both hinder (inertia) or promote (support) flight. The absence of a moving natural landscape in the vision of the specimens is likely to influence their locomotor behaviour, and the influence of sensed angular velocity or weightlessness on tethered insects' propensity to fly is unknown.

Tethered flight experiments have already been suspected of under- or overestimating flight abilities due to the lack of tarsal contact and the absence of a perch for taking off or landing (Minter *et al.*, 2018) or because of the device itself (Taylor *et al.*, 2010). Yet, they remain a highly relevant method to compare conspecifics or sympatric species in a given set of conditions and approach their motivation to disperse under those conditions, or even physiological expenditures in flight dispersal when their flight propensity is high. In other respects, flight mill likely limited the flight speed in our experiment, as was found in another flight mill study on *A. planipennis* with a three-fold difference between free and tethered flight speed (Taylor *et al.*, 2010).

The sampling design based on interception traps allowed capturing multiple species associated with oak-forests, and not only oak borers. However, it prevented controlling for additional factors pertaining to the prior experience of individuals (flight, diet, mating status) and inherently biased captures towards dispersing individuals. This may cause either (1) undersampling of the most resident individuals, even more so than those tested in this study, or (2) sampling of individuals that already spent energy on dispersal before the experiment. Together with the limited number of captured individuals for some species and the impossibility to control some factors, this warrants using a different sampling strategy in further studies focusing on only oak-borers. We used dry collectors in green multi-funnel traps which are a relevant method for Buprestidae (Allison & Redak, 2017). However, to keep captured insects live, no pesticide net was used, which likely let a fraction of individuals escape even if the collector was emptied every workday, possibly those showing the highest locomotor activity. Indeed, similar traps but equipped with wet collectors were installed for another study

nearby one of the sampling sites (P2E), and captured a more abundant and richer community of beetles (A. Sallé, pers. comm.). Emergence traps can yield very good results (*e.g.*, Taylor *et al.*, 2010; Lopez, McClanahan, *et al.*, 2014 for borers), but would have restricted the sample to borers of the equipped hosts only, instead of targeting all circulating Buprestidae in oak forests.

In addition, some key oak-borer species are missing in the sample such as *A. biguttatus* (Oak splendour beetle), *Agrilus curtulus* Mulsant & Rey and *Agrilus grandiceps hemiphanes* Marseul. Since *A. curtulus* is a rare species present only in few localities in France (Chapelin-Viscardi & Binon, 2007; Prudhomme, 2010; Tronquet, 2014; Sallé *et al.*, 2022; Le Souchu, Bouget & Sallé, 2024), while *A. grandiceps hemiphanes* is mostly associated with Mediterranean and evergreen oak species (Farrugia, 2007; Jendek & Poláková, 2014), their absence in the sample in our region is not surprising. However, *A. biguttatus* was previously captured nearby, in the University of Orléans, although always in small quantities (A. Sallé, pers. comm.). As the Oak splendour beetle is considered an aggravating agent of oak decline and is currently expanding its distribution area, a study of its active flight dispersal would be highly relevant. It also would have been the biggest oak *Agrilus* species, so it would have increased interspecies variability and have facilitate the comparison with the best known *Agrilus* species, *A. planipennis*, which is bigger than species we sampled (Volkovitsh *et al.*, 2019).

Intrinsic dispersal potential of a flying insect species is generally mainly determined by the overall flight capacity of its individuals during their life, more specifically that of its best flyers. In Agrilinae (except perhaps *C. undatus*), this capacity was generally low in our experiment conditions (a quarter of non-flying

insects, only a few percent of individuals above a kilometre). As flight performance did not greatly vary during their life, this capacity was highly dependent on lifespan. However, during this experiment, beetles proved to be difficult to maintain alive in rearing conditions, with a median lifespan of only four days. As a comparison, *A. planipennis* was reported to live between 2 and 17 weeks under laboratory conditions, with an average of 7 weeks for males and 9 weeks for females (Chamorro *et al.*, 2015 and references within). Moreover, European Agrilinae lifespan is generally estimated at several weeks in natural conditions. Given our observations of limited leaf damage and faeces accumulation in the rearing vials, we suspect a failure to feed properly in the conditions they were offered, for unknown reason. Combined effects of starvation and daily trials in flight mills likely impacted survival severely in the present experiment and dramatically reduced lifespan. The overall flight capacity we observed was then certainly underestimated. Even taking that into account, our study suggests that the overall flight capacity of small *Agrilus* and *Meliboeus* species is modest, with only a few percent of beetles flying some kilometres. Corresponding field observations are rare. *A. hyperici* was introduced in western Canada during the last century; even if data is imprecise, it seems to have largely spread in this region, but that took several decades, despite human help (Gov. of British Columbia, 2018). This is consistent with modest flight capacities of this species. Alongside their flight

capacities, it is possible that small Agrilinae species occasionally disperse *in natura* using wind, as observed in some bark beetles, sometimes for several tens of kilometres (Nilssen, 1984). Moreover, Agrilinae actual dispersal could result from association of short-distance flight capacity and human-assisted transportation (noticeably with wood material), sometimes over long distances, as observed in *A. planipennis* (Muirhead *et al.*, 2006), *Agrilus bilineatus* (Baranchikov *et al.*, 2019a) and related species (*e.g.*, Wu *et al.*, 2017; Ruzzier *et al.*, 2023).

## CONCLUSION

This work provided a first comparative approach on several Agrilinae flight behaviour and performance. Despite experimental limitations, it showed several common traits among species, noticeably the huge intraspecific variations of flight performance, its low value, and its relative homogeneity among species. It also suggests the existence of several flight behavioural patterns among species.

## ACKNOWLEDGEMENTS

We are thankful for the technical assistance offered by Maxime Stanislawek, Clément Beaumont and Mathieu Plateau. This work was supported by the Région Centre-Val de Loire Project no. 2018-00124136 (CANOPEE) coordinated by A. Sallé.





# *DISCUSSION GÉNÉRALE*







En France, les chênaies occupent de larges surfaces forestières et sont au cœur d'enjeux socio-économiques et écologiques forts. Malgré cela, les impacts des dépérissements sur la biodiversité associée aux chênes restent peu connus et c'est ce que ce travail de thèse s'est efforcé d'éclaircir. Il a notamment permis d'améliorer nos connaissances (i) sur l'entomofaune des canopées, des communautés sur lesquelles les travaux restent rares, même en forêt tempérée, (ii) sur les Hyménoptères forestiers, un ordre d'insecte diversifié et indicateur de l'état de santé de la forêt, ainsi que (iii) sur les agriles, des bioagresseurs opportunistes dont certaines espèces aggravent le dépérissement des chênaies.

## IV.1. Les dépérissements des chênaies : quels effets sur les insectes des canopées ?

### IV.1.1. Réponses contrastées des insectes des canopées aux dépérissements

#### IV.1.1.1. Conséquences du dépérissement sur la communauté globale

Notre étude multi-taxonomique, incluant à la fois les Hyménoptères et les Agrilinae, nous a permis d'explorer les conséquences des dépérissements sur un pan important de la biodiversité des canopées. Nos résultats soulignent notamment que les insectes des canopées réagissent différemment à la dégradation de l'état de santé des chênaies gérées, en fonction de leurs guildes écologiques.

Comme nous l'attendions, les Agrilinae profitent du dépérissement de leurs arbres hôtes. La détérioration des chênes favorise à la fois leur abondance comme leur richesse spécifique. Ce résultat est en accord avec ceux obtenus précédemment par Sallé *et al.* (2020), qui avaient également souligné que la biomasse, la richesse et l'abondance des agriles étaient plus fortes avec l'augmentation des dépérissements des chênes, ainsi que ceux d'autres études en Amérique du Nord (*e.g.* Haack & Petrice, 2019) et en Europe sur hêtre (*e.g.* Brück-Dyckhoff *et al.*, 2019). Chez les Hyménoptères des canopées en revanche, l'abondance et la richesse globale de la communauté sont restées stables quel que soit l'état de santé des peuplements. Cette différence de résultat s'explique principalement par (i) le niveau taxonomique des deux communautés et/ou (ii) la diversité de guildes écologiques comprises dans chaque groupe. Les Agrilinae ne forment qu'une seule sous-famille et guildes alors que les Hyménoptères font partie d'un ordre composé de plusieurs familles, sous-familles et guildes écologiques qui peuvent toutes réagir de différentes façons aux modifications de l'environnement.

L'*habitat heterogeneity hypothesis* prédit une augmentation de la biodiversité avec l'hétérogénéité de l'habitat, la plus grande diversité de niches écologiques promouvrait la coexistence d'un ensemble d'espèces (MacArthur & MacArthur, 1961). Dans le contexte de notre étude, nous pensons observer une augmentation de la diversité dans les contextes dépérissants, celui-ci générant une certaine hétérogénéité structurale grâce à l'accumulation d'héritages des perturbations (Ishii *et al.*, 2004; Sallé *et al.*, 2021; Bouget, Cours, & Sallé, 2023). L'absence d'effet du dépérissement sur la richesse globale en espèces d'Hyménoptères est cependant contraire à cette prédiction, même si le manque de relation positive entre l'augmentation de l'hétérogénéité de l'habitat et la diversité peut quand même être rarement rapportée (Heidrich *et al.*, 2020). Cela pourrait résulter d'une absence ou d'une faible

augmentation de la complexité dans les parcelles dépérissantes suivies, notamment suite à une gestion sylvicole ne conservant pas ou peu les héritages biologiques. Bouget *et al.* (2023) montrent en effet sur ces mêmes parcelles une faible accumulation/diversification de TreMs en comparaison avec d'autres écosystèmes forestiers. Mais cela pourrait également résulter d'une faible réponse de la communauté à ces changements d'hétérogénéité structurale. À l'échelle des guildes, nous observons cependant des relations positives entre la richesse et la sévérité du dépérissement, chez les carnivores, les polyphages et les phyllophages non associés aux chênes, ce qui souligne le caractère guildedépendant des effets du dépérissement. Des effets non-linéaires ont également été observés chez les guêpes parasitoïdes. Pour cette guildes, le maximum d'abondance est observé pour des niveaux intermédiaires de dépérissement, ce qui serait en accord avec les prédictions de l'IDH et dans une certaine mesure avec celles de l'*habitat heterogeneity hypothesis*. Les guêpes parasitoïdes ont besoin d'une grande diversité d'habitats pour supporter l'ensemble de leur communauté d'hôtes (Fraser *et al.*, 2007; Hilszczański, 2018; Jonsell *et al.*, 2023), ce qui pourrait montrer que les milieux moyennement dépérissants présentent une hétérogénéité d'habitats plus importante que dans les milieux sévèrement dépérissants, combinant à la fois des caractéristiques de peuplements sains et des caractéristiques de peuplements dépérissants.

La composition des assemblages d'Hyménoptères et d'Agrilinae était toutefois différente suivant le niveau de dépérissement des chênes (*i.e.* sain, moyennement dépérissant, fortement dépérissant). C'est une situation classiquement observée suite à des dépérissements forestiers (Cours, Bouget, *et al.*, 2023). La structuration des assemblages d'Hyménoptères entre les différents niveaux de dépérissement des peuplements est principalement due à un renouvellement (*i.e. turnover*) des espèces, et dans une moindre mesure à une imbrication (*i.e. nestedness*). Ce type de résultat est couramment observé lors d'études intégrant la diversité  $\beta$  (Soininen *et al.*, 2018), et souligne dans notre cas qu'une mosaïque de peuplements avec des états sanitaires variables permettrait de favoriser la diversité  $\gamma$  (*i.e.* à l'échelle de massifs forestiers) et donc de soutenir des communautés diversifiées d'insectes au niveau du paysage.

Il convient de garder à l'esprit que les résultats présentés dans ce manuscrit sont valides dans le contexte des chênaies de plaine gérées, mais qu'ils pourraient ne pas l'être dans d'autres cas (*i.e.* dans les pessières, les sapinières, etc.), car les réponses des guildes écologiques dépendent du contexte (comme le type de sylviculture pratiquée ou le type de forêt, la dynamique forestière actuelle, etc.) et des essences dominantes (*e.g.* Gossner, 2008; Bouget, Cours, & Sallé, 2023; Cours, Bouget, *et al.*, 2023). En effet, les conséquences du dépérissement sur les TreMs ou le bois mort ne sont pas les mêmes suivant le type de forêts étudié et les forêts de chênes gérées présentent même une moins grande accumulation et diversité d'héritages des dépérissements que dans les pessières ou les sapinières par exemple (*e.g.* dans Bouget, Cours, Larrieu, *et al.*, 2023 pour les chênaies, les sapinières et les pessières). Le type et le régime des perturbations ayant entraîné le dépérissement influencent également la disponibilité en TreMs et bois mort (Cours, Bouget, *et al.*, 2023). Ces tendances pourraient jouer sur les réponses des communautés aux modifications de leur environnement (Cours, Bouget, *et al.*, 2023).

De plus, nous n'avons pas pris en compte l'impact des coupes sanitaires sur la biodiversité dans ces travaux de thèse. Ces coupes interviennent généralement lorsque les peuplements subissent des stress importants mettant en jeu la valeur économique des bois. Le principal problème de ces coupes

sanitaires est leur impact sur la structure du peuplement. En effet, les éléments hérités des perturbations, comme les bois morts et déperissants et leurs TreMs associés, sont retirés lors de ces coupes (Cours *et al.*, 2021; Cours, Bouget, *et al.*, 2023). La biodiversité forestière est particulièrement sensible à ces actions de gestion, et répond de façon contrastée à ces modifications de l'environnement (Thorn *et al.*, 2018). Les espèces saproxyliques sont ainsi connues pour être fortement impactées par les coupes sanitaires alors que les espèces de milieu ouvert sont favorisées (Cours, Larrieu, *et al.*, 2023). De façon générale, il est estimé que 75 % d'une zone forestière naturellement perturbée ne devrait pas faire l'objet de coupes sanitaires afin de maintenir 90 % de la diversité des espèces forestières (Thorn *et al.*, 2020).

#### IV.1.1.2. Principaux facteurs impliqués dans les réponses des guildes écologiques

Nos études ont mis en avant que les communautés d'Hyménoptères et d'Agrilinae sont modelées par tout un ensemble de facteurs environnementaux (*i.e.* climatiques, forestiers, etc.), ce qui suggère que leurs réponses aux perturbations sont complexes. Parmi les différents facteurs pris en compte dans nos études, celui qui a le plus d'impact sur les communautés d'Hyménoptères est l'ouverture de la canopée. En effet, les Hyménoptères pollinivores/nectarivores, phyllophages non spécialistes des chênes, polyphages ainsi que ceux qui nichent au sol sont favorisés par les dépérissements. Nos résultats montrent que ces effets du dépérissement sont surtout médiés par la diminution du *Leaf Area Index*, qui traduit un éclaircissement de la canopée. Si ces groupes d'espèces sont favorisés par l'ouverture de la canopée, c'est principalement car la plus grande quantité de lumière qui atteint le sol et l'augmentation de la température, comme évoqué dans la partie II.1, vont promouvoir la diversité et l'abondance de ressources végétales (dont les ressources florales) et de zones pour nicher dans le sous-étage et au sol. Les taxons pollinivores/nectarivores vont profiter de la disponibilité de pollen et de nectar ainsi que de zones de nidification (Wermelinger *et al.*, 2017; Viljur *et al.*, 2022; Perlík *et al.*, 2023). Les phyllophages non spécialistes des chênes vont être favorisés par la plus grande quantité de plantes disponibles dans le sous-étage, ce qui est également le cas pour d'autres herbivores comme les Héteroptères associés à la végétation herbacée (Achury *et al.*, 2023). Ce dernier effet explique aussi la présence de nombreux Tenthredes qui se nourrissent sur des plantes de la strate herbacée dans le cortège d'espèces bioindicatrices des peuplements sévèrement déperissants. Quant à la guildes des polyphages, elle est dominée par les fourmis, qui sont connues pour être plus diversifiées et abondantes dans les milieux ouverts (Tausan *et al.*, 2017; Grevé *et al.*, 2018). Ce serait notamment les conditions d'humidité et de température provoquées par l'éclaircissement de la canopée qui pourraient leur être favorable (Tausan *et al.*, 2017; Grevé *et al.*, 2018). Les effets positifs du dépérissement sur l'abondance et la richesse des Agrilinae pourraient également être en partie dus à l'ouverture de la canopée. Ces insectes sont thermophiles, et pourraient donc profiter de l'augmentation de la température induite par la dégradation du feuillage ainsi que de l'exposition des hôtes aux rayons du soleil (Vansteenkiste *et al.*, 2004; Chamorro *et al.*, 2015). L'ouverture du milieu participe donc à la diversification des Arthropodes, car elle permet à la fois à un grand nombre d'espèces de milieux ouverts de trouver des conditions de vie favorables dans les milieux forestiers, et aux espèces dépendant de ressources du sous-étage et du sol d'être favorisées (Cours, Bouget, *et al.*, 2023).

La diversité et l'abondance de bois mort n'a en revanche eu aucun effet sur les Hyménoptères. C'est particulièrement surprenant pour les taxons saproxyliques, car l'accumulation et la diversité de bois mort sont normalement favorables à ces espèces (Beudert *et al.*, 2015; Kozák *et al.*, 2020; Cours, Bouget, *et al.*, 2023). Nous nous attendions également à ce que l'affaiblissement des arbres soit bénéfique aux organismes xylophages. *Xiphydria longicollis* (Geoffroy) était le seul Hyménoptère xylophage de notre étude et contrairement à notre hypothèse, il était moins abondant dans les parcelles dépérissantes. Au contraire, les Agrilinae y étaient plus nombreux et diversifiés. Cette différence a déjà été observée par Sallé *et al.* (2020) : alors que les agriles étaient favorisés par le dépérissement des chênes, les autres Coléoptères xylophages étaient moins abondants mais plus diversifiés. Les *X. longicollis* ayant besoin de branches vivantes pour pondre, ils pourraient être défavorisés par le dépérissement et la mortalité des arbres qui en diminuent la disponibilité.

#### IV.1.2. Intérêts de l'étude de l'entomofaune des canopées

Ce travail de thèse a révélé l'intérêt d'étudier les canopées de chênes, qui hébergent une entomofaune diversifiée et peu connue, et dont les communautés sont à la croisée des enjeux de gestion, à la fois sanitaire et de conservation. Les Hyménoptères des canopées capturés présentent une diversité impressionnante (918 taxons), qui est même bien supérieure à celle des Coléoptères (562 taxons) pourtant plus abondants, collectés durant la même session de piégeage. Cela montre que les Hyménoptères pourraient bien faire partie des ordres d'insectes les plus diversifiés dans les forêts de chênes. Les groupes échantillonnés possédaient également une forte diversité fonctionnelle (neuf guildes trophiques larvaires et quatre guildes d'habitats larvaires), et se retrouvaient sur l'ensemble du réseau trophique (des herbivores aux hyper-parasitoïdes). Nous avons détecté dans la canopée 14 espèces nouvelles pour la France, majoritairement des Ichneumonidae, ce qui souligne l'importance d'échantillonner dans ces milieux peu étudiés. Des espèces rares voire extrêmement rares ont également été collectées comme *Chrysis equestris* Dahlbom, *Sterictiphora longicornis* Chevin qui est connu seulement de deux localités en France ou *Pamphilius balteatus* (Fallén) connu dans quatre localités. Plusieurs espèces qui normalement sont associées au sous-étage ont également été capturées, appuyant l'importance de la canopée comme corridor écologique, refuge et zone d'alimentation pour tout un ensemble d'espèces. Ce dernier point est également valable pour des bioagresseurs comme les Agrilinae : les communautés échantillonnées dans les différentes forêts sont riches et abondantes, une espèce considérée comme rare a été collectée (*i.e. A. curtulus*) et des espèces provenant de strates plus basses que la canopée ont été capturées (*e.g. A. biguttatus* qui se développe dans le tronc). Il est donc important de prendre en compte la canopée dans l'étude de l'entomofaune forestière, car elle permet d'obtenir un point de vue large sur le fonctionnement des écosystèmes forestiers et sur les services écosystémiques qui leur sont associés.

Ces résultats démontrent aussi l'efficacité de l'utilisation de pièges multi-entonnoirs verts dans la canopée pour capturer une communauté diversifiée d'Agrilinae et d'Hyménoptères. Pour les Hyménoptères, de nombreuses guildes écologiques ont pu être échantillonnées grâce à ce type de piège, alors que les pièges à interception Polytrap ont montré des résultats plutôt passables en comparaison. L'efficacité des pièges multi-entonnoirs verts sur les Agrilinae corrobore les résultats de Rassati *et al.* (2019) et de Sallé *et al.* (2020) sur les agriles européens. Cependant, certaines espèces ne sont pas beaucoup capturées avec cette méthode de piégeage. La principale limite a été la difficulté

de capturer l'Agrile du chêne *A. biguttatus* malgré la disponibilité d'arbres hôtes. D'autres auteurs rapportent également des difficultés pour échantillonner de grandes quantités de cette espèce (Domingue *et al.*, 2013; Brown *et al.*, 2017). Deux éléments pourraient expliquer les faibles quantités capturées. Tout d'abord, la couleur du piège utilisée pour le capturer n'est peut-être pas la mieux adaptée : Brown *et al.* (2017) avancent que les pièges violets seraient plus efficaces pour collecter cette espèce que les verts, mais cela contredit les résultats de piégeages menés en France avec des multi-entonnoirs violets et verts (comm. pers. A. Sallé). Deuxièmement, la localisation des pièges dans la canopée pourrait ne pas être efficace sur les espèces comme *A. biguttatus* dont les larves se développent au niveau du tronc. Deux autres espèces se développant dans le tronc, *A. sulcicollis* et *C. undatus*, ont été également capturées en faible quantité malgré leur implication dans le processus de dépérissement des chênes (Sallé *et al.*, 2014; Macháčová *et al.*, 2022).

#### IV.1.3. Implication des résultats pour les stratégies de conservation

Le travail réalisé sur les insectes des canopées souligne la nécessité de maintenir une mosaïque complexe et hétérogène d'habitat dans les forêts gérées, afin de soutenir une communauté riche d'espèces. Comme nous l'avons vu précédemment, un milieu hétérogène favorable aux insectes des canopées passe par le maintien au niveau paysager de parcelles présentant différents niveaux de dépérissement et une certaine diversification des éléments structuraux. Ces résultats appuient les conclusions d'autres études sur la conservation de l'entomofaune (*e.g.* Samways, 2015; Seibold *et al.*, 2016) et vont dans le sens de chercheur.e.s qui militent pour le développement de pratiques de gestion forestière durable dans le contexte du futur incertain des forêts (Mori *et al.*, 2017). La gestion durable des forêts (*e.g.* Rist & Moen, 2013) ainsi que les actions de restauration de l'écosystème (*e.g.* Ciccarese *et al.*, 2012; Hua *et al.*, 2022) pourraient en effet avoir des retombées positives fortes non seulement pour la biodiversité mais également sur les ressources et services écosystémiques fournis par les forêts ainsi que sur leur résistance et résilience en cas de perturbations (Reyer *et al.*, 2015).

Outre leur diversité, nos travaux confirment le caractère indicateur des Hyménoptères forestiers. Des études approfondies sur l'écologie et la biologie des populations des espèces d'Hyménoptères seraient nécessaires afin de mieux prendre en compte ces organismes dans les stratégies de conservation de la biodiversité. Aucune espèce de l'ordre des Hyménoptères ne fait partie des listes de protection comme la Convention de Berne ou la Directive européenne Habitats Faune Flore (Cardoso, 2012; Leandro *et al.*, 2017). Des tendances similaires s'observent également sur les Listes Rouges de l'UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature), où seules les espèces d'abeilles parmi les Hyménoptères sont considérées. Ainsi, sur plus de 900 taxons que nous avons identifiés, 35 espèces (genres *Andrena* et *Lasioglossum*) uniquement sont présentes sur les Listes Rouges. Un tiers de ces espèces est même noté comme "données insuffisantes" (*Data Deficient* en anglais, ou DD), ce qui souligne le manque flagrant de connaissances que nous avons sur ces abeilles mais surtout sur l'ensemble des Hyménoptères (*e.g.* Hilszczański, 2018). Nous avons d'ailleurs pâti de ces absences d'informations, qui nous ont obligé à limiter les traits écologiques étudiés. Il est surprenant que les Hyménoptères souffrent autant de ce manque de connaissances et qu'ils soient aussi faiblement représentés voire absents des listes d'évaluation ou de protection, du fait de la forte diversité de cet ordre et de leur rôle de bioindicateurs.

Concernant les Agrilinae, aucune des espèces étudiées ne fait partie de Listes Rouges nationales, européennes ou mondiales ou des listes de protection. Au vu de l'impact phytosanitaire de ces bioagresseurs, il n'est pas étonnant qu'ils ne soient pas protégés mais leur absence des Listes Rouges nationales, européennes ou mondiales de l'UICN reste surprenante au vu de l'engouement qu'ils suscitent depuis quelques années. Il est cependant à noter que plusieurs *Agrilus* sont présents sur la Liste Rouge régionale Auvergne-Rhône-Alpes et que *A. biguttatus* y est noté comme "quasi-menacé" (Dodelin & Calmont, 2021), sûrement à cause de sa faible capturabilité. Certains Agrilinae ont un Indice Patrimonial élevé. *A. graminis*, *A. olivicolor*, *A. sulcicollis* et *C. undatus* sont classées dans la catégorie 2 pour l'Indice Patrimonial (*i.e.* "espèces toujours rencontrées en faibles densités mais largement distribuées, ou localisées dans quelques régions seulement mais éventuellement localement abondantes" ; Bouget *et al.*, 2019). Seul *A. curtulus* est classé 3 (*i.e.* "espèces rares et sporadiques, localisées et jamais abondantes" ; Bouget *et al.*, 2019). Ces indices élevés pour certaines espèces sont surprenants, car hormis *A. curtulus*, nous avons capturé en quantité importante et dans l'ensemble des forêts échantillonnées les espèces. *A. olivicolor* est même l'espèce d'*Agrilus* la plus abondante que nous ayons collecté dans les chênaies et il dépasse même largement les quantités d'*A. laticornis*, l'agrile associé aux chênaies le plus fortement capturées. Comme pour la communauté d'Hyménoptères, mal connue et sous-évaluée, l'attribution d'indices élevés relève probablement plus d'une stratégie d'échantillonnage inadéquate (*i.e.* les polytraps classiquement utilisés en forêt capturent mal les agriles) et d'une mauvaise estimation de la distribution réelle et de l'abondance de ces insectes.

## IV.2. Biologie, écologie et comportement des agriles associés aux chênaies

Les connaissances obtenues sur les agriles européens des chênaies dans le cadre de ce travail de thèse sont importantes pour le développement de stratégies de prévention, de surveillance et de gestion de ces ravageurs. À l'instar des mesures proposées pour se préparer à la potentielle invasion en Europe de l'EAB et d'*A. anxius* (European Toolbox ; Evans *et al.*, 2020), l'amélioration des méthodes déjà existantes à partir de nos données pourrait permettre de limiter les dégâts occasionnés par les agriles de chênaies dans leur zone native mais également de détecter de façon précoce leur introduction. C'est particulièrement le cas pour l'Agrile du chêne, *A. biguttatus*. Cette espèce est un agent aggravant du dépérissement des chênes, suspectée d'être associée à l'AOD. Son arrivée potentielle en Amérique du Nord est de ce fait crainte (USDA-APHIS, 2011), surtout après les ravages provoqués par l'Agrile du frêne.

### IV.2.1. Dynamique temporelle des agriles de chênaies

Alors que les communautés d'agriles sont favorisées localement par le dépérissement des chênes, la dynamique temporelle de ces insectes sur le pas de temps de notre étude n'a pas suivi la même trajectoire, contrairement à notre hypothèse de départ. En effet, malgré la détérioration grandissante de l'état sanitaire de la forêt de Vierzon, l'abondance et la richesse des agriles présents dans cette forêt ne se sont pas accrues avec le temps comme nous nous y attendions. Cela semble lié à un effondrement soudain et violent de leurs effectifs en 2017, potentiellement en réponse à des événements climatiques particuliers. En effet, 2017 a connu un hiver et un début de printemps

anormalement chauds, avec des températures bien au-dessus de la moyenne (METEO FRANCE, 2017), suivis de gelées tardives dans la deuxième moitié du mois d'avril. Cela aurait pu tuer les larves ayant précocement interrompu leur diapause hivernale. L'effondrement des effectifs a été synchrone entre toutes les espèces, ce qui rend peu probable la responsabilité d'autres facteurs (*e.g.* pathogènes, prédation, parasitoïdes, etc.), qui n'auraient alors touché qu'une ou quelques espèces. Cependant, même si les effectifs d'agriles se renforcent après 2017, ils n'atteignent jamais les niveaux qu'ils avaient en 2016. D'autres facteurs que les événements climatiques pourraient donc aussi contribuer à la régulation des populations de ces ravageurs. Une des pistes à explorer serait de voir comment les communautés d'insectes parasitoïdes ou prédateurs qui ciblent les Agrilinae ont évolué avec le dépérissement. Comme vu dans la partie III.1.1, divers prédateurs et parasitoïdes exercent une pression forte sur les populations d'agriles. Les effectifs importants que nous avons observé en 2016 ont pu promouvoir un assemblage varié de prédateurs et de parasitoïdes, qui a ensuite fortement impacté les agriles dans les années suivantes voire les a surexploité (*e.g.* Washburn & Cornell, 1981). Durant notre étude sur les Hyménoptères des canopées, nous avons collecté plusieurs espèces de parasitoïdes associés aux *Agrilus* européens, comme *Xorides praecatorius* (Fabricius), *Spathius rubidus* (Rossi) ou encore *Deuteroxorides elevator* (Panzer) (Kenis & Hilszczanski, 2007). Il serait intéressant de faire le lien entre les variations de populations d'Agrilinae et celles des populations de ces parasitoïdes, voire des réseaux d'interactions en contextes sains et dépérissants. Il est également important de connaître le rôle des ennemis naturels des agriles dans leur zone d'origine, afin de mettre en place des mesures de lutte biologique soit en renforçant les populations d'ennemis naturels dans les zones natives, soit en introduisant les parasitoïdes et prédateurs dans les aires d'introduction (*e.g.* Bauer *et al.*, 2015 pour *A. planipennis*). Grâce à notre échantillonnage des Hyménoptères des canopées, nous avons justement mis en évidence la présence en France de *Spathius polonicus* Niezabitowski, qui est une guêpe parasitoïde européenne qui est capable de s'attaquer à l'EAB (Orlova-Bienkowskaja & Belokobylskij, 2014).

#### IV.2.2. Structuration génétique des populations d'*Agrilus biguttatus* sur son aire de répartition européenne

Comme nous en avons fait l'hypothèse, les populations de l'Agrile du chêne *A. biguttatus* présentent un niveau de structuration génétique assez élevé sur son aire de répartition européenne. L'utilisation de deux types de marqueurs moléculaires présentant des taux d'évolution différents nous apporte une lecture riche et complémentaire sur l'évolution des populations à l'échelle des temps évolutifs et contemporains. La faible diversité génétique mitochondriale associée à des indices suggérant une expansion récente des populations révèle que les populations ont vécu des processus phylogéographiques complexes sur l'aire de répartition. Les groupes de populations identifiés de l'Europe de l'est, de l'ouest, d'Angleterre et de Bulgarie correspondraient à des populations issues de refuges glaciaires ayant suivi différentes voies de recolonisation elles-mêmes empruntées par les chênes suite au dernier âge glaciaire (Kremer *et al.*, 2002; Petit *et al.*, 2002). En effet, après s'être réfugiés dans trois refuges principaux au sud de l'Europe comme nous l'avons développé dans la partie III.2.1., les chênes ont ensuite recolonisé l'Europe en suivant des voies différentes suivant leur zone d'origine. Il est donc probable que l'Agrile du chêne, après s'être développé dans les mêmes refuges que ses arbres hôtes, les ait suivis durant leur recolonisation de l'Europe. Les populations françaises pourraient donc potentiellement être issues majoritairement du refuge ibérique, tout comme les



populations d'Angleterre. Les populations bulgares, polonaises et biélorusses quant à elles pourraient être issues du refuge balkanique. Pour finir, la population italienne pourrait provenir du refuge italien. L'inclusion de populations provenant des zones de sutures (*e.g.* Allemagne) nous permettrait de valider avec plus de certitude si la distribution génétique de nos populations est bien un héritage de la recolonisation après la dernière ère glaciaire.

L'étude complémentaire utilisant les nouveaux loci microsatellites que nous avons développés pour *A. biguttatus* indique là encore une différenciation génétique forte entre les populations de Pologne et Biélorussie et celles se situant à l'Ouest de l'aire de répartition de l'espèce. Nous retrouvons ainsi la signature d'une structure génétique à cette échelle, certainement issue d'une absence de connexion passée entre ces populations. Toutefois, le manque d'échantillons d'Allemagne, de Pologne et d'autres pays environnants nous amène à être prudents sur nos conclusions, car il est possible d'envisager des populations intermédiaires qui connecteraient ces deux positions géographiques extrêmes. La différenciation génétique ne serait alors pas aussi forte et peut-être serions-nous en présence d'un gradient pour lequel la structure génétique serait sous forme d'isolement par la distance. Notre jeu de données ne nous permet malheureusement pas de tester cette hypothèse.

Un autre résultat intéressant de notre étude concerne ces populations qui regroupent les individus génotypés au sein du cluster de l'Europe de l'ouest. Une combinaison d'analyses (analyses bayésiennes d'assignation et analyses multivariées non spatiales et spatiales) aboutit à la même conclusion d'une faible structuration génétique entre les populations d'*A. biguttatus* que nous avons pu échantillonner. À la lumière de ces observations nous pouvons supposer qu'il existe un flux d'individus important entre forêts, à l'échelle française voire plus largement, et donc une dispersion relativement importante. Les communautés que nous avons échantillonnées dans les six forêts domaniales sont homogènes et des espèces méditerranéennes, auparavant rares en région Centre-Val de Loire, ont également été collectées, parfois en grand nombre. Il s'agit d'*A. hastulifer* et d'*A. graminis* (Chapelin-Viscardi & Binon, 2007). À l'instar d'autres Agrilinae, ces insectes méridionaux sont donc actuellement en train d'étendre leur aire de répartition vers le nord. Ce phénomène affecte aussi *A. biguttatus*, qui est mentionné comme étant actuellement en expansion dans plusieurs pays d'Europe comme le montre la littérature (Pederson & Jørum, 2009; Brown *et al.*, 2015) et notre étude de génétique. Il est cependant difficile de savoir en l'état si la distribution génétique actuelle des Agriles du chêne et leur expansion ont été influencées par le changement climatique, à travers l'augmentation des températures et/ou la plus grande disponibilité d'hôtes viables, ou si elle a été favorisée par le transport de biens et de personnes. Il est en effet important de garder à l'esprit que la dispersion de ces insectes n'est pas que le résultat d'un déplacement naturel des espèces mais plutôt d'un mélange de dispersion active par les insectes dans l'environnement local couplé au transport d'individus lors de déplacements de marchandises ou de personnes (*e.g.* Muirhead *et al.*, 2006). Le transport des agriles est notamment facilité par leur long développement larvaire dans le bois et des déplacements sur de longues distances peuvent survenir par le biais de transports de bois sous diverses formes (*e.g.* Wu *et al.*, 2017). Le transport de grumes lié au commerce de bois en Europe peut très bien avoir contribué à la faible différenciation génétique observée.

### IV.2.3. Capacités de vol et dispersion des agriles de chênaies

Les capacités de vol des agriles de chênaies semblent plutôt limitées car seuls 25 % des individus testés ont volé plus de 200 m en 8 h. Chez les *Coraebus*, qui sont largement plus gros que les *Agrilus* et les *Meliboëus* et chez qui nous attendions des compétences de vol supérieures à celles des deux autres genres, le vol sur la plus grande distance atteint 3 028 m. Chez les *Agrilus*, le maximum atteint lors du vol de 8 h est seulement de 2 246 m et pour les *Meliboëus*, qui sont parmi les plus petits individus testés, il atteint au maximum 429 m. Même si la comparaison entre la performance de vol des agriles testés dans notre étude et celle des *A. planipennis* testés en manège de vol par Taylor *et al.* (2010) est difficile, car peu d'éléments sont similaires (durées de vol, facteurs testés et méthodes de capture différentes mais également différences de taille), il semble néanmoins que les EAB soient beaucoup plus performants. En effet, plus de la moitié ont volé plus de 750 m en 24 h, et 20 % des EAB ont même dépassé 3 km, alors que seul un *C. undatus* a réussi à atteindre cette distance dans notre étude.

Chez les *Agrilus*, il est considéré que ce sont les femelles qui dispersent, lorsqu'elles sont à la recherche d'arbres hôtes viables pour la ponte (Taylor *et al.*, 2010). Les mâles préfèrent quant à eux rester proches d'un même arbre lors de leur recherche de partenaire (Rodriguez-Soana *et al.*, 2007). Or, notre étude n'a pas mis en évidence d'effet du sexe sur la distance parcourue par les agriles. Les mâles pourraient donc être également susceptibles de participer à la dispersion de l'espèce, lorsqu'ils recherchent une femelle pour l'accouplement. Notre étude de génétique des populations d'*A. biguttatus* a tendance à appuyer cette hypothèse, car nous n'avons pas observé de différences entre les résultats des analyses sur le fragment COI d'ADNmt et des marqueurs microsatellites. De telles différences pourraient traduire l'existence d'une dispersion portée par un des deux sexes (*e.g.* Serra *et al.*, 2019).

Dans le cadre de notre étude de capacités de vol, le comportement de vol des agriles de chênaies consistait à réaliser de nombreux vols courts plutôt que de tenir des vols sur de longues distances. Ce comportement pourrait donc bien correspondre à des "vols de routine", qui permettent aux insectes de se nourrir, et de chercher un partenaire sexuel ou un abri à proximité de leur site d'émergence ou de nutrition de maturation/accouplement (Van Dyck & Baguette, 2005). Malgré les capacités de vol qui peuvent être importantes chez certaines espèces ou avec certains individus, les agriles ne dispersent donc pas beaucoup naturellement quand les femelles ont des hôtes viables pour pondre à proximité (Mercader *et al.*, 2009). Pour *Agrilus bilineatus* Gory par exemple, qui a été introduit en Turquie, il est attendu que si des hôtes viables sont disponibles, le front de dispersion naturelle ne devrait pas dépasser un kilomètre par an, sur la base d'études menées avec *A. planipennis* (Baranchikov *et al.*, 2019a). En Amérique du Nord, des zones de quarantaine sans frêne autour des zones d'infestation de l'EAB sont mises en place quand des attaques sont détectées. Taylor *et al.* (2010) remet cependant en cause cette mesure qui, au lieu de limiter la dispersion des insectes, pourrait promouvoir la dispersion sur de longues distances des femelles gravides à la recherche d'hôtes viables. Concernant les agriles européens associés aux chênaies, il est difficile de conclure quant à l'efficacité d'une telle mesure dans les zones non natives. Même si plusieurs d'espèces (*i.e.* *A. obscuricollis*, *A. olivicolor*, *A. sulcicollis* et *M. fulgidicollis*) ont montré des performances de vol plutôt limitées (*i.e.* distance totale parcourue ne dépassant jamais 500 m), le manège de vol limite les capacités réelles des espèces (Taylor *et al.*, 2010) et le faible nombre d'individus testés a également pu limiter la détection des bons disperseurs. En effet, à l'instar d'*A. planipennis* (Taylor *et al.*, 2010), quelques

individus (*i.e.* *A. laticornis* et *C. undatus*, ainsi que *A. hyperici* sur millepertuis) ont réussi à dépasser largement les performances médianes de leur espèce, et pourraient être capable de voler en dehors des zones de quarantaine. Nous supposons que l'ensemble des espèces testées possèdent des individus capables de surpasser leurs congénères, mais il est nécessaire de continuer les recherches et les tests sur un échantillonnage plus grand afin de détecter les capacités de tels individus.

### IV.3. Perspectives

En plus des ouvertures déjà évoquées durant la discussion, nous développons ici plusieurs points supplémentaires qu'ils pourraient être intéressant d'étudier afin de compléter les résultats obtenus durant ce travail de thèse et de les rendre plus robustes.

Le projet CANOPÉE, durant lequel nous avons échantillonné les insectes étudiés dans le cadre de cette thèse, a permis de collecter des individus d'autres ordres d'insectes comme les Coléoptères, les Diptères et les Hémiptères. À ce jour, plus de 2000 taxons ont été identifiés et dénombrés. Les déterminations sont toujours en cours, mais les premières identifications obtenues ont permis de réaliser durant la thèse un travail préliminaire d'analyse de ces données. Ces premiers résultats ont été présentés au colloque ECCB 2022 de Prague, mais ils ne sont cependant pas assez aboutis pour justifier de leur inclusion dans ce manuscrit. Une fois que les identifications seront terminées et que nous aurons assigné les guildes d'habitat, trophiques et/ou fonctionnelles à chaque taxon, il sera intéressant d'analyser comment cette gamme élargie et hautement diversifiée de taxons a répondu aux modifications des ressources disponibles. De la même façon que pour les communautés que nous avons étudiées, nous nous attendons à ce que les différents ordres répondent de manière contrastée aux dépérissements suivant leurs guildes écologiques. Ces travaux pourraient également servir de base pour étudier les relations complexes qui existent au sein de l'entomofaune des canopées, comment elle est structurée et quelles sont les interactions qui existent entre les espèces des différents ordres (par exemple, les relations proies - parasitoïdes ou proies - prédateurs). Il serait également intéressant de quantifier l'abondance et la diversité de ressources autre que le bois mort et les TreMs suivant l'état de santé des peuplements, comme par exemple les ressources florales, et d'analyser les conséquences de leurs fluctuations sur l'entomofaune.

Dans le cadre de ce travail, nous avons capturé l'état de santé des peuplements à un instant précis et nous n'avons pas pris en compte le fait que les différents niveaux de dépérissement pouvaient en réalité correspondre à différents stades de la dynamique temporelle forestière. Il est pourtant nécessaire d'appréhender les dynamiques des communautés dans le temps, afin de comprendre les mécanismes impliqués dans les réponses des espèces forestières aux modifications du milieu (*e.g.* Staab *et al.*, 2023). Il serait intéressant d'étudier les trajectoires des communautés selon différents scénarios, comme en cas d'aggravation du dépérissement ou au contraire au rétablissement des peuplements. Par exemple, nous pouvons tester si l'amélioration des conditions de santé des forêts après un dépérissement peut amener à un nouveau changement de composition de la communauté pour correspondre à celle d'une forêt en bonne santé (*e.g.* Hillebrand & Kunze, 2020). Il serait intéressant d'étudier la dynamique temporelle des agriles sur de plus larges échelles de temps, afin de détecter les éventuels schémas de variations des populations. Durant notre étude, nous avons analysé la dynamique des agriles de la forêt de Vierzon uniquement sur six ans. Nous pouvons légitimement

nous demander comment vont évoluer les populations d'agriles dans les années à venir. Est-ce que les effectifs vont se maintenir malgré l'amélioration des conditions pour ces insectes ou vont-ils au contraire fortement augmenter ? Les chênes ayant des réponses aux perturbations qui sont décalées dans le temps (Drobyshev *et al.*, 2007; Andersson *et al.*, 2011), il est également possible que nous observions les conséquences des perturbations et des dépérissements sur les communautés d'agriles dans les années à venir. L'acquisition de données temporelles pourrait par exemple être permise par la création d'un observatoire permanent de suivi des dépérissements et de leurs effets sur les conditions forestières et la biodiversité associée, pour lequel militent Bouget *et al.* (2023). Ces données viendraient en appui aux décisions de gestion des milieux forestiers ou même en complément de données et résultats obtenus dans d'autres disciplines (*e.g.* en sociologie, histoire, géographie, droit, etc.) afin d'obtenir un point de vue plus global des conséquences des dépérissements forestiers.

L'acquisition et l'analyse de données génétiques sur d'autres espèces d'agriles de chênaies permettraient de comparer leur distribution génétique et leur structuration à celle d'*A. biguttatus*. Parmi les meilleurs candidats pour une telle analyse, nous pouvons utiliser *A. laticornis*, *A. hastulifer* et *A. graminis*. Le choix d'*A. laticornis* est motivé par le fait que cet insecte est l'agrile associé au chêne le plus abondant que nous ayons capturé dans notre étude. Sa large distribution et son abondance permettrait ainsi d'étudier la structuration génétique de ses populations de façon fine et robuste. Les deux autres espèces d'agriles, *A. hastulifer* et *A. graminis*, sont des espèces méditerranéennes en train d'étendre leur aire de répartition. L'étude de ces espèces permettrait ainsi de définir les chemins de colonisation que ces agriles empruntent pour élargir leur zone de distribution.

Enfin, il serait intéressant de compléter les données de génétique d'*A. biguttatus* avec des données sur leurs capacités réelles de vol, afin de préciser si la dispersion de ces insectes est le résultat d'une dispersion active et naturelle par le vol ou celle d'un transport humain. Il serait envisageable d'utiliser des pièges à émergence plutôt que des pièges multi-entonnoirs pour récupérer des individus. En plus d'assurer la collecte d'insectes, les pièges à émergence permettent également de contrôler plusieurs paramètres que nous n'avons pas pu prendre en compte dans notre propre étude comme l'âge des Agriles du chêne, s'ils se sont reproduits ou non ou encore l'histoire de vol des individus.



## Conclusion

Les dépérissements forestiers modifient la disponibilité des ressources trophiques et d'habitats des espèces, en permettant leur accumulation ou leur diminution. Les communautés d'insectes forestiers peuvent être fortement influencées par les effets en cascade entraînés par les dépérissements. Cependant, les réponses de l'entomofaune à la détérioration de la santé des peuplements, et dans notre cas à celle des chênes, restent mal connues. Ce travail de thèse s'est donc attaché à étudier l'impact des dépérissements sur la biodiversité des canopées afin de mieux prendre en compte ses conséquences sur l'entomofaune dans les mesures de gestion, pour la conservation d'une biodiversité forte comme pour la protection des peuplements contre les ravageurs forestiers.

Dans un premier temps, nos résultats ont pu mettre en évidence l'intérêt de travailler sur les canopées forestières. Cette strate est la première touchée par les dépérissements, qui provoquent la diminution de la quantité de feuillage et de branches et donc, son ouverture. Les communautés qui dépendent de la canopée des chênes sont peu connues et notre travail a permis de montrer l'existence d'une entomofaune riche. Plusieurs espèces nouvelles pour la France ont même pu être détectées, ainsi que des espèces considérées comme rares. Travailler sur cette strate nous a notamment permis d'étudier à la fois des communautés d'insectes bioagresseurs opportunistes et des communautés multi-taxonomiques et multi-fonctionnelles dans une optique fonctionnelle et de conservation.

Deuxièmement, nous avons souligné que les communautés d'insectes des canopées répondent de façon contrastée aux dépérissements. La communauté des Agrilinae est localement favorisée par la dégradation de la santé des forêts, grâce à la disponibilité en arbre hôte viable pour le développement des larves. Au contraire, l'abondance et la richesse de la communauté des Hyménoptères ne sont pas influencées par les dépérissements. La composition des assemblages des deux communautés répond en revanche aux différents niveaux de santé des peuplements. Dans le cas des Hyménoptères, nous avons observé que la composition de l'assemblage est majoritairement le résultat d'un remplacement des espèces entre les différentes catégories de dépérissement. Nos analyses mettent en avant que l'ouverture de la canopée, matérialisée à l'aide du LAI, est le facteur principal qui influence les communautés d'Hyménoptères, alors que de façon surprenante l'abondance et la diversité de bois mort ne semblent pas avoir eu d'effet. Afin de soutenir une entomofaune riche et abondante, il est donc nécessaire d'assurer le maintien d'une mosaïque d'habitats composée de peuplements présentant différents niveaux de dépérissement et une certaine diversification d'éléments structuraux.

Troisièmement, nos études sur les agriles de chênaies ont permis de montrer que malgré l'aggravation des dépérissements des forêts de chênes, la communauté d'Agrilinae n'a pas augmenté de manière régulière comme nous le pensions, notamment suite à un effondrement des effectifs en 2017. D'autres facteurs, et en particulier des facteurs climatiques plus locaux, influenceraient donc ces espèces. Le dépérissement, mais également le changement climatique et les transports humains, ont quand même potentiellement permis aux agriles d'étendre leur aire de répartition, et en particulier celle d'*A. biguttatus*. Nous avons en effet détecté chez cette espèce une expansion récente de son aire de répartition, mise en avant par l'étude utilisant un fragment d'ADN mitochondrial. Les populations d'Agrile du chêne pourraient donc avoir suivi les chênes depuis leurs trois refuges glaciaires (*i.e.* les

Balkans, le sud de la péninsule ibérique et de l'Italie) lors de leur recolonisation de l'Europe après le dernier âge glaciaire. Cependant, plus de localités doivent être ajoutées à celles de cette étude préliminaire afin de pouvoir valider nos hypothèses. La structuration génétique des populations révélée quant à elle par l'étude des marqueurs microsatellites, montre que les populations à l'est de l'Europe (Biélorussie et Pologne) sont différenciées de celles de l'ouest (France, Belgique, Pays-Bas), allant dans le sens des observations avec les analyses précédentes. Malgré l'existence d'allèles privés, les populations de l'ouest de l'Europe présentent une faible différenciation génétique entre elles, dû certainement à un flux d'individus important. Cette possibilité a également été soulignée par l'homogénéité des cortèges d'espèces d'agriles des chênaies en France dans les forêts échantillonnées et par la présence d'espèces méditerranéennes en forte quantité dans les forêts du Centre-Val de Loire et d'Auvergne-Rhône-Alpes. Les capacités de vol mesurées sur les espèces de chênaies testées ont cependant été inférieures à celles d'espèces d'*Agrilus* invasifs connus comme *A. planipennis* et *A. auroguttatus*. Les espèces testées se sont déplacées en réalisant de nombreux vols courts, ce qui souligne que leur dispersion pourrait se limiter à un environnement proche de leur arbre hôte. Certains individus pourraient néanmoins être capables de se déplacer sur de grandes distances si les conditions de vie pour ces insectes se détériorent. En revanche, nos études de phylogéographie et de capacités de vol n'ont pas permis de déterminer de façon claire si la dispersion des agriles de chênaies était le résultat d'une dispersion naturelle ou bien d'un transport d'individus lors de déplacements de biens ou de personnes. Il s'agit sûrement d'un mélange de ces deux modes de dispersion, comme cela a déjà été démontré pour *A. planipennis* et *A. auroguttatus*.

## Références

- Abd Latif, Z., & Blackburn, G. A. (2010). The effects of gap size on some microclimate variables during late summer and autumn in a temperate broadleaved deciduous forest. *International Journal of Biometeorology*, 54(2), 119-129. <https://doi.org/10.1007/s00484-009-0260-1>
- Aberlenc, H.-P. (Éd.). (2020). *Les insectes du monde*. Museo Éditions.
- Achury, R., Staab, M., Blüthgen, N., & Weisser, W. W. (2023). Forest gaps increase true bug diversity by recruiting open land species. *Oecologia*, 202(2), 299-312. <https://doi.org/10.1007/s00442-023-05392-z>
- Aguiar, A. F., Cravo, D., & Gonçalves, Y. (2017). Sawflies and horntails of Madeira Archipelago (Hymenoptera : Symphyta), with the first records of two wasp species (Hymenoptera : Ibaliiidae & Ichneumonidae) parasitizing *Sirex noctilio* (Fabricius, 1793). *Entomologist's Monthly Magazine*, 153, 157-170.
- Allen, C. D., Breshears, D. D., & McDowell, N. G. (2015). On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. *Ecosphere*, 6(8), 1-55. <https://doi.org/10.1890/ES15-00203.1>
- Allen, C. D., Macalady, A. K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D. D., Hogg, E. H. (Ted), 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. *Forest Ecology and Management*, 259(4), 660-684. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.001>
- Allen, G., & Davies, R. G. (2023). Canopy sampling reveals hidden potential value of woodland trees for wild bee assemblages. *Insect Conservation and Diversity*, 16(1), 33-46. <https://doi.org/10.1111/icad.12606>
- Allio, R., Donega, S., Galtier, N., & Nabholz, B. (2017). Large Variation in the Ratio of Mitochondrial to Nuclear Mutation Rate across Animals : Implications for Genetic Diversity and the Use of Mitochondrial DNA as a Molecular Marker. *Molecular Biology and Evolution*, 34(11), 2762-2772. <https://doi.org/10.1093/molbev/msx197>
- Allison, J. D., & Redak, R. A. (2017). The Impact of Trap Type and Design Features on Survey and Detection of Bark and Woodboring Beetles and Their Associates : A Review and Meta-Analysis. *Annual Review of Entomology*, 62(1), 127-146. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-010715-023516>
- Anderegg, W. R. L., Kane, J. M., & Anderegg, L. D. L. (2013). Consequences of widespread tree mortality triggered by drought and temperature stress. *Nature Climate Change*, 3(1), 30-36. <https://doi.org/10.1038/nclimate1635>
- Andersen, A. N. (1997). Using Ants as bioindicators. *Conservation Ecology*, 1(1). <http://www.jstor.org/stable/26271646>
- Andersson, M., Milberg, P., & Bergman, K.-O. (2011). Low pre-death growth rates of oak (*Quercus robur* L.)—Is oak death a long-term process induced by dry years? *Annals of Forest Science*, 68(1), 159-168. <https://doi.org/10.1007/s13595-011-0017-y>
- Asbeck, T., Großmann, J., Paillet, Y., Winiger, N., & Bauhus, J. (2021). The Use of Tree-Related Microhabitats as Forest Biodiversity Indicators and to Guide Integrated Forest Management. *Current Forestry Reports*, 7(1), 59-68. <https://doi.org/10.1007/s40725-020-00132-5>



- Association des officiers des eaux et forêts. (1895). *Revue des Eaux et Forêts: Vol. 9 (2)* (J. Rothschild). <https://gallica.bnf.fr/ark:/12148/bpt6k6260847h/f4.item>
- Auger-Rozenberg, M.-A., Boivin, T., Magnoux, E., Courtin, C., Roques, A., & Kerdelhué, C. (2012). Inferences on population history of a seed chalcid wasp : Invasion success despite a severe founder effect from an unexpected source population. *Molecular Ecology*, *21*(24), 6086-6103. <https://doi.org/10.1111/mec.12077>
- Ávalos, J. A., Martí-Campoy, A., & Soto, A. (2014). Study of the flying ability of *Rhynchophorus ferrugineus* (Coleoptera : Dryophthoridae) adults using a computer-monitored flight mill. *Bulletin of Entomological Research*, *104*(4), 462-470. <https://doi.org/10.1017/S0007485314000121>
- Avise, J. C. (2000). *Phylogeography : The History and Formation of Species*. Harvard University Press. <https://doi.org/10.2307/j.ctv1nznfgj7>
- Avise, J. C. (2009). Phylogeography : Retrospect and prospect. *Journal of Biogeography*, *36*(1), 3-15. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.02032.x>
- Avise, J. C., Arnold, J., Ball, R. M., Bermingham, E., Lamb, T., Neigel, J. E., Reeb, C. A., & Saunders, N. C. (1987). Intraspecific phylogeography : The mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *18*(1), 489-522.
- Avtzis, D. N., Lakatos, F., Gallego, D., Pernek, M., Faccoli, M., Wegensteiner, R., & Stauffer, C. (2019). Shallow Genetic Structure among the European Populations of the Six-Toothed Bark Beetle *Ips sexdentatus* (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae). *Forests*, *10*(2), 136. <https://doi.org/10.3390/f10020136>
- Baranchikov, Y., Björklund, N., Bonifacio, L. F., Matthews-Berry, S., Petrice, T., Sallé, A., Wang, X.-Y., Suffert, M., & Picard, C. (2019a). *Pest risk analysis for Agrilus bilineatus (Coleoptera : Buprestidae), two-lined chestnut borer*. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.19580.97926>
- Baranchikov, Y., Björklund, N., Bonifacio, L. F., Matthews-Berry, S., Petrice, T., Sallé, A., Wang, X.-Y., Suffert, M., & Picard, C. (2019b). *Pest risk Analysis for Agrilus fleischeri (Coleoptera : Buprestidae)*. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.33002.75204>
- Barkan, S., Hoffman, A., Hezroni, A., & Soroker, V. (2018). Flight Performance and Dispersal Potential of Red Palm Weevil Estimated by Repeated Flights on Flight Mill. *Journal of Insect Behavior*, *31*(1), 66-82. <https://doi.org/10.1007/s10905-017-9660-y>
- Barnes, B. F., Meeker, J. R., Johnson, W., Asaro, C., Miller, D. R., & Gandhi, K. J. K. (2014). Trapping Techniques for Siricids and their Parasitoids (Hymenoptera : Siricidae and Ibalidae) in the Southeastern United States. *Annals of the Entomological Society of America*, *107*(1), 119-127. <https://doi.org/10.1603/AN13036>
- Bartholomew, C. S., & Prowell, D. (2005). Pan Compared to Malaise Trapping for Bees (Hymenoptera : Apoidea) in a Longleaf Pine Savanna. *Journal of the Kansas Entomological Society*, *78*(4), 390-392. <https://doi.org/10.2317/0409.24.1>
- Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity : Partitioning beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, *19*(1), 134-143. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x>
- Baselga, A., & Orme, C. D. L. (2012). betapart : An R package for the study of beta diversity: *Betapart package*. *Methods in Ecology and Evolution*, *3*(5), 808-812. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00224.x>
- Basset, Y., Novotny, V., Scott, E. M., & Roger, L. K. (Éds.). (2003). *Arthropods of tropical forests : Spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy*. Cambridge University Press.

- Bates, D., Maechler, M., Bolker [aut, B., cre, Walker, S., Christensen, R. H. B., Singmann, H., Dai, B., Scheipl, F., Grothendieck, G., Green, P., Fox, J., Bauer, A., & simulate.formula), P. N. K. (shared copyright on. (2022). *lme4 : Linear Mixed-Effects Models using « Eigen » and S4* (1.1-31) [Logiciel]. <https://CRAN.R-project.org/package=lme4>
- Bauer, L. S., Duan, J. J., Gould, J. R., & Van Driesche, R. (2015). Progress in the classical biological control of *Agrilus planipennis* Fairmaire (Coleoptera : Buprestidae) in North America. *The Canadian Entomologist*, *147*(3), 300-317. <https://doi.org/10.4039/tce.2015.18>
- Bauer, L. S., Liu, H., Gould, J., & Reardon, R. (2007). Progress on biological control of the emerald ash borer in North America. *Biocontrol News and Information*, *28*, 51N-54N.
- Beheregaray, L. B. (2008). Twenty years of phylogeography : The state of the field and the challenges for the Southern Hemisphere. *Molecular Ecology*, *3754-3774*. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03857.x>
- Bellamy, C. L. (2008). *A World Catalogue and Bibliography of the Jewel Beetles (Coleoptera : Buprestoidea): Vol. 4: Agrilinae: Agrilina through Trachyini* (Pensoft Series Faunistica). Pensoft.
- Beudert, B., Bässler, C., Thorn, S., Noss, R., Schröder, B., Dieffenbach-Fries, H., Foullois, N., & Müller, J. (2015). Bark Beetles Increase Biodiversity While Maintaining Drinking Water Quality : Bark beetles, biodiversity and drinking water. *Conservation Letters*, *8*(4), 272-281. <https://doi.org/10.1111/conl.12153>
- Biedermann, P. H. W., Müller, J., Grégoire, J.-C., Gruppe, A., Hagge, J., Hammerbacher, A., Hofstetter, R. W., Kandasamy, D., Kolarik, M., Kostovcik, M., Krokene, P., Sallé, A., Six, D. L., Turrini, T., Vanderpool, D., Wingfield, M. J., & Bässler, C. (2019). Bark Beetle Population Dynamics in the Anthropocene : Challenges and Solutions. *Trends in Ecology & Evolution*, *34*(10), 914-924. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.06.002>
- Bílý, S. (1999). Larvae of buprestid beetles (Coleoptera : Buprestidae) of central Europe. *Acta Entomological Musei Nationalis Pragae Supplementum*, *9*, 15.
- Bílý, S. (2002). Summary of the bionomy of the Buprestid beetles of Central Europe (Coleoptera : Buprestidae). *Acta Entomological Musei Nationalis Pragae*, *10*, 104.
- Blackburn, T. M., Pyšek, P., Bacher, S., Carlton, J. T., Duncan, R. P., Jarošík, V., Wilson, J. R. U., & Richardson, D. M. (2011). A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, *26*(7), 333-339. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.03.023>
- Bogusch, P., & Horák, J. (2018). Saproxylic Bees and Wasps. In M. D. Ulyshen (Éd.), *Saproxylic Insects* (Vol. 1, p. 217-235). Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-75937-1\\_7](https://doi.org/10.1007/978-3-319-75937-1_7)
- Borges, F. L. G., Oliveira, M. D. R., De Almeida, T. C., Majer, J. D., & Garcia, L. C. (2021). Terrestrial invertebrates as bioindicators in restoration ecology : A global bibliometric survey. *Ecological Indicators*, *125*, 107458. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.107458>
- Bouget, C., Brin, A., & Brustel, H. (2011). Exploring the “last biotic frontier” : Are temperate forest canopies special for saproxylic beetles? *Forest Ecology and Management*, *261*(2), 211-220. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.10.007>
- Bouget, C., Brustel, H., Brin, A., & Noblecourt, T. (2008). Sampling saproxylic beetles with window flight traps : Methodological insights. *Revue d'Ecologie, Terre et Vie, suppl. n° 10*, 21-32.
- Bouget, C., Brustel, H., Noblecourt, T., & Zagatti, P. (2019). *Les Coléoptères saproxyliques de France : Catalogue écologique illustré*. Publications scientifiques du Muséum national d'histoire naturelle.

- Bouget, C., Cours, J., Larrieu, L., Parmain, G., Müller, J., Speckens, V., & Sallé, A. (2023). Trait-Based Response of Deadwood and Tree-Related Microhabitats to Decline in Temperate Lowland and Montane Forests. *Ecosystems*. <https://doi.org/10.1007/s10021-023-00875-9>
- Bouget, C., Cours, J., & Sallé, A. (2023). Forêts en crise et biodiversité : Menaces et opportunités. Effets des dépérissements et de leur gestion sur la biodiversité forestière. *Revue forestière française*, 74(2), 193-199. <https://doi.org/10.20870/revforfr.2023.7594>
- Bouget, C., Larrieu, L., Nusillard, B., & Parmain, G. (2013). In search of the best local habitat drivers for saproxylic beetle diversity in temperate deciduous forests. *Biodiversity and Conservation*, 22(9), 2111-2130. <https://doi.org/10.1007/s10531-013-0531-3>
- Bozorov, T. A., Luo, Z., Li, X., & Zhang, D. (2019). *Agrilus mali* Matsumara (Coleoptera : Buprestidae), a new invasive pest of wild apple in western China: DNA barcoding and life cycle. *Ecology and Evolution*, 9(3), 1160-1172. <https://doi.org/10.1002/ece3.4804>
- Bras, A., Avtzis, D. N., Kenis, M., Li, H., Véték, G., Bernard, A., Courtin, C., Rousselet, J., Roques, A., & Auger-Rozenberg, M.-A. (2019). A complex invasion story underlies the fast spread of the invasive box tree moth (*Cydalima perspectalis*) across Europe. *Journal of Pest Science*, 92(3), 1187-1202. <https://doi.org/10.1007/s10340-019-01111-x>
- Bray, A. M., Bauer, L. S., Poland, T. M., Haack, R. A., Cognato, A. I., & Smith, J. J. (2011). Genetic analysis of emerald ash borer (*Agrilus planipennis* Fairmaire) populations in Asia and North America. *Biological Invasions*, 13(12), 2869-2887. <https://doi.org/10.1007/s10530-011-9970-5>
- Brewer, S., Cheddadi, R., De Beaulieu, J. L., & Reille, M. (2002). The spread of deciduous *Quercus* throughout Europe since the last glacial period. *Forest Ecology and Management*, 156(1-3), 27-48. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00646-6](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00646-6)
- Brockerhoff, E. G., & Liebhold, A. M. (2017). Ecology of forest insect invasions. *Biological Invasions*, 19(11), 3141-3159. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1514-1>
- Brown, N., Inward, D. J. G., Jeger, M., & Denman, S. (2015). A review of *Agrilus biguttatus* in UK forests and its relationship with acute oak decline. *Forestry*, 88(1), 53-63. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpu039>
- Brown, N., Jeger, M., Kirk, S., Williams, D., Xu, X., Pautasso, M., & Denman, S. (2017). Acute Oak Decline and *Agrilus biguttatus* : The Co-Occurrence of Stem Bleeding and D-Shaped Emergence Holes in Great Britain. *Forests*, 8(3), 87. <https://doi.org/10.3390/f8030087>
- Brown, N., Jeger, M., Kirk, S., Xu, X., & Denman, S. (2016). Spatial and temporal patterns in symptom expression within eight woodlands affected by Acute Oak Decline. *Forest Ecology and Management*, 360, 97-109. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.10.026>
- Brück-Dyckhoff, C., Petercord, R., & Schopf, R. (2019). Vitality loss of European beech (*Fagus sylvatica* L.) and infestation by the European beech splendour beetle (*Agrilus viridis* L., Buprestidae, Coleoptera). *Forest Ecology and Management*, 432, 150-156. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.09.001>
- Burkle, L. A., Simanonok, M. P., Durney, J. S., Myers, J. A., & Belote, R. T. (2019). Wildfires Influence Abundance, Diversity, and Intraspecific and Interspecific Trait Variation of Native Bees and Flowering Plants Across Burned and Unburned Landscapes. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7, 252. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00252>
- Buse, J., Griebeler, E. M., & Niehuis, M. (2013). Rising temperatures explain past immigration of the thermophilic oak-inhabiting beetle *Coraebus florentinus* (Coleoptera : Buprestidae) in south-west Germany. *Biodiversity and Conservation*, 22(5), 1115-1131. <https://doi.org/10.1007/s10531-012-0395-y>

- Busse, A., Cizek, L., Čížková, P., Drag, L., Dvorak, V., Foit, J., Heurich, M., Hubený, P., Kašák, J., Kittler, F., Kozel, P., Lettenmaier, L., Nigl, L., Procházka, J., Rothacher, J., Straubinger, C., Thorn, S., & Müller, J. (2022). Forest dieback in a protected area triggers the return of the primeval forest specialist *Peltis grossa* (Coleoptera, Trogossitidae). *Conservation Science and Practice*, 4(2). <https://doi.org/10.1111/csp2.612>
- Byers, J. A. (2000). Wind-aided dispersal of simulated bark beetles flying through forests. *Ecological Modelling*, 125(2-3), 231-243. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(99\)00187-8](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(99)00187-8)
- Cacciatori, C., Bacaro, G., Čečko, E., Zaremba, J., & Szwagrzyk, J. (2022). Windstorm effects on herbaceous vegetation in temperate forest ecosystems : Changes in plant functional diversity and species trait values along a disturbance severity gradient. *Forest Ecology and Management*, 505, 119799. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119799>
- Campbell, J. W., & Hanula, J. L. (2007). Efficiency of Malaise traps and colored pan traps for collecting flower visiting insects from three forested ecosystems. *Journal of Insect Conservation*, 11(4), 399-408. <https://doi.org/10.1007/s10841-006-9055-4>
- Campbell, J. W., Vigueira, P. A., Viguiera, C. C., & Greenberg, C. H. (2018). The Effects of Repeated Prescribed Fire and Thinning on Bees, Wasps, and Other Flower Visitors in the Understory and Midstory of a Temperate Forest in North Carolina. *Forest Science*, 64(3), 299-306. <https://doi.org/10.1093/forsci/fxx008>
- Cantat, O., Planchon, O., Quénot, H., Savouret, E., Bois, B., Beauvais, F., & Brunel-Muguet, S. (2019). Gelées tardives et viticulture en basse et moyenne Vallée de la Loire (France) : Approche géoclimatique d'un aléa météorologique majeur pour la vigne. *Climatologie*, 16, 91-128. <https://doi.org/10.4267/climatologie.1413>
- Cardenas, A. M., & Gallardo, P. (2013). The effects of oviposition site on the development of the wood borer *Coraebus florentinus* (Coleoptera : Buprestidae). *European Journal of Entomology*, 110(1), 135-144.
- Cardoso, P. (2012). Habitats Directive species lists : Urgent need of revision: Habitats Directive species lists. *Insect Conservation and Diversity*, 5(2), 169-174. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2011.00140.x>
- Careless, P., Marshall, S. A., & Gill, B. D. (2014). The use of *Cerceris fumipennis* (Hymenoptera : Crabronidae) for surveying and monitoring emerald ash borer (Coleoptera : Buprestidae) infestations in eastern North America. *The Canadian Entomologist*, 146(1), 90-105.
- Carroll, A. L. (2023). Forest Health in the Anthropocene. In J. D. Allison, T. D. Paine, B. Slippers, & M. J. Wingfield (Éds.), *Forest Entomology and Pathology* (p. 745-772). Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-031-11553-0\\_21](https://doi.org/10.1007/978-3-031-11553-0_21)
- Chamorro, M. L., Jendek, E., Haack, R., Petrice, T., Woodley, N., Konstantinov, A., Volkovitch, M., Yang, X.-K., Grebennikov, V., & Lingafelter, S. (2015). *Illustrated Guide to the emerald ash borer Agrilus planipennis Fairmaire and Related Species (Coleoptera, Buprestidae)*. Pensoft Publishers.
- Chapelin-Viscardi, J.-D., & Binon, M. (2007). Et de trois... *Agrilus* nouveaux pour le département du Loiret. *L'Entomologiste*, 63(6), 343-344.
- Chapuis, M.-P., & Estoup, A. (2007). Microsatellite Null Alleles and Estimation of Population Differentiation. *Molecular Biology and Evolution*, 24(3), 621-631. <https://doi.org/10.1093/molbev/msl191>
- Ciccarese, L., Mattsson, A., & Pettenella, D. (2012). Ecosystem services from forest restoration : Thinking ahead. *New Forests*, 43(5-6), 543-560. <https://doi.org/10.1007/s11056-012-9350-8>

- Coleman, T. W., Graves, A. D., Hoddle, M., Heath, Z., Chen, Y., Flint, M. L., & Seybold, S. J. (2012). Forest stand composition and impacts associated with *Agrilus auroguttatus* Schaeffer (Coleoptera : Buprestidae) and *Agrilus coxalis* Waterhouse in oak woodlands. *Forest Ecology and Management*, 276, 104-117. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.03.011>
- Coleman, T. W., Lopez, V., Rugman-Jones, P., Stouthamer, R., Seybold, S. J., Reardon, R., & Hoddle, M. S. (2012). Can the destruction of California's oak woodlands be prevented? Potential for biological control of the goldspotted oak borer, *Agrilus auroguttatus*. *BioControl*, 57(2), 211-225. <https://doi.org/10.1007/s10526-011-9404-4>
- Coleman, T. W., & Seybold, S. J. (2011). Collection history and comparison of the interactions of the goldspotted oak borer, *Agrilus auroguttatus* Schaeffer (Coleoptera : Buprestidae), with host oaks in southern California and southeastern Arizona, USA. *The Coleopterists Bulletin*, 65(2), 93-108.
- Convention on Biological Diversity. (2008, août 18). *About Forest Biodiversity*. Secretariat of the Convention on Biological Diversity. <https://www.cbd.int/forest/about.shtml>
- Cours, J., Bouget, C., Barsoum, N., Horák, J., Le Souchu, E., Leverkus, A. B., Pincebourde, S., Thorn, S., & Sallé, A. (2023). Surviving in Changing Forests : Abiotic Disturbance Legacy Effects on Arthropod Communities of Temperate Forests. *Current Forestry Reports*, 9, 189-218. <https://doi.org/10.1007/s40725-023-00187-0>
- Cours, J., Larrieu, L., Lopez-Vaamonde, C., Müller, J., Parmain, G., Thorn, S., & Bouget, C. (2021). Contrasting responses of habitat conditions and insect biodiversity to pest- or climate-induced dieback in coniferous mountain forests. *Forest Ecology and Management*, 482, 118811. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118811>
- Cours, J., Larrieu, L., Sallé, A., & Bouget, C. (2023). Conséquences des coupes sanitaires sur la résilience des écosystèmes forestiers perturbés : Une revue de la littérature. *Revue forestière française*, 74(2), 201-221. <https://doi.org/10.20870/revforfr.2023.7595>
- Cours, J., Sire, L., Ladet, S., Martin, H., Parmain, G., Larrieu, L., Moliard, C., Lopez-Vaamonde, C., & Bouget, C. (2022). Drought-induced forest dieback increases taxonomic, functional, and phylogenetic diversity of saproxylic beetles at both local and landscape scales. *Landscape Ecology*, 37(8), 2025-2043. <https://doi.org/10.1007/s10980-022-01453-5>
- Coyle, D. R., Pfammatter, J. A., Journey, A. M., Pahs, T. L., Cervenka, V. J., & Koch, R. L. (2012). Community Composition and Phenology of Native Siricidae (Hymenoptera) Attracted to Semiochemicals in Minnesota. *Environmental Entomology*, 41(1), 91-97. <https://doi.org/10.1603/EN11192>
- Crall, J. D., Chang, J. J., Oppenheimer, R. L., & Combes, S. A. (2017). Foraging in an unsteady world : Bumblebee flight performance in field-realistic turbulence. *Interface Focus*, 7(1), 20160086. <https://doi.org/10.1098/rsfs.2016.0086>
- Crist, T. O., Veech, J. A., Gering, J. C., & Summerville, K. S. (2003). Partitioning Species Diversity across Landscapes and Regions : A Hierarchical Analysis of  $\alpha$ ,  $\beta$ , and  $\gamma$  Diversity. *The American Naturalist*, 162(6), 734-743. <https://doi.org/10.1086/378901>
- Cristescu, M. E. (2015). Genetic reconstructions of invasion history. *Molecular Ecology*, 24(9), 2212-2225. <https://doi.org/10.1111/mec.13117>
- Crook, D. J., Francese, J. A., Zylstra, K. E., Fraser, I., Sawyer, A. J., Bartels, D. W., Lance, D. R., & Mastro, V. C. (2009). Laboratory and Field Response of the Emerald Ash Borer (Coleoptera : Buprestidae), to Selected Regions of the Electromagnetic Spectrum. *Journal of Economic Entomology*, 102(6), 2160-2169. <https://doi.org/10.1603/029.102.0620>

- Crook, D. J., Khrimian, A., Cossé, A., Fraser, I., & Mastro, V. C. (2012). Influence of Trap Color and Host Volatiles on Capture of the Emerald Ash Borer (Coleoptera : Buprestidae). *Journal of Economic Entomology*, 105(2), 429-437. <https://doi.org/10.1603/EC11204>
- Crook, D. J., & Mastro, V. C. (2010). Chemical Ecology of the Emerald Ash Borer *Agrilus planipennis*. *Journal of Chemical Ecology*, 36(1), 101-112. <https://doi.org/10.1007/s10886-009-9738-x>
- Crosthwaite, J. C., Sobek, S., Lyons, D. B., Bernards, M. A., & Sinclair, B. J. (2011). The overwintering physiology of the emerald ash borer, *Agrilus planipennis* Fairmaire (Coleoptera : Buprestidae). *Journal of Insect Physiology*, 57(1), 166-173. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2010.11.003>
- Cruz-Alonso, V., Pucher, C., Ratcliffe, S., Ruiz-Benito, P., Astigarraga, J., Neumann, M., Hasenauer, H., & Rodríguez-Sánchez, F. (2022). *The easyclimate R package : Easy access to high-resolution daily climate data for Europe* [Preprint]. Life Sciences. <https://doi.org/10.32942/OSF.IO/MC8UJ>
- Cui, Z., Zhang, Y., Zhang, X., Luo, Z., Zhang, P., Golec, J., Poland, T. M., Zalucki, M. P., Han, P., & Lu, Z. (2019). Life history and mortality factors of *Agrilus mali* Matsumura (Coleoptera : Buprestidae) in wild apples in Northwestern China. *Agricultural and Forest Entomology*, 21(3), 309-317. <https://doi.org/10.1111/afe.12333>
- Curtis, P. G., Slay, C. M., Harris, N. L., Tyukavina, A., & Hansen, M. C. (2018). Classifying drivers of global forest loss. *Science*, 361(6407), 1108-1111. <https://doi.org/10.1126/science.aau3445>
- Das, J. (2006). The role of mitochondrial respiration in physiological and evolutionary adaptation. *BioEssays*, 28(9), 890-901. <https://doi.org/10.1002/bies.20463>
- David, G., Giffard, B., Piou, D., & Jactel, H. (2014). Dispersal capacity of *Monochamus galloprovincialis*, the European vector of the pine wood nematode, on flight mills. *Journal of Applied Entomology*, 138(8), 566-576. <https://doi.org/10.1111/jen.12110>
- De Cáceres, M., & Legendre, P. (2009). Associations between species and groups of sites : Indices and statistical inference. *Ecology*, 90(12), 3566-3574.
- De Cáceres, M., Legendre, P., & Moretti, M. (2010). Improving indicator species analysis by combining groups of sites. *Oikos*, 119(10), 1674-1684. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18334.x>
- De Frenne, P., Zellweger, F., Rodríguez-Sánchez, F., Scheffers, B. R., Hylander, K., Luoto, M., Vellend, M., Verheyen, K., & Lenoir, J. (2019). Global buffering of temperatures under forest canopies. *Nature Ecology & Evolution*, 3(5), 744-749. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0842-1>
- Delatour, C. (1983). Les dépérissements de chênes en Europe. *Revue forestière française*.
- Delattre, T. (2010). *Influence de la structure du paysage et des conditions météorologiques sur le comportement de dispersion de Maniola jurtina (Lepidoptera : Nymphalidae, L. ) dans un agroécosystème bocager* [Thèse]. <http://www.theses.fr/2010REN1S217>
- Delignette-Muller, M. L., & Dutang, C. (2015). **fitdistrplus** : An R Package for Fitting Distributions. *Journal of Statistical Software*, 64(4). <https://doi.org/10.18637/jss.v064.i04>
- Denman, S., Brown, N., Kirk, S., Jeger, M., & Webber, J. (2014). A description of the symptoms of Acute Oak Decline in Britain and a comparative review on causes of similar disorders on oak in Europe. *Forestry*, 87(4), 535-551. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpu010>
- Denman, S., Doonan, J., Ransom-Jones, E., Broberg, M., Plummer, S., Kirk, S., Scarlett, K., Griffiths, A. R., Kaczmarek, M., Forster, J., Peace, A., Golyshin, P. N., Hassard, F., Brown, N., Kenny, J. G., & McDonald, J. E. (2018). Microbiome and infectivity studies reveal complex polyspecies tree disease in Acute Oak Decline. *The ISME Journal*, 12(2), 386-399. <https://doi.org/10.1038/ismej.2017.170>

- Denman, S., & Webber, J. (2009). Oak declines : New definitions and new episodes in Britain. *Quarterly Journal of Forestry*, 103(4), 285-290.
- Desprez-Loustau, M.-L., Marçais, B., Nageleisen, L.-M., Piou, D., & Vannini, A. (2006). Interactive effects of drought and pathogens in forest trees. *Annals of Forest Science*, 63(6), 597-612. <https://doi.org/10.1051/forest:2006040>
- Di Giovanni, F., Cerretti, P., Mason, F., Minari, E., & Marini, L. (2015). Vertical stratification of ichneumonid wasp communities : The effects of forest structure and life-history traits: Vertical stratification of ichneumonids. *Insect Science*, 22(5), 688-699. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12153>
- Di Giovanni, F., Mei, M., & Cerretti, P. (2017). Vertical stratification of selected Hymenoptera in a remnant forest of the Po Plain (Italy, Lombardy)(Hymenoptera : Ampulicidae, Crabronidae, Sphecidae). *Fragmenta entomologica*, 49(1), 71-77.
- Dickinson, M. H., Lehmann, F.-O., & Sane, S. P. (1999). Wing Rotation and the Aerodynamic Basis of Insect Flight. *Science*, 284(5422), 1954-1960. <https://doi.org/10.1126/science.284.5422.1954>
- Djupström, L. B., Weslien, J., Hoopen, J. T., & Schroeder, L. M. (2012). Restoration of habitats for a threatened saproxylic beetle species in a boreal landscape by retaining dead wood on clear-cuts. *Biological Conservation*, 155, 44-49. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.06.009>
- Dodelin, B., & Calmont, B. (2021). Liste Rouge des Coléoptères saproxyliques de la région Auvergne-Rhône-Alpes. *DREAL Auvergne-Rhône-Alpes*, 79.
- Domingue, M. J., Imrei, Z., Lelito, J. P., Muskovits, J., Janik, G., Csóka, G., Mastro, V. C., & Baker, T. C. (2013). Trapping of European buprestid beetles in oak forests using visual and olfactory cues. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 148(2), 116-129. <https://doi.org/10.1111/eea.12083>
- Dominik, J., & Starzyk, J. R. (1988). *Owady niszczące drewno*. Państwowe Wydawnictwo Rolnicze i Leśne.
- Dong, Z., Wang, Y., Li, C., Li, L., & Men, X. (2021). Mitochondrial DNA as a Molecular Marker in Insect Ecology : Current Status and Future Prospects. *Annals of the Entomological Society of America*, 114(4), 470-476. <https://doi.org/10.1093/aesa/saab020>
- Dormann, C. F., Bagnara, M., Boch, S., Hinderling, J., Janeiro-Otero, A., Schäfer, D., Schall, P., & Hartig, F. (2020). Plant species richness increases with light availability, but not variability, in temperate forests understorey. *BMC Ecology*, 20(1), 43. <https://doi.org/10.1186/s12898-020-00311-9>
- Douzon, G. (2006). Le point sur les dépérissements des chênes pédonculés en forêt de Vierzon. *Département de la santé des forêts, Bilan de la santé des forêts en 2005*, 4.
- Drag, L., Hauck, D., Bérces, S., Michalcewicz, J., Šerić Jelaska, L., Aurenhammer, S., & Cizek, L. (2015). Genetic differentiation of populations of the threatened saproxylic beetle *Rosalia longicorn*, *Rosalia alpina* (Coleoptera : Cerambycidae) in Central and South-east Europe. *Biological Journal of the Linnean Society*, 116(4), 911-925. <https://doi.org/10.1111/bij.12624>
- Drain, P., Derriere, N., Carouille, F., & Goudet, M. (2021). *L'If* (Synthèse 47; Synthèse périodique de l'inventaire forestier, p. 12). IGN. [https://inventaire-forestier.ign.fr/IMG/pdf/lif\\_sante-des-forets\\_web.pdf](https://inventaire-forestier.ign.fr/IMG/pdf/lif_sante-des-forets_web.pdf)
- Drobyshev, I., Linderson, H., & Sonesson, K. (2007). Temporal mortality pattern of pedunculate oaks in southern Sweden. *Dendrochronologia*, 24(2-3), 97-108. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2006.10.004>

- Du Merle, P., & Attié, M. (1992). *Coraeus undatus* (Coleoptera : Buprestidae) sur chêne liège dans le Sud-Est de la France : Estimation des dégâts, relations entre ceux-ci et certains facteurs du milieu. *Annales des sciences forestières*, 49(6), 571-588.
- Duan, J. J., Watt, T., Taylor, P., Larson, K., & Lelito, J. P. (2013). Effects of Ambient Temperature on Egg and Larval Development of the Invasive Emerald Ash Borer (Coleoptera : Buprestidae): Implications for Laboratory Rearing. *Journal of Economic Entomology*, 106(5), 2101-2108. <https://doi.org/10.1603/EC13131>
- Dubois, G. F., Vernon, P., & Brustel, H. (2009). A flight mill for large beetles such as *Osmoderma eremita* (Coleoptera : Cetoniidae). *Buse J, Alexander KNA, Ranius T, Assmann T, Saproxylic Beetles: Their Role and Diversity in European Woodland and Tree Habitats-Proceedings of the 5th Symposium and Workshop. Pensoft Publishers, Sofia*, 219-224.
- Ducousso, A., & Bordacs, S. (2003). *EUFORGEN Technical Guidelines for genetic conservation and use for pedunculate and sessile oaks (Quercus robur and Q. petraea)* (p. 6) [Technical paper]. International Plant Genetic Resources Institute. [https://www.euforgen.org/fileadmin/templates/euforgen.org/upload/Publications/Technical\\_guidelines/Technical\\_guidelines\\_Quercus\\_robur-petraea.pdf](https://www.euforgen.org/fileadmin/templates/euforgen.org/upload/Publications/Technical_guidelines/Technical_guidelines_Quercus_robur-petraea.pdf)
- Dudley, R. (2002). *The biomechanics of insect flight : Form, function, evolution*. Princeton Univ.y Press.
- Dufrene, M., & Legendre, P. (1997). Species Assemblages and Indicator Species : The Need for a Flexible Asymmetrical Approach. *Ecological Monographs*, 67(3), 345. <https://doi.org/10.2307/2963459>
- Dumolin-Lapègue, S., Demesure, B., Fineschi, S., Le Come, V., & Petit, R. J. (1997). Phylogeographic Structure of White Oaks Throughout the European Continent. *Genetics*, 146(4), 1475-1487. <https://doi.org/10.1093/genetics/146.4.1475>
- Dunn, J. P., Kimmerer, T. W., & Potter, D. A. (1987). Winter starch reserves of white oak as a predictor of attack by the twolined chestnut borer, *Agrilus bilineatus* (Weber)(Coleoptera : Buprestidae). *Oecologia*, 74(3), 352-355.
- Dunn, J. P., Potter, D. A., & Kimmerer, T. W. (1990). Carbohydrate reserves, radial growth, and mechanisms of resistance of oak trees to phloem-boring insects. *Oecologia*, 83(4), 458-468.
- Dunning, J. B., Danielson, B. J., & Pulliam, H. R. (1992). Ecological Processes That Affect Populations in Complex Landscapes. *Oikos*, 65(1), 169. <https://doi.org/10.2307/3544901>
- Earl, D. A., & vonHoldt, B. M. (2012). STRUCTURE HARVESTER : A website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservation Genetics Resources*, 4(2), 359-361. <https://doi.org/10.1007/s12686-011-9548-7>
- Eckerter, T., Braunisch, V., Buse, J., & Klein, A. M. (2022). Open forest successional stages and landscape heterogeneity promote wild bee diversity in temperate forests. *Conservation Science and Practice*, 4(12). <https://doi.org/10.1111/csp2.12843>
- Edwards, J. S. (2006). The Central Nervous Control Of Insect Flight. *Journal of Experimental Biology*, 209(22), 4411-4413. <https://doi.org/10.1242/jeb.02592>
- Endres, K. L., Morozumi, C. N., Loy, X., Briggs, H. M., CaraDonna, P. J., Iler, A. M., Picklum, D. A., Barr, W. A., & Brosi, B. J. (2021). Plant–pollinator interaction niche broadens in response to severe drought perturbations. *Oecologia*, 197(3), 577-588. <https://doi.org/10.1007/s00442-021-05036-0>
- Erwin, T. L. (1982). Tropical forests : Their richness in Coleoptera and other arthropod species. *The Coleopterists Bulletin*.



- Estoup, A., & Guillemaud, T. (2010). Reconstructing routes of invasion using genetic data : Why, how and so what? *Molecular Ecology*, *19*(19), 4113-4130. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04773.x>
- Estoup, A., Jarne, P., & Cornuet, J.-M. (2002). Homoplasy and mutation model at microsatellite loci and their consequences for population genetics analysis. *Molecular Ecology*, *11*(9), 1591-1604. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2002.01576.x>
- Evanno, G., Regnaut, S., & Goudet, J. (2005). Detecting the number of clusters of individuals using the software structure : A simulation study. *Molecular Ecology*, *14*(8), 2611-2620. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x>
- Evans, H. F., Moraal, L. G., & Pajares, J. A. (2004). Biology, Ecology and Economic Importance of Buprestidae and Cerambycidae. In F. Lieutier, K. R. Day, A. Battisti, J.-C. Grégoire, & H. F. Evans (Éds.), *Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, a Synthesis* (p. 447-474). Springer Netherlands. [https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2241-8\\_20](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2241-8_20)
- Evans, H. F., Williams, D., Hoch, G., Loomans, A., & Marzano, M. (2020). Developing a European Toolbox to manage potential invasion by emerald ash borer (*Agrilus planipennis*) and bronze birch borer (*Agrilus anxius*), important pests of ash and birch. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, *93*(2), 187-196. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpz074>
- Excoffier, L., & Lischer, H. E. L. (2010). Arlequin suite ver 3.5 : A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources*, *10*(3), 564-567. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x>
- Excoffier, L., Smouse, P. E., & Quattro, J. M. (1992). Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes : Application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics*, *131*(2), 479-491. <https://doi.org/10.1093/genetics/131.2.479>
- Fang, B., Duan, X., Zhang, Y., Yang, Z., & Chen, M. (2017). Microsatellite development and genetic diversity analysis of apple buprestid *Agrilus mali* Matsumura. *Journal of Plant Protection*, *44*(4), 559-566.
- FAO & UNEP. (2020). *The State of the World's Forests 2020*. FAO and UNEP. <https://doi.org/10.4060/ca8642en>
- Farrugia, S. (2007). *Les Agrilus de France (Coleoptera, Buprestidae) : Une clef de détermination* (Magellanes).
- Fischbein, D., Villacide, J. M., De La Vega, G., & Corley, J. C. (2018). Sex, life history and morphology drive individual variation in flight performance of an insect parasitoid : Variation in flight performance of a parasitoid wasp. *Ecological Entomology*, *43*(1), 60-68. <https://doi.org/10.1111/een.12469>
- Floren, A., Linsenmair, K. E., & Müller, T. (2022). Diversity and Functional Relevance of Canopy Arthropods in Central Europe. *Diversity*, *14*(8), 660. <https://doi.org/10.3390/d14080660>
- Floren, A., & Schmidl, J. (2008). *Canopy arthropod research in Europe : Basic and applied studies from the high frontier*. Bioform.
- Floren, A., Wetzels, W., & Staab, M. (2014). The contribution of canopy species to overall ant diversity (Hymenoptera : Formicidae) in temperate and tropical ecosystems. *Myrmecological News*, *19*(March), 65-74.
- Forbes, A. A., Bagley, R. K., Beer, M. A., Hippee, A. C., & Widmayer, H. A. (2018). Quantifying the unquantifiable : Why Hymenoptera, not Coleoptera, is the most speciose animal order. *BMC Ecology*, *18*(1), 21. <https://doi.org/10.1186/s12898-018-0176-x>

- Fox, J. W. (2013). The intermediate disturbance hypothesis should be abandoned. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(2), 86-92. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.08.014>
- Francese, J. A., Fraser, I., Rietz, M. L., Crook, D. J., Lance, D. R., & Mastro, V. C. (2010). Relation of color, size, and canopy placement of prism traps in determining capture of emerald ash borer (Coleoptera : Buprestidae). *The Canadian Entomologist*, 142(6), 596-600. <https://doi.org/10.4039/n10-041>
- Francese, J. A., Mastro, V. C., Oliver, J. B., Lance, D. R., Youssef, N., & Lavallee, S. G. (2005). Evaluation of Colors for Trapping *Agrilus planipennis*. *Journal of Entomological Science*, 40(1), 93-95.
- Francese, J. A., Oliver, J. B., Fraser, I., Lance, D. R., Youssef, N., Sawyer, A. J., & Mastro, V. C. (2008). Influence of Trap Placement and Design on Capture of the Emerald Ash Borer (Coleoptera : Buprestidae). *Journal of Economic Entomology*, 101(6), 1831-1837. <https://doi.org/10.1603/0022-0493-101.6.1831>
- Fraser, S. E. M., Dytham, C., & Mayhew, P. J. (2007). Determinants of parasitoid abundance and diversity in woodland habitats. *Journal of Applied Ecology*, 44(2), 352-361. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01266.x>
- Frelich, L. E. (2002). *Forest dynamics and disturbance regimes : Studies from temperate evergreen-deciduous forests*. Cambridge University Press.
- Galtier, N., Nabholz, B., Glémin, S., & Hurst, G. D. D. (2009). Mitochondrial DNA as a marker of molecular diversity : A reappraisal. *Molecular Ecology*, 18(22), 4541-4550. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04380.x>
- Gaston, K. J. (1991). The Magnitude of Global Insect Species Richness. *Conservation Biology*, 5(3), 283-296. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.1991.tb00140.x>
- Georgiev, K. B., Bässler, C., Feldhaar, H., Heibl, C., Karasch, P., Müller, J., Perlik, M., Weiss, I., & Thorn, S. (2022). Windthrow and salvage logging alter  $\beta$ -diversity of multiple species groups in a mountain spruce forest. *Forest Ecology and Management*, 520, 120401. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120401>
- Gerlach, J., Samways, M., & Pryke, J. (2013). Terrestrial invertebrates as bioindicators : An overview of available taxonomic groups. *Journal of Insect Conservation*, 17(4), 831-850. <https://doi.org/10.1007/s10841-013-9565-9>
- Gossner, M. M. (2008). Heteroptera (Insecta : Hemiptera) communities in tree crowns of beech, oak and spruce in managed forests : Diversity, seasonality, guild structure, and tree specificity. In A. Floren & J. Schmidl (Éds.), *Canopy Arthropod Research in Central Europe-basic and applied studies from the high frontier* (p. 119-143). bioform entomology.
- Gossner, M. M., Floren, A., Weisser, W. W., & Linsenmair, K. E. (2013). Effect of dead wood enrichment in the canopy and on the forest floor on beetle guild composition. *Forest Ecology and Management*, 302, 404-413. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.03.039>
- Gossner, M. M., Liston, A., & Späth, J. (2008). Sawflies in the crowns of native and exotic trees, sampled with flight-interception traps in southern Germany (Hymenoptera : Symphyta). *Entomologia Generalis*, 273-282.
- Goudet, J. (2005). *FSTAT Version 2.9. 4. A Program to Estimate and Test Population Genetics Parameters*. <http://www2.unil.ch/popgen/softwares/fstat.htm>
- Goudet, M., & Nageleisen, L. M. (2019). Protocole Dépéris : Méthode de notation simplifiée de l'aspect du houppier des arbres forestiers dans un contexte de dépérissement. *Forêt Entreprise*, 246, 36-40.

- Goulet, H., & Huber, J. T. (1993). *Hymenoptera of the world : An identification guide to families* (Agriculture Canada Publication). Centre for Land and Biological Resources Research.
- Gov. of British Columbia. (2018). *Agrilus hyperici* (Creutzer) (p. 3). [https://www2.gov.bc.ca/assets/gov/farming-natural-resources-and-industry/forestry/agents/agrilus\\_hyperici.pdf](https://www2.gov.bc.ca/assets/gov/farming-natural-resources-and-industry/forestry/agents/agrilus_hyperici.pdf)
- Gregow, H., Laaksonen, A., & Alper, M. E. (2017). Increasing large scale windstorm damage in Western, Central and Northern European forests, 1951–2010. *Scientific Reports*, 7(1), 46397. <https://doi.org/10.1038/srep46397>
- Grevé, M. E., Hager, J., Weisser, W. W., Schall, P., Gossner, M. M., & Feldhaar, H. (2018). Effect of forest management on temperate ant communities. *Ecosphere*, 9(6), e02303. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2303>
- Grime, J. P. (1973). Competitive Exclusion in Herbaceous Vegetation. *Nature*, 242(5396), 344-347. <https://doi.org/10.1038/242344a0>
- Grimm, V., & Wissel, C. (1997). Babel, or the ecological stability discussions : An inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion. *Oecologia*, 109(3), 323-334. <https://doi.org/10.1007/s004420050090>
- Guichoux, E., Lagache, L., Wagner, S., Chaumeil, P., Léger, P., Lepais, O., Lepoittevin, C., Malausa, T., Revardel, E., Salin, F., & Petit, R. J. (2011). Current trends in microsatellite genotyping. *Molecular Ecology Resources*, 11(4), 591-611. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2011.03014.x>
- Günthardt-Goerg, M. S., Kuster, T. M., Arend, M., & Vollenweider, P. (2013). Foliage response of young central European oaks to air warming, drought and soil type : Oak foliage response to air warming, drought and soil pH. *Plant Biology*, 15, 185-197. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2012.00665.x>
- Haack, R. A., & Benjamin, D. M. (1982). The Biology And Ecology Of The Twolined Chestnut Borer, *Agrilus bilineatus* (Coleoptera : Buprestidae), On Oaks, *Quercus spp.*, In Wisconsin. *The Canadian Entomologist*, 114(5), 385-396.
- Haack, R. A., Benjamin, D. M., & Haack, K. D. (1983). Buprestidae, Cerambycidae, and Scolytidae associated with successive stages of *Agrilus bilineatus* (Coleoptera : Buprestidae) infestation of oaks in Wisconsin. *The Great Lakes Entomologist*, 16(2), 3.
- Haack, R. A., Jendak, E., Houping, L., Marchant, K. R., Petrice, T. R., Poland, T. M., & Ye, H. (2002). The emerald ash borer : A new exotic pest in North America. *Newsletter of the Michigan Entomological Society*, 47(3-4), 1-5.
- Haack, R. A., & Petrice, T. (2019). Historical population increases and related inciting factors of *Agrilus anxius*, *Agrilus bilineatus*, and *Agrilus granulatus liragus* (Coleoptera : Buprestidae) in the Lake States (Michigan, Minnesota, and Wisconsin). *The Great Lakes Entomologist*, 52(1), 7.
- Haack, R. A., Petrice, T. R., & Zabloutny, J. E. (2009). First report of the European oak borer, *Agrilus sulcicollis* (Coleoptera : Buprestidae), in the United States. *The Great Lakes Entomologist*, 42(1 & 2), 7.
- Haavik, L. J., Batista, E., Dodds, K. J., Johnson, W., Meeker, J. R., Scarr, T. A., & Allison, J. D. (2014). Type of Intercept Trap Not Important for Capturing Female *Sirex noctilio* and *S. nigricornis* (Hymenoptera : Siricidae) in North America. *Journal of Economic Entomology*, 107(3), 1295-1298. <https://doi.org/10.1603/EC14094>
- Hall, H. G. (2016). Color Preferences of Bees Captured in Pan Traps. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 89(3), 273-276. <https://doi.org/10.2317/JKESD1600022.1>

- Hallmann, C. A., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., Schwan, H., Stenmans, W., Müller, A., Sumser, H., Hörren, T., Goulson, D., & De Kroon, H. (2017). More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLOS ONE*, *12*(10), e0185809. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185809>
- Hanula, J. L., Ulyshen, M. D., & Horn, S. (2016). Conserving Pollinators in North American Forests : A Review. *Natural Areas Journal*, *36*(4), 427-439. <https://doi.org/10.3375/043.036.0409>
- Haran, J., Koutroumpa, F., Magnoux, E., Roques, A., & Roux, G. (2015). Ghost mtDNA haplotypes generated by fortuitous NUMTs can deeply disturb infra-specific genetic diversity and phylogeographic pattern. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, *53*(2), 109-115. <https://doi.org/10.1111/jzs.12095>
- Hastir, P., & Gaspar, C. (2002). Les «richards» (Coleoptera, Buprestidae) de la faune de Belgique : Éthologie, phénologie, classification et systématique. *Notes faunistiques de Gembloux*, *47*, 3-39.
- Hebert, P. D. N., & Gregory, T. R. (2005). The Promise of DNA Barcoding for Taxonomy. *Systematic Biology*, *54*(5), 852-859. <https://doi.org/10.1080/10635150500354886>
- Hebert, P. D. N., Ratnasingham, S., & De Waard, J. R. (2003). Barcoding animal life : Cytochrome *c* oxidase subunit 1 divergences among closely related species. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *270*(suppl\_1). <https://doi.org/10.1098/rsbl.2003.0025>
- Heering, H. (1956). Zur Biologie, Ökologie und zum Massenwechsel des Buchenpracht-Käfers (*Agilus viridis* L.): II. Teil. *Zeitschrift Für Angewandte Entomologie*, *39*(1), 76-114. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1956.tb01244.x>
- Heidrich, L., Bae, S., Levick, S., Seibold, S., Weisser, W., Krzystek, P., Magdon, P., Nauss, T., Schall, P., Serebryanyk, A., Wöllauer, S., Ammer, C., Bässler, C., Doerfler, I., Fischer, M., Gossner, M. M., Heurich, M., Hothorn, T., Jung, K., ... Müller, J. (2020). Heterogeneity–diversity relationships differ between and within trophic levels in temperate forests. *Nature Ecology & Evolution*, *4*(9), 1204-1212. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-1245-z>
- Hellmann, J. J., Byers, J. E., Bierwagen, B. G., & Dukes, J. S. (2008). Five Potential Consequences of Climate Change for Invasive Species. *Conservation Biology*, *22*(3), 534-543. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.00951.x>
- Herms, D. A., & McCullough, D. G. (2014). Emerald Ash Borer Invasion of North America : History, Biology, Ecology, Impacts, and Management. *Annual Review of Entomology*, *59*(1), 13-30. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-011613-162051>
- Herrmann, M., Burger, F., Müller, A., & Tischendorf, S. (2003). Verbreitung, Lebensraum und Biologie der Furchenbiene *Lasioglossum pallens* (Brullé 1832) und ihrer Kuckucksbiene *Sphecodes majalis* Pérez 1903 in Deutschland (Hymenoptera, Apidae, Halictinae). *Carolinea*, *61*, 133-144.
- Hewitt, G. M. (1996). Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological journal of the Linnean Society*, *58*(3), 247-276.
- Hewitt, G. M. (2000). The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, *405*(6789), 907-913. <https://doi.org/10.1038/35016000>
- Hewitt, G. M. (2004). Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *359*(1442), 183-195.
- Hillebrand, H., & Kunze, C. (2020). Meta-analysis on pulse disturbances reveals differences in functional and compositional recovery across ecosystems. *Ecology Letters*, *23*(3), 575-585. <https://doi.org/10.1111/ele.13457>

- Hilszczański, J. (2018). Ecology, Diversity and Conservation of Saproxylic Hymenopteran Parasitoids. In M. D. Ulyshen (Éd.), *Saproxylic Insects* (Vol. 1, p. 193-216). Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-75937-1\\_6](https://doi.org/10.1007/978-3-319-75937-1_6)
- Hilszczański, J., Gibb, H., Hjältén, J., Atlegrim, O., Johansson, T., Pettersson, R. B., Ball, J. P., & Danell, K. (2005). Parasitoids (Hymenoptera, Ichneumonoidea) of Saproxylic beetles are affected by forest successional stage and dead wood characteristics in boreal spruce forest. *Biological Conservation*, 126(4), 456-464. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.06.026>
- Hilszczański, J., & Sierpinski, A. (2007). *Agrilus spp.* the main factor of oak decline in Poland. *IUFRO Working Party*, 7(10), 121-125.
- Hızal, E., & Arslangündoğdu, Z. (2018). The First Record of Two-Lined Chestnut Borer *Agrilus bilineatus* (Weber, 1801) (Coleoptera : Buprestidae) from Europe. *Entomological News*, 127(4), 333-335. <https://doi.org/10.3157/021.127.0404>
- Hocking, B. (1953). The intrinsic range and speed of flight of insects. *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 104(8), 223-345.
- Hollier, J. A. (2007). Stratification and phenology of a woodland Heteroptera assemblage in southern Britain. *British Journal of Entomology and Natural History*, 20(1), 49.
- Hollier, J. A., & Belshaw, R. (1993). Stratification and phenology of a woodland Neuroptera assemblage. *Entomologist*, 112, 169-175.
- Horn, H. S. (1975). Markovian properties of forest succession. In M. Cody & J. M. Diamond (Éds.), *Ecology and evolution of communities* (p. 196-211). Belknap Press.
- Hsieh, T. C., Ma, K. H., & Chao, A. (2016). iNEXT : An R package for rarefaction and extrapolation of species diversity ( Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*, 7(12), 1451-1456. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12613>
- Hu, B., Simon, J., & Rennenberg, H. (2013). Drought and air warming affect the species-specific levels of stress-related foliar metabolites of three oak species on acidic and calcareous soil. *Tree Physiology*, 33(5), 489-504. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpt025>
- Hua, F., Bruijnzeel, L. A., Meli, P., Martin, P. A., Zhang, J., Nakagawa, S., Miao, X., Wang, W., McEvoy, C., Peña-Arancibia, J. L., Brancalion, P. H. S., Smith, P., Edwards, D. P., & Balmford, A. (2022). The biodiversity and ecosystem service contributions and trade-offs of forest restoration approaches. *Science*, 376(6595), 839-844. <https://doi.org/10.1126/science.abl4649>
- Huber, J. T. (2017). Biodiversity of Hymenoptera. In R. G. Foottit & P. H. Adler (Éds.), *Insect Biodiversity* (p. 419-461). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1002/9781118945568.ch12>
- Hulme, P. E., Bacher, S., Kenis, M., Klotz, S., Kühn, I., Minchin, D., Nentwig, W., Olenin, S., Panov, V., Pergl, J., Pyšek, P., Roques, A., Sol, D., Solarz, W., & Vilà, M. (2008). Grasping at the routes of biological invasions : A framework for integrating pathways into policy. *Journal of Applied Ecology*, 45(2), 403-414. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01442.x>
- Husson, C. (2018). L'émergence de la chalarose en France. *Revue Forestière Française*, 6, 613. <https://doi.org/10.4267/2042/70311>
- IPCC. (2022). *Climate Change 2022 – Impacts, Adaptation and Vulnerability : Working Group II Contribution to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (1<sup>re</sup> éd.). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781009325844>
- Ishii, H., Tanabe, S., & Hiura, T. (2004). Exploring the Relationships Among Canopy Structure, Stand Productivity, and Biodiversity of Temperate Forest Ecosystems. *Forest Science*, 50(3), 342-355.

- Jacobsen, D., Schultz, R., & Encalada, A. (1997). Structure and diversity of stream invertebrate assemblages : The influence of temperature with altitude and latitude. *Freshwater Biology*, 38(2), 247-261. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.1997.00210.x>
- Jacquot, A. (1950). Des relations entre les attaques d'*Agrilus biguttatus* et certains cas de dépérissement des chênes. *Revue de Pathologie végétale et d'Entomologie agricole de France*, 29(4), 171-182.
- 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. *The Canadian Entomologist*, 125(5), 919-930. <https://doi.org/10.4039/Ent125919-5>
- Jactel, H., Koricheva, J., & Castagneyrol, B. (2019). Responses of forest insect pests to climate change : Not so simple. *Current Opinion in Insect Science*, 35, 103-108. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2019.07.010>
- Jactel, H., Petit, J., Desprez-Loustau, M.-L., Delzon, S., Piou, D., Battisti, A., & Koricheva, J. (2012). Drought effects on damage by forest insects and pathogens : A meta-analysis. *Global Change Biology*, 18(1), 267-276. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02512.x>
- Javal, M., Roques, A., Haran, J., Hérard, F., Keena, M., & Roux, G. (2019). Complex invasion history of the Asian long-horned beetle : Fifteen years after first detection in Europe. *Journal of Pest Science*, 92(1), 173-187. <https://doi.org/10.1007/s10340-017-0917-1>
- Jendek, E., & Grebennikov, V. (2009). *Agrilus sulcicollis* (Coleoptera : Buprestidae), a new alien species in North America. *The Canadian Entomologist*, 141(3), 236-245. <https://doi.org/10.4039/n09-021>
- Jendek, E., & Grebennikov, V. (2011). *Agrilus (Coleoptera, Buprestidae) of East Asia*. (E. Jendek & V. Grebennikov, Éd.). Nakladatelstvi Jan Farkač.
- Jendek, E., & Poláková, J. (2014). *Host Plants of World Agrilus (Coleoptera, Buprestidae)*. Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-08410-7>
- Jennings, D. E., Gould, J. R., Vandenberg, J. D., Duan, J. J., & Shrewsbury, P. M. (2013). Quantifying the Impact of Woodpecker Predation on Population Dynamics of the Emerald Ash Borer (*Agrilus planipennis*). *PLoS ONE*, 8(12), e83491. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0083491>
- Jentsch, A., & White, P. (2019). A theory of pulse dynamics and disturbance in ecology. *Ecology*, 100(7). <https://doi.org/10.1002/ecy.2734>
- Johnstone, J. F., Allen, C. D., Franklin, J. F., Frelich, L. E., Harvey, B. J., Higuera, P. E., Mack, M. C., Meentemeyer, R. K., Metz, M. R., Perry, G. L., Schoennagel, T., & Turner, M. G. (2016). Changing disturbance regimes, ecological memory, and forest resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 14(7), 369-378. <https://doi.org/10.1002/fee.1311>
- Jolly, W. M., Cochrane, M. A., Freeborn, P. H., Holden, Z. A., Brown, T. J., Williamson, G. J., & Bowman, D. M. J. S. (2015). Climate-induced variations in global wildfire danger from 1979 to 2013. *Nature Communications*, 6(1), 7537. <https://doi.org/10.1038/ncomms8537>
- Jombart, T. (2008). *adeigenet* : A R package for the multivariate analysis of genetic markers. *Bioinformatics*, 24(11), 1403-1405. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btn129>
- Jonsell, M., Vårdal, H., Forshage, M., & Stigenberg, J. (2023). Saproxylic Hymenoptera in dead wood retained on clear cuts, relation to wood parameters and their degree of specialisation. *Journal of Insect Conservation*, 27(2), 347-359. <https://doi.org/10.1007/s10841-023-00468-w>
- Kalinowski, S. T., & Taper, M. L. (2006). Maximum likelihood estimation of the frequency of null alleles at microsatellite loci. *Conservation Genetics*, 7(6), 991-995. <https://doi.org/10.1007/s10592-006-9134-9>

- Kampichler, C., & Teschner, M. (2002). The spatial distribution of leaf galls of *Mikiola fagi* (Diptera : Cecidomyiidae) and *Neuroterus quercusbaccarum* (Hymenoptera: Cynipidae) in the canopy of a Central European mixed forest. *European Journal of Entomology*, 99(1), 79-84. <https://doi.org/10.14411/eje.2002.014>
- Keever, C. C., Nieman, C., Ramsay, L., Ritland, C. E., Bauer, L. S., Lyons, D. B., & Cory, J. S. (2013). Microsatellite population genetics of the emerald ash borer (*Agrilus planipennis* Fairmaire) : Comparisons between Asian and North American populations. *Biological Invasions*, 15(7), 1537-1559. <https://doi.org/10.1007/s10530-012-0389-4>
- Kelnarova, I., Jendek, E., Grebennikov, V. V., & Bocak, L. (2019). First molecular phylogeny of *Agrilus* (Coleoptera : Buprestidae), the largest genus on Earth, with DNA barcode database for forestry pest diagnostics. *Bulletin of Entomological Research*, 109, 200-211. <https://doi.org/10.1017/S0007485318000330>
- Kenis, M., & Hilszczanski, J. (2007). Natural enemies of Cerambycidae and Buprestidae infesting living trees. In *Bark and wood boring insects in living trees in Europe, a synthesis* (p. 475-498). Springer.
- Kenna, D., Pawar, S., & Gill, R. J. (2021). Thermal flight performance reveals impact of warming on bumblebee foraging potential. *Functional Ecology*, 35(11), 2508-2522. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13887>
- Kennedy, C. E. J., & Southwood, T. R. E. (1984). The Number of Species of Insects Associated with British Trees : A Re-Analysis. *The Journal of Animal Ecology*, 53(2), 455. <https://doi.org/10.2307/4528>
- Klein, A.-M., Vaissière, B. E., Cane, J. H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. A., Kremen, C., & Tscharntke, T. (2007). Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1608), 303-313. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3721>
- Kozák, D., Svitok, M., Wiezik, M., Mikoláš, M., Thorn, S., Buechling, A., Hofmeister, J., Matula, R., Trotsiuk, V., Bače, R., Begovič, K., Čada, V., Dušátko, M., Frankovič, M., Horák, J., Janda, P., Kameniar, O., Nagel, T. A., Pettit, J. L., ... Svoboda, M. (2020). Historical Disturbances Determine Current Taxonomic, Functional and Phylogenetic Diversity of Saproxylic Beetle Communities in Temperate Primary Forests. *Ecosystems*. <https://doi.org/10.1007/s10021-020-00502-x>
- Kremer, A., Petit, R.-J., & Ducouso, A. (2002). Biologie évolutive et diversité génétique des chênes sessile et pédonculé. *Revue Forestière Française*, 2, 111. <https://doi.org/10.4267/2042/4907>
- Kuhn, M., Jackson, S., & Cimentada, J. (2022). *corr: Correlations in R*. <https://github.com/tidymodels/corr>, <https://corr.tidymodels.org>.
- Kumar, R., & Kumar, V. (2018). A review of phylogeography : Biotic and abiotic factors. *Geology, Ecology, and Landscapes*, 2(4), 268-274. <https://doi.org/10.1080/24749508.2018.1452486>
- La Spina, S., De Cannière, C., Dekri, A., & Grégoire, J.-C. (2013). Frost increases beech susceptibility to scolytine ambrosia beetles. *Agricultural and Forest Entomology*, 15(2), 157-167. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2012.00596.x>
- Lacourt, J. (2020). *Symphytes d'Europe*. NAP éditions.
- Lande, R. (1996). Statistics and Partitioning of Species Diversity, and Similarity among Multiple Communities. *Oikos*, 76(1), 5. <https://doi.org/10.2307/3545743>
- Landmann, G. (1993). Role of Climate, Stand Dynamics and Past Management in Forest Declines : A Review of Ten Years of Field Ecology in France. In R. F. Huettl & D. Mueller-Dombois (Éds.), *Forest Decline in the Atlantic and Pacific Region* (p. 18-39). Springer Berlin Heidelberg. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-76995-5\\_2](https://doi.org/10.1007/978-3-642-76995-5_2)

- Lantschner, M. V., Corley, J. C., & Liebhold, A. M. (2020). Drivers of global Scolytinae invasion patterns. *Ecological Applications*, *30*(5). <https://doi.org/10.1002/eap.2103>
- Larrieu, L., Courbaud, B., Drénou, C., Goulard, M., Bütler, R., Kozák, D., Kraus, D., Krumm, F., Lachat, T., Müller, J., Paillet, Y., Schuck, A., Stillhard, J., Svoboda, M., & Vandekerckhove, K. (2022). Perspectives : Key factors determining the presence of Tree-related Microhabitats: A synthesis of potential factors at site, stand and tree scales, with perspectives for further research. *Forest Ecology and Management*, *515*, 120235. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120235>
- Larrieu, L., Gosselin, F., Archaux, F., Chevalier, R., Corriol, G., Dauffy-Richard, E., Deconchat, M., Gosselin, M., Ladet, S., Savoie, J.-M., Tillon, L., & Bouget, C. (2019). Assessing the potential of routine stand variables from multi-taxon data as habitat surrogates in European temperate forests. *Ecological Indicators*, *104*, 116-126. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.04.085>
- Larrieu, L., Paillet, Y., Winter, S., Bütler, R., Kraus, D., Krumm, F., Lachat, T., Michel, A. K., Regnery, B., & Vandekerckhove, K. (2018). Tree related microhabitats in temperate and Mediterranean European forests : A hierarchical typology for inventory standardization. *Ecological Indicators*, *84*, 194-207. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.08.051>
- Le Bouler, H. (2023). Ensemble Sauvons la forêt de Chantilly. Une recherche action collective de territoire face à un dépérissement forestier massif. *Revue forestière française*, *74*(2), 165-175. <https://doi.org/10.20870/revforfr.2023.7590>
- Le Souchu, E., Bouget, C., & Sallé, A. (2024). Environmental drivers of local and temporal variations in the community of oak-associated borers (Coleoptera: Buprestidae). *European Journal of Forest Research*. <https://doi.org/10.1007/s10342-023-01644-y>
- Le Souchu, E., Cours, J., Cochenille, T., Bouget, C., Bankhead-Dronnet, S., Braet, Y., Burguet, P., Gabard, C., Galkowski, C., Gereys, B., Herbrecht, F., Joncour, B., Marhic, E., Michez, D., Buhl, P. N., Noblecourt, T., Notton, D. G., Penigot, W., Rasplus, J.-Y., ... Salle, A. (2024). Responses of the hyper-diverse community of canopy-dwelling Hymenoptera to oak decline. *Insect Conservation and Diversity*, *icad.12708*. <https://doi.org/10.1111/icad.12708>
- Leandro, C., Jay-Robert, P., & Vergnes, A. (2017). Bias and perspectives in insect conservation : A European scale analysis. *Biological Conservation*, *215*, 213-224. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.07.033>
- Lefcheck, J. S. (2016). PIECEWISESEM : Piecewise structural equation modelling in R for ecology, evolution, and systematics. *Methods in Ecology and Evolution*, *7*(5), 573-579. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12512>
- Lehnert, L. W., Bässler, C., Brandl, R., Burton, P. J., & Müller, J. (2013). Conservation value of forests attacked by bark beetles : Highest number of indicator species is found in early successional stages. *Journal for Nature Conservation*, *21*(2), 97-104. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2012.11.003>
- Leigh, J. W., & Bryant, D. (2015). POPART : Full-feature software for haplotype network construction. *Methods in Ecology and Evolution*, *6*(9), 1110-1116. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12410>
- Lettenmaier, L., Seibold, S., Bässler, C., Brandl, R., Gruppe, A., Müller, J., & Hagge, J. (2022). Beetle diversity is higher in sunny forests due to higher microclimatic heterogeneity in deadwood. *Oecologia*, *198*(3), 825-834. <https://doi.org/10.1007/s00442-022-05141-8>
- Lewis, C. N., & Whitfield, J. B. (1999). Braconid Wasp (Hymenoptera : Braconidae) Diversity in Forest Plots Under Different Silvicultural Methods. *Environmental Entomology*, *28*(6), 986-997. <https://doi.org/10.1093/ee/28.6.986>



- Li, Y.-C., Korol, A. B., Fahima, T., Beiles, A., & Nevo, E. (2002). Microsatellites : Genomic distribution, putative functions and mutational mechanisms: a review. *Molecular Ecology*, *11*(12), 2453-2465. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2002.01643.x>
- Lichtenberg, J. S., & Lichtenberg, D. A. (2003). PREDATION OF CATERPILLARS ON UNDERSTORY SAPLINGS IN AN OZARK FOREST. *Southeastern Naturalist*, *2*(3), 423-432. [https://doi.org/10.1656/1528-7092\(2003\)002\[0423:POCOUS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1656/1528-7092(2003)002[0423:POCOUS]2.0.CO;2)
- Liebhold, A. M., Brockerhoff, E. G., Kalisz, S., Nuñez, M. A., Wardle, D. A., & Wingfield, M. J. (2017). Biological invasions in forest ecosystems. *Biological Invasions*, *19*(11), 3437-3458. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1458-5>
- Liebhold, A. M., Brockerhoff, E. G., & McCullough, D. G. (2023). Forest Insect Invasions and Their Management. In J. D. Allison, T. D. Paine, B. Slippers, & M. J. Wingfield (Éds.), *Forest Entomology and Pathology* (p. 789-810). Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-031-11553-0\\_23](https://doi.org/10.1007/978-3-031-11553-0_23)
- Lindell, C. A., McCullough, D. G., Cappaert, D., Apostolou, N. M., & Roth, M. B. (2008). Factors Influencing Woodpecker Predation on Emerald Ash Borer. *The American Midland Naturalist*, *159*(2), 434-444. [https://doi.org/10.1674/0003-0031\(2008\)159\[434:FIWPOE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1674/0003-0031(2008)159[434:FIWPOE]2.0.CO;2)
- Lindgren, B. S. (1983). A multiple funnel trap for scolytid beetles (Coleoptera). *The Canadian Entomologist*, *115*(3), 299-302. <https://doi.org/10.4039/Ent115299-3>
- Liu, H., Bauer, L. S., Miller, D. L., Zhao, T., Gao, R., Song, L., Luan, Q., Jin, R., & Gao, C. (2007). Seasonal abundance of *Agrilus planipennis* (Coleoptera : Buprestidae) and its natural enemies *Oobius agrili* (Hymenoptera: Encyrtidae) and *Tetrastichus planipennis* (Hymenoptera: Eulophidae) in China. *Biological Control*, *42*(1), 61-71. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2007.03.011>
- Lombardero, M. J., Castedo-Dorado, F., & Ayres, M. P. (2021). Extreme climatic events affect populations of Asian chestnut gall wasps, *Dryocosmus kuriphilus*, but do not stop the spread. *Agricultural and Forest Entomology*, *23*(4), 473-488. <https://doi.org/10.1111/afe.12448>
- Lopez, V. M., McClanahan, M. N., Graham, L., & Hoddle, M. S. (2014). Assessing the Flight Capabilities of the Goldspotted Oak Borer (Coleoptera : Buprestidae) With Computerized Flight Mills. *Journal of Economic Entomology*, *107*(3), 1127-1135. <https://doi.org/10.1603/EC13525>
- Lopez, V. M., Rugman-Jones, P. F., Coleman, T. W., Hoddle, M. S., & Stouthamer, R. (2014). Population genetics of goldspotted oak borer, *Agrilus auroguttatus* Schaeffer (Coleoptera : Buprestidae) : Investigating the origin of an invasive pest of native oaks in California. *Biological Invasions*, *16*(11), 2393-2402. <https://doi.org/10.1007/s10530-014-0672-7>
- Lu, D., Zhang, G., Zhu, J., Wang, G. G., Zhu, C., Yan, Q., & Zhang, J. (2019). Early natural regeneration patterns of woody species within gaps in a temperate secondary forest. *European Journal of Forest Research*, *138*(6), 991-1003. <https://doi.org/10.1007/s10342-019-01219-w>
- Lüdecke, D., Ben-Shachar, M., Patil, I., Waggoner, P., & Makowski, D. (2021). performance : An R Package for Assessment, Comparison and Testing of Statistical Models. *Journal of Open Source Software*, *6*(60), 3139. <https://doi.org/10.21105/joss.03139>
- Lyytikäinen-Saarenmaa, P., & Tomppo, E. (2002). Impact of sawfly defoliation on growth of Scots pine *Pinus sylvestris* (Pinaceae) and associated economic losses. *Bulletin of Entomological Research*, *92*(2), 137-140. <https://doi.org/10.1079/BER2002154>
- MacArthur, R. H., & MacArthur, J. W. (1961). On Bird Species Diversity. *Ecology*, *42*(3), 594-598. <https://doi.org/10.2307/1932254>

- MacGown, J. A., Hill, J., & Brown, R. L. (2008). Dispersal of the exotic *Brachymyrmex patagonicus* (Hymenoptera : Formicidae) in the United States. *Proceedings: Imported Fire Ant Conference, Charleston, South Carolina*, 80-86.
- Macháčová, M., Nakládal, O., Samek, M., Baňa, D., Zúmr, V., & Pešková, V. (2022). Oak Decline Caused by Biotic and Abiotic Factors in Central Europe : A Case Study from the Czech Republic. *Forests*, 13(8), 1223. <https://doi.org/10.3390/f13081223>
- Maeto, K., & Sato, S. (2004). Impacts of forestry on ant species richness and composition in warm-temperate forests of Japan. *Forest Ecology and Management*, 187(2-3), 213-223. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(03\)00333-5](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(03)00333-5)
- Malausa, T., Gilles, A., Megléc, E., Blanquart, H., Duthoy, S., Costedoat, C., Dubut, V., Pech, N., Castagnone-Sereno, P., Délye, C., Feau, N., Frey, P., Gauthier, P., Guillemaud, T., Hazard, L., Le Corre, V., Lung-Escarmant, B., Malé, P. G., Ferreira, S., & Martin, J. (2011). High-throughput microsatellite isolation through 454 GS-FLX Titanium pyrosequencing of enriched DNA libraries. *Molecular Ecology Resources*, 11(4), 638-644. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2011.02992.x>
- Maleque, M. A., Maeto, K., & Ishii, H. T. (2009). Arthropods as bioindicators of sustainable forest management, with a focus on plantation forests. *Applied Entomology and Zoology*, 44(1), 1-11. <https://doi.org/10.1303/aez.2009.1>
- Manion, P. D. (1981). *Tree disease concepts*. Prentice-Hall.
- Marçais, B., & Desprez-Loustau, M.-L. (2014). European oak powdery mildew : Impact on trees, effects of environmental factors, and potential effects of climate change. *Annals of Forest Science*, 71(6), 633-642. <https://doi.org/10.1007/s13595-012-0252-x>
- Marshall, J. M., Miller, M. A., Lelito, J. P., & Storer, A. J. (2013). Latitudinal variation in body size of *Agrilus planipennis* and relationship with fecundity : Latitude, body size and fecundity relationships. *Agricultural and Forest Entomology*, 15(3), 294-300. <https://doi.org/10.1111/afe.12017>
- Martel, J., & Mauffette, Y. (1997). Lepidopteran Communities in Temperate Deciduous Forests Affected by Forest Decline. *Oikos*, 78(1), 48. <https://doi.org/10.2307/3545799>
- Martí-Campoy, A., Ávalos, J., Soto, A., Rodríguez-Ballester, F., Martínez-Blay, V., & Malumbres, M. (2016). Design of a Computerised Flight Mill Device to Measure the Flight Potential of Different Insects. *Sensors*, 16(4), 485. <https://doi.org/10.3390/s16040485>
- Mazerolle, M. J. (2023). *AICcmodavg : Model Selection and Multimodel Inference Based on (Q)AIC(c)* (2.3-2) [Logiciel]. <https://cran.r-project.org/web/packages/AICcmodavg/index.html>
- McCravy, K., & Ruhoff, J. (2017). Bee (Hymenoptera : Apoidea) Diversity and Sampling Methodology in a Midwestern USA Deciduous Forest. *Insects*, 8(3), 81. <https://doi.org/10.3390/insects8030081>
- McCullough, D. G., Poland, T. M., Anulewicz, A. C., & Cappaert, D. (2009). Emerald Ash Borer (Coleoptera : Buprestidae) Attraction to Stressed or Baited Ash Trees. *Environmental Entomology*, 38(6), 1668-1679. <https://doi.org/10.1603/022.038.0620>
- McDowell, N. G., Allen, C. D., Anderson-Teixeira, K., Aukema, B. H., Bond-Lamberty, B., Chini, L., Clark, J. S., Dietze, M., Grossiord, C., Hanbury-Brown, A., Hurtt, G. C., Jackson, R. B., Johnson, D. J., Kueppers, L., Lichstein, J. W., Ogle, K., Poulter, B., Pugh, T. A. M., Seidl, R., ... Xu, C. (2020). Pervasive shifts in forest dynamics in a changing world. *Science*, 368(6494), 10. <https://doi.org/10.1126/science.aaz9463>

- Meglécz, E., Costedoat, C., Dubut, V., Gilles, A., Malausa, T., Pech, N., & Martin, J.-F. (2010). QDD : A user-friendly program to select microsatellite markers and design primers from large sequencing projects. *Bioinformatics*, 26(3), 403-404. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp670>
- Mercader, R. J., Siegert, N. W., Liebhold, A. M., & McCullough, D. G. (2009). Dispersal of the emerald ash borer, *Agrilus planipennis*, in newly-colonized sites. *Agricultural and Forest Entomology*, 11(4), 421-424. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2009.00451.x>
- METEO FRANCE. (2016). *Bilan climatique de l'année 2016* (p. 20). <https://meteofrance.fr/sites/meteofrance.fr/files/files/editorial/Bilan%20annuel%20complet%202016.pdf>
- METEO FRANCE. (2017). *Bilan climatique de l'année 2017* (p. 19). <https://meteofrance.fr/sites/meteofrance.fr/files/files/editorial/Bilan-climatique-definitif-annee2017-V2.pdf>
- METEO FRANCE. (2019). *Bilan climatique de l'année 2019 sur la France métropolitaine* (p. 26). <https://meteofrance.fr/sites/meteofrance.fr/files/files/editorial/Bilan-climatique-annee2019.pdf>
- METEO FRANCE. (2021). *Bilan climatique de l'année 2021 sur la France métropolitaine—1e partie* (p. 24). [https://meteofrance.fr/sites/meteofrance.fr/files/files/editorial/1\\_Bilan\\_annuel\\_2021\\_200122.pdf](https://meteofrance.fr/sites/meteofrance.fr/files/files/editorial/1_Bilan_annuel_2021_200122.pdf)
- Mezei, P., Grodzki, W., Blaženec, M., Škvarenina, J., Brandýšová, V., & Jakuš, R. (2014). Host and site factors affecting tree mortality caused by the spruce bark beetle (*Ips typographus*) in mountainous conditions. *Forest Ecology and Management*, 331, 196-207. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.07.031>
- Michez, D., Rasmont, P., Terzo, M., & Vereecken, N. (2019). *Hymenoptera of Europe*. NAP Editions.
- Milam, J., Cunningham-Minnick, M., Roberts, H. P., Buelow, C., & King, D. I. (2022). The contribution of canopy samples to assessments of forestry effects on native bees. *Conservation Science and Practice*, 4(6). <https://doi.org/10.1111/csp2.12690>
- Millar, C. I., & Stephenson, N. L. (2015). Temperate forest health in an era of emerging megadisturbance. *Science*, 349(6250), 823-826.
- Millennium Ecosystem Assessment. (2005). Forest and woodland systems. *Ecosystems and Human Well-being: Current State and Trends*, 1, 587-614.
- Milligan, R. H. (1966). *Overseas wood-and bark-boring insects intercepted at New Zealand ports* (Technical Paper 13; p. 61). Forest Research Institute, New Zealand Forest Service.
- Minter, M., Pearson, A., Lim, K. S., Wilson, K., Chapman, J. W., & Jones, C. M. (2018). The tethered flight technique as a tool for studying life-history strategies associated with migration in insects : Tethered flight for studying insect movement. *Ecological Entomology*, 43(4), 397-411. <https://doi.org/10.1111/een.12521>
- Mitroiu, M.-D., & Koutsoukos, E. (2023). *Perilampus neglectus* and other neglected species : New records of Palaearctic Perilampidae (Hymenoptera, Chalcidoidea), with a key to European species of *Perilampus*. *Journal of Hymenoptera Research*, 96, 57-99. <https://doi.org/10.3897/jhr.96.83235>
- Moraal, L. G., & Hilszczanski, J. (2000). The oak buprestid beetle, *Agrilus biguttatus* (F.) (Col., Buprestidae), a recent factor in oak decline in Europe. *Journal of pest science*, 73, 134-138. <https://doi.org/10.1007/BF02956447>

- Moraglio, S. T., Corte, M., & Tavella, L. (2013). Occurrence and impact of *Agrilus* spp. And associated egg parasitoids in hazel groves of Northwest Italy. *Journal of Applied Entomology*, 137(10), 761-772. <https://doi.org/10.1111/jen.12057>
- Mori, A. S., Lertzman, K. P., & Gustafsson, L. (2017). Biodiversity and ecosystem services in forest ecosystems : A research agenda for applied forest ecology. *Journal of Applied Ecology*, 54(1), 12-27. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12669>
- Motten, A. F. (1986). Pollination Ecology of the Spring Wildflower Community of a Temperate Deciduous Forest. *Ecological Monographs*, 56(1), 21-42. <https://doi.org/10.2307/2937269>
- Muirhead, J. R., Leung, B., Van Overdijk, C., Kelly, D. W., Nandakumar, K., Marchant, K. R., & MacIsaac, H. J. (2006). Modelling local and long-distance dispersal of invasive emerald ash borer *Agrilus planipennis* (Coleoptera) in North America. *Diversity and Distributions*, 12(1), 71-79. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2006.00218.x>
- Müller, J., Hothorn, T., Yuan, Y., Seibold, S., Mitesser, O., Rothacher, J., Freund, J., Wild, C., Wolz, M., & Menzel, A. (2023). Weather explains the decline and rise of insect biomass over 34 years. *Nature*. <https://doi.org/10.1038/s41586-023-06402-z>
- Murphy, T. C., Gould, J. R., Van Driesche, R. G., & Elkinton, J. S. (2018). Interactions between woodpecker attack and parasitism by introduced parasitoids of the emerald ash borer. *Biological Control*, 122, 109-117. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2018.04.011>
- Nageleisen, L.-M. (1993). Les dépérissements d'essences feuillues en France. *Revue Forestière Française*, 6, 605. <https://doi.org/10.4267/2042/26462>
- Nageleisen, L.-M. (2008). *Actualité sur les dépérissements du « chêne »* (p. 7). Min. Agr. Pêche.
- Nageleisen, L.-M. (2018). *Guide de notation de l'aspect du houppier des arbres feuillus dans un contexte de dépérissement (Protocole Depeufeu)* (p. 18). Ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation, Département de la Santé des Forêts.
- Nageleisen, L.-M., Goudet, M., & Saintonge, F.-X. (2017). *Guide de notation simplifiée de l'aspect du houppier des arbres forestiers dans un contexte de dépérissement (protocole DEPERIS)* (p. 12). Ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation, Département de la Santé des Forêts.
- Nageleisen, L.-M., Saintonge, F.-X., Piou, D., & Riou-Nivert, P. (2010). *La santé des forêts : Maladies, insectes, accidents climatiques diagnostic et prévention*. Institut pour le développement forestier.
- Nakamura, A., Ashton, L. A., Scheffers, B. R., & Kitching, R. L. (2022). Editorial : Understanding patterns and mechanisms of forest canopy diversity and ecosystem functions in a changing world. *Frontiers in Forests and Global Change*, 5, 944981. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2022.944981>
- Nakamura, A., Kitching, R. L., Cao, M., Creedy, T. J., Fayle, T. M., Freiberg, M., Hewitt, C. N., Itioka, T., Koh, L. P., Ma, K., Malhi, Y., Mitchell, A., Novotny, V., Ozanne, C. M. P., Song, L., Wang, H., & Ashton, L. A. (2017). Forests and Their Canopies : Achievements and Horizons in Canopy Science. *Trends in Ecology & Evolution*, 32(6), 438-451. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.02.020>
- Naranjo, S. E. (2019). Assessing Insect Flight Behavior in the Laboratory : A Primer on Flight Mill Methodology and What Can Be Learned. *Annals of the Entomological Society of America*, 112(3), 182-199. <https://doi.org/10.1093/aesa/say041>
- Ngo, H. T., Gibbs, J., Griswold, T., & Packer, L. (2013). Evaluating bee (Hymenoptera : Apoidea) diversity using Malaise traps in coffee landscapes of Costa Rica. *The Canadian Entomologist*, 145(4), 435-453. <https://doi.org/10.4039/tce.2013.16>

- Nieto, A., Roberts, S. P. M., Kemp, J., Rasmont, P., Kuhlmann, M., García Criado, M., Biesmeijer, J. C., Bogusch, P., Dathe, H. H., & De la Rúa, P. (2014). *European red list of bees*. Publications Office.
- Nilssen, A. (1984). Long-range aerial dispersal of bark beetles and bark weevils (Coleoptera, Scolytidae and Curculionidae) in northern Finland. *Annales Entomologici Fennici*, 50(2), 37-42.
- Økland, B., Nikolov, C., Krokene, P., & Vakula, J. (2016). Transition from windfall- to patch-driven outbreak dynamics of the spruce bark beetle *Ips typographus*. *Forest Ecology and Management*, 363, 63-73. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.12.007>
- Oksanen, J., Simpson, G., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P., Hara, R., Solymos, P., STEVENS, H., Szöcs, E., Wagner, H., Barbour, M., Bedward, M., Bolker, B., Borcard, D., Carvalho, G., Chirico, M., De Cáceres, M., Durand, S., & Weedon, J. (2022). *Vegan community ecology package version 2.6-2 April 2022*.
- ONF. (2021, avril 9). *Tronçais : Les sécheresses cumulées depuis 3 ans laissent des marques*. Office national des forêts. <https://www.onf.fr/onf/+/b30::troncais-les-secheresses-cumulees-depuis-ans-laissent-des-marques.html>
- ONF. (2022, février 18). *Les forêts de nos territoires*. Office national des forêts. <https://www.onf.fr/onf/forets-et-espaces-naturels/+/20::les-forets-de-nos-territoires.html>
- Orlova-Bienkowskaja, M. J., & Belokobylskij, S. A. (2014). Discovery of the first European parasitoid of the emerald ash borer *Agrilus planipennis* (Coleoptera : Buprestidae). *European Journal of Entomology*, 111(4), 594-596. <https://doi.org/10.14411/eje.2014.061>
- Orlova-Bienkowskaja, M. J., Drovalenko, A. N., Zabaluev, I. A., Sazhnev, A. S., Peregudova, E. Y., Mazurov, S. G., Komarov, E. V., Struchaev, V. V., Martynov, V. V., Nikulina, T. V., & Bieńkowski, A. O. (2020). Current range of *Agrilus planipennis* Fairmaire, an alien pest of ash trees, in European Russia and Ukraine. *Annals of Forest Science*, 77(2), 29. <https://doi.org/10.1007/s13595-020-0930-z>
- Orlova-Bienkowskaja, M. J., & Volkovitsh, M. G. (2018). Are native ranges of the most destructive invasive pests well known? A case study of the native range of the emerald ash borer, *Agrilus planipennis* (Coleoptera: Buprestidae). *Biological Invasions*, 20(5), 1275-1286. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1626-7>
- Ozanne, C. M. P., Anhuf, D., Boulter, S. L., Keller, M., Kitching, R. L., Körner, C., Meinzer, F. C., Mitchell, A. W., Nakashizuka, T., Dias, P. L. S., Stork, N. E., Wright, S. J., & Yoshimura, M. (2003). Biodiversity Meets the Atmosphere : A Global View of Forest Canopies. *Science*, 301(5630), 183-186. <https://doi.org/10.1126/science.1084507>
- Park Williams, A., Allen, C. D., Macalady, A. K., Griffin, D., Woodhouse, C. A., Meko, D. M., Swetnam, T. W., Rauscher, S. A., Seager, R., Grissino-Mayer, H. D., Dean, J. S., Cook, E. R., Gangodagamage, C., Cai, M., & McDowell, N. G. (2013). Temperature as a potent driver of regional forest drought stress and tree mortality. *Nature Climate Change*, 3(3), 292-297. <https://doi.org/10.1038/nclimate1693>
- Peakall, R., & Smouse, P. E. (2006). GENALEX 6 : Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes*, 6(1), 288-295. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2005.01155.x>
- Pederson, H., & Jørum, P. (2009). The jewel beetle *Agrilus biguttatus* (Fabricius, 1777) found in Denmark (Coleoptera, Buprestidae). *Entomologiske Meddelelser*, 77, 19-26.
- Perlík, M., Kraus, D., Bußler, H., Neudam, L., Pietsch, S., Mergner, U., Seidel, D., Sebek, P., & Thorn, S. (2023). Canopy openness as the main driver of aculeate Hymenoptera and saproxylic beetle

- diversity following natural disturbances and salvage logging. *Forest Ecology and Management*, 540, 121033. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.121033>
- Petit, R. J., Aguinagalde, I., De Beaulieu, J.-L., Bittkau, C., Brewer, S., Cheddadi, R., Ennos, R., Fineschi, S., Grivet, D., Lascoux, M., Mohanty, A., Müller-Starck, G., Demesure-Musch, B., Palmé, A., Martín, J. P., Rendell, S., & Vendramin, G. G. (2003). Glacial Refugia : Hotspots But Not Melting Pots of Genetic Diversity. *Science*, 300(5625), 1563-1565. <https://doi.org/10.1126/science.1083264>
- Petit, R. J., Brewer, S., Bordács, S., Burg, K., Cheddadi, R., Coart, E., Cottrell, J., Csaikl, U. M., Van Dam, B., Deans, J. D., Espinel, S., Fineschi, S., Finkeldey, R., Glaz, I., Goicoechea, P. G., Jensen, J. S., König, A. O., Lowe, A. J., Madsen, S. F., ... Kremer, A. (2002). Identification of refugia and post-glacial colonisation routes of European white oaks based on chloroplast DNA and fossil pollen evidence. *Forest Ecology and Management*, 156(1-3), 49-74. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00634-X](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00634-X)
- Petrice, T. R., & Haack, R. A. (2015). Comparison of different trap colors and types for capturing adult *Agrilus* (Coleoptera : Buprestidae) and other buprestids. *The Great Lakes Entomologist*, 48(1 & 2), 4.
- Pineau, X. (2017). *Influence of intraspecific competition, natural enemies, and temperature on the modulation of the outbreaks of Ips sexdentatus (Börner)*.
- Plewa, R., Jaworski, T., Hilszczański, J., & Horák, J. (2017). Investigating the biodiversity of the forest strata : The importance of vertical stratification to the activity and development of saproxylic beetles in managed temperate deciduous forests. *Forest Ecology and Management*, 402, 186-193. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.07.052>
- Potts, S. G., Biesmeijer, J. C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., & Kunin, W. E. (2010). Global pollinator declines : Trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(6), 345-353. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.01.007>
- Prudhomme, J.-C. (2010). Les Richards prospèrent en Rhône-Alpes... *Publications de la Société Linnéenne de Lyon*, 2(1), 178-180.
- Pucci, T. (2008). A Comparison of the Parasitic Wasps (Hymenoptera) at Elevated Versus Ground Yellow Pan Traps in a Beech-Maple Forest. *Journal of Hymenoptera Research*, 17(1), 116-123.
- Putman, A. I., & Carbone, I. (2014). Challenges in analysis and interpretation of microsatellite data for population genetic studies. *Ecology and Evolution*, 4(22), 4399-4428. <https://doi.org/10.1002/ece3.1305>
- R Core Team. (2021). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Ranger, C. M., Schultz, P. B., Frank, S. D., & Reding, M. E. (2019). Freeze stress of deciduous trees induces attacks by opportunistic ambrosia beetles. *Agricultural and Forest Entomology*, 21(2), 168-179. <https://doi.org/10.1111/afe.12317>
- Ranius, T. (2006). Measuring the dispersal of saproxylic insects : A key characteristic for their conservation. *Population Ecology*, 48(3), 177-188. <https://doi.org/10.1007/s10144-006-0262-3>
- Rappa, N. J., Staab, M., Ruppert, L.-S., Frey, J., Bauhus, J., & Klein, A.-M. (2023). Structural elements enhanced by retention forestry promote forest and non-forest specialist bees and wasps. *Forest Ecology and Management*, 529, 120709. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120709>
- Rassati, D., Marini, L., Marchioro, M., Rapuzzi, P., Magnani, G., Poloni, R., Di Giovanni, F., Mayo, P., & Sweeney, J. (2019). Developing trapping protocols for wood-boring beetles associated with

- broadleaf trees. *Journal of Pest Science*, 92(1), 267-279. <https://doi.org/10.1007/s10340-018-0984-y>
- Raymond, M., & Rousset, F. (1995). An Exact Test for Population Differentiation. *Evolution*, 49(6), 1280. <https://doi.org/10.2307/2410454>
- Redak, R. (2023). Introduction to and Importance of Insects. In J. D. Allison, T. D. Paine, B. Slippers, & M. J. Wingfield (Éds.), *Forest Entomology and Pathology* (p. 1-17). Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-031-11553-0\\_1](https://doi.org/10.1007/978-3-031-11553-0_1)
- Redilla, K. M., & McCullough, D. G. (2017). Species assemblage of buprestid beetles in four hardwood cover types in Michigan. *Canadian Journal of Forest Research*, 47(8), 1131-1139. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2016-0543>
- Reed, K., Denman, S., Leather, S. R., Forster, J., & Inward, D. J. G. (2018). The lifecycle of *Agrilus biguttatus* : The role of temperature in its development and distribution, and implications for Acute Oak Decline. *Agricultural and Forest Entomology*, 20(3), 334-346. <https://doi.org/10.1111/afe.12266>
- Renault, D., Angulo, E., Cuthbert, R. N., Haubrock, P. J., Capinha, C., Bang, A., Kramer, A. M., & Courchamp, F. (2022). The magnitude, diversity, and distribution of the economic costs of invasive terrestrial invertebrates worldwide. *Science of The Total Environment*, 835, 155391. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.155391>
- Reyer, C. P. O., Brouwers, N., Rammig, A., Brook, B. W., Epila, J., Grant, R. F., Holmgren, M., Langerwisch, F., Leuzinger, S., Lucht, W., Medlyn, B., Pfeifer, M., Steinkamp, J., Vanderwel, M. C., Verbeeck, H., & Vilella, D. M. (2015). Forest resilience and tipping points at different spatio-temporal scales : Approaches and challenges. *Journal of Ecology*, 103(1), 5-15. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12337>
- Rhainds, M., Kimoto, T., Galko, J., Nikolov, C., Ryall, K., Brodersen, G., & Webster, V. (2017). Survey tools and demographic parameters of Slovakian *Agrilus* associated with beech and poplar. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 162(3), 328-335. <https://doi.org/10.1111/eea.12546>
- Ribak, G., Barkan, S., & Soroker, V. (2017). The aerodynamics of flight in an insect flight-mill. *PLOS ONE*, 12(11), e0186441. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0186441>
- Rico-Gray, V., & Oliveira, P. S. (2008). *The ecology and evolution of ant-plant interactions*. University of Chicago Press.
- Rist, L., & Moen, J. (2013). Sustainability in forest management and a new role for resilience thinking. *Forest Ecology and Management*, 310, 416-427. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.08.033>
- Robinet, C., Imbert, C.-E., Rousselet, J., Sauvard, D., Garcia, J., Goussard, F., & Roques, A. (2012). Human-mediated long-distance jumps of the pine processionary moth in Europe. *Biological Invasions*, 14(8), 1557-1569. <https://doi.org/10.1007/s10530-011-9979-9>
- Robinet, C., & Roques, A. (2010). Direct impacts of recent climate warming on insect populations. *Integrative Zoology*, 5(2), 132-142. <https://doi.org/10.1111/j.1749-4877.2010.00196.x>
- Rodriguez-Soana, C. R., Miller, J. R., Poland, T. M., Kuhn, T. M., Otis, G. W., Turk, T., & Ward, D. L. (2007). Behaviors of Adult *Agrilus planipennis* (Coleoptera : Buprestidae). *The Great Lakes Entomologist*, 40(1 & 2). <https://doi.org/10.22543/0090-0222.2168>
- Rokas, A., Atkinson, R. J., Brown, G. S., West, S. A., & Stone, G. N. (2001). Understanding patterns of genetic diversity in the oak gallwasp *Biorhiza pallida* : Demographic history or a *Wolbachia* selective sweep? *Heredity*, 87(3), 294-304. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2540.2001.00872.x>
- Rol, R. (1951). Le dépérissement des chênes. *Revue Forestière Française*.

- Romey, W. L., Ascher, J. S., Powell, D. A., & Yanek, M. (2007). Impacts of Logging on Midsummer Diversity of Native Bees (Apoidea) in a Northern Hardwood Forest. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 80(4), 327-338. [https://doi.org/10.2317/0022-8567\(2007\)80\[327:IOLOMD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2317/0022-8567(2007)80[327:IOLOMD]2.0.CO;2)
- Roques, A., Auger-Rozenberg, M.-A., Blackburn, T. M., Garnas, J., Pyšek, P., Rabitsch, W., Richardson, D. M., Wingfield, M. J., Liebhold, A. M., & Duncan, R. P. (2016). Temporal and interspecific variation in rates of spread for insect species invading Europe during the last 200 years. *Biological Invasions*, 18(4), 907-920. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1080-y>
- Rouault, G., Candau, J.-N., Lieutier, F., Nageleisen, L.-M., Martin, J.-C., & Warzée, N. (2006). Effects of drought and heat on forest insect populations in relation to the 2003 drought in Western Europe. *Annals of Forest Science*, 63(6), 613-624. <https://doi.org/10.1051/forest:2006044>
- Rousset, F. (2008). genepop'007 : A complete re-implementation of the genepop software for Windows and Linux. *Molecular Ecology Resources*, 8(1), 103-106. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2007.01931.x>
- Roy, B. A., Alexander, H. M., Davidson, J., Campbell, F. T., Burdon, J. J., Sniezko, R., & Brasier, C. (2014). Increasing forest loss worldwide from invasive pests requires new trade regulations. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 12(8), 457-465. <https://doi.org/10.1890/130240>
- Roy, H. E., Pauchard, A., Stoett, P., Renard Truong, T., Bacher, S., Galil, B. S., Hulme, P. E., Ikeda, T., Sankaran, K. V., McGeoch, M. A., Meyerson, L. A., Nuñez, M. A., Ordonez, A., Rahlao, S. J., Schwindt, E., Seebens, H., Sheppard, A. W., & Vandvik, V. (2023). *IPBES Invasive Alien Species Assessment : Summary for Policymakers* (Version 2). Zenodo. <https://doi.org/10.5281/ZENODO.7430692>
- Rozas, J., Ferrer-Mata, A., Sánchez-DelBarrio, J. C., Guirao-Rico, S., Librado, P., Ramos-Onsins, S. E., & Sánchez-Gracia, A. (2017). DnaSP 6 : DNA Sequence Polymorphism Analysis of Large Data Sets. *Molecular Biology and Evolution*, 34(12), 3299-3302. <https://doi.org/10.1093/molbev/msx248>
- Ruzzier, E., Haack, R. A., Curletti, G., Roques, A., Volkovitsh, M. G., & Battisti, A. (2023). Jewels on the go : Exotic buprestids around the world (Coleoptera, Buprestidae). *NeoBiota*, 84, 107-135. <https://doi.org/10.3897/neobiota.84.90829>
- Saintonge, F.-X., & Goudet, M. (2020). Situation sanitaire début 2020 de 52 massifs de chênes en forêt publique. *Département de la santé des forêts*, 5.
- Sallé, A., Binon, M., Saintonge, F.-X., & Bouget, C. (2022). Les buprestes : Entre menaces et richesses pour les forêts françaises. *Revue forestière française*, 73(5), 541-556. <https://doi.org/10.20870/revforfr.2021.7106>
- Sallé, A., Cours, J., Le Souchu, E., Lopez-Vaamonde, C., Pincebourde, S., & Bouget, C. (2021). Climate Change Alters Temperate Forest Canopies and Indirectly Reshapes Arthropod Communities. *Frontiers in Forests and Global Change*, 4, 8. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2021.710854>
- Sallé, A., Nageleisen, L.-M., & Lieutier, F. (2014). Bark and wood boring insects involved in oak declines in Europe : Current knowledge and future prospects in a context of climate change. *Forest Ecology and Management*, 328, 79-93. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.05.027>
- Sallé, A., Parmain, G., Nusillard, B., Pineau, X., Brousse, R., Fontaine-Guenel, T., Ledet, R., Vincent-Barbaroux, C., & Bouget, C. (2020). Forest decline differentially affects trophic guilds of canopy-dwelling beetles. *Annals of Forest Science*, 77(86), 21. <https://doi.org/10.1007/s13595-020-00990-w>



- Samaniego, L., Thober, S., Kumar, R., Wanders, N., Rakovec, O., Pan, M., Zink, M., Sheffield, J., Wood, E. F., & Marx, A. (2018). Anthropogenic warming exacerbates European soil moisture droughts. *Nature Climate Change*, 8(5), 421-426. <https://doi.org/10.1038/s41558-018-0138-5>
- Samways, M. J. (2015). Future-proofing insect diversity. *Current Opinion in Insect Science*, 12, 71-78. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2015.09.008>
- Sane, S. P. (2003). The aerodynamics of insect flight. *Journal of Experimental Biology*, 206(23), 4191-4208. <https://doi.org/10.1242/jeb.00663>
- Sardin, T., Micheneau, C., Nicolas, L., Claude, S., & François, D. (2022). Chêne sessile et chêne pédonculé face au changement climatique : Quels choix sylvicoles? *Rendez-vous Techniques de l'ONF*, 76, 18-25.
- Sarvary, M. A., Bloem, K. A., Bloem, S., Carpenter, J. E., Hight, S. D., & Dorn, S. (2008). *Diel Flight Pattern and Flight Performance of Cactoblastis cactorum (Lepidoptera : Pyralidae) Measured on a Flight Mill: Influence of Age, Gender, Mating Status, and Body Size* [Application/pdf]. <https://doi.org/10.3929/ETHZ-B-000422801>
- Sauvard, D., Imbault, V., & Darrouzet, É. (2018). Flight capacities of yellow-legged hornet (*Vespa velutina nigrithorax*, Hymenoptera : Vespidae) workers from an invasive population in Europe. *PLOS ONE*, 13(6). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0198597>
- Schaefer, L. (1949). *Les Buprestides de France : Tableaux analytiques des Coléoptères de la faune franco-rhénane, France, Rhénanie, Belgique, Hollande, Valais, Corse. Famille LVI* (Editions Scientifiques le Moul).
- Scheffer, M. (2009). *Critical transitions in nature and society*. Princeton University Press.
- Schroeder, H., & Degen, B. (2008). Genetic structure of the green oak leaf roller (*Tortrix viridana* L.) and one of its hosts, *Quercus robur* L. *Forest Ecology and Management*, 256(6), 1270-1279. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.06.051>
- Seebens, H., Blackburn, T. M., Dyer, E. E., Genovesi, P., Hulme, P. E., Jeschke, J. M., Pagad, S., Pyšek, P., Winter, M., Arianoutsou, M., Bacher, S., Blasius, B., Brundu, G., Capinha, C., Celesti-Grapow, L., Dawson, W., Dullinger, S., Fuentes, N., Jäger, H., ... Essl, F. (2017). No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nature Communications*, 8(1), 14435. <https://doi.org/10.1038/ncomms14435>
- Seibold, S., Bässler, C., Brandl, R., Büche, B., Szallies, A., Thorn, S., Ulyshen, M. D., & Müller, J. (2016). Microclimate and habitat heterogeneity as the major drivers of beetle diversity in dead wood. *Journal of Applied Ecology*, 53(3), 934-943. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12607>
- Seibold, S., Cadotte, M. W., MacIvor, J. S., Thorn, S., & Müller, J. (2018). The Necessity of Multitrophic Approaches in Community Ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 33(10), 754-764. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.07.001>
- Seibold, S., Gossner, M. M., Simons, N. K., Blüthgen, N., Müller, J., Ambarlı, D., Ammer, C., Bauhus, J., Fischer, M., Habel, J. C., Linsenmair, K. E., Nauss, T., Penone, C., Prati, D., Schall, P., Schulze, E.-D., Vogt, J., Wöllauer, S., & Weisser, W. W. (2019). Arthropod decline in grasslands and forests is associated with landscape-level drivers. *Nature*, 574(7780), 671-674. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1684-3>
- Seidl, R., Rammer, W., Jäger, D., & Lexer, M. J. (2008). Impact of bark beetle (*Ips typographus* L.) disturbance on timber production and carbon sequestration in different management strategies under climate change. *Forest Ecology and Management*, 256(3), 209-220. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.04.002>

- Seidl, R., Schelhaas, M.-J., & Lexer, M. J. (2011). Unraveling the drivers of intensifying forest disturbance regimes in Europe : drivers of forest disturbance intensification. *Global Change Biology*, 17(9), 2842-2852. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02452.x>
- Seidl, R., Thom, D., Kautz, M., Martin-Benito, D., Peltoniemi, M., Vacchiano, G., Wild, J., Ascoli, D., Petr, M., Honkaniemi, J., Lexer, M. J., Trotsiuk, V., Mairota, P., Svoboda, M., Fabrika, M., Nagel, T. A., & Reyer, C. P. O. (2017). Forest disturbances under climate change. *Nature Climate Change*, 7(6), 395-402. <https://doi.org/10.1038/nclimate3303>
- Selkoe, K. A., & Toonen, R. J. (2006). Microsatellites for ecologists : A practical guide to using and evaluating microsatellite markers. *Ecology Letters*, 9(5), 615-629. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00889.x>
- Senan, S., Kizhakayil, D., SASIKUMAR, B., & SHEEJA, T. E. (2014). Methods for development of microsatellite markers : An overview. *Notulae Scientia Biologicae*, 6(1), 1-13.
- Senf, C., Buras, A., Zang, C. S., Rammig, A., & Seidl, R. (2020). Excess forest mortality is consistently linked to drought across Europe. *Nature Communications*, 11(1), 6200. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-19924-1>
- Senf, C., Pflugmacher, D., Zhiqiang, Y., Sebald, J., Knorn, J., Neumann, M., Hostert, P., & Seidl, R. (2018). Canopy mortality has doubled in Europe's temperate forests over the last three decades. *Nature Communications*, 9(1), 4978. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-07539-6>
- Senf, C., Sebald, J., & Seidl, R. (2021). Increasing canopy mortality affects the future demographic structure of Europe's forests. *One Earth*, 4(5), 749-755. <https://doi.org/10.1016/j.oneear.2021.04.008>
- Senf, C., & Seidl, R. (2021). Persistent impacts of the 2018 drought on forest disturbance regimes in Europe. *Biogeosciences*, 18(18), 5223-5230. <https://doi.org/10.5194/bg-18-5223-2021>
- Serra, G., Maestrale, G. B., Tore, S., Casula, S., & Baratti, M. (2019). Host plant budburst and male-biased dispersal affect the genetic structure of the green oak leaf roller moth, *Tortrix viridana* (Lepidoptera : Tortricidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 127(1), 56-74. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blz010>
- Sheil, D., & Burslem, D. F. R. P. (2013). Defining and defending Connell's intermediate disturbance hypothesis : A response to Fox. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(10), 571-572. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.07.006>
- Simon, C., Frati, F., Beckenbach, A., Crespi, B., Liu, H., & Flook, P. (1994). Evolution, Weighting, and Phylogenetic Utility of Mitochondrial Gene Sequences and a Compilation of Conserved Polymerase Chain Reaction Primers. *Annals of the Entomological Society of America*, 87(6), 651-701. <https://doi.org/10.1093/aesa/87.6.651>
- Sircom, J., Arul Jothi, G., & Pinksen, J. (2018). Monitoring bee populations : Are eusocial bees attracted to different colours of pan trap than other bees? *Journal of Insect Conservation*, 22(3-4), 433-441. <https://doi.org/10.1007/s10841-018-0071-y>
- Skendžić, S., Zovko, M., Pajač Živković, I., Lešić, V., & Lemić, D. (2021). Effect of Climate Change on Introduced and Native Agricultural Invasive Insect Pests in Europe. *Insects*, 12(11), 985. <https://doi.org/10.3390/insects12110985>
- Skvarla, M., Smith, D., Fisher, D., & Dowling, A. (2016). Terrestrial arthropods of Steel Creek, Buffalo National River, Arkansas. II. Sawflies (Insecta : Hymenoptera: " Symphyta "). *Biodiversity Data Journal*, 4, e8830. <https://doi.org/10.3897/BDJ.4.e8830>

- Slippers, B., Hurley, B. P., & Wingfield, M. J. (2015). *Sirex* Woodwasp : A Model for Evolving Management Paradigms of Invasive Forest Pests. *Annual Review of Entomology*, *60*(1), 601-619. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-010814-021118>
- Smith, S. M., Islam, N., & Bellocq, M. I. (2012). Effects of single-tree selection harvesting on hymenopteran and saproxylic insect assemblages in the canopy and understory of northern temperate forests. *Journal of Forestry Research*, *23*(2), 275-284. <https://doi.org/10.1007/s11676-012-0253-5>
- Sobek, S., Tschardtke, T., Scherber, C., Schiele, S., & Steffan-Dewenter, I. (2009). Canopy vs. understory : Does tree diversity affect bee and wasp communities and their natural enemies across forest strata? *Forest Ecology and Management*, *258*(5), 609-615. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.04.026>
- Socolar, J. B., Gilroy, J. J., Kunin, W. E., & Edwards, D. P. (2016). How Should Beta-Diversity Inform Biodiversity Conservation? *Trends in Ecology & Evolution*, *31*(1), 67-80. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.11.005>
- Soininen, J., Heino, J., & Wang, J. (2018). A meta-analysis of nestedness and turnover components of beta diversity across organisms and ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*, *27*(1), 96-109. <https://doi.org/10.1111/geb.12660>
- Song, H., Buhay, J. E., Whiting, M. F., & Crandall, K. A. (2008). Many species in one : DNA barcoding overestimates the number of species when nuclear mitochondrial pseudogenes are coamplified. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *105*(36), 13486-13491. <https://doi.org/10.1073/pnas.0803076105>
- Southwood, T. R. E. (1961). The Number of Species of Insect Associated with Various Trees. *The Journal of Animal Ecology*, *30*(1), 1. <https://doi.org/10.2307/2109>
- Southwood, T. R. E., Wint, G. W., Kennedy, C. E., & Greenwood, S. R. (2005). The composition of the arthropod fauna of the canopies of some species of oak (*Quercus*). *European Journal of Entomology*, *102*(1), 65-72.
- Speight, M. C. D. (1989). *Saproxylic invertebrates and their conservation*. Council of Europe.
- Spinoni, J., Vogt, J. V., Naumann, G., Barbosa, P., & Dosio, A. (2018). Will drought events become more frequent and severe in Europe? *International Journal of Climatology*, *38*(4), 1718-1736. <https://doi.org/10.1002/joc.5291>
- Staab, M., Gossner, M. M., Simons, N. K., Achury, R., Ambarlı, D., Bae, S., Schall, P., Weisser, W. W., & Blüthgen, N. (2023). Insect decline in forests depends on species' traits and may be mitigated by management. *Communications Biology*, *6*(1), 338. <https://doi.org/10.1038/s42003-023-04690-9>
- Staab, M., Pufal, G., Tschardtke, T., & Klein, A. (2018). Trap nests for bees and wasps to analyse trophic interactions in changing environments—A systematic overview and user guide. *Methods in Ecology and Evolution*, *9*(11), 2226-2239. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13070>
- Stein, A., Gerstner, K., & Kreft, H. (2014). Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters*, *17*(7), 866-880. <https://doi.org/10.1111/ele.12277>
- Stephens, S. S., & Wagner, M. R. (2006). Using ground foraging ant (Hymenoptera : Formicidae) functional groups as bioindicators of forest health in northern Arizona ponderosa pine forests. *Environmental Entomology*, *35*(4), 937-949.

- Stone, A. C., Gehring, C. A., & Whitham, T. G. (2010). Drought negatively affects communities on a foundation tree: Growth rings predict diversity. *Oecologia*, *164*(3), 751-761. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1684-3>
- Stone, G. N., Atkinson, R. J., Brown, G., & Rokas, A. (2002). The population genetic consequences of range expansion : A review of pattern and process, and the value of oak gallwasps as a model system. *Biodiversity Science*, *10*(1), 80.
- Stone, G. N., Atkinson, R., Rokas, A., Csóka, G., & Nieves-Aldrey, J.-L. (2001). Differential success in northwards range expansion between ecotypes of the marble gallwasp *Andricuskollari* : A tale of two lifecycles. *Molecular Ecology*, *10*(3), 761-778. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.2001.01211.x>
- Stone, G. N., Schönrogge, K., Atkinson, R. J., Bellido, D., & Pujade-Villar, J. (2002). The population biology of oak gall wasps (Hymenoptera : Cynipidae). *Annual Review of Entomology*, *47*(1), 633-668.
- Storfer, A., Murphy, M. A., Evans, J. S., Goldberg, C. S., Robinson, S., Spear, S. F., Dezzani, R., Delmelle, E., Vierling, L., & Waits, L. P. (2007). Putting the 'landscape' in landscape genetics. *Heredity*, *98*(3), 128-142. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800917>
- Stork, N. E. (1988). Insect diversity : Facts, fiction and speculation\*. *Biological Journal of the Linnean Society*, *35*(4), 321-337. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1988.tb00474.x>
- Sturrock, R. N., Frankel, S. J., Brown, A. V., Hennon, P. E., Kliejunas, J. T., Lewis, K. J., Worrall, J. J., & Woods, A. J. (2011). Climate change and forest diseases : Climate change and forest diseases. *Plant Pathology*, *60*(1), 133-149. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2010.02406.x>
- Sun, H., Jia, F., Zhao, W., Zhou, Z., Li, C., Wang, J., & Yao, Y. (2022). Population Genetics Reveals That the Western Tianshan Mountains Populations of *Agrilus mali* (Coleoptera : Buprestidae) May Have Not been Recently Introduced. *Frontiers in Genetics*, *13*, 857866. <https://doi.org/10.3389/fgene.2022.857866>
- Taberlet, P., Fumagalli, L., Wust\_Saucy, A.-G., & C., J.-F. (1998). Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology*, *7*(4), 453-464. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1998.00289.x>
- Tausan, I., Dauber, J., Trica, M. R., & Marko, B. (2017). Succession in ant communities (Hymenoptera : Formicidae) in deciduous forest clear-cuts - an Eastern European case study. *European Journal of Entomology*, *114*, 92-100. <https://doi.org/10.14411/eje.2017.013>
- Taylor, R. A. J., Bauer, L. S., Poland, T. M., & Windell, K. N. (2010). Flight Performance of *Agrilus planipennis* (Coleoptera : Buprestidae) on a Flight Mill and in Free Flight. *Journal of Insect Behavior*, *23*(2), 128-148. <https://doi.org/10.1007/s10905-010-9202-3>
- Thomas, F. M. (2008). Recent advances in cause-effect research on oak decline in Europe. *CAB Rev Perspect Agric Vet Sci Nutr Nat Resour*, *3*(037), 1-12.
- Thomas, F. M., Blank, R., & Hartmann, G. (2002). Abiotic and biotic factors and their interactions as causes of oak decline in Central Europe. *Forest Pathology*, *32*(4-5), 277-307. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0329.2002.00291.x>
- Thomas, F. M., & Hartmann, G. (1996). Soil and tree water relations in mature oak stands of northern Germany differing in the degree of decline. *Annales des Sciences Forestières*, *53*(2-3), 697-720. <https://doi.org/10.1051/forest:19960247>
- Thorn, S., Bässler, C., Brandl, R., Burton, P. J., Cahall, R., Campbell, J. L., Castro, J., Choi, C.-Y., Cobb, T., Donato, D. C., Durska, E., Fontaine, J. B., Gauthier, S., Hebert, C., Hothorn, T., Hutto, R. L., Lee, E.-J., Leverkus, A. B., Lindenmayer, D. B., ... Müller, J. (2018). Impacts of salvage logging on

- biodiversity : A meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, 55(1), 279-289. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12945>
- Thorn, S., Chao, A., Georgiev, K. B., Müller, J., Bäessler, C., Campbell, J. L., Castro, J., Chen, Y.-H., Choi, C.-Y., Cobb, T. P., Donato, D. C., Durska, E., Macdonald, E., Feldhaar, H., Fontaine, J. B., Fornwalt, P. J., Hernández, R. M. H., Hutto, R. L., Koivula, M., ... Leverkus, A. B. (2020). Estimating retention benchmarks for salvage logging to protect biodiversity. *Nature Communications*, 11(1), 4762. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-18612-4>
- Tiberi, R., Ragazzi, A., Marianelli, L., Sabbatini, P., & Roversi, P. (2009). Insects and fungi involved in oak decline in Italy. *IOBC/Wprs Bull*, 25, 67-74.
- Trenberth, K. E., Jones, P. D., Ambenje, P., Bojariu, R., Easterling, D., Klein Tank, A., Parker, D., Rahimzadeh, F., Renwick, J. A., Rusticucci, M., & others. (2007). Observations. Surface and atmospheric climate change. Chapter 3. In *Climate change 2007 : The physical science basis. Contribution of Working Group 1 to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press.
- Tronquet, M. (Éd.). (2014). *Catalogue des Coléoptères de France* (R.A.R.E.).
- Trumbore, S., Brando, P., & Hartmann, H. (2015). Forest health and global change. *Science*, 349(6250), 814-818. <https://doi.org/10.1126/science.aac6759>
- Tylianakis, J. M., Didham, R. K., Bascompte, J., & Wardle, D. A. (2008). Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 11(12), 1351-1363. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01250.x>
- Ulyshen, M. D. (2011). Arthropod vertical stratification in temperate deciduous forests : Implications for conservation-oriented management. *Forest Ecology and Management*, 261(9), 1479-1489. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.01.033>
- Ulyshen, M. D. (2016). Wood decomposition as influenced by invertebrates : Invertebrates and wood decomposition. *Biological Reviews*, 91(1), 70-85. <https://doi.org/10.1111/brv.12158>
- Ulyshen, M. D., & Hanula, J. L. (2007). A Comparison of the Beetle (Coleoptera) Fauna Captured at Two Heights Above the Ground in a North American Temperate Deciduous Forest. *The American Midland Naturalist*, 158(2), 260-278. [https://doi.org/10.1674/0003-0031\(2007\)158\[260:ACOTBC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1674/0003-0031(2007)158[260:ACOTBC]2.0.CO;2)
- Ulyshen, M. D., & Horn, S. (2023). Declines of bees and butterflies over 15 years in a forested landscape. *Current Biology*, 33(7), 1346-1350.e3. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2023.02.030>
- Ulyshen, M. D., Pucci, T. M., & Hanula, J. L. (2011). The importance of forest type, tree species and wood posture to saproxylic wasp (Hymenoptera) communities in the southeastern United States. *Journal of Insect Conservation*, 15(4), 539-546. <https://doi.org/10.1007/s10841-010-9348-5>
- Ulyshen, M. D., Soon, V., & Hanula, J. L. (2010). On the vertical distribution of bees in a temperate deciduous forest. *Insect Conservation and Diversity*. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2010.00092.x>
- Ulyshen, M. D., Soon, V., & Hanula, J. L. (2011). Vertical Distribution and Seasonality of Predatory Wasps (Hymenoptera : Vespidae) in a Temperate Deciduous Forest. *Florida Entomologist*, 94(4), 1068-1070. <https://doi.org/10.1653/024.094.0450>
- Ulyshen, M. D., Urban-Mead, K. R., Dorey, J. B., & Rivers, J. W. (2023). Forests are critically important to global pollinator diversity and enhance pollination in adjacent crops. *Biological Reviews*, brv.12947. <https://doi.org/10.1111/brv.12947>

- Urban-Mead, K. R., Muñiz, P., Gillung, J., Espinoza, A., Fordyce, R., Dyke, M. van, McArt, S. H., & Danforth, B. N. (2021). Bees in the trees : Diverse spring fauna in temperate forest edge canopies. *Forest Ecology and Management*, 482, 118903. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118903>
- Urban-Mead, K. R., Van Dyke, M., Muñiz, P., Young, A. D., Danforth, B. N., & McArt, S. H. (2023). Early spring orchard pollinators spill over from resource-rich adjacent forest patches. *Journal of Applied Ecology*, 60(3), 553-564. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14350>
- USDA-APHIS. (2011). *New pest response guidelines : Exotic wood-boring and bark beetles*. USDA-APHIS-PPQ-EDP-Emergency Management Riverdale, Maryland, USA. [https://assets.ippc.int/static/media/uploads/resources/new\\_pest\\_response\\_guidelines\\_exotic\\_wood-boring\\_and\\_bark\\_beetles.pdf](https://assets.ippc.int/static/media/uploads/resources/new_pest_response_guidelines_exotic_wood-boring_and_bark_beetles.pdf)
- Vaca-Sánchez, M. S., Maldonado-López, Y., González-Rodríguez, A., Oyama, K., Fernandes, G. W., Fagundes, M., López-Barbosa, E. C., Aguilar-Peralta, J. S., & Cuevas-Reyes, P. (2021). Canopy arthropod diversity associated with *Quercus laurina* : Importance of an oak species diversity gradient on abundance, species richness and guild composition. *Journal of Insect Conservation*, 25(5-6), 859-874. <https://doi.org/10.1007/s10841-021-00352-5>
- Van Dam, W. A., Williams, R. N., & Taylor, R. A. J. (2000). Flight performance of some nitidulid beetles (Coleoptera) using a computer-monitored flight mill. *J. Agric. Urban Entomol.*, 17(3), 143-151.
- Van Dyck, H., & Baguette, M. (2005). Dispersal behaviour in fragmented landscapes : Routine or special movements? *Basic and Applied Ecology*, 6(6), 535-545. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2005.03.005>
- Vance, C. C., Smith, S. M., Malcolm, J. R., Huber, J., & Bellocq, M. I. (2007). Differences Between Forest Type and Vertical Strata in the Diversity and Composition of Hymenopteran Families and Mymarid Genera in Northeastern Temperate Forests. *Environmental Entomology*, 36(5), 1073-1083. [https://doi.org/10.1603/0046-225X\(2007\)36\[1073:DBFTAV\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0046-225X(2007)36[1073:DBFTAV]2.0.CO;2)
- Vansteenkiste, D., Tirry, L., Van Acker, J., & Stevens, M. (2004). Predispositions and symptoms of *Agilus* borer attack in declining oak trees. *Annals of Forest Science*, 61(8), 815-823. <https://doi.org/10.1051/forest:2004076>
- Vennetier, M. (2012). Changement climatique et dépérissements forestiers : Causes et conséquences. In *Changement climatique et modification forestière* (p. 50-60). CNRS. <https://hal.science/hal-00756083>
- Vilà, M., Basnou, C., Pyšek, P., Josefsson, M., Genovesi, P., Gollasch, S., Nentwig, W., Olenin, S., Roques, A., Roy, D., & Hulme, P. E. (2010). How well do we understand the impacts of alien species on ecosystem services? A pan-European, cross-taxa assessment. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 8(3), 135-144. <https://doi.org/10.1890/080083>
- Viljur, M., Abella, S. R., Adámek, M., Alencar, J. B. R., Barber, N. A., Beudert, B., Burkle, L. A., Cagnolo, L., Campos, B. R., Chao, A., Chergui, B., Choi, C., Cleary, D. F. R., Davis, T. S., Dechnik-Vázquez, Y. A., Downing, W. M., Fuentes-Ramirez, A., Gandhi, K. J. K., Gehring, C., ... Thorn, S. (2022). The effect of natural disturbances on forest biodiversity : An ecological synthesis. *Biological Reviews*, 97(5), 1930-1947. <https://doi.org/10.1111/brv.12876>
- Vincent, A., Tillier, P., Vincent-Barbaroux, C., Bouget, C., & Salle, A. (2020). Influence of forest decline on the abundance and diversity of Raphidioptera and Mecoptera species dwelling in oak canopies. *European Journal of Entomology*, 117, 372-379. <https://doi.org/10.14411/eje.2020.041>

- Vitasse, Y., & Rebetez, M. (2018). Unprecedented risk of spring frost damage in Switzerland and Germany in 2017. *Climatic Change*, 149(2), 233-246. <https://doi.org/10.1007/s10584-018-2234-y>
- Volkovitsh, M. G., Kovalev, A. V., & Orlova-Bienkowskaja, M. J. (2020). Current Distribution and Diagnostic Features of Two Potentially Invasive Asian Buprestid Species : *Agrilus mali* Matsumura and *A. fleischeri* Obenberger (Coleoptera: Buprestidae). *Insects*, 11(8), 493. <https://doi.org/10.3390/insects11080493>
- Volkovitsh, M. G., Orlova-Bienkowskaja, M. J., Kovalev, A. V., & Bieńkowski, A. O. (2019). An illustrated guide to distinguish emerald ash borer (*Agrilus planipennis*) from its congeners in Europe. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, cpz024. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpz024>
- Von Arx, G., Graf Pannatier, E., Thimonier, A., & Rebetez, M. (2013). Microclimate in forests with varying leaf area index and soil moisture : Potential implications for seedling establishment in a changing climate. *Journal of Ecology*, 101(5), 1201-1213. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12121>
- Wagner, D. L. (2020). Insect Declines in the Anthropocene. *Annual Review of Entomology*, 65(1), 457-480. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-011019-025151>
- Wales, P. J., Barfield, C. S., & Leppla, N. C. (1985). Simultaneous monitoring of flight and oviposition of individual velvetbean caterpillar moths. *Physiological Entomology*, 10(4), 467-472. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1985.tb00069.x>
- Wang, X.-Y., Yang, Z.-Q., Gould, J. R., Zhang, Y.-N., Liu, G.-J., & Liu, E. (2010). The Biology and Ecology of the Emerald Ash Borer, *Agrilus planipennis* , in China. *Journal of Insect Science*, 10(128), 1-23. <https://doi.org/10.1673/031.010.12801>
- Ward, N. L., & Masters, G. J. (2007). Linking climate change and species invasion : An illustration using insect herbivores. *Global Change Biology*, 13(8), 1605-1615. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01399.x>
- Washburn, J. O., & Cornell, H. V. (1981). Parasitoids, Patches, and Phenology : Their Possible Role in the Local Extinction of a Cynipid Gall Wasp Population. *Ecology*, 62(6), 1597-1607. <https://doi.org/10.2307/1941515>
- Weiss, M., Didham, R. K., Procházka, J., Schlaghamerský, J., Basset, Y., Odegaard, F., Tichechkin, A., Schmidl, J., Floren, A., Curletti, G., Aberlenc, H.-P., Bail, J., Barrios, H., Leponce, M., Medianero, E., Fagan, L. L., Corbara, B., & Cizek, L. (2019). Saproxylic beetles in tropical and temperate forests – A standardized comparison of vertical stratification patterns. *Forest Ecology and Management*, 444, 50-58. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.04.021>
- Wermelinger, B., Moretti, M., Duelli, P., Lachat, T., Pezzatti, G. B., & Obrist, M. K. (2017). Impact of windthrow and salvage-logging on taxonomic and functional diversity of forest arthropods. *Forest Ecology and Management*, 391, 9-18. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.01.033>
- Wickham, H. (2016). *ggplot2 : Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York. <https://ggplot2.tidyverse.org>
- Willig, M. R., Kaufman, D. M., & Stevens, R. D. (2003). Latitudinal gradients of biodiversity : Pattern, process, scale, and synthesis. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 273-309.
- Winfree, R., Aguilar, R., Vázquez, D. P., LeBuhn, G., & Aizen, M. A. (2009). A meta-analysis of bees' responses to anthropogenic disturbance. *Ecology*, 90(8), 2068-2076. <https://doi.org/10.1890/08-1245.1>

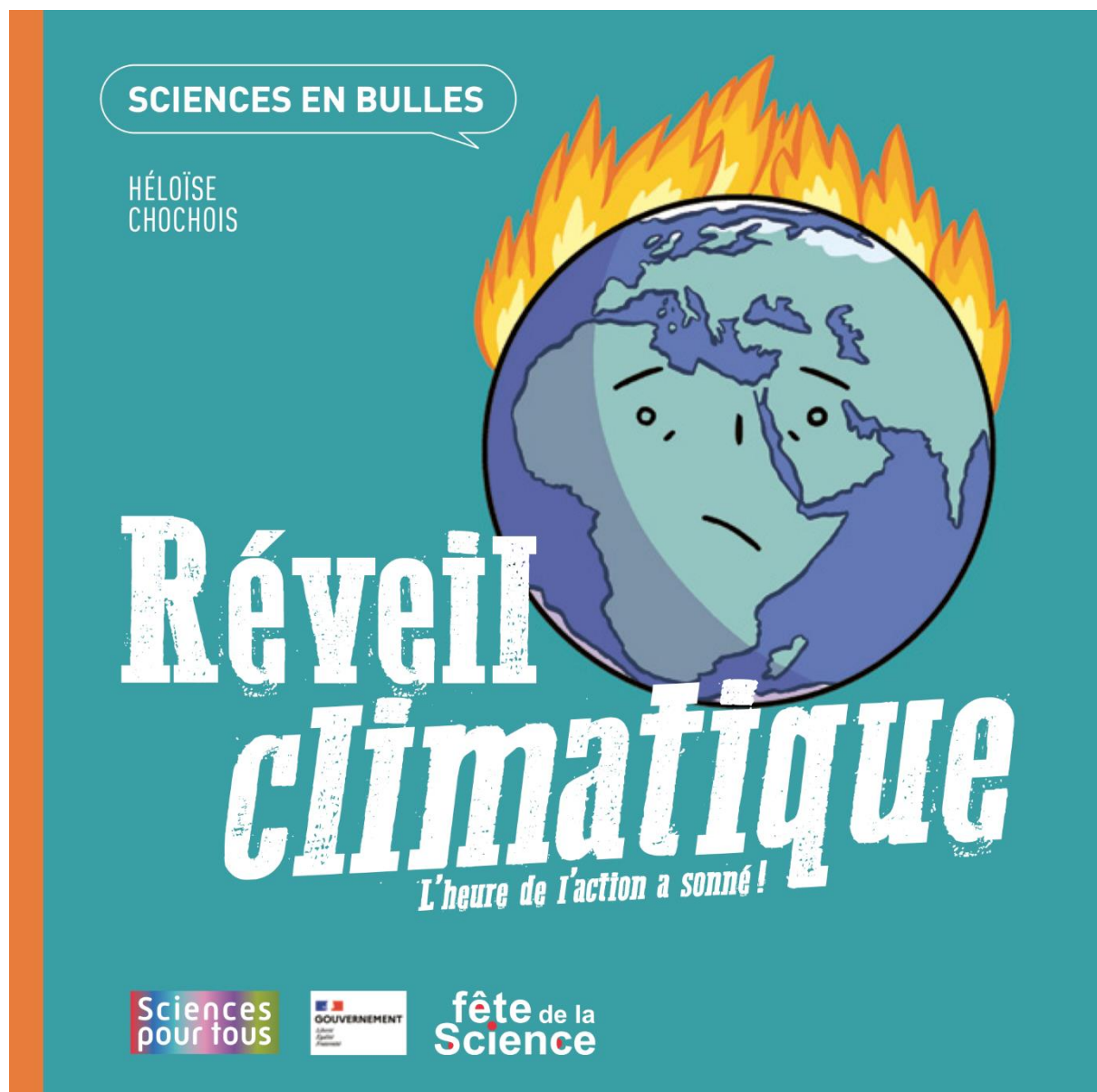
- Wu, Y., Trepanowski, N. F., Molongoski, J. J., Reagel, P. F., Lingafelter, S. W., Nadel, H., Myers, S. W., & Ray, A. M. (2017). Identification of wood-boring beetles (Cerambycidae and Buprestidae) intercepted in trade-associated solid wood packaging material using DNA barcoding and morphology. *Scientific Reports*, *7*(1), 40316. <https://doi.org/10.1038/srep40316>
- Yekwayo, I., Pryke, J. S., Gaigher, R., & Samways, M. J. (2018). Only multi-taxon studies show the full range of arthropod responses to fire. *PLOS ONE*, *13*(4), e0195414. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0195414>
- Yumoto, T. (1987). Pollination systems in a warm temperate evergreen broad-leaved forest on Yaku Island. *Ecological Research*, *2*(2), 133-145. <https://doi.org/10.1007/BF02346922>
- Zboralski, A., Vilarelle, M., Colombel, E., Tabone, E., & Vercken, E. (2016). Density-dependent dispersal in biological control agents : A reflexion on the side-effects of mass-rearing conditions. *BioControl*, *61*(1), 13-22. <https://doi.org/10.1007/s10526-015-9696-x>
- Zellweger, F., De Frenne, P., Lenoir, J., Vangansbeke, P., Verheyen, K., Bernhardt-Römermann, M., Baeten, L., Hédli, R., Berki, I., Brunet, J., Van Calster, H., Chudomelová, M., Decocq, G., Dirnböck, T., Durak, T., Heinken, T., Jaroszewicz, B., Kopecký, M., Máliš, F., ... Coomes, D. (2020). Forest microclimate dynamics drive plant responses to warming. *Science*, *368*(6492), 772-775. <https://doi.org/10.1126/science.aba6880>
- Zemlerová, V., Kozák, D., Mikoláš, M., Svitok, M., Bače, R., Smyčková, M., Buechling, A., Martin, M., Larrieu, L., Paillet, Y., Roibu, C.-C., Petritan, I. C., Čada, V., Ferenčík, M., Frankovič, M., Gloor, R., Hofmeister, J., Janda, P., Kameniar, O., ... Svoboda, M. (2023). Natural Disturbances are Essential Determinants of Tree-Related Microhabitat Availability in Temperate Forests. *Ecosystems*. <https://doi.org/10.1007/s10021-023-00830-8>
- Zhang, D.-X., & Hewitt, G. M. (2003). Nuclear DNA analyses in genetic studies of populations : Practice, problems and prospects. *Molecular Ecology*, *12*(3), 563-584. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2003.01773.x>
- Zohner, C. M., Mo, L., Renner, S. S., Svenning, J.-C., Vitasse, Y., Benito, B. M., Ordonez, A., Baumgarten, F., Bastin, J.-F., Sebald, V., Reich, P. B., Liang, J., Nabuurs, G.-J., de-Miguel, S., Alberti, G., Antón-Fernández, C., Balazy, R., Brändli, U.-B., Chen, H. Y. H., ... Crowther, T. W. (2020). Late-spring frost risk between 1959 and 2017 decreased in North America but increased in Europe and Asia. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *117*(22), 12192-12200. <https://doi.org/10.1073/pnas.1920816117>





Annexes

Annexe 1. Bande dessinée “Sciences en bulles : Réveil climatique”



# 1 LE PETIT PEUPLE DES CANOPÉES FACE À LA DÉGRADATION DES FORÊTS

Inutiles, les insectes ? Loin de là ! Dans les forêts, ces petites bêtes participent par exemple au cycle des nutriments (des échanges de matière nécessaires à la vie) et elles facilitent la décomposition du bois mort, qui sert d'habitat et de nourriture à une grande diversité d'organismes.

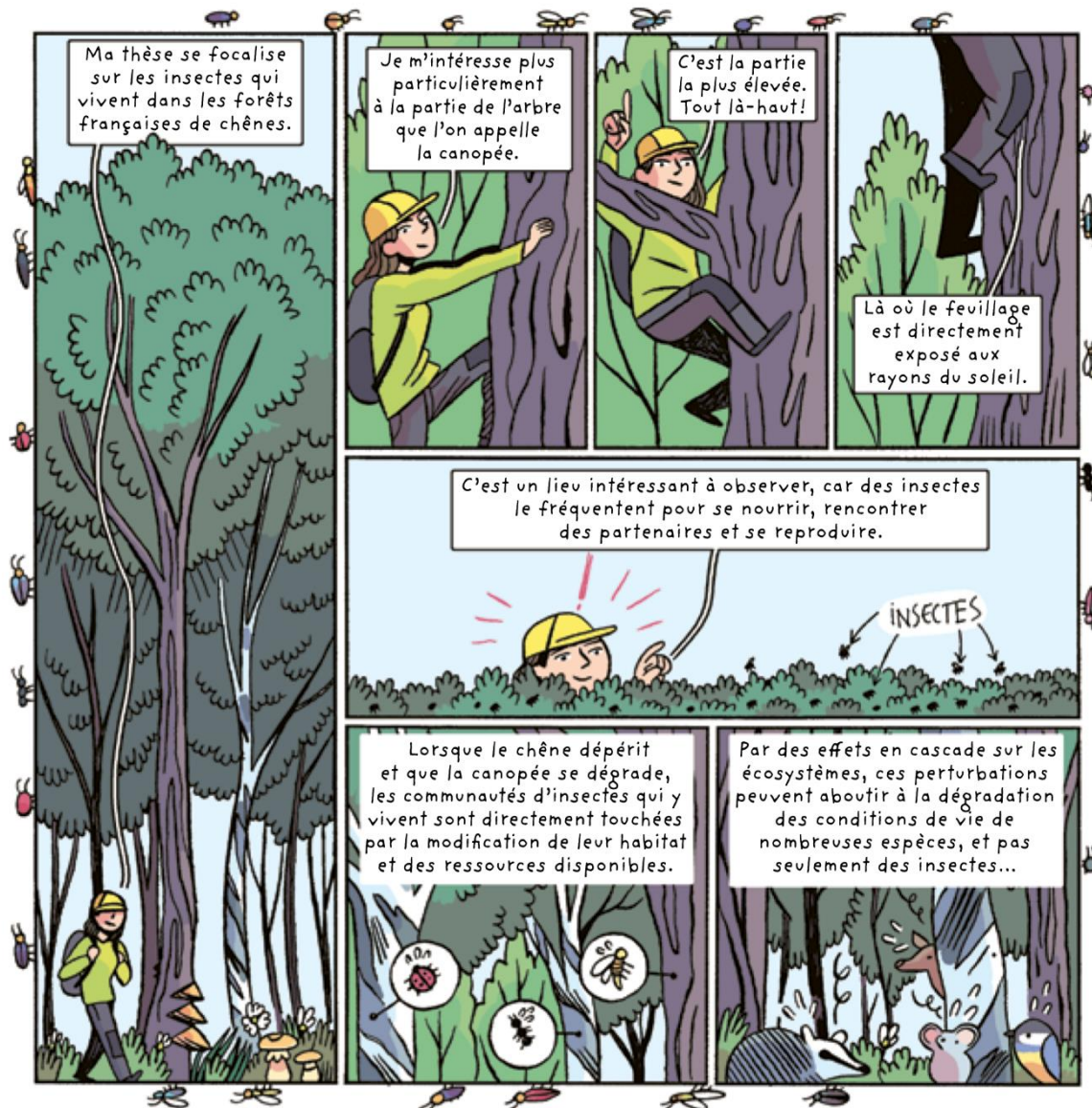
Malheureusement, les populations d'insectes diminuent, et certaines espèces sont en train de disparaître, car leurs habitats sont perturbés par le changement climatique. Dans les forêts européennes, notamment, de plus en plus d'arbres dépérissent : ils perdent leurs feuilles, et des branches meurent.

Mon travail consiste à étudier les communautés d'insectes qui vivent sur les chênes et à comprendre comment celles-ci se transforment lorsque les arbres dépérissent. Objectif : mieux les connaître pour mieux les protéger !

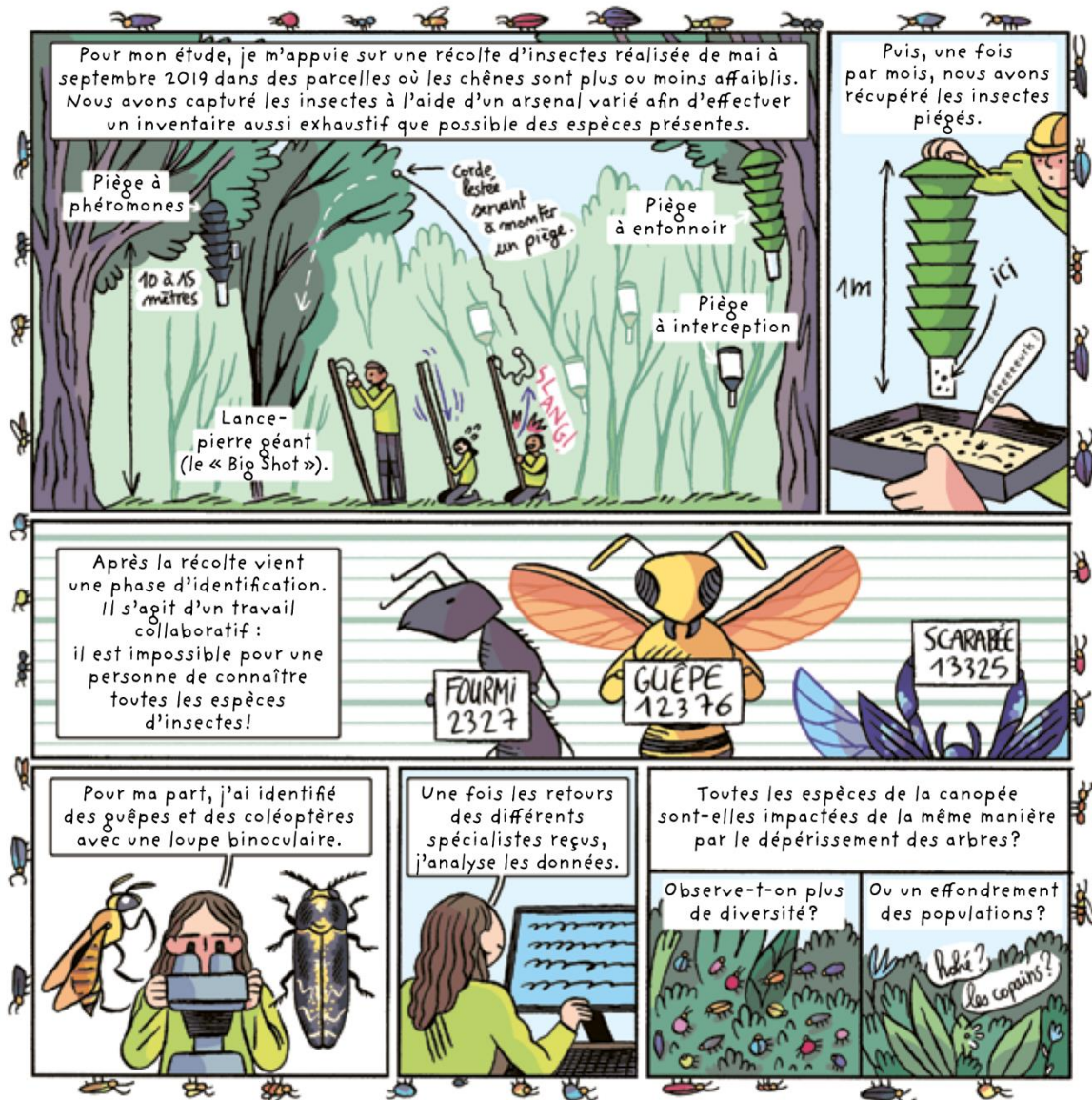
POUR ALLER PLUS LOIN

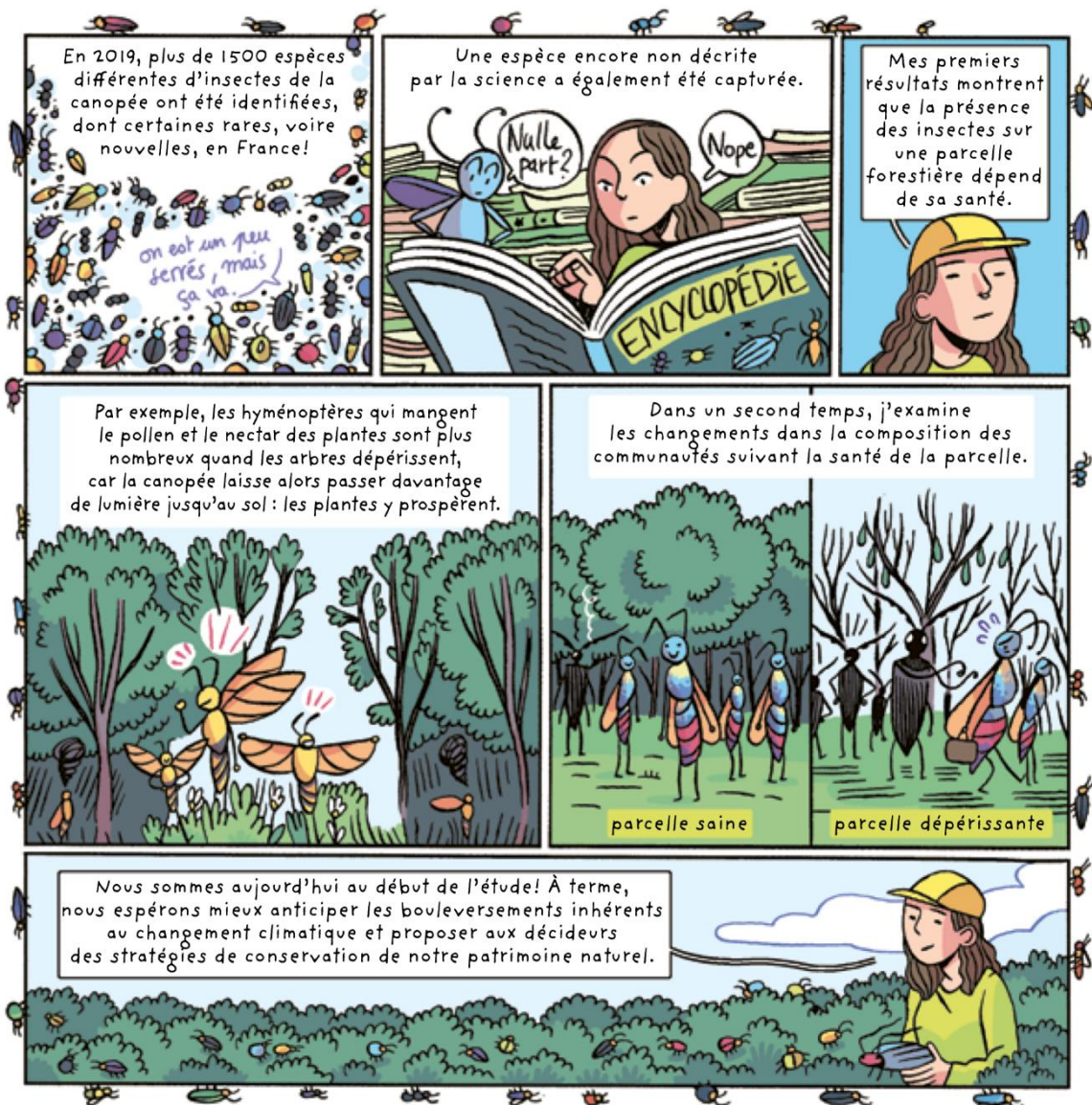


11



12 LE PETIT PEUPLE DES CANOPÉES FACE À LA DÉGRADATION DES FORÊTS







## Annexe 2. Extrait de l'article "Climate Change Alters Temperate Forest Canopies and Indirectly Reshapes Arthropod Communities"



# Climate Change Alters Temperate Forest Canopies and Indirectly Reshapes Arthropod Communities

Aurélien Sallé<sup>1\*</sup>, Jérémy Cours<sup>2</sup>, Elodie Le Souchu<sup>1</sup>, Carlos Lopez-Vaamonde<sup>3</sup>, Sylvain Pincebourde<sup>4</sup> and Christophe Bouget<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Laboratoire de Biologie des Ligneux et des Grandes Cultures, INRAE, Université d'Orléans, Orléans, France, <sup>2</sup> INRAE, UR EFNO, Domaine des Barres, Nogent-sur-Vernisson, France, <sup>3</sup> INRAE, URZF, Orléans, France, <sup>4</sup> Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte, UMR 7261, CNRS – Université de Tours, Tours, France

Global change challenges the adaptive potential of forests. Large-scale alterations of forest canopies have been reported across Europe, and further modifications are expected in response to the predicted changes in drought and windstorm regimes. Since forest canopies are dynamic interfaces between atmosphere and land surface, communities of canopy-dwelling insects are at the forefront of major changes in response to both direct and indirect effects of climate change. First, we briefly introduce the factors shaping arthropod communities in the canopy of temperate forests. Second, we cover the significant impacts of a forest decline on canopy structure and functioning, and more specifically its contrasted effects on insect microhabitats, trophic resources and forest microclimates. Deleterious effects may be expected for several guilds of leaf-dwelling insects. Nonetheless, a forest decline could also lead to transient or long-lasting resource pulses for other canopy-dwelling guilds, especially saproxylic species depending on deadwood substrates and tree-related microhabitats. The novel microclimates may also become more favorable for some particular groups of insects. We pinpoint current knowledge gaps and the technological locks that should be undone to improve our understanding of the canopy biotope and biodiversity in temperate forests. We highlight the need for integrative approaches to reveal the mechanisms at play. We call for cross-scale studies and long-term collaborative research efforts, involving different disciplines such as community and disturbance ecology, plant and insect ecophysiology, and thermal ecology, to better anticipate ongoing functional and conservation issues in temperate forest ecosystems.

**Keywords:** biodiversity, forest decline, drought, insect, biological conservation

## INTRODUCTION

Forest ecosystems worldwide are currently facing increasing levels of environmental stress, posing severe challenges to their adaptive capacity (Allen et al., 2010; Seidl et al., 2017). Biological invasions (Liebhold et al., 2017), land-use intensification (Seibold et al., 2019), and climate change (Seidl et al., 2017) lead to extended forest diebacks and declines worldwide (Allen et al., 2010). Drought and windstorms have been identified as major drivers of recent forest diebacks and declines in temperate Europe, either through their direct impacts on tree health and survival or by promoting large-scale outbreaks of opportunistic species (Carnicer et al., 2011; Sallé et al., 2014; Seidl et al., 2014, 2017; Biedermann et al., 2019; Senf et al., 2020). The frequency, intensity and spatial extent of both drought and windstorm

## OPEN ACCESS

### Edited by:

Akihiro Nakamura,  
Xishuangbanna Tropical Botanical  
Garden (CAS), China

### Reviewed by:

Carl Wardhaugh,  
New Zealand Forest Research  
Institute Limited (Scion), New Zealand  
Estefania Mico,  
University of Alicante, Spain

### \*Correspondence:

Aurélien Sallé  
aurelien.salle@univ-orleans.fr

### Specialty section:

This article was submitted to  
Forest Growth,  
a section of the journal  
Frontiers in Forests and Global  
Change

**Received:** 17 May 2021

**Accepted:** 21 July 2021

**Published:** 12 August 2021

### Citation:

Sallé A, Cours J, Le Souchu E,  
Lopez-Vaamonde C, Pincebourde S  
and Bouget C (2021) Climate Change  
Alters Temperate Forest Canopies  
and Indirectly Reshapes Arthropod  
Communities.  
Front. For. Glob. Change 4:710854.  
doi: 10.3389/ffgc.2021.710854





## Annexe 3. Extrait de l'article "Surviving in changing forests: abiotic disturbance legacy effects on arthropod communities of temperate forests"

Current Forestry Reports  
<https://doi.org/10.1007/s40725-023-00187-0>

FOREST ENTOMOLOGY (B CASTAGNEYROL, SECTION EDITOR)



### Surviving in Changing Forests: Abiotic Disturbance Legacy Effects on Arthropod Communities of Temperate Forests

J. Cours<sup>1,2,3</sup> · C. Bouget<sup>1</sup> · N. Barsoum<sup>4</sup> · J. Horák<sup>5,6</sup> · E. Le Souchu<sup>7</sup> · A. B. Leverkus<sup>8</sup> · S. Pincebourde<sup>9</sup> · S. Thorn<sup>10</sup> · A. Sallé<sup>7</sup>

Accepted: 10 April 2023  
 © The Author(s), under exclusive licence to Springer Nature Switzerland AG 2023

#### Abstract

**Purpose of Review** The increasing impact of droughts, wildfires and windstorms in temperate areas poses a significant challenge to the adaptation capacity of forests and their associated arthropod communities. Organisms, organic material, and environmental conditions occurring after disturbances, i.e. the disturbance legacies, shape arthropod communities during their transition from pre- to post-disturbance conditions. We describe the contribution of disturbance legacies to the organization of forest arthropod communities following droughts, wildfires, or windstorms. We also highlight how forest conditions, arthropod traits and post-disturbance management influence disturbance legacies and their impact on arthropod communities. **Recent Findings** Key disturbance legacies include surviving arthropods, micro-environmental legacies, and tree- and ground-related resources. Most of these are driven by canopy openness and tree condition. For arthropods, dispersal ability and other biological and demographic traits determine their vulnerability to disturbances, but also their capacity to colonize post-disturbance microhabitats, and withstand micro-environmental legacies. Dominant tree species and management strategies influence disturbance regimes and mediate the pattern of their legacies. Droughts, wildfires and windstorms have idiosyncratic effects on disturbance legacies, and arthropod taxa can have specific responses to legacies, making it difficult to predict the likely composition of post-disturbance arthropod communities.

**Summary** This review highlights a particular gap in our understanding of the effects of drought on forest arthropod communities and the need for more research in this area. In addition, a better understanding of how forest arthropod communities are altered by changes in disturbance regimes is urgently needed. Our goal is to foster an improved understanding of the role of disturbance legacies for forest arthropod communities in order to improve management decisions and promote the conservation of forest arthropod species.

**Keywords** Drought · Wildfire · Windstorm · Forest management · Microclimate · Trophic resources

This article is part of the Topical Collection on *Forest Entomology*

✉ A. Sallé  
[aurelien.salle@univ-orleans.fr](mailto:aurelien.salle@univ-orleans.fr)

<sup>1</sup> INRAE, UR EFNO, Domaine des Barres,  
 45290 Nogent-Sur-Vernisson, France

<sup>2</sup> Department of Biological and Environmental Science,  
 University of Jyväskylä, Jyväskylä, Finland

<sup>3</sup> School of Resource Wisdom, University of Jyväskylä,  
 Jyväskylä, Finland

<sup>4</sup> Forest Research, Alice Holt Lodge, Farnham GU10 4LH,  
 Surrey, UK

<sup>5</sup> Faculty of Forestry and Wood Sciences, Department  
 of Forest Protection and Entomology, Czech University  
 of Life Sciences Prague, Kamýcká 1176, 165 21 Prague,  
 Czech Republic

<sup>6</sup> Faculty of Science, University of Hradec Králové,  
 Rokitanského 62, 500 03 Hradec Králové, Czech Republic

<sup>7</sup> Laboratoire de Biologie des Ligneux et des Grandes  
 Cultures, INRAE, Université d'Orléans, 45067 Orléans,  
 France

<sup>8</sup> Department of Ecology, University of Granada, Granada,  
 Spain

<sup>9</sup> Institut de Recherche Sur la Biologie de L'Insecte, UMR  
 7261, CNRS, Université de Tours, 37200 Tours, France

<sup>10</sup> Hessian Agency for Nature Conservation, Environment  
 and Geology, Biodiversity Center, Europastrasse 10,  
 35394 Giessen, Germany

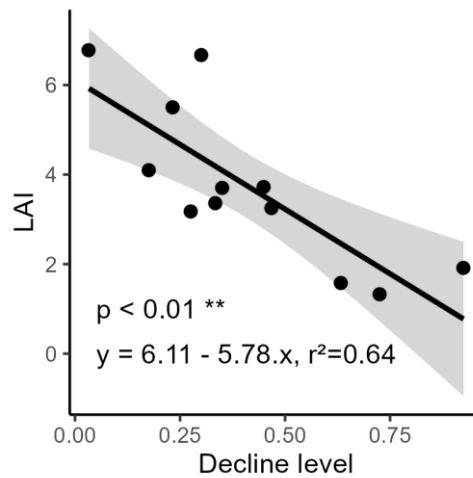
Published online: 08 May 2023

Springer

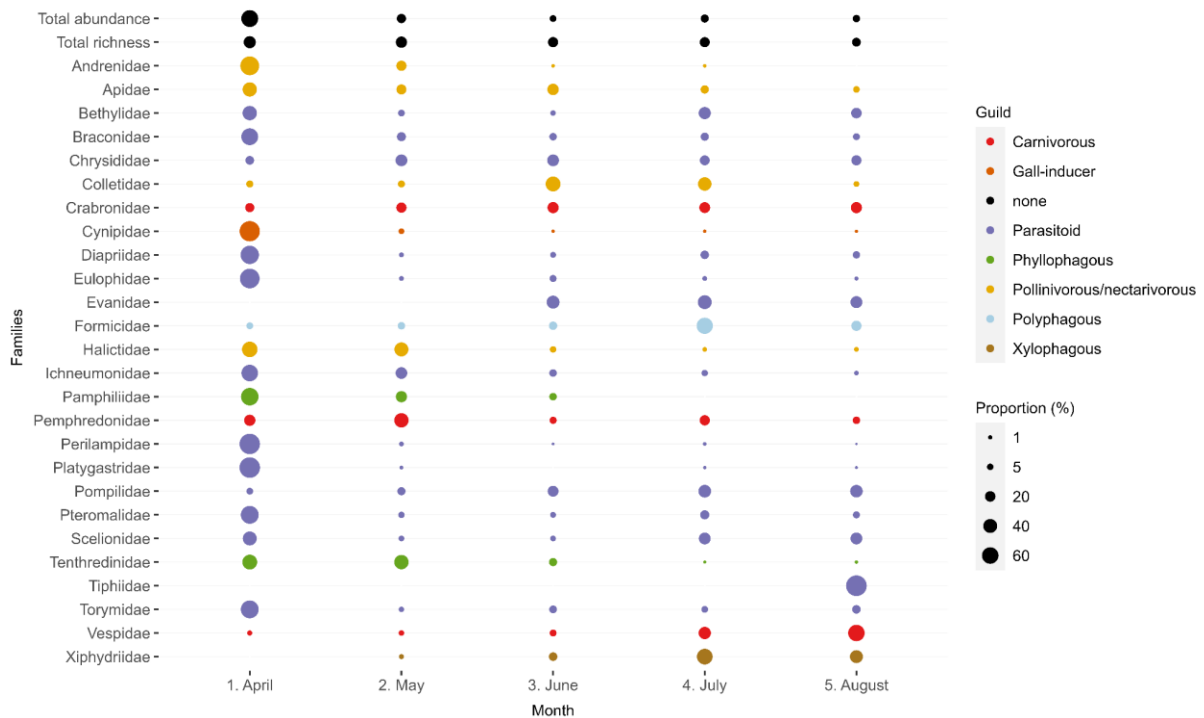


## Annexe 4. Supplementary material – Article “Responses of the hyper-diverse community of canopy-dwelling Hymenoptera to oak decline”

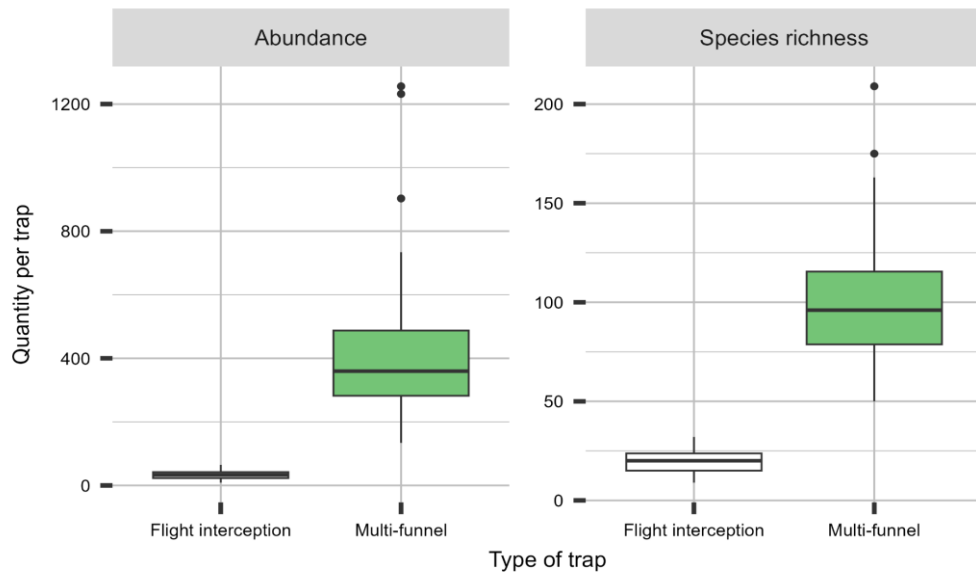
### SUPPLEMENTARY DATA – FIGURES



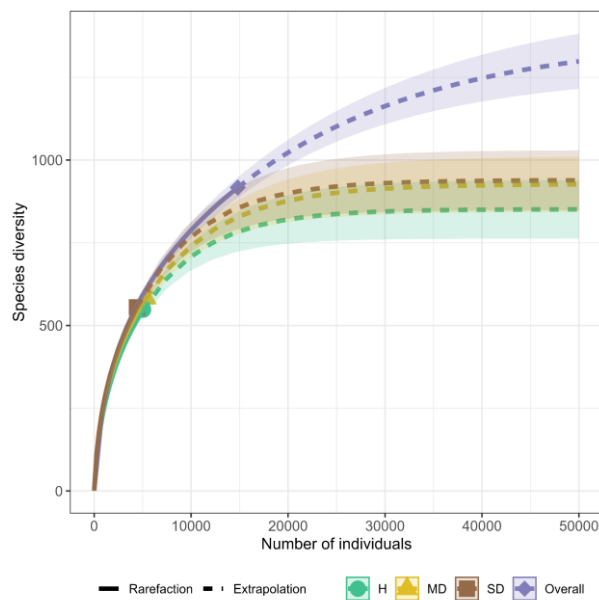
**Figure S1.** Relationship between mean stand Leaf Area Index (LAI) and tree decline rate at the stand scale.



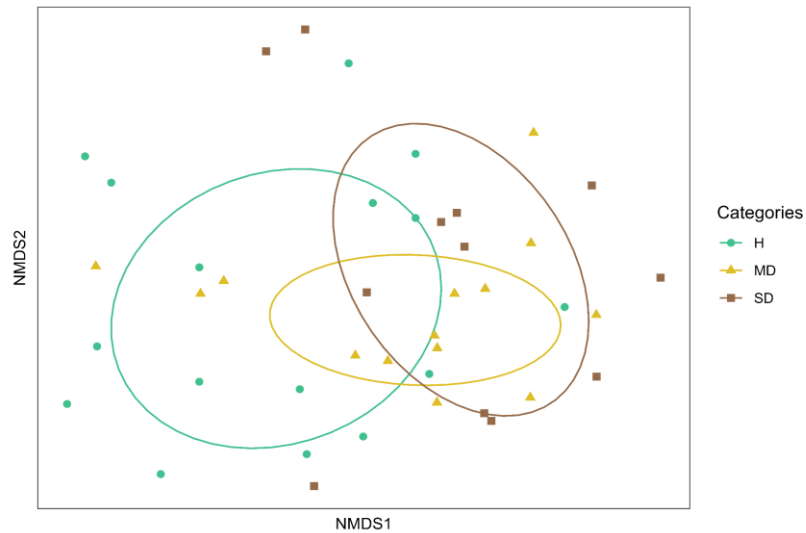
**Figure S2.** Seasonal activity (monthly relative proportion of individuals) of the Hymenoptera families dwelling in the canopy of the studied oak forests, arranged according to their dominant larval trophic guild. Only families with more than 30 individuals are shown.



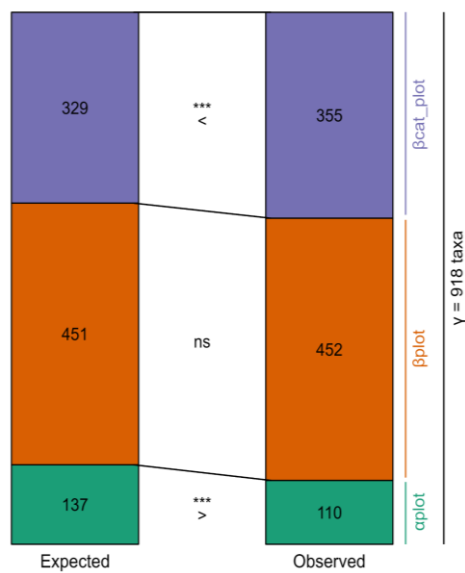
**Figure S3.** Mean abundance and species richness of Hymenoptera captured in transparent flight interception traps and in green multi-funnel traps.



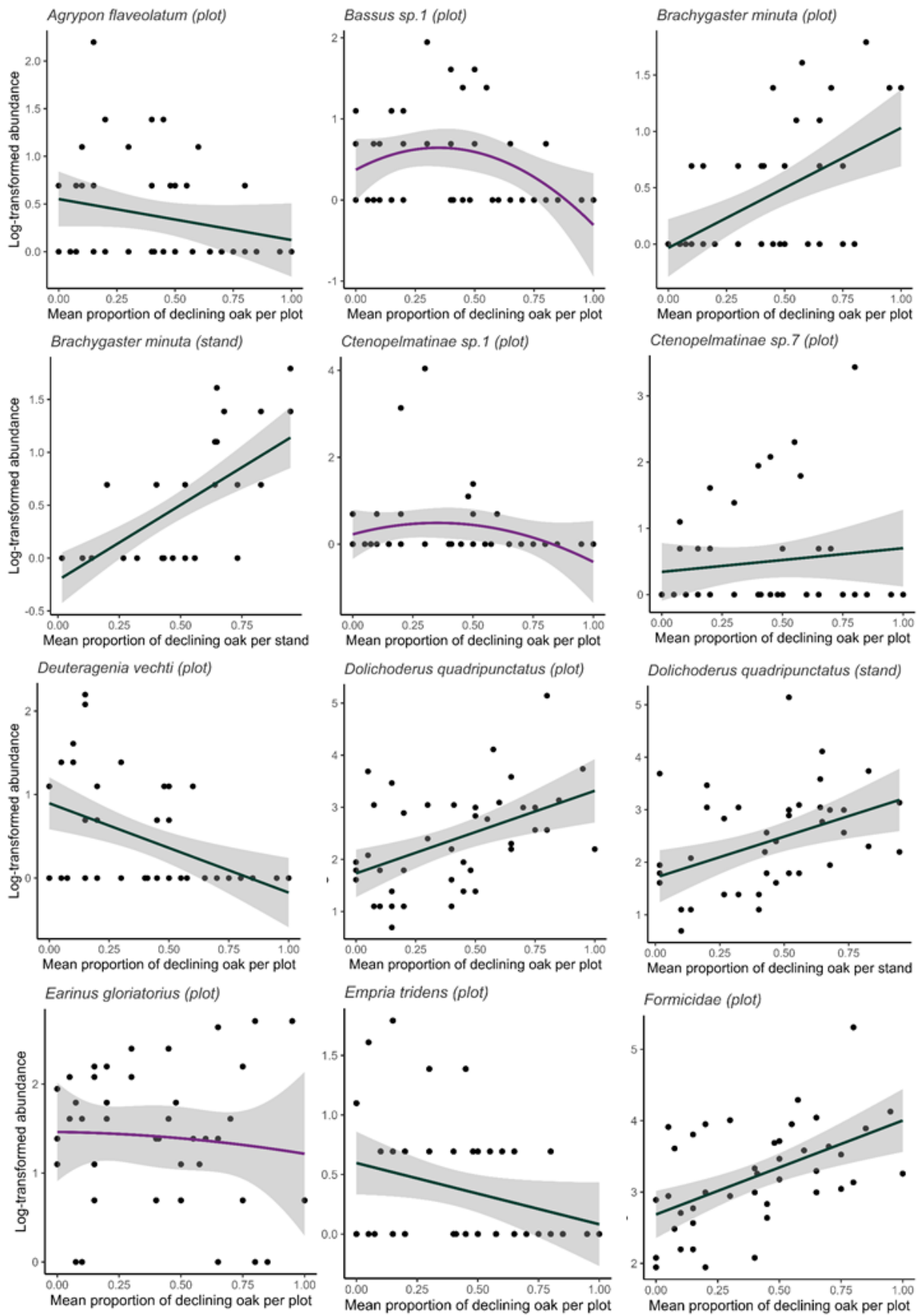
**Figure S4.** Rarefaction curves for the canopy-dwelling Hymenoptera from the three forests for 42 trees (= plot), sampled with green multi-funnel traps and flight interception traps. The overall community and the community by category of plot decline were tested separately. H = healthy plots, MD = moderately declining plots, SD = severely declining plots, Overall = all plots. See main text for details on decline categories.

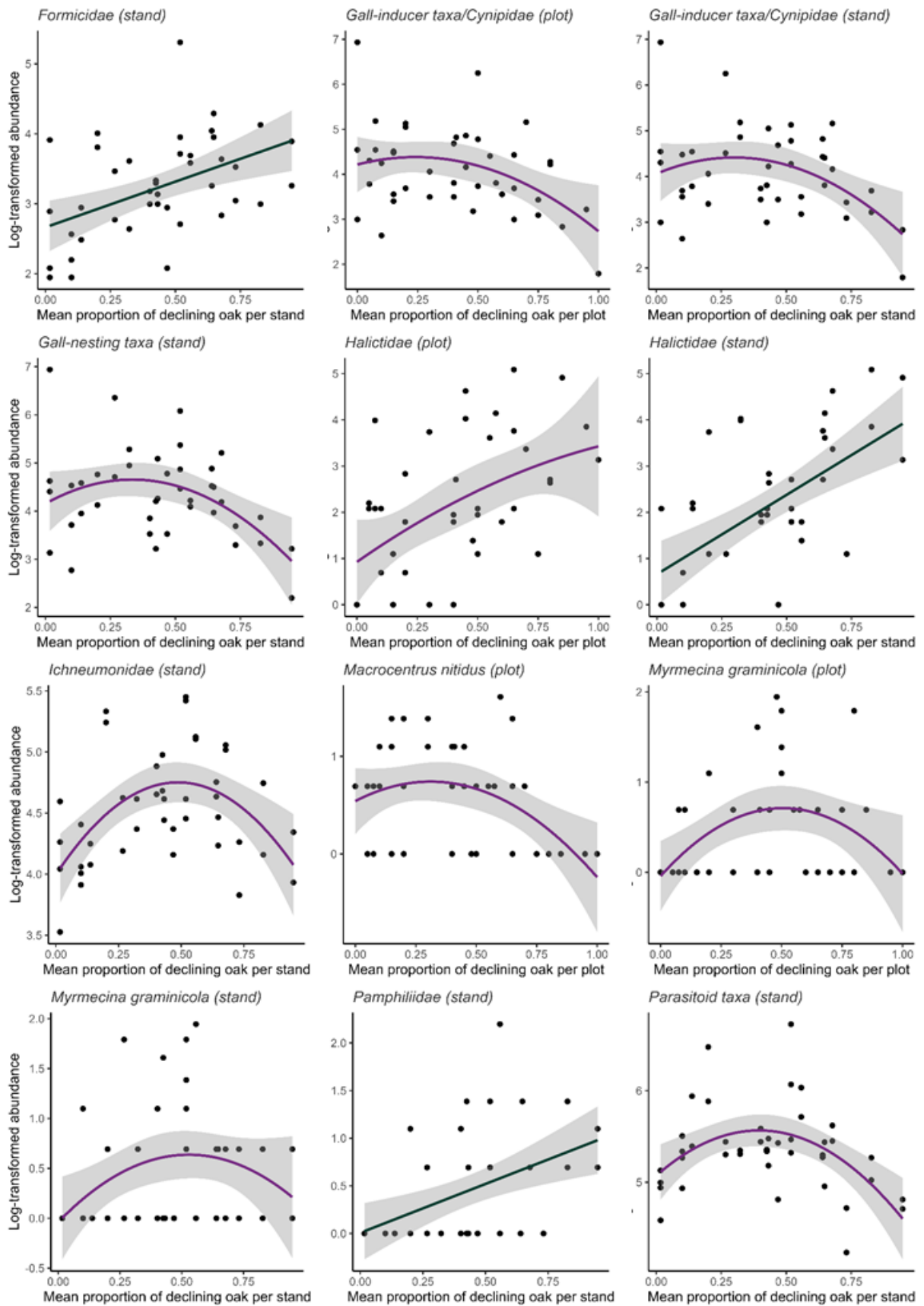


**Figure S5.** Non-metric MultiDimensional Scaling (NMDS) ordination ( $k = 3$ , stress = 0.18) of community composition per plot, grouped by plot decline category. H = healthy plots, MD = moderately declining plots, D = declining plots. Species with less than 10 individuals were removed from the analysis.

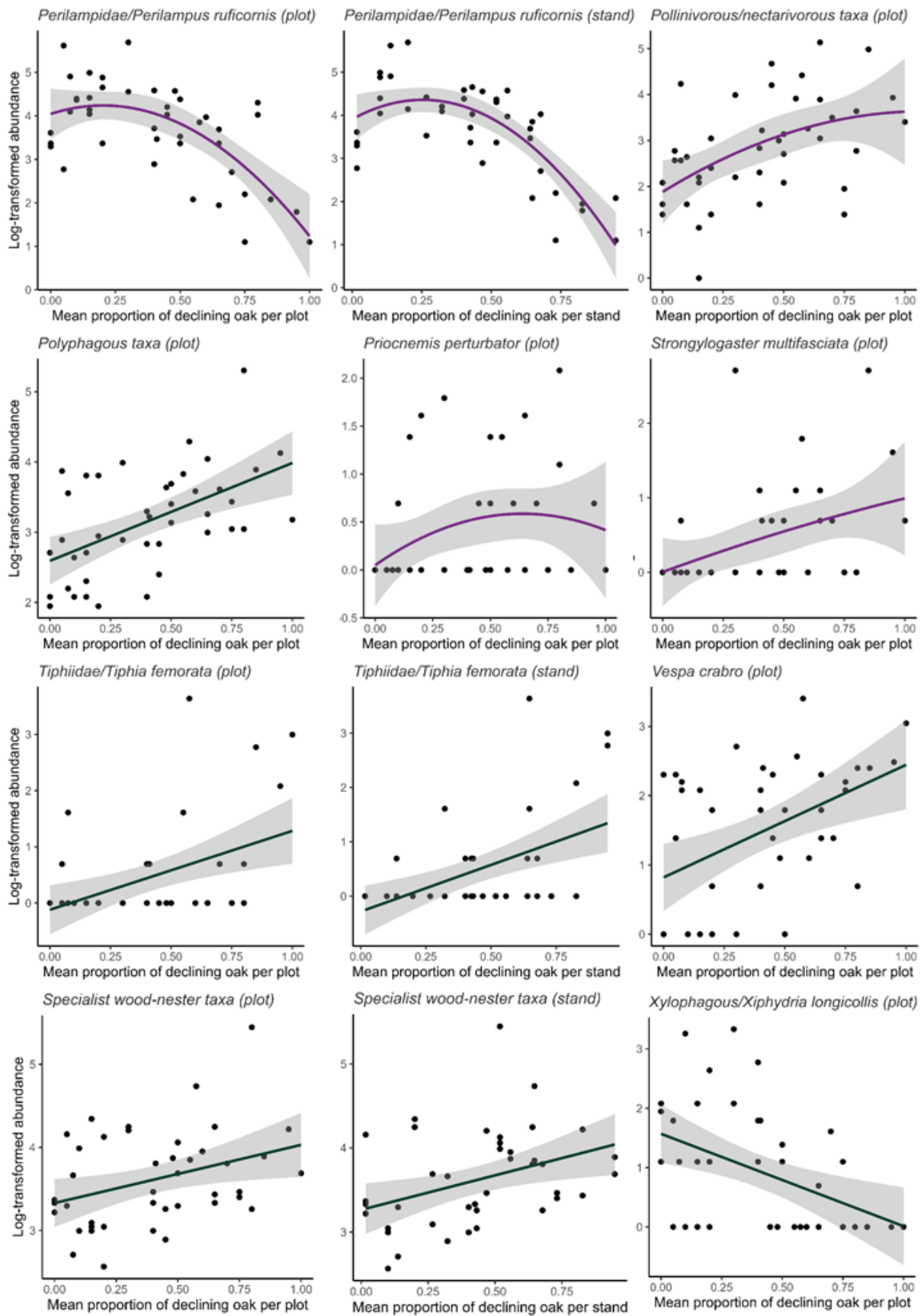


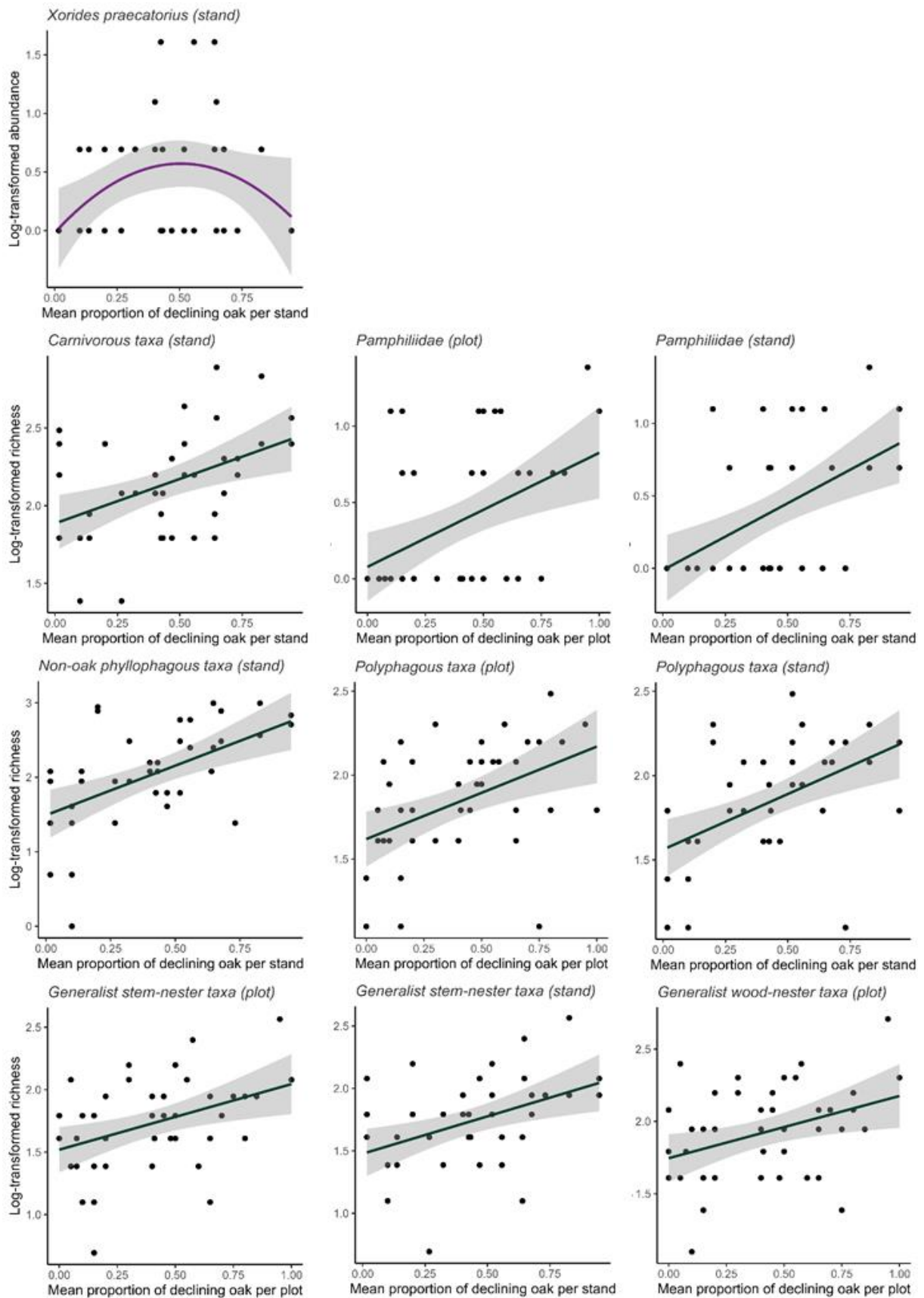
**Figure S6.** Global additive partitioning of canopy-dwelling Hymenoptera species richness in the three oak forests, at the plot scale. Three levels are represented:  $\alpha$  plot (within plot),  $\beta$  plot (among plots), and  $\beta$  cat\_plot (among level of plot decline). Significance levels correspond to the difference between expected and observed values with \*\*\*:  $p < 0.001$ ; ns: non-significant values.



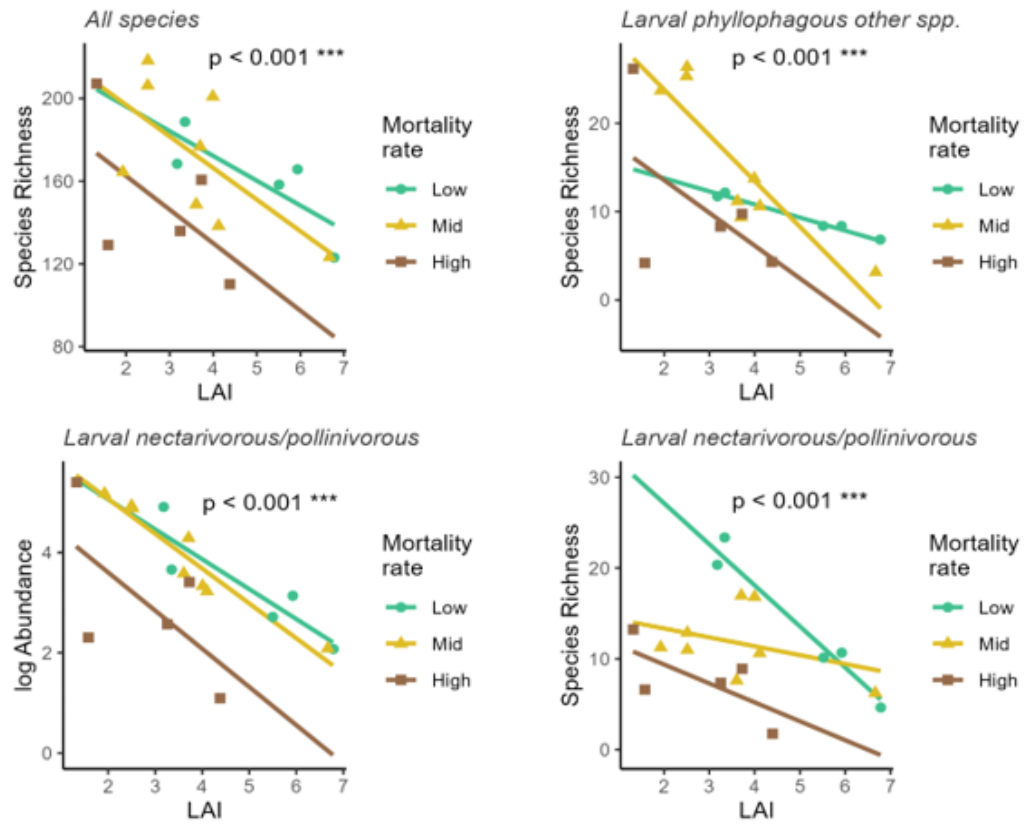








**Figure S7.** Graphical representation of the linear (in dark green) or quadratic (in purple) relationships between abundance or species richness of Hymenoptera taxa or guilds and oak decline rate at plot or stand scales.



**Figure S8.** Relationships between overall Hymenoptera species richness and LAI (top left); log abundance of larval phytophagous species and LAI (top right); log abundance of larval species feeding on nectar and/or pollen (bottom left); and richness of larval species feeding on nectar and/or pollen (bottom right). All relationships are presented depending on the level of tree mortality rate (in colour).

## SUPPLEMENTARY DATA - TABLES

**Table S1.** Stand and plot locations and characteristics. Q: *Quercus*, P: *Pinus*, F: *Fagus*, C: *Carpinus*, Po: *Populus*, T: *Tilia*, Ca: *Castanea*, So: *Sorbus*, B: *Betulus*, Sa: *Salix*, Fr: *Frangula*.

Forest	Stand	Plot	Long.	Lat.	Mean plot decline rate	Mean stand decline rate	Mean stand height (m)	Mean stand DBH (cm) ± SE	Stand tree density (tree/ha)	Oak basal area (m <sup>2</sup> /ha)	Stand composition (dominant level)	Stand composition (understory)
Marcenat	12	12_1	3.36082	46.24709	0.6	0.56	29	56 ± 6	154	19	Q	C
Marcenat	12	12_3	3.36194	46.24607	0.48	0.56	29	56 ± 6	154	19	Q	C
Vierzon	19	19_1	2.18129	47.25792	1.00	0.95	26	57 ± 3	87	18	Q, P	C
Vierzon	19	19_3	2.18125	47.25891	0.85	0.95	26	57 ± 3	87	18	Q, P	C
Vierzon	35	35_1	2.17526	47.29789	0.2	0.43	26	53 ± 3	105	21	Q, P, F	C
Vierzon	35	35_3	2.17310	47.29719	0.8	0.43	26	53 ± 3	105	21	Q, P, F	C
Marcenat	37	37_1	3.37381	46.23167	0.15	0.2	37	79 ± 4	76	18	Q	C, T
Marcenat	37	37_3	3.37339	46.22902	0.3	0.2	37	79 ± 4	76	18	Q	C, T
Marcenat	58	58_1	3.35888	46.20639	0.2	0.52	23	40 ± 4	389	33	Q	C
Marcenat	58	58_3	3.36050	46.20959	0.8	0.52	23	40 ± 4	389	33	Q	C
Vierzon	70	70_1	2.15505	47.29036	0.65	0.83	24	50 ± 6	58	9	Q, P, F	P
Vierzon	70	70_2	2.15439	47.28989	0.95	0.83	24	50 ± 6	58	9	Q, P, F	P
Vierzon	71	71_1	2.15458	47.28711	0.45	0.68	25	47 ± 3	105	15	Q, P, F	F
Vierzon	71	71_2	2.15554	47.28721	0.7	0.68	25	47 ± 3	105	15	Q, P, F	F
Vierzon	81	81_1	2.19792	47.26712	0.075	0.14	24	43 ± 2	197	15	Q	C
Vierzon	81	81_2	2.19679	47.26614	0.05	0.14	24	43 ± 2	197	15	Q	C
Vierzon	179	179_1	2.11877	47.26536	0.575	0.65	29	64 ± 6	81	21	Q	
Vierzon	179	179_3	2.11811	47.26589	0.55	0.65	29	64 ± 6	81	21	Q	
Vierzon	236	236_1	2.08074	47.26758	0.4	0.43	24	73 ± 4	88	23	Q, F	C, F, B
Vierzon	236	236_3	2.07986	47.27009	0.65	0.43	24	73 ± 4	88	23	Q, F	C, F, B
Vierzon	249	249_1	2.06739	47.26554	0.65	0.64	25	52 ± 2	127	22	Q, P, C	
Vierzon	249	249_2	2.06770	47.26462	0.41	0.64	25	52 ± 2	127	22	Q, P, C	
Vierzon	290	290_1	2.03273	47.26114	0.075	0.32	24	50 ± 2	160	22	Q	So
Vierzon	290	290_2	2.03277	47.26007	0.45	0.32	24	50 ± 2	160	22	Q	So
Orléans	351	351_1	2.46153	47.86942	0.05	0.02	24	63 ± 5	136	18	Q, P	Ca, So

Table S1 continued

Forest	Stand	Plot	Long.	Lat.	Mean plot decline rate	Mean stand decline rate	Mean stand height (m)	Mean stand DBH (cm) ± SE	Stand tree density (tree/ha)	Oak basal area (m <sup>2</sup> /ha)	Stand composition (dominant level)	Stand composition (understory)
Orléans	351	351_2	2.46296	47.86943	0,00	0.03	24	63 ± 5	136	18	<i>Q, P</i>	<i>Ca, So</i>
Orléans	751	751_1	2.29365	47.98251	0.5	0.40	27	64 ± 4	107	24	<i>Q, F</i>	<i>P, C</i>
Orléans	751	751_2	2.29409	47.98275	0.4	0.41	27	64 ± 4	107	24	<i>Q, F</i>	<i>P, C</i>
Orléans	1140	1140_1	2.18281	48.03878	0.75	0.73	25	72 ± 6	90	26	<i>Q</i>	<i>Fr</i>
Orléans	1140	1140_2	2.18181	48.039	0.75	0.74	25	72 ± 6	90	26	<i>Q</i>	<i>Fr</i>
Orléans	1343	1343_1	1.98182	48.00018	0,00	0.02	28	75 ± 4	100	28	<i>Q</i>	<i>C</i>
Orléans	1343	1343_2	1.98265	47.99997	0,00	0.03	28	75 ± 4	100	28	<i>Q</i>	<i>C</i>
Orléans	1344	1344_1	1.97403	47.99847	0.3	0.47	24	78 ± 5	74	27	<i>Q</i>	<i>C</i>
Orléans	1344	1344_2	1.97383	47.99771	0.4	0.48	24	78 ± 5	74	27	<i>Q</i>	<i>C</i>
Orléans	1427	1427_2	1.95332	47.94775	0.5	0.52	26		140	15	<i>Q, P</i>	<i>C, Sa</i>
Orléans	1427	1427_3	1.95451	47.94805	0.1	0.53	26		140	15	<i>Q, P</i>	<i>C, Sa</i>
Orléans	1490	1490_1	1.90605	48.01824	0.15	0.1	23	70 ± 9	73	17	<i>Q, Po</i>	<i>C</i>
Orléans	1490	1490_3	1.90521	48.01915	0.15	0.1	23	70 ± 9	73	17	<i>Q, Po</i>	<i>C</i>
Orléans	1491	1491_1	1.90963	48.01389	0.2	0.1	23	65 ± 3	90	17	<i>Q, Po</i>	<i>C</i>
Orléans	1491	1491_2	1.90888	48.01383	0.1	0.1	23	65 ± 3	90	17	<i>Q, Po</i>	<i>C</i>
Orléans	1502	1502_1	1.90291	48.01353	0.5	0.27	21	48 ± 3	222	16	<i>Q, Po</i>	<i>C</i>
Orléans	1502	1502_3	1.90158	48.01330	0.15	0.28	21	48 ± 3	222	16	<i>Q, Po</i>	<i>C</i>

**Table S2.** List of taxa collected in 2019 in the canopy of three oak forests in France. Larval trophic guild: carnivorous (carn.), parasitoid (par.), phyllophagous feeding on oaks (O. Phyll.), phyllophagous feeding on other host plants (N. O. Phyll.), phytophagous (Phyt.), pollinivorous / nectarivorous (Poll./Nec.), polyphagous (Poly.), xylophagous (Xyl.). Nesting site: soil (So.), wood (Wo.), stems (St.), galls (Ga.). IUCN status: ERL corresponds to the European Red List and WRL to the Worldwide Red List. Abund.: abundance. Species in bold are new in France.

Family	Taxa	Larval trophic guild	Nesting site				IUCN (2022)	Abund.	Identifier
			So.	Wo.	St.	Ga.			
Ampulicidae	<i>Ampulex fasciata</i> Jurine, 1807	Carn.					4	P. Burguet	
Ampulicidae	<i>Dolichurus corniculatus</i> (Spinola, 1808)	Carn.					2	F. Herbrecht	
Andrenidae	<i>Andrena afzeliella</i> (Kirby, 1802)	Poll./Nec.					2	T. Wood	
Andrenidae	<i>Andrena angustior</i> (Kirby, 1802)	Poll./Nec.				ERL (DD)	1	T. Wood	
Andrenidae	<i>Andrena bicolor</i> Fabricius, 1775	Poll./Nec.				ERL (LC)	2	T. Wood	
Andrenidae	<i>Andrena bimaculata</i> (Kirby, 1802)	Poll./Nec.				ERL (DD)	1	T. Wood	
Andrenidae	<i>Andrena chrysoceles</i> (Kirby, 1802)	Poll./Nec.				ERL (DD)	5	T. Wood	
Andrenidae	<i>Andrena cinerea</i> Brullé, 1832	Poll./Nec.				ERL (DD)	8	T. Wood	
Andrenidae	<i>Andrena dorsata</i> (Kirby, 1802)	Poll./Nec.				ERL (DD)	13	T. Wood	
Andrenidae	<i>Andrena ferox</i> Smith, 1847	Poll./Nec.				ERL (DD)	50	T. Wood	
Andrenidae	<i>Andrena flavipes</i> Panzer, 1799	Poll./Nec.				ERL (LC)	3	T. Wood	
Andrenidae	<i>Andrena fulva</i> (Müller, 1766)	Poll./Nec.				ERL (DD)	8	T. Wood	
Andrenidae	<i>Andrena fulvida</i> Schenck, 1853	Poll./Nec.				ERL (NT)	4	T. Wood	
Andrenidae	<i>Andrena haemorrhoea</i> (Fabricius, 1781)	Poll./Nec.				ERL (LC)	21	T. Wood	
Andrenidae	<i>Andrena helvola</i> (Linnaeus, 1758)	Poll./Nec.				ERL (DD)	4	T. Wood	
Andrenidae	<i>Andrena minutula</i> (Kirby, 1802)	Poll./Nec.				ERL (DD)	8	T. Wood	
Andrenidae	<i>Andrena minutuloides</i> Perkins, 1914	Poll./Nec.				ERL (DD)	2	T. Wood	
Andrenidae	<i>Andrena mitis</i> Schmiedeknecht, 1883	Poll./Nec.				ERL (DD)	4	T. Wood	
Andrenidae	<i>Andrena nigroaenea</i> (Kirby, 1802)	Poll./Nec.				ERL (LC)	6	T. Wood	
Andrenidae	<i>Andrena nitida</i> (Müller, 1776)	Poll./Nec.				ERL (LC)	5	T. Wood	
Andrenidae	<i>Andrena propinqua</i> Schenck, 1853	Poll./Nec.				ERL (DD)	1	T. Wood	
Andrenidae	<i>Andrena scotica</i> Perkins, 1916	Poll./Nec.					18	T. Wood	
Andrenidae	<i>Andrena strommella</i> Stoeckert, 1928	Poll./Nec.				ERL (LC)	4	T. Wood	
Andrenidae	<i>Andrena subopaca</i> Nylander, 1848	Poll./Nec.				ERL (LC)	3	T. Wood	
Andrenidae	<i>Andrena sulcata</i> Donovan, 1977	Poll./Nec.					10	T. Wood	
Andrenidae	Andrenidae sp.	Poll./Nec.					30	LBLGC team	
Apidae	<i>Apis mellifera</i> Linnaeus, 1758	Poll./Nec.				ERL (DD)	32	LBLGC team	
Apidae	<i>Bombus gr. terrestris</i>	Poll./Nec.					21	D. Michez	
Apidae	<i>Bombus (Psithyrus) sp.</i>	Poll./Nec.					1	LBLGC team	
Apidae	<i>Nomada sp.</i>	Poll./Nec.					3	LBLGC team	
Argidae	<i>Arge rustica</i> (Linnaeus, 1758)	O. Phyll.					3	T. Noblecourt	
Argidae	<i>Sterictiphora longicornis</i> Chevin, 1982	N.O. Phyll.					2	T. Noblecourt	
Bembicidae	<i>Argogorytes mystaceus</i> (Linnaeus, 1760)	Carn.					1	P. Burguet	
Bembicidae	<i>Gorytes quinquecinctus</i> (Fabricius, 1793)	Carn.					1	P. Burguet	
Bembicidae	<i>Lestiphorus bicinctus</i> (Rossi, 1794)	Carn.					1	P. Burguet	
Bethylidae	<i>Bethylus boops</i> (Thomson, 1861)	Par.					4	E. Marhic	
Bethylidae	<i>Bethylus dendrophilus</i> Richards, 1939	Par.					5	E. Marhic	
Bethylidae	<i>Bethylus fuscicornis</i>	Par.					3	E. Marhic	

	<i>(Jurine, 1807)</i>								
Bethylidae	<i>Epyris cf. bilineatus</i>	Par.						8	E. Marhic
Bethylidae	<i>Epyris niger</i> Westwood, 1832	Par.						7	E. Marhic
Bethylidae	<i>Laelius femoralis</i> (Foerster, 1860)	Par.						6	E. Marhic
Bethylidae	<i>Parascleroderma sulcatifrons</i> (Kieffer, 1908)	Par.						1	E. Marhic
Bethylidae	<b><i>Plastanoxus evansi</i></b> <b>Gorbatovsky, 1995</b>	Par.						1	E. Marhic, J. De Rond
Braconidae	<i>Acampsis alternipes</i> (Nees, 1816)	Par.						4	Y. Braet
Braconidae	<i>Ascogaster annularis</i> (Nees, 1816)	Par.						1	Y. Braet
Braconidae	<i>Ascogaster armata</i> Wesmael, 1835	Par.						1	Y. Braet
Braconidae	<i>Ascogaster exigua</i> Huddleston, 1984	Par.						2	Y. Braet
Braconidae	<i>Ascogaster sp. 1</i>	Par.						1	Y. Braet
Braconidae	<i>Ascogaster sp. 2</i>	Par.						1	Y. Braet
Braconidae	<i>Ascogaster varipes</i> Wesmael, 1835	Par.						16	Y. Braet
Braconidae	<i>Aspicolpus sp.</i>	Par.						2	Y. Braet
Braconidae	<i>Bassus sp. 1</i>	Par.						38	Y. Braet
Braconidae	<i>Bassus sp. 2</i>	Par.						22	Y. Braet
Braconidae	<i>Bassus sp. 3</i>	Par.						1	Y. Braet
Braconidae	<i>Bassus sp. 4</i>	Par.						2	Y. Braet
Braconidae	Blacinae sp. 1	Par.						1	Y. Braet
Braconidae	Blacinae sp. 2	Par.						1	Y. Braet
Braconidae	Blacinae sp. 3	Par.						1	Y. Braet
Braconidae	Blacinae sp. 4	Par.						1	Y. Braet
Braconidae	Blacinae sp. 5	Par.						1	Y. Braet
Braconidae	Blacinae sp. 6	Par.						1	Y. Braet
Braconidae	Blacinae sp. 7	Par.						1	Y. Braet
Braconidae	Blacinae sp. 8	Par.						1	Y. Braet
Braconidae	Blacinae sp. 9	Par.						1	Y. Braet
Braconidae	Braconidae sp.	Par.						4	LBLGC team
Braconidae	Braconinae sp. 1	Par.						1	Y. Braet
Braconidae	Braconinae sp. 2	Par.						1	Y. Braet
Braconidae	Braconinae sp. 3	Par.						1	Y. Braet
Braconidae	Braconinae sp. 4	Par.						1	Y. Braet
Braconidae	Braconinae sp. 5	Par.						2	Y. Braet
Braconidae	Braconinae sp. 6	Par.						2	Y. Braet
Braconidae	Braconinae sp. 7	Par.						1	Y. Braet
Braconidae	Braconinae sp. 8	Par.						1	Y. Braet
Braconidae	<i>Chrysopophthorus hungaricus</i> (Zilahi-Kiss, 1927)	Par.						2	Y. Braet
Braconidae	<i>Dendrosoter protuberans</i> (Nees, 1834)	Par.						3	Y. Braet
Braconidae	<i>Diospilus sp. 1</i>	Par.						9	Y. Braet
Braconidae	<i>Diospilus sp. 2</i>	Par.						1	Y. Braet
Braconidae	<i>Diospilus sp. 3</i>	Par.						1	Y. Braet
Braconidae	<i>Diospilus sp. 4</i>	Par.						23	Y. Braet
Braconidae	<i>Diospilus sp. 5</i>	Par.						1	Y. Braet
Braconidae	<i>Doryctes aff. Mutillator</i>	Par.						3	Y. Braet
Braconidae	<i>Doryctes leucogaster</i> (Nees, 1834)	Par.						7	Y. Braet
Braconidae	Doryctinae sp. 1	Par.						1	Y. Braet
Braconidae	Doryctinae sp. 2	Par.						1	Y. Braet
Braconidae	Doryctinae sp. 3	Par.						1	Y. Braet
Braconidae	<i>Earinus elator</i> (Fabricius, 1804)	Par.						180	Y. Braet
Braconidae	<i>Earinus gloriatorius</i> (Panzer, 1809)	Par.						43	Y. Braet

Braconidae	<i>Eubazus sp. 1</i>	Par.						4	Y. Braet
Braconidae	<i>Eubazus sp. 2</i>	Par.						2	Y. Braet
Braconidae	<i>Eubazus sp. 3</i>	Par.						1	Y. Braet
Braconidae	<i>Eubazus sp. 4</i>	Par.						2	Y. Braet
Braconidae	<i>Eubazus sp. 5</i>	Par.						8	Y. Braet
Braconidae	<i>Eubazus sp. 6</i>	Par.						1	Y. Braet
Braconidae	<i>Eubazus sp. 7</i>	Par.						2	Y. Braet
Braconidae	<i>Eubazus sp. 8</i>	Par.						5	Y. Braet
Braconidae	<i>Gnamptodon pilosus</i> (van Achterberg, 1983)	Par.						2	Y. Braet
Braconidae	<i>Gnamptodon pumilio</i> (Nees, 1834)	Par.						1	Y. Braet
Braconidae	<i>Hecabolus sulcatus</i> Curtis, 1834	Par.						1	Y. Braet
Braconidae	<i>Helcon claviventris</i> Wesmael, 1835	Par.						6	Y. Braet
Braconidae	<i>Helcon tardator</i> Nees, 1812	Par.						8	Y. Braet
Braconidae	<i>Homolobus flagitator</i> (Curtis, 1837)	Par.						1	Y. Braet
Braconidae	<i>Macrocentrus bicolor</i> Curtis, 1833	Par.						9	Y. Braet
Braconidae	<i>Macrocentrus flavus</i> Snellen van Vollenhoven, 1878	Par.						3	Y. Braet
Braconidae	<i>Macrocentrus marginator</i> (Nees, 1811)	Par.						3	Y. Braet
Braconidae	<i>Macrocentrus nitidus</i> (Wesmael, 1835)	Par.						42	Y. Braet
Braconidae	<i>Meteorus aff. Longipilosus</i>	Par.						18	Y. Braet
Braconidae	<i>Meteorus sp.1</i>	Par.						1	Y. Braet
Braconidae	<i>Meteorus sp.2</i>	Par.						2	Y. Braet
Braconidae	<i>Meteorus sp.3</i>	Par.						1	Y. Braet
Braconidae	<i>Meteorus sp.4</i>	Par.						1	Y. Braet
Braconidae	<i>Meteorus sp.5</i>	Par.						2	Y. Braet
Braconidae	Metopiinae sp. 1	Par.						2	Y. Braet
Braconidae	Metopiinae sp. 10	Par.						2	Y. Braet
Braconidae	Metopiinae sp. 11	Par.						2	Y. Braet
Braconidae	Metopiinae sp. 12	Par.						2	Y. Braet
Braconidae	Metopiinae sp. 13	Par.						7	Y. Braet
Braconidae	Metopiinae sp. 14	Par.						1	Y. Braet
Braconidae	Metopiinae sp. 15	Par.						11	Y. Braet
Braconidae	Metopiinae sp. 16	Par.						27	Y. Braet
Braconidae	Metopiinae sp. 2	Par.						1	Y. Braet
Braconidae	Metopiinae sp. 3	Par.						2	Y. Braet
Braconidae	Metopiinae sp. 4	Par.						1	Y. Braet
Braconidae	Metopiinae sp. 5	Par.						3	Y. Braet
Braconidae	Metopiinae sp. 6	Par.						1	Y. Braet
Braconidae	Metopiinae sp. 7	Par.						4	Y. Braet
Braconidae	Metopiinae sp. 8	Par.						1	Y. Braet
Braconidae	Metopiinae sp. 9	Par.						1	Y. Braet
Braconidae	<i>Ontsira aff. Imperator</i>	Par.						8	Y. Braet
Braconidae	<i>Opiinae sp. 1</i>	Par.						1	Y. Braet
Braconidae	<i>Opiinae sp. 2</i>	Par.						1	Y. Braet
Braconidae	<i>Opiinae sp. 3</i>	Par.						1	Y. Braet
Braconidae	<i>Orgilus sp. 1</i>	Par.						3	Y. Braet
Braconidae	<i>Orgilus sp. 2</i>	Par.						2	Y. Braet
Braconidae	<i>Peristenus aff. Picipes</i>	Par.						4	Y. Braet
Braconidae	<i>Phanerotoma ocularis</i> Kohl, 1906	Par.						1	Y. Braet
Braconidae	<i>Phanerotoma robusta</i> Zettel, 1988	Par.						4	Y. Braet
Braconidae	<i>Phanerotoma sp. 1</i>	Par.						1	Y. Braet
Braconidae	<i>Phanerotoma sp. 2</i>	Par.						2	Y. Braet
Braconidae	<i>Rhoptrocentrus piceus</i>	Par.						8	Y. Braet



	<i>Marshall, 1897</i>							
Braconidae	<i>Rogadinae sp. 1</i>	Par.					4	Y. Braet
Braconidae	<i>Rogadinae sp. 2</i>	Par.					1	Y. Braet
Braconidae	<i>Rogadinae sp. 3</i>	Par.					1	Y. Braet
Braconidae	<i>Rogadinae sp. 4</i>	Par.					1	Y. Braet
Braconidae	<i>Rogadinae sp. 5</i>	Par.					2	Y. Braet
Braconidae	<i>Spathius aff. Brevicaudis</i>	Par.					8	Y. Braet
Braconidae	<i>Spathius aff. Rubidus</i>	Par.					4	Y. Braet
Braconidae	<b><i>Spathius polonicus</i> <i>Niezabitowski, 1910</i></b>	Par.					2	Y. Braet
Braconidae	<i>Triaspis sp.1</i>	Par.					1	Y. Braet
Braconidae	<i>Triaspis sp.2</i>	Par.					1	Y. Braet
Braconidae	<i>Triaspis sp.3</i>	Par.					2	Y. Braet
Braconidae	<i>Triaspis sp.4</i>	Par.					3	Y. Braet
Braconidae	<i>Triaspis sp.5</i>	Par.					4	Y. Braet
Braconidae	<i>Triaspis sp.6</i>	Par.					2	Y. Braet
Braconidae	<i>Triaspis sp.7</i>	Par.					19	Y. Braet
Braconidae	<i>Triaspis sp.8</i>	Par.					2	Y. Braet
Braconidae	<i>Triaspis sp.9</i>	Par.					1	Y. Braet
Braconidae	<i>Wroughtonia spinator</i> ( <i>Lepeletier de Saint Fargeau &amp; Audinet-Serville, 1827</i> )	Par.					5	Y. Braet
Braconidae	<i>Zelex albiditarsus</i> Curtis, 1832	Par.					1	Y. Braet
Braconidae	<i>Zelex chlorophthalmus</i> ( <i>Spinola, 1808</i> )	Par.					3	Y. Braet
Braconidae	<i>Zelex deceptor</i> (Wesmael, 1835)	Par.					3	Y. Braet
Cephalidae	<i>Cephus pygmaeus</i> ( <i>Linnaeus, 1767</i> )	Phyto.					2	T. Noblecourt
Cephalidae	<i>Janus cynosbati</i> (Linnaeus, 1758)	Phyto.					2	T. Noblecourt
Cephalidae	<i>Janus luteipes</i> (Le Peletier, 1823)	Phyto.					1	T. Noblecourt
Ceraphronidae	<i>Aphanogmus sp.</i>	Par.					2	A. Staverlokk
Ceraphronidae	<i>Ceraphron sp.</i>	Par.					5	A. Staverlokk, P.N. Buhl
Ceraphronidae	<i>Conostigmus abdominalis</i> ( <i>Boheman, 1832</i> )	Par.					1	A. Staverlokk
Chalcididae	<i>Brachymeria femorata</i> ( <i>Panzer, 1801</i> )	Par.					1	E. Marhic
Chalcididae	<i>Brachymeria minuta</i> ( <i>Linnaeus, 1767</i> )	Par.					1	J-Y. Rasplus
Chalcididae	<i>Brachymeria rugulosa</i> ( <i>Förster, 1859</i> )	Par.					1	E. Marhic
Chalcididae	<i>Haltichella rufipes</i> ( <i>Olivier, 1791</i> )	Par.					2	E. Marhic, J-Y. Rasplus
Chrysididae	<i>Chrysis corusca</i> Valkeila, 1971	Par.					2	E. Marhic
Chrysididae	<i>Chrysis equestris</i> Dahlbom, 1854	Par.					1	E. Marhic, P. Rosa
Chrysididae	<i>Chrysis fasciata</i> Olivier, 1790	Par.					3	E. Marhic
Chrysididae	<i>Chrysis fulgida</i> Linnaeus, 1761	Par.					6	E. Marhic
Chrysididae	<i>Chrysis gr. Ignita</i>	Par.					12	E. Marhic
Chrysididae	<i>Chrysis longula</i> <i>Abeille de Perrin, 1879</i>	Par.					2	E. Marhic
Chrysididae	<i>Chrysis pseudobrevitarsis</i> <i>Linsenmaier, 1951</i>	Par.					4	E. Marhic
Chrysididae	<i>Chrysis ragusae</i> <i>De-Stefani, 1888</i>	Par.					1	E. Marhic
Chrysididae	<i>Chrysis solida</i> Haupt, 1956	Par.					1	E. Marhic
Chrysididae	<i>Chrysis terminata</i> <i>Dahlbom, 1854</i>	Par.					34	E. Marhic
Chrysididae	<i>Chrysura radians</i> (Harris, 1778)	Par.					2	E. Marhic
Chrysididae	<i>Hedychrum nobile</i> ( <i>Scopoli, 1763</i> )	Par.					2	E. Marhic
Chrysididae	<i>Philoctetes bidentulus</i> ( <i>Lepeletier, 1806</i> )	Par.					1	E. Marhic, P. Rosa
Chrysididae	<i>Pseudomalus auratus</i>	Par.					2	E. Marhic

	(Linnaeus, 1758)								
Chrysididae	<i>Pseudomalus cupratus</i> (Mocsáry, 1889)	Par.						1	E. Marhic
Chrysididae	<i>Pseudomalus triangulifer</i> (Abeille de Perrin, 1877)	Par.						2	E. Marhic
Chrysididae	<i>Pseudomalus violaceus</i> (Scopoli, 1763)	Par.						5	E. Marhic
Chrysididae	<i>Trichrysis cyanea</i> (Linnaeus, 1758)	Par.						20	E. Marhic
Cimbicidae	<i>Abia lonicerae</i> (Linnaeus, 1758)	N.O. Phyll.						3	T. Noblecourt
Colletidae	<i>Hylaeus</i> sp.	Poll./Nec.						30	LBLGC team
Crabronidae	<i>Crossocerus annulipes</i> (Lepeletier & Brullé, 1835)	Carn.						1	P. Burguet
Crabronidae	<i>Crossocerus cetratus</i> (Shuckard, 1837)	Carn.						3	P. Burguet
Crabronidae	<i>Crossocerus guichardi</i> Leclercq, 1972	Carn.						1	P. Burguet
Crabronidae	<i>Crossocerus megacephalus</i> (Rossi, 1790)	Carn.						12	P. Burguet
Crabronidae	<i>Crossocerus nigrinus</i> (Lepeletier & Brullé, 1835)	Carn.						1	P. Burguet
Crabronidae	<i>Crossocerus ovalis</i> Lepeletier & Brullé, 1835	Carn.						1	P. Burguet
Crabronidae	<i>Crossocerus quadrimaculatus</i> (Fabricius, 1793)	Carn.						3	P. Burguet
Crabronidae	<i>Crossocerus varus</i> Lepeletier & Brullé, 1835	Carn.						2	P. Burguet
Crabronidae	<i>Ectemnius cavifrons</i> (Thomson, 1870)	Carn.						1	P. Burguet
Crabronidae	<i>Ectemnius continuus</i> (Fabricius, 1804)	Carn.						2	P. Burguet
Crabronidae	<i>Ectemnius lituratus</i> (Panzer, 1804)	Carn.						3	P. Burguet
Crabronidae	<i>Ectemnius ruficornis</i> (Zetterstedt, 1838)	Carn.						1	P. Burguet
Crabronidae	<i>Miscophus ater</i> Lepeletier, 1845	Carn.						1	P. Burguet
Crabronidae	<i>Nitela fallax</i> Kohl, 1884	Carn.						1	P. Burguet
Crabronidae	<i>Nitela lucens</i> Gayubo & Felton, 2000	Carn.						12	P. Burguet
Crabronidae	<i>Nitela spinolae</i> Latreille, 1809	Carn.						5	P. Burguet
Crabronidae	<i>Rhopalum clavipes</i> (Linnaeus, 1758)	Carn.						2	P. Burguet
Crabronidae	<i>Rhopalum coarctatum</i> (Scopoli, 1763)	Carn.						1	P. Burguet
Crabronidae	<i>Tachytes panzeri</i> (Dufour, 1841)	Carn.						1	P. Burguet
Crabronidae	<i>Trypoxylon clavicerum</i> Lepeletier de Saint Fargeau & Audinet-Serville, 1828	Carn.						7	P. Burguet
Crabronidae	<i>Trypoxylon minus</i> Beaumont, 1945	Carn.						4	P. Burguet
Cynipidae	<i>Cynipidae</i> sp.	Gall						4199	LBLGC team
Diapriidae	<i>Aclista</i> sp.	Par.						1	D. Notton
Diapriidae	<i>Aclista prolongata</i> (Kieffer, 1907)	Par.						19	D. Notton
Diapriidae	<i>Aclista rufopetiolata</i> (Nees, 1834)	Par.						1	D. Notton
Diapriidae	<i>Basalys</i> sp.	Par.						1	D. Notton
Diapriidae	<i>Belyta depressa</i> Thomson, 1859	Par.						2	D. Notton
Diapriidae	<i>Belyta</i> sp.	Par.						1	D. Notton
Diapriidae	<i>Belyta validicornis</i> Thomson, 1859	Par.						1	D. Notton
Diapriidae	<i>Coptera</i> sp. 1	Par.						5	D. Notton
Diapriidae	<i>Coptera</i> sp. 2	Par.						1	D. Notton

Diapriidae	<i>Diapria cf. conica</i>	Par.						5	D. Notton
Diapriidae	<i>Ismarus sp.</i>	Par.						2	D. Notton
Diapriidae	<i>Pantoclis sp. 1</i>	Par.						2	D. Notton
Diapriidae	<i>Pantoclis sp. 2</i>	Par.						1	D. Notton
Diapriidae	<i>Pantoclis sp. 3</i>	Par.						7	D. Notton
Diapriidae	<i>Pantolyta pseudosciarivora</i> (Macek, 1998)	Par.						1	D. Notton
Diapriidae	<i>Paramesius rufipes</i> (Fonscolombe, 1832)	Par.						4	D. Notton
Diapriidae	<i>Spilomicrus hemipterus</i> Marshall, 1868	Par.						1	D. Notton
Diapriidae	<i>Spilomicrus integer</i> Thomson, 1859	Par.						1	D. Notton
Diapriidae	<i>Spilomicrus sp.</i>	Par.						2	D. Notton
Diapriidae	<i>Spilomicrus stigmatalis</i> Westwood, 1832	Par.						2	D. Notton
Diapriidae	<i>Trichopria aequata</i> (Thomson, 1859)	Par.						13	D. Notton
Diapriidae	<i>Trichopria cameroni</i> (Kieffer, 1909)	Par.						7	D. Notton
Diapriidae	<i>Trichopria cf. morio</i>	Par.						1	D. Notton
Diapriidae	<i>Trichopria conotoma</i> (Kieffer, 1911)	Par.						1	D. Notton
Diapriidae	<i>Trichopria gr. nigra</i>	Par.						1	D. Notton
Diapriidae	<i>Trichopria gr. verticillata</i>	Par.						2	D. Notton
Diapriidae	<i>Trichopria hyalinipennis</i> (Thomson, 1859)	Par.						2	D. Notton
Diapriidae	<i>Trichopria modesta</i> (Ratzeburg, 1848)	Par.						2	D. Notton
Diapriidae	<i>Trichopria nigra</i> (Nees, 1834)	Par.						1	D. Notton
Diapriidae	<i>Trichopria nixonii</i> Notton, 1995	Par.						12	D. Notton
Diapriidae	<i>Trichopria sociabilis</i> Masner, 1965	Par.						1	D. Notton
Diapriidae	<i>Trichopria striata</i> Notton, 1993	Par.						1	D. Notton
Diapriidae	<i>Trichopria suspecta</i> (Nees, 1834)	Par.						1	D. Notton
Diapriidae	<i>Trichopria verticillata</i> (Latreille, 1805)	Par.						2	D. Notton
Diapriidae	<i>Zygota sp.</i>	Par.						1	D. Notton
Dryinidae	<i>Anteon brachycerum</i> (Dalman, 1823)	Par.						2	E. Marhic
Dryinidae	<i>Anteon infectum</i> (Haliday, 1837)	Par.						5	E. Marhic
Dryinidae	<i>Anteon jurineanum</i> Latreille, 1809	Par.						6	E. Marhic
Dryinidae	<i>Anteon scapulare</i> (Haliday, 1837)	Par.						1	E. Marhic, J. De Rond
Dryinidae	<i>Aphelopus camus</i> Richards, 1939	Par.						1	E. Marhic
Encyrtidae	<i>Anagyrus sp.</i>	Par.						2	J-Y. Rasplus
Encyrtidae	<i>Blastothrix longipennis</i> Howard, 1881	Par.						11	J-Y. Rasplus
Encyrtidae	<i>Blastothrix sp.</i>	Par.						2	J-Y. Rasplus
Encyrtidae	<i>Copidosoma sp.</i>	Par.						2	J-Y. Rasplus
Encyrtidae	Encyrtidae sp.	Par.						2	J-Y. Rasplus
Encyrtidae	<i>Microterys chalcostomus</i> (Dalman, 1820)	Par.						1	J-Y. Rasplus
Eulophidae	<i>Aprostocetus sp.</i>	Par.						3	J-Y. Rasplus
Eulophidae	<i>Aulogymnus skianeuros</i> (Ratzeburg, 1844)	Par.						36	J-Y. Rasplus
Eulophidae	<i>Aulogymnus sp.</i>	Par.						42	J-Y. Rasplus
Eulophidae	<i>Aulogymnus trilineatus</i> (Mayr, 1877)	Par.						13	J-Y. Rasplus
Eulophidae	<i>Chrysocharis pubicornis</i> (Zetterstedt, 1838)	Par.						1	J-Y. Rasplus
Eulophidae	<i>Chrysocharis sp.</i>	Par.						1	J-Y. Rasplus

Eulophidae	<i>Elachertus sp.</i>	Par.						1	J-Y. Rasplus
Eulophidae	<i>Entedon armigeriae</i> Graham, 1971	Par.						1	J-Y. Rasplus
Eulophidae	<i>Entedon zanara</i> Walker, 1839	Par.						3	J-Y. Rasplus
Eulophidae	<i>Ionympha carne</i> (Walker, 1839)	Par.						1	J-Y. Rasplus
Eulophidae	<i>Omphale lugubris</i> Askew, 2003	Par.						1	J-Y. Rasplus
Eulophidae	<i>Omphale sp.</i>	Par.						1	J-Y. Rasplus
Eulophidae	<i>Pediobius foliorum</i> (Geoffroy, 1785)	Par.						1	J-Y. Rasplus
Eulophidae	<i>Pediobius lysis</i> (Walker, 1839)	Par.						1	J-Y. Rasplus
Eulophidae	<i>Pediobius sp.</i>	Par.						1	J-Y. Rasplus
Eulophidae	<i>Pnigalio sp.</i>	Par.						2	J-Y. Rasplus
Eupelmidae	<i>Anastatus bifasciatus</i> (Geoffroy, 1785)	Par.						1	J-Y. Rasplus
Eupelmidae	<i>Calosota aestivalis</i> Curtis, 1836	Par.						4	J-Y. Rasplus
Eupelmidae	<i>Eupelmus matranus</i> Erdős, 1947	Par.						1	J-Y. Rasplus
Eupelmidae	<i>Eupelmus pini</i> Taylor, 1927	Par.						1	J-Y. Rasplus
Eupelmidae	<i>Eupelmus sp.</i>	Par.						1	J-Y. Rasplus
Eupelmidae	<i>Eupelmus urozonus</i> Dalman, 1820	Par.						5	J-Y. Rasplus
Eupelmidae	<i>Metapelma nobile</i> (Förster, 1860)	Par.						6	J-Y. Rasplus
Eurytomidae	<i>Eurytoma sp.</i>	Par.						12	J-Y. Rasplus
Eurytomidae	<i>Sycophila sp.</i>	Par.						1	J-Y. Rasplus
Eurytomidae	<i>Sycophila submutica</i> (Thomson, 1876)	Par.						3	J-Y. Rasplus
Evanidae	<i>Brachygaster minuta</i> (Olivier, 1791)	Par.						33	E. Marhic
Figitidae	<i>Figitidae sp.</i>	Par.						7	LBLGC team
Formicidae	<i>Aphaenogaster subterranea</i> (Latreille, 1798)	Carn.						10	C. Galkowski
Formicidae	<i>Camponotus fallax</i> (Nylander, 1856)	Poly.						6	C. Galkowski
Formicidae	<i>Camponotus tergestinus</i> Mueller, 1921	Poly.						3	C. Galkowski
Formicidae	<i>Colobopsis truncata</i> (Spinola, 1808)	Poly.						21	C. Galkowski
Formicidae	<i>Dolichoderus quadripunctatus</i> (Linnaeus, 1771)	Poly.						718	C. Galkowski
Formicidae	<i>Formica cunicularia</i> Latreille, 1798	Poly.						12	C. Galkowski
Formicidae	<i>Formica fusca</i> Linnaeus, 1758	Poly.						18	C. Galkowski
Formicidae	<i>Formica polycтена</i> Foerster, 1850	Poly.						6	C. Galkowski
Formicidae	<i>Formicidae sp.</i>	Poly.						155	C. Galkowski
Formicidae	<i>Lasius alienus</i> (Foerster, 1850)	Poly.						23	C. Galkowski
Formicidae	<i>Lasius bicornis</i> (Foerster, 1850)	Poly.						8	C. Galkowski
Formicidae	<i>Lasius brunneus</i> (Latreille, 1798)	Poly.						77	C. Galkowski
Formicidae	<i>Lasius distinguendus</i> Emery, 1916	Poly.						5	C. Galkowski
Formicidae	<i>Lasius emarginatus</i> (Olivier, 1792)	Poly.						3	C. Galkowski
Formicidae	<i>Lasius flavus</i> (Fabricius, 1782)	Poly.						13	C. Galkowski
Formicidae	<i>Lasius fuliginosus</i> (Latreille, 1798)	Poly.						3	C. Galkowski
Formicidae	<i>Lasius platythorax</i> Seifert, 1992	Poly.						63	C. Galkowski
Formicidae	<i>Lasius sabularum</i> (Bondroit, 1918)	Poly.						1	C. Galkowski
Formicidae	<i>Lasius sp.</i>	Poly.						51	C. Galkowski
Formicidae	<i>Lasius umbratus</i> (Nylander, 1846)	Poly.						23	C. Galkowski

Formicidae	<i>Myrmecina graminicola</i> (Latreille, 1802)	Poly.						39	C. Galkowski
Formicidae	<i>Myrmica ruginodis</i> Nylander, 1846	Poly.						26	C. Galkowski
Formicidae	<i>Myrmica sabuleti</i> Meinert, 1861	Poly.						1	C. Galkowski
Formicidae	<i>Myrmica scabrinodis</i> Nylander, 1846	Carn.						11	C. Galkowski
Formicidae	<i>Myrmica specioides</i> Bondroit, 1918	Poly.						1	C. Galkowski
Formicidae	<i>Ponera coarctata</i> (Latreille, 1802)	Carn.						1	C. Galkowski
Formicidae	<i>Solenopsis fugax</i> (Latreille, 1798)	Poly.						1	C. Galkowski
Formicidae	<i>Temnothorax affinis</i> (Mayr, 1855)	Carn.						9	C. Galkowski
Formicidae	<i>Temnothorax parvulus</i> (Schenck, 1852)	Carn.						29	C. Galkowski
Formicidae	<i>Tetramorium impurum</i> (Foerster, 1850)	Poly.						2	C. Galkowski
Halictidae	Halictidae sp.	Poll./Nec.						227	LBLGC team
Halictidae	<i>Lasioglossum bluethgeni</i> Ebmer, 1971	Poll./Nec.					ERL (LC)	5	S. Flaminio
Halictidae	<i>Lasioglossum fulvicorne</i> (Kirby, 1802)	Poll./Nec.					ERL (LC)	3	S. Flaminio
Halictidae	<i>Lasioglossum laticeps</i> (Schenck, 1868)	Poll./Nec.					ERL (LC)	1	S. Flaminio
Halictidae	<i>Lasioglossum lativentre</i> (Schenck, 1853)	Poll./Nec.					ERL (LC)	20	S. Flaminio
Halictidae	<i>Lasioglossum leucozonium</i> (Schränk, 1781)	Poll./Nec.					ERL (LC)	1	S. Flaminio
Halictidae	<i>Lasioglossum marginatum</i> (Brullé, 1832)	Poll./Nec.					ERL (LC)	3	S. Flaminio
Halictidae	<i>Lasioglossum monstificum</i> (Morawitz, 1891)	Poll./Nec.					ERL (NT), WRL (NT)	1	S. Flaminio
Halictidae	<i>Lasioglossum pallens</i> (Brullé, 1832)	Poll./Nec.					ERL (LC)	605	S. Flaminio
Halictidae	<i>Lasioglossum pauperatum</i> (Brullé, 1832)	Poll./Nec.					ERL (LC)	2	S. Flaminio
Halictidae	<i>Lasioglossum pauxillum</i> (Schenck, 1853)	Poll./Nec.					ERL (LC)	3	S. Flaminio
Halictidae	<i>Lasioglossum punctatissimum</i> (Schenck, 1853)	Poll./Nec.					ERL (LC)	2	S. Flaminio
Halictidae	<i>Lasioglossum sexnotatum</i> (Kirby, 1802)	Poll./Nec.					ERL (NT)	1	S. Flaminio
Halictidae	<i>Lasioglossum subhirtum</i> (Lepeletier, 1841)	Poll./Nec.					ERL (LC)	5	S. Flaminio
Halictidae	<i>Lasioglossum transitorium</i> (Schenck, 1868)	Poll./Nec.					ERL (LC)	1	S. Flaminio
Halictidae	<i>Sphecodes</i> sp.	Poll./Nec.						44	LBLGC team
Heloridae	<i>Helorus ruficornis</i> Förster, 1856	Par.						6	E. Marhic
Heydeniidae	<i>Heydenia pretiosa</i> Förster, 1856	Par.						1	J-Y. Rasplus
Ibaliidae	<i>Ibalia leucospoides</i> (Hochenwarth, 1785)	Par.						1	LBLGC team
Ichneumonidae	<i>Acrodactyla carinator</i> (Aubert, 1965)	Par.						1	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Adelognathinae</i> sp.	Par.						2	LBLGC team
Ichneumonidae	<i>Agrypon flaveolatum</i> (Gravenhorst, 1807)	Par.						32	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Agrypon flexorium</i> (Thunberg, 1824)	Par.						1	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Alloplasta tomentosa</i> (Gravenhorst, 1829)	Par.						44	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Amblyteles armatorius</i> (Forster, 1771)	Par.						1	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Apechthis rufata</i> (Gmelin, 1790)	Par.						24	T. Robert

Ichneumonidae	<i>Aphanistes gliscens</i> (Hartig, 1838)	Par.						17	W. Penigot, T. Robert
Ichneumonidae	<i>Apophua bipunctoria</i> (Thunberg, 1824)	Par.						1	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Arotes albicinctus</i> Gravenhorst, 1829	Par.						2	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Astiphromma pictum</i> (Brischke, 1880)	Par.						164	T. Robert
Ichneumonidae	<b><i>Atractogaster semisculptus</i></b> Kriechbaumer, 1872	Par.						4	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Baeosemus mitigosus</i> (Gravenhorst, 1829)	Par.						3	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Barichneumon derogator</i> (Wesmael, 1845)	Par.						18	W. Penigot
Ichneumonidae	Campopleginae sp. 1	Par.						40	LBLGC team
Ichneumonidae	Campopleginae sp. 10	Par.						2	LBLGC team
Ichneumonidae	Campopleginae sp. 11	Par.						1	LBLGC team
Ichneumonidae	Campopleginae sp. 12	Par.						12	LBLGC team
Ichneumonidae	Campopleginae sp. 13	Par.						3	LBLGC team
Ichneumonidae	Campopleginae sp. 14	Par.						1	LBLGC team
Ichneumonidae	Campopleginae sp. 15	Par.						1	LBLGC team
Ichneumonidae	Campopleginae sp. 16	Par.						1	LBLGC team
Ichneumonidae	Campopleginae sp. 17	Par.						8	LBLGC team
Ichneumonidae	Campopleginae sp. 18	Par.						18	LBLGC team
Ichneumonidae	Campopleginae sp. 19	Par.						1	LBLGC team
Ichneumonidae	Campopleginae sp. 2	Par.						4	LBLGC team
Ichneumonidae	Campopleginae sp. 20	Par.						12	LBLGC team
Ichneumonidae	Campopleginae sp. 21	Par.						3	LBLGC team
Ichneumonidae	Campopleginae sp. 22	Par.						27	LBLGC team
Ichneumonidae	Campopleginae sp. 23	Par.						28	LBLGC team
Ichneumonidae	Campopleginae sp. 24	Par.						3	LBLGC team
Ichneumonidae	Campopleginae sp. 25	Par.						3	LBLGC team
Ichneumonidae	Campopleginae sp. 26	Par.						4	LBLGC team
Ichneumonidae	Campopleginae sp. 3	Par.						2	LBLGC team
Ichneumonidae	Campopleginae sp. 4	Par.						13	LBLGC team
Ichneumonidae	Campopleginae sp. 5	Par.						6	LBLGC team
Ichneumonidae	Campopleginae sp. 6	Par.						3	LBLGC team
Ichneumonidae	Campopleginae sp. 7	Par.						38	LBLGC team
Ichneumonidae	Campopleginae sp. 8	Par.						3	LBLGC team
Ichneumonidae	Campopleginae sp. 9	Par.						2	LBLGC team
Ichneumonidae	<i>Chasmias motatorius</i> (Fabricius, 1775)	Par.						1	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Cidaphus alarius</i> (Gravenhorst, 1829)	Par.						7	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Coelichneumon desinatorius</i> (Thunberg, 1824)	Par.						3	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Coelichneumon dubius</i> (Tischbein, 1876)	Par.						2	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Coelichneumon leucocerus</i> (Gravenhorst, 1820)	Par.						7	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Coelichneumon probator</i> Horstmann, 2000	Par.						1	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Coelichneumon sinister</i> (Wesmael, 1848)	Par.						1	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Coleocentrus croceicornis</i> (Gravenhorst, 1829)	Par.						2	T. Robert
Ichneumonidae	<b><i>Coleocentrus exareolatus</i></b> Kriechbaumer, 1894	Par.						1	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Coleocentrus excitator</i> (Poda, 1761)	Par.						1	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Coleocentrus soleatus</i> (Gravenhorst, 1829)	Par.						4	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Colpognathus celerator</i> (Gravenhorst, 1807)	Par.						1	W. Penigot

Ichneumonidae	<i>Colpognathus divisus</i> Thomson, 1891	Par.							1	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Cratichneumon albifrons</i> (Stephens, 1835)	Par.							1	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Cratichneumon coruscator</i> (Linnaeus, 1758)	Par.							12	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Cratichneumon culex</i> (Müller, 1776)	Par.							30	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Cratichneumon flavifrons</i> (Schrank, 1781)	Par.							2	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Cratichneumon rufifrons</i> (Gravenhorst, 1829)	Par.							2	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Cratichneumon viator</i> (Scopoli, 1763)	Par.							2	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Crypteffigies lanius</i> (Gravenhorst, 1829)	Par.							158	W. Penigot
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 1	Par.							208	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 10	Par.							4	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 11	Par.							17	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 12	Par.							80	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 13	Par.							9	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 14	Par.							12	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 15	Par.							12	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 16	Par.							7	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 17	Par.							2	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 18	Par.							41	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 19	Par.							10	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 2	Par.							2	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 20	Par.							2	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 21	Par.							1	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 22	Par.							1	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 23	Par.							33	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 24	Par.							5	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 25	Par.							1	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 26	Par.							2	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 27	Par.							35	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 28	Par.							3	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 29	Par.							3	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 3	Par.							50	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 30	Par.							6	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 31	Par.							1	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 32	Par.							7	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 33	Par.							3	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 34	Par.							11	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 35	Par.							1	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 36	Par.							8	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 37	Par.							2	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 38	Par.							2	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 39	Par.							6	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 4	Par.							14	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 40	Par.							1	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 41	Par.							3	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 42	Par.							46	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 43	Par.							14	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 44	Par.							1	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 45	Par.							40	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 46	Par.							1	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 47	Par.							2	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 48	Par.							1	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 49	Par.							1	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 5	Par.							13	LBLGC team

Ichneumonidae	Cryptinae sp. 50	Par.						4	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 51	Par.						4	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 52	Par.						1	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 53	Par.						1	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 54	Par.						2	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 55	Par.						1	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 56	Par.						132	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 57	Par.						3	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 58	Par.						4	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 59	Par.						32	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 6	Par.						6	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 60	Par.						44	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 61	Par.						101	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 7	Par.						16	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 8	Par.						11	LBLGC team
Ichneumonidae	Cryptinae sp. 9	Par.						6	LBLGC team
Ichneumonidae	<i>Crytea sanguinator</i> (Rossi, 1794)	Par.						2	W. Penigot
Ichneumonidae	Ctenopelmatinae sp. 1	Par.						88	LBLGC team
Ichneumonidae	Ctenopelmatinae sp. 10	Par.						2	LBLGC team
Ichneumonidae	Ctenopelmatinae sp. 11	Par.						1	LBLGC team
Ichneumonidae	Ctenopelmatinae sp. 12	Par.						59	LBLGC team
Ichneumonidae	Ctenopelmatinae sp. 13	Par.						2	LBLGC team
Ichneumonidae	Ctenopelmatinae sp. 14	Par.						1	LBLGC team
Ichneumonidae	Ctenopelmatinae sp. 15	Par.						2	LBLGC team
Ichneumonidae	Ctenopelmatinae sp. 16	Par.						1	LBLGC team
Ichneumonidae	Ctenopelmatinae sp. 17	Par.						2	LBLGC team
Ichneumonidae	Ctenopelmatinae sp. 18	Par.						12	LBLGC team
Ichneumonidae	Ctenopelmatinae sp. 19	Par.						1	LBLGC team
Ichneumonidae	Ctenopelmatinae sp. 2	Par.						4	LBLGC team
Ichneumonidae	Ctenopelmatinae sp. 20	Par.						1	LBLGC team
Ichneumonidae	Ctenopelmatinae sp. 21	Par.						1	LBLGC team
Ichneumonidae	Ctenopelmatinae sp. 22	Par.						33	LBLGC team
Ichneumonidae	Ctenopelmatinae sp. 23	Par.						24	LBLGC team
Ichneumonidae	Ctenopelmatinae sp. 24	Par.						134	LBLGC team
Ichneumonidae	Ctenopelmatinae sp. 25	Par.						39	LBLGC team
Ichneumonidae	Ctenopelmatinae sp. 26	Par.						73	LBLGC team
Ichneumonidae	Ctenopelmatinae sp. 27	Par.						1	LBLGC team
Ichneumonidae	Ctenopelmatinae sp. 28	Par.						3	LBLGC team
Ichneumonidae	Ctenopelmatinae sp. 3	Par.						6	LBLGC team
Ichneumonidae	Ctenopelmatinae sp. 4	Par.						6	LBLGC team
Ichneumonidae	Ctenopelmatinae sp. 5	Par.						2	LBLGC team
Ichneumonidae	Ctenopelmatinae sp. 6	Par.						2	LBLGC team
Ichneumonidae	Ctenopelmatinae sp. 7	Par.						1	LBLGC team
Ichneumonidae	Ctenopelmatinae sp. 8	Par.						8	LBLGC team
Ichneumonidae	Ctenopelmatinae sp. 9	Par.						1	LBLGC team
Ichneumonidae	<i>Deuteroxorides elevator</i> (Panzer, 1799)	Par.						15	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Diadromus arrisor</i> Wesmael, 1845	Par.						1	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Diadromus troglodytes</i> (Gravenhorst, 1829)	Par.						6	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Dicaelotus erythrogaster</i> (Holmgren, 1890)	Par.						7	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Dicaelotus pictus</i> (Schmiedeknecht, 1903)	Par.						12	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Dicaelotus punctiventris</i> (Thomson, 1891)	Par.						15	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Dicaelotus resplendens</i> Holmgren, 1890	Par.						1	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Diphyus restitutor</i>	Par.						1	W. Penigot



	(Wesmael, 1859)								
Ichneumonidae	<i>Diplazon</i> sp.	Par.						1	LBLGC team
Ichneumonidae	<i>Dirophanes callopus</i> (Wesmael, 1845)	Par.						3	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Dirophanes fulvitaris</i> (Wesmael, 1845)	Par.						1	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Dirophanes maculicornis</i> (Stephens, 1835)	Par.						64	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Dolichomitus curticornis</i> (Perkins, 1943)	Par.						3	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Dolichomitus mesocentrus</i> (Gravenhorst, 1829)	Par.						1	T. Robert
Ichneumonidae	<b><i>Dolichomitus milleri</i></b> <b>Zwakhals, 2010</b>	Par.						2	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Dolichomitus pterelas</i> (Say, 1829)	Par.						4	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Dolichomitus</i> sp.	Par.						2	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Dolichomitus terebrans</i> (Ratzeburg, 1844)	Par.						7	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Drepanoctonus tibialis</i> Pfankuch, 1911	Par.						1	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Dusona</i> sp.	Par.						13	LBLGC team
Ichneumonidae	<i>Enizemum ornatum</i> (Gravenhorst, 1829)	Par.						1	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Ephialtes manifestator</i> (Linnaeus, 1758)	Par.						4	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Eristicus</i> cf. <i>clericus</i>	Par.						1	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Eristicus clarigator</i> (Wesmael, 1845)	Par.						1	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Eristicus clericus</i> (Gravenhorst, 1829)	Par.						3	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Euceros albitarsus</i> Curtis, 1837	Par.						9	W. Penigot
Ichneumonidae	<b><i>Euceros kiushensis</i></b> <b>Uchida</b>	Par.						4	W. Penigot, T. Robert
Ichneumonidae	<i>Euceros pruinus</i> (Gravenhorst, 1829)	Par.						1	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Eupalamus lacteator</i> (Gravenhorst, 1829)	Par.						7	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Eupalamus wesmaeli</i> (Thomson, 1886)	Par.						10	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Fredegunda diluta</i> (Ratzeburg, 1852)	Par.						1	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Glypta extincta</i> Ratzeburg, 1852	Par.						1	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Glypta nigrina</i> Desvignes, 1856	Par.						2	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Glypta pictipes</i> Taschenberg, 1863	Par.						1	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Glypta trochanterata</i> Bridgman, 1886	Par.						7	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Herpestomus brunnicornis</i> (Gravenhorst, 1829)	Par.						1	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Homotherus locutor</i> (Thunberg, 1824)	Par.						1	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Homotherus varipes</i> (Gravenhorst, 1829)	Par.						1	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Hoplismenus terrificus</i> Wesmael, 1848	Par.						1	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Hyperacmus crassicornis</i> (Gravenhorst, 1829)	Par.						1	W. Penigot, T. Robert
Ichneumonidae	<i>Ichneumon bucculentus</i> Wesmael, 1845	Par.						2	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Ichneumon</i> cf. <i>exilicornis</i>	Par.						2	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Ichneumon gracilicornis</i> Gravenhorst, 1829	Par.						1	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Ichneumon inquinatus</i> Wesmael, 1845	Par.						7	W. Penigot

Ichneumonidae	<i>Ichneumon molitorius</i> Linnaeus, 1760	Par.							1	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Ichneumon simulans</i> Tischbein, 1873	Par.							8	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Ichneumon stenocerus</i> Thomson, 1887	Par.							1	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Ichneumon suspiciosus</i> Wesmael, 1845	Par.							3	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Ischnoceros caligatus</i> (Gravenhorst, 1829)	Par.							4	W. Penigot, T. Robert
Ichneumonidae	<i>Ischnoceros rusticus</i> (Geoffroy, 1785)	Par.							13	W. Penigot, T. Robert
Ichneumonidae	<i>Itoplectis alternans</i> (Gravenhorst, 1829)	Par.							7	W. Penigot, T. Robert
Ichneumonidae	<i>Itoplectis clavicornis</i> (Thomson, 1889)	Par.							1	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Itoplectis maculator</i> (Fabricius, 1775)	Par.							19	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Liotryphon caudatus</i> (Ratzeburg, 1848)	Par.							3	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Liotryphon punctulatus</i> (Ratzeburg, 1848)	Par.							1	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Lissonota biguttata</i> Holmgren, 1860	Par.							19	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Lissonota complicator</i> Aubert, 1967	Par.							1	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Lissonota cruentator</i> (Panzer, 1809)	Par.							1	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Lissonota deversor</i> Gravenhorst, 1829	Par.							2	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Lissonota folii</i> Thomson, 1877	Par.							35	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Lissonota luffiator</i> Aubert, 1969	Par.							29	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Lissonota mutator</i> Aubert, 1969	Par.							1	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Lissonota palpalis</i> Thomson, 1889	Par.							1	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Lissonota variabilis</i> Holmgren, 1860	Par.							1	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Lissonota versicolor</i> Holmgren, 1860	Par.							1	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Lycorina triangulifera</i> Holmgren, 1859	Par.							1	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Lymantrichneumon disparis</i> (Poda, 1761)	Par.							19	W. Penigot
Ichneumonidae	Mesochorinae sp.1	Par.							32	LBLGC team
Ichneumonidae	Mesochorinae sp.2	Par.							2	LBLGC team
Ichneumonidae	Mesochorinae sp.3	Par.							3	LBLGC team
Ichneumonidae	Mesochorinae sp.4	Par.							1	LBLGC team
Ichneumonidae	Mesochorinae sp.5	Par.							3	LBLGC team
Ichneumonidae	Mesochorinae sp.6	Par.							2	LBLGC team
Ichneumonidae	Metopiinae sp. 1	Par.							90	LBLGC team
Ichneumonidae	Metopiinae sp. 2	Par.							7	LBLGC team
Ichneumonidae	Metopiinae sp. 3	Par.							8	LBLGC team
Ichneumonidae	Metopiinae sp. 4	Par.							1	LBLGC team
Ichneumonidae	Metopiinae sp. 5	Par.							6	LBLGC team
Ichneumonidae	Metopiinae sp. 6	Par.							1	LBLGC team
Ichneumonidae	<i>Misetus oculus</i> Wesmael, 1845	Par.							1	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Netelia cristata</i> (Thomson, 1888)	Par.							3	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Netelia latungula</i> (Thomson, 1888)	Par.							2	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Netelia testacea</i> (Gravenhorst, 1829)	Par.							1	T. Robert

Ichneumonidae	<i>Odontocolon quercinum</i> (Thomson, 1877)	Par.						2	W. Penigot, T. Robert
Ichneumonidae	<b><i>Ophion brocki</i></b> <b>Johansson, 2019</b>	Par.						2	W. Penigot
Ichneumonidae	<b><i>Ophion confusus</i></b> <b>Johansson, 2019</b>	Par.						1	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Ophion gr. mocsaryi</i>	Par.						4	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Ophion minutus</i> Kriechbaumer, 1879	Par.						83	W. Penigot, T. Robert
Ichneumonidae	<i>Ophion ocellaris</i> Ulbricht, 1926	Par.						2	W. Penigot
Ichneumonidae	<b><i>Ophion splendens</i></b> <b>Johansson, 2019</b>	Par.						1	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Ophion variegatus</i> Rudow, 1883	Par.						1	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Ophion ventricosus</i> Gravenhorst, 1829	Par.						3	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Orgichneumon calcatorius</i> (Thunberg, 1822)	Par.						1	W. Penigot
Ichneumonidae	Orthocentrinae sp. 1	Par.						49	LBLGC team
Ichneumonidae	Orthocentrinae sp. 2	Par.						4	LBLGC team
Ichneumonidae	Orthocentrinae sp. 3	Par.						7	LBLGC team
Ichneumonidae	Orthocentrinae sp. 4	Par.						2	LBLGC team
Ichneumonidae	Orthocentrinae sp. 5	Par.						1	LBLGC team
Ichneumonidae	Orthocentrinae sp. 6	Par.						1	LBLGC team
Ichneumonidae	Orthocentrinae sp. 7	Par.						1	LBLGC team
Ichneumonidae	<i>Oxytorus armatus</i> Thomson, 1883	Par.						1	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Paracoelichneumon rubens</i> (Boyer de Fonscolombe, 1847)	Par.						2	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Phaeogenes cf. semivulpinus</i>	Par.						2	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Phaeogenes planifrons</i> Wesmael, 1845	Par.						1	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Phaeogenes semivulpinus</i> (Gravenhorst, 1829)	Par.						38	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Phaeogenes spiniger</i> (Gravenhorst, 1829)	Par.						1	E. Diller
Ichneumonidae	<i>Phytodietus cf. albipes</i>	Par.						1	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Pimpla contemplator</i> (Müller, 1776)	Par.						21	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Pimpla insignatoria</i> (Gravenhorst, 1807)	Par.						1	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Pimpla rufipes</i> (Miller, 1759)	Par.						3	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Pimpla turionellae</i> (Linnaeus, 1758)	Par.						24	T. Robert
Ichneumonidae	Pimplinae sp.	Par.						1	LBLGC team
Ichneumonidae	<i>Podoschistus scutellaris</i> (Desvignes, 1856)	Par.						30	T. Robert
Ichneumonidae	Poemeniinae sp.	Par.						1	LBLGC team
Ichneumonidae	<i>Polysphincta boops</i> Tschek, 1869	Par.						4	Y. Braet, T. Robert
Ichneumonidae	<i>Pristomerus vulnerator</i> (Panzer, 1799)	Par.						1	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Pseudorhyssa alpestris</i> (Holmgren, 1860)	Par.						1	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Rhyssella approximator</i> (Fabricius, 1793)	Par.						1	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Rhyssella obliterated</i> (Gravenhorst, 1829)	Par.						27	W. Penigot, T. Robert
Ichneumonidae	<i>Rynchobanchus flavopictus</i> Heinrich, 1937	Par.						1	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Scambus calobatus</i> (Gravenhorst, 1829)	Par.						24	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Scambus nigricans</i> (Thomson, 1877)	Par.						1	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Scambus planatus</i>	Par.						95	T. Robert

	(Hartig, 1838)								
Ichneumonidae	<i>Schizopyga flavifrons</i> Holmgren, 1856	Par.						1	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Stenichneumon militarius</i> (Thunberg, 1824)	Par.						1	W. Penigot
Ichneumonidae	<b><i>Stenobarichneumon protervus</i> (Holmgren, 1864)</b>	Par.						1	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Stilbopinae</i> sp.	Par.						1	LBLGC team
Ichneumonidae	<i>Stilbops vetulus</i> (Gravenhorst, 1829)	Par.						444	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Syrphophilus tricinctorius</i> (Thunberg, 1824)	Par.						1	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Syspasis albiguttata</i> (Gravenhorst, 1820)	Par.						3	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Syspasis rufina</i> (Gravenhorst, 1820)	Par.						3	W. Penigot
Ichneumonidae	<b><i>Syspasis tauma</i> (Heinrich, 1951)</b>	Par.						1	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Tersilochinae</i> sp.1	Par.						35	LBLGC team
Ichneumonidae	<i>Tersilochinae</i> sp.2	Par.						1	LBLGC team
Ichneumonidae	<i>Tersilochinae</i> sp.3	Par.						1	LBLGC team
Ichneumonidae	<i>Theronia atalantae</i> (Poda, 1761)	Par.						2	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Theronia laevigata</i> (Tschek, 1869)	Par.						1	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Tromatobia lineatoria</i> (Villers, 1789)	Par.						3	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Tromatobia ovivora</i> (Boheman, 1821)	Par.						1	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Tryphoninae</i> sp. 1	Par.						16	LBLGC team
Ichneumonidae	<i>Tryphoninae</i> sp. 2	Par.						22	LBLGC team
Ichneumonidae	<i>Tryphoninae</i> sp. 3	Par.						1	LBLGC team
Ichneumonidae	<i>Tryphoninae</i> sp. 4	Par.						16	LBLGC team
Ichneumonidae	<i>Tryphoninae</i> sp. 5	Par.						1	LBLGC team
Ichneumonidae	<i>Tryphoninae</i> sp. 6	Par.						21	LBLGC team
Ichneumonidae	<i>Tryphoninae</i> sp. 7	Par.						1	LBLGC team
Ichneumonidae	<i>Tryphoninae</i> sp. 8	Par.						1	LBLGC team
Ichneumonidae	<i>Tycherus cephalotes</i> (Wesmael, 1845)	Par.						3	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Tycherus flavidens</i> (Wesmael, 1845)	Par.						5	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Tycherus infimus</i> (Wesmael, 1845)	Par.						1	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Tycherus ischiomelinus</i> (Gravenhorst, 1829)	Par.						7	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Tycherus stipator</i> (Wesmael, 1855)	Par.						1	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Tycherus suspicax</i> (Wesmael, 1845)	Par.						9	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Ulesta perspicua</i> (Wesmael, 1857)	Par.						1	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Virgichneumon dumeticola</i> (Gravenhorst, 1829)	Par.						3	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Virgichneumon tergenus</i> (Gravenhorst, 1820)	Par.						8	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Vulgichneumon bimaculatus</i> (Schrank, 1776)	Par.						2	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Vulgichneumon deceptor</i> (Scopoli, 1763)	Par.						1	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Vulgichneumon suavis</i> (Gravenhorst, 1820)	Par.						1	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Woldstedtius citropectoralis</i> (Schmiedeknecht, 1926)	Par.						1	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Xorides berlandi</i> Clément, 1938	Par.						4	W. Penigot, T. Robert
Ichneumonidae	<b><i>Xorides corcyrensis</i> (Kriechbaumer, 1894)</b>	Par.						1	T. Robert

Ichneumonidae	<i>Xorides csikii</i> Clément, 1938	Par.						137	W. Penigot, T. Robert
Ichneumonidae	<i>Xorides filiformis</i> (Gravenhorst, 1829)	Par.						6	W. Penigot, T. Robert
Ichneumonidae	<i>Xorides fuligator</i> (Thunberg, 1824)	Par.						4	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Xorides gravenhorstii</i> (Curtis, 1831)	Par.						5	W. Penigot, T. Robert
Ichneumonidae	<i>Xorides indicatorius</i> (Latreille, 1806)	Par.						1	T. Robert
Ichneumonidae	<i>Xorides minutus</i> Clément, 1938	Par.						14	W. Penigot
Ichneumonidae	<i>Xorides praecatorius</i> (Fabricius, 1793)	Par.						30	W. Penigot, T. Robert
Ichneumonidae	<i>Xorides rufipes</i> (Gravenhorst, 1829)	Par.						12	W. Penigot, T. Robert
Ichneumonidae	<i>Xorides sepulchralis</i> (Holmgren, 1860)	Par.						1	T. Robert
Megachilidae	<i>Megachile</i> sp.	Poll./Nec.						3	LBLGC team
Megaspilidae	<i>Conostigmus</i> sp.	Par.						14	A. Staverlokk
Megaspilidae	<i>Dendrocercus</i> sp.	Par.						9	A. Staverlokk
Megaspilidae	<i>Platyceraphron muscidarum</i> Kieffer, 1906	Par.						1	A. Staverlokk
Megaspilidae	<i>Trichosteresis glabra</i> (Boheman, 1832)	Par.						1	A. Staverlokk
Megastigmidae	<i>Megastigmus dorsalis</i> (Fabricius, 1798)	Par.						1	J-Y. Rasplus
Mellinidae	<i>Mellinus arvensis</i> (Linnaeus, 1758)	Carn.						1	P. Burguet
Mutillidae	<i>Myrmosa atra</i> Panzer, 1801	Par.						4	F. Herbrecht, E. Marhic
Ooderidae	<i>Oodera formosa</i> (Giraud, 1863)	Par.						1	J-Y. Rasplus
Ormyridae	<i>Ormyrus pomaceus</i> (Geoffroy, 1785)	Par.						1	J-Y. Rasplus
Ormyridae	<i>Ormyrus wachtli</i> Mayr, 1904	Par.						5	J-Y. Rasplus
Orussidae	<i>Orussus unicolor</i> Latreille, 1812	Par.						17	T. Noblecourt
Pamphiliidae	<i>Acantholyda posticalis pinivora</i> Enslin, 1918	N.O. Phyll.						1	T. Noblecourt
Pamphiliidae	<i>Pamphilius balteatus</i> (Fallén, 1808)	N.O. Phyll.						1	T. Noblecourt
Pamphiliidae	<i>Pamphilius hortorum</i> (Klug, 1808)	N.O. Phyll.						3	T. Noblecourt
Pamphiliidae	<i>Pamphilius ignymontiensis</i> Lacourt, 1973	N.O. Phyll.						1	T. Noblecourt
Pamphiliidae	<i>Pamphilius marginatus</i> (Audinet-Serville, 1823)	N.O. Phyll.						18	T. Noblecourt
Pamphiliidae	<i>Pamphilius pallipes</i> (Zetterstedt, 1838)	N.O. Phyll.						6	T. Noblecourt
Pamphiliidae	<i>Pamphilius sylvarum</i> (Stephens, 1835)	O. Phyll.						1	T. Noblecourt
Pamphiliidae	<i>Pamphilius sylvaticus</i> (Linnaeus, 1758)	N.O. Phyll.						5	T. Noblecourt
Pamphiliidae	<i>Pamphilius varius</i> (Audinet-Serville, 1823)	N.O. Phyll.						2	T. Noblecourt
Pemphredonidae	<i>Passaloecus corniger</i> Shuckard, 1837	Carn.						3	P. Burguet
Pemphredonidae	<i>Passaloecus gracilis</i> Curtis, 1834	Carn.						1	P. Burguet
Pemphredonidae	<i>Passaloecus insignis</i> (Vander Linden, 1829)	Carn.						24	P. Burguet, F. Herbrecht
Pemphredonidae	<i>Passaloecus vandeli</i> Ribaut, 1952	Carn.						6	P. Burguet
Pemphredonidae	<i>Pemphredon austriaca</i> (Kohl, 1888)	Carn.						2	P. Burguet
Pemphredonidae	<i>Pemphredon inornata</i> Say, 1824	Carn.						3	P. Burguet

Pemphredonidae	<i>Pemphredon lethifer</i> (Shuckard, 1837)	Carn.						54	P. Burguet
Pemphredonidae	<i>Pemphredon lugens</i> Dahlbom, 1842	Carn.						7	P. Burguet
Pemphredonidae	<i>Pemphredon lugubris</i> (Fabricius, 1793)	Carn.						56	P. Burguet
Pemphredonidae	<i>Spilomena troglodytes</i> (Vander Linden, 1829)	Carn.						3	P. Burguet
Pemphredonidae	<i>Stigmus pendulus</i> Panzer, 1804	Carn.						1	P. Burguet
Pemphredonidae	<i>Stigmus solskyi</i> A. Morawitz, 1864	Carn.						1	P. Burguet
Perilampidae	<i>Perilampus ruficornis</i> (Fabricius, 1793)	Par.						2614	J-Y. Rasplus
Platygastridae	<i>Inostemma curtum</i> Szélényi, 1938	Par.						7	P.N. Buhl
Platygastridae	<i>Leptacis laodice</i> (Walker, 1836)	Par.						10	P.N. Buhl
Platygastridae	<i>Leptacis nydia</i> (Walker, 1836)	Par.						1	P.N. Buhl
Platygastridae	<i>Metaclisis</i> sp.	Par.						1	P.N. Buhl
Platygastridae	<i>Platygaster betulae</i> (Kieffer, 1916)	Par.						3	P.N. Buhl
Platygastridae	<i>Platygaster betularia</i> Kieffer, 1916	Par.						1	P.N. Buhl
Platygastridae	<i>Platygaster marchali</i> Kieffer, 1906	Par.						1	P.N. Buhl
Platygastridae	<i>Platygaster munita</i> Walker, 1836	Par.						1	P.N. Buhl
Platygastridae	<i>Platygaster</i> sp. 1	Par.						1	P.N. Buhl
Platygastridae	<i>Platygaster</i> sp. 2	Par.						1	P.N. Buhl
Platygastridae	<i>Platygaster</i> sp. 3	Par.						1	P.N. Buhl
Platygastridae	<i>Platygaster striatithorax</i> Buhl, 1994	Par.						548	P.N. Buhl
Platygastridae	Platygastridae sp.	Par.						3	J-Y. Rasplus
Platygastridae	<i>Synopeas larides</i> (Walker, 1836)	Par.						6	P.N. Buhl
Platygastridae	<i>Synopeas lugubre</i> Thomson, 1859	Par.						20	P.N. Buhl
Platygastridae	<i>Synopeas myles</i> (Walker, 1836)	Par.						3	P.N. Buhl
Platygastridae	<i>Synopeas sosis</i> (Walker, 1836)	Par.						7	P.N. Buhl
Platygastridae	<i>Synopeas</i> sp. 1	Par.						2	P.N. Buhl
Platygastridae	<i>Synopeas</i> sp. 2	Par.						1	P.N. Buhl
Pompilidae	<i>Agenioideus cinctellus</i> (Spinola, 1808)	Par.						8	F. Herbrecht
Pompilidae	<i>Anoplius nigerrimus</i> (Scopoli, 1763)	Par.						1	F. Herbrecht
Pompilidae	<i>Anoplius</i> sp.	Par.						1	F. Herbrecht
Pompilidae	<i>Anoplius viaticus</i> (Linnaeus, 1758)	Par.						1	F. Herbrecht
Pompilidae	<i>Aporus unicolor</i> Spinola, 1808	Par.						82	F. Herbrecht
Pompilidae	<i>Arachnospila anceps</i> (Wesmael, 1851)	Par.						1	F. Herbrecht
Pompilidae	<i>Arachnospila spissa</i> (Schioedte, 1837)	Par.						22	F. Herbrecht
Pompilidae	<i>Arachnospila trivialis</i> (Dahlbom, 1843)	Par.						2	F. Herbrecht
Pompilidae	<i>Auplopus carbonarius</i> (Scopoli, 1763)	Par.						128	F. Herbrecht
Pompilidae	<i>Caliadurgus fasciatellus</i> (Spinola, 1808)	Par.						13	F. Herbrecht
Pompilidae	<i>Cryptocheilus notatus</i> (Rossius, 1792)	Par.						10	F. Herbrecht
Pompilidae	<i>Cryptocheilus versicolor</i> (Scopoli, 1763)	Par.						2	F. Herbrecht
Pompilidae	<i>Deuterationia bifasciata</i>	Par.						25	F. Herbrecht

	(Geoffroy, 1785)								
Pompilidae	<i>Deuteragenia monticola</i> (Wahis, 1972)	Par.						77	F. Herbrecht
Pompilidae	<i>Deuteragenia subintermedia</i> (Magretti, 1886)	Par.						134	F. Herbrecht
Pompilidae	<i>Deuteragenia variegata</i> (Linnaeus, 1758)	Par.						4	F. Herbrecht
Pompilidae	<i>Deuteragenia vechti</i> (Day, 1979)	Par.						44	F. Herbrecht
Pompilidae	<i>Evagetes siculus</i> (Lepeletier, 1845)	Par.						2	F. Herbrecht
Pompilidae	<i>Poecilagenia rubricans</i> (Lepeletier, 1845)	Par.						1	F. Herbrecht
Pompilidae	<i>Priocnemis agilis</i> (Shuckard, 1837)	Par.						1	F. Herbrecht
Pompilidae	<i>Priocnemis cordivalvata</i> Haupt, 1927	Par.						1	F. Herbrecht
Pompilidae	<i>Priocnemis coriacea</i> Dahlbom, 1843	Par.						6	F. Herbrecht
Pompilidae	<i>Priocnemis enslini</i> Haupt, 1927	Par.						1	F. Herbrecht
Pompilidae	<i>Priocnemis exaltata</i> (Fabricius, 1775)	Par.						1	F. Herbrecht
Pompilidae	<i>Priocnemis fallax</i> Verhoeff, 1922	Par.						1	F. Herbrecht
Pompilidae	<i>Priocnemis fennica</i> Haupt, 1927	Par.						1	F. Herbrecht
Pompilidae	<i>Priocnemis hyalinata</i> (Fabricius, 1793)	Par.						60	F. Herbrecht
Pompilidae	<i>Priocnemis parvula</i> Dahlbom, 1845	Par.						1	F. Herbrecht
Pompilidae	<i>Priocnemis perturbator</i> (Harris, 1780)	Par.						38	F. Herbrecht
Pompilidae	<i>Priocnemis sp.</i>	Par.						4	F. Herbrecht
Pompilidae	<i>Priocnemis schioedtei</i> Haupt, 1927	Par.						20	F. Herbrecht
Pompilidae	<i>Priocnemis susterai</i> Haupt, 1927	Par.						7	F. Herbrecht
Pompilidae	<i>Priocnemis vulgaris</i> (Dufour, 1841)	Par.						8	F. Herbrecht
Proctotrupidae	<i>Exallonx longicornis</i> (Nees, 1834)	Par.						4	E. Marhic
Psenidae	<i>Pseneo exaratus</i> (Eversmann, 1849)	Carn.						1	P. Burguet
Psenidae	<i>Psenulus fuscipennis</i> (Dahlbom, 1843)	Carn.						2	P. Burguet
Psenidae	<i>Psenulus pallipes</i> (Panzer, 1798)	Carn.						13	P. Burguet, F. Herbrecht
Pteromalidae	<i>Arthrolytus ocellus</i> (Walker, 1834)	Par.						1	J-Y. Rasplus
Pteromalidae	<i>Callitula bicolor</i> Spinola, 1811	Par.						1	J-Y. Rasplus
Pteromalidae	<i>Cheiopachus quadrum</i> (Fabricius, 1787)	Par.						1	J-Y. Rasplus
Pteromalidae	<i>Cleonymus laticornis</i> Walker, 1837	Par.						5	J-Y. Rasplus
Pteromalidae	<i>Coelopisthia pachycera</i> Masi, 1924	Par.						4	J-Y. Rasplus
Pteromalidae	<i>Conomorium amplum</i> (Walker, 1835)	Par.						6	J-Y. Rasplus
Pteromalidae	<i>Cyclogastrella simplex</i> (Walker, 1834)	Par.						2	J-Y. Rasplus
Pteromalidae	<i>Cyrtogaster vulgaris</i> Walker, 1833	Par.						13	J-Y. Rasplus
Pteromalidae	<i>Dibrachys microgastri</i> (Bouché, 1834)	Par.						1	J-Y. Rasplus
Pteromalidae	<i>Gastrancistrus compressus</i> Walker, 1834	Par.						1	J-Y. Rasplus
Pteromalidae	<b><i>Gastrancistrus laticeps</i></b>	Par.						3	J-Y. Rasplus

	<b>Graham, 1969</b>									
Pteromalidae	<i>Gastrancistrus puncticollis</i> (Thomson, 1876)	Par.							1	J-Y. Rasplus
Pteromalidae	<i>Gastrancistrus</i> sp. 1	Par.							9	J-Y. Rasplus
Pteromalidae	<i>Gastrancistrus</i> sp. 2	Par.							1	J-Y. Rasplus
Pteromalidae	<i>Meraporus graminicola</i> Walker, 1834	Par.							24	J-Y. Rasplus
Pteromalidae	<i>Mesopolobus diffinis</i> (Walker, 1834)	Par.							23	J-Y. Rasplus
Pteromalidae	<i>Mesopolobus dubius</i> (Walker, 1834)	Par.							1	J-Y. Rasplus
Pteromalidae	<i>Mesopolobus fuscipes</i> (Walker, 1834)	Par.							4	J-Y. Rasplus
Pteromalidae	<i>Mesopolobus</i> sp. 1	Par.							17	J-Y. Rasplus
Pteromalidae	<i>Mesopolobus</i> sp. 2	Par.							3	J-Y. Rasplus
Pteromalidae	<i>Mesopolobus</i> sp. 3	Par.							1	J-Y. Rasplus
Pteromalidae	<i>Mesopolobus</i> sp. 4	Par.							1	J-Y. Rasplus
Pteromalidae	<i>Mesopolobus tibialis</i> (Westwood, 1833)	Par.							42	J-Y. Rasplus
Pteromalidae	<i>Mesopolobus xanthocerus</i> (Thomson, 1878)	Par.							1	J-Y. Rasplus
Pteromalidae	<i>Miscogastrinae</i> sp.	Par.							1	J-Y. Rasplus
Pteromalidae	<i>Ormocerus latus</i> Walker, 1834	Par.							12	J-Y. Rasplus
Pteromalidae	<i>Ormocerus vernalis</i> Walker, 1834	Par.							105	J-Y. Rasplus
Pteromalidae	<i>Pachyneuron aphidis</i> (Bouché, 1834)	Par.							1	J-Y. Rasplus
Pteromalidae	<i>Pachyneuron</i> sp.	Par.							1	J-Y. Rasplus
Pteromalidae	Pteromalidae sp.	Par.							11	J-Y. Rasplus
Pteromalidae	<i>Pteromalus</i> sp. 1	Par.							10	J-Y. Rasplus
Pteromalidae	<i>Pteromalus</i> sp. 2	Par.							4	J-Y. Rasplus
Pteromalidae	<i>Pteromalus</i> sp. 3	Par.							1	J-Y. Rasplus
Pteromalidae	<i>Sceptrothelys parviclava</i> Graham, 1969	Par.							6	J-Y. Rasplus
Pteromalidae	<i>Sphegigaster brevicornis</i> (Walker, 1833)	Par.							2	J-Y. Rasplus
Pteromalidae	<i>Trigonoderus cyanescens</i> (Förster, 1841)	Par.							3	J-Y. Rasplus
Pteromalidae	<i>Trigonoderus princeps</i> Westwood, 1832	Par.							7	J-Y. Rasplus
Scelionidae	<i>Idris</i> sp.	Par.							1	P.N. Buhl
Scelionidae	<i>Scelio</i> sp.	Par.							7	P.N. Buhl
Scelionidae	<i>Telenomus chloropus</i> (Thomson, 1861)	Par.							8	P.N. Buhl
Scelionidae	<i>Telenomus</i> sp.	Par.							1	P.N. Buhl
Scelionidae	<i>Trimorus flavipes</i> (Walker, 1836)	Par.							1	P.N. Buhl
Scelionidae	<i>Trimorus puncticollis</i> (Thomson, 1859)	Par.							1	P.N. Buhl
Scelionidae	<i>Trimorus</i> sp.	Par.							1	P.N. Buhl
Scelionidae	<i>Trissolcus cultratus</i> (Mayr, 1879)	Par.							5	P.N. Buhl
Scelionidae	<i>Triteleia peyerimhoffi</i> (Kieffer, 1908)	Par.							5	P.N. Buhl
Sphecidae	<i>Ammophila sabulosa</i> (Linnaeus, 1758)	Carn.							1	F. Herbrecht
Sphecidae	<i>Isodontia mexicana</i> (Saussure, 1867)	Carn.							1	P. Burguet
Stephanidae	<i>Stephanus serrator</i> (Fabricius, 1798)	Par.							2	LBLGC team
Tenthredinidae	<i>Aglaostigma aucupariae</i> (Klug, 1817)	N.O. Phyll.							6	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Allantus togatus</i> (Panzer, 1801)	O. Phyll.							1	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Allantus viennensis</i> (Schrank, 1781)	N.O. Phyll.							1	T. Noblecourt



Tenthredinidae	<i>Aneugmenus padi</i> (Linnaeus, 1760)	N.O. Phyll.						13	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Athalia cordata</i> Audinet-Serville, 1823	N.O. Phyll.						2	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Athalia rosae</i> (Linnaeus, 1758)	N.O. Phyll.						4	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Caliroa cinxia</i> (Klug, 1816)	O. Phyll.						8	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Claremontia alternipes</i> (Klug, 1816)	N.O. Phyll.						2	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Claremontia uncta</i> (Klug, 1816)	N.O. Phyll.						1	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Cytisogaster chambersi</i> (Benson, 1947)	N.O. Phyll.						2	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Cytisogaster genistae</i> (Benson, 1947)	N.O. Phyll.						16	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Cytisogaster picta</i> (Klug, 1817)	N.O. Phyll.						8	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Dineura stilata</i> (Klug, 1816)	N.O. Phyll.						1	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Dolerus aeneus</i> Hartig, 1837	N.O. Phyll.						6	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Dolerus gonager</i> (Fabricius, 1781)	N.O. Phyll.						11	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Dolerus madidus</i> (Klug, 1818)	N.O. Phyll.						3	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Dolerus niger</i> (Linnaeus, 1767)	N.O. Phyll.						1	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Dolerus nigratus</i> (O.F. Müller, 1776)	N.O. Phyll.						1	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Dolerus sanguinicollis</i> (Klug, 1818)	N.O. Phyll.						8	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Emphytus cingulatus</i> (Scopoli, 1763)	N.O. Phyll.						1	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Empria candidata</i> (Fallén, 1808)	N.O. Phyll.						9	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Empria excisa</i> (C.G. Thomson, 1871)	N.O. Phyll.						1	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Empria granatensis</i> Lacourt, 1988	N.O. Phyll.						2	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Empria immersa</i> (Klug, 1818)	N.O. Phyll.						2	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Empria liturata</i> (Gmelin, 1790)	N.O. Phyll.						6	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Empria tridens</i> (Konow, 1896)	N.O. Phyll.						30	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Eutomostethus luteiventris</i> (Klug, 1816)	N.O. Phyll.						11	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Euura fagi</i> (Zaddach, 1876)	N.O. Phyll.						4	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Euura krausi</i> (Taeger & Blank, 1998)	N.O. Phyll.						2	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Euura lateralis</i> (Konow, 1895)	N.O. Phyll.						2	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Euura myosotidis</i> (Fabricius, 1804)	N.O. Phyll.						1	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Euura papillosa</i> (Retzius, 1783)	N.O. Phyll.						3	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Euura poecilonota</i> (Zaddach, 1876)	N.O. Phyll.						4	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Halidamia affinis</i> (Fallén, 1807)	N.O. Phyll.						1	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Harpiphorus lepidus</i> (Klug, 1818)	O. Phyll.						59	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Hoplocampa cantoti</i> Chevin, 1986	N.O. Phyll.						23	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Hoplocampa chrysorrhoea</i> (Klug, 1816)	N.O. Phyll.						12	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Hoplocampa testudinea</i> (Klug, 1816)	N.O. Phyll.						2	T. Noblecourt

Tenthredinidae	<i>Macrophya albicincta</i> (Schrank, 1776)	N.O. Phyll.						11	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Macrophya alboannulata</i> A. Costa, 1859	N.O. Phyll.						7	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Macrophya annulata</i> (Geoffroy, 1785)	N.O. Phyll.						1	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Macrophya blanda</i> (Fabricius, 1775)	N.O. Phyll.						17	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Macrophya duodecimpunctata</i> (Linnaeus, 1758)	N.O. Phyll.						4	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Macrophya militaris</i> (Klug, 1817)	N.O. Phyll.						16	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Macrophya montana</i> (Scopoli, 1763)	N.O. Phyll.						1	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Macrophya sanguinolenta</i> (Gmelin, 1790)	N.O. Phyll.						1	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Mesoneura opaca</i> (Fabricius, 1775)	O. Phyll.						60	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Monophadnoides ruficuris</i> (Brullé, 1832)	N.O. Phyll.						1	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Monophadnus pallescens</i> (Gmelin, 1790)	N.O. Phyll.						6	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Monsoma pulveratum</i> (Retzius, 1783)	N.O. Phyll.						1	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Nematus alniastri</i> (Scharfenberg, 1805)	N.O. Phyll.						1	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Nematus brischkei</i> Zaddach, 1876	N.O. Phyll.						1	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Nematus umbratus</i> C.G. Thomson, 1871	N.O. Phyll.						10	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Pachyprotasis antennata</i> (Klug, 1817)	N.O. Phyll.						1	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Pachyprotasis rapae</i> (Linnaeus, 1767)	N.O. Phyll.						40	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Pachyprotasis simulans</i> (Klug, 1817)	N.O. Phyll.						6	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Periclista albida</i> (Klug, 1816)	O. Phyll.						113	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Periclista albipennis</i> (Zaddach, 1859)	O. Phyll.						21	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Periclista lineolata</i> (Klug, 1816)	O. Phyll.						7	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Periclista pilosa</i> Chevin, 1971	O. Phyll.						30	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Periclista pubescens</i> (Zaddach, 1859)	O. Phyll.						1	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Pristiphora armata</i> (C.G. Thomson, 1863)	N.O. Phyll.						7	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Pristiphora fausta</i> (Hartig, 1837)	O. Phyll.						23	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Pristiphora insularis</i> Rohwer, 1910	N.O. Phyll.						2	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Pristiphora leucopus</i> (Hellén, 1948)	N.O. Phyll.						1	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Pristiphora maesta</i> (Zaddach, 1876)	N.O. Phyll.						10	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Pristiphora monogyniae</i> (Hartig, 1840)	N.O. Phyll.						2	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Pristiphora pallidiventris</i> (Fallén, 1808)	N.O. Phyll.						2	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Pristiphora punctifrons</i> (Thomson, 1871)	N.O. Phyll.						1	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Pristiphora subbifida</i> (C.G. Thomson, 1871)	N.O. Phyll.						5	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Pristiphora tetrica</i> (Zaddach, 1883)	N.O. Phyll.						1	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Profenus pygmaea</i> (Klug, 1816)	O. Phyll.						5	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Rhogogaster chlorosoma</i> (Benson, 1943)	N.O. Phyll.						1	T. Noblecourt

Tenthredinidae	<i>Rhogogaster scalaris</i> Klug, 1817	O. Phyll.						14	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Scolioneura vicina</i> Konow, 1894	N.O. Phyll.						1	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Strongylogaster multifasciata</i> (Geoffroy, 1785)	N.O. Phyll.						52	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Strongylogaster xanthocera</i> (Stephens, 1835)	N.O. Phyll.						19	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Tenthredo atra</i> Linnaeus, 1758	N.O. Phyll.						48	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Tenthredo ferruginea</i> Schrank, 1776	N.O. Phyll.						44	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Tenthredo livida</i> Linnaeus, 1758	N.O. Phyll.						2	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Tenthredo solitaria</i> Scopoli, 1763	N.O. Phyll.						1	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Tenthredo temula</i> Scopoli, 1763	N.O. Phyll.						232	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Tenthredo zona</i> Klug, 1817	N.O. Phyll.						2	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Tenthredopsis coquebertii</i> (Klug, 1817)	N.O. Phyll.						1	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Tenthredopsis litterata</i> (Geoffroy, 1785)	N.O. Phyll.						29	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Tenthredopsis nassata</i> (Linnaeus, 1767)	N.O. Phyll.						16	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Tenthredopsis scutellaris</i> (Fabricius, 1804)	N.O. Phyll.						27	T. Noblecourt
Tenthredinidae	<i>Tomostethus nigrinus</i> (Fabricius, 1804)	N.O. Phyll.						1	T. Noblecourt
Tiphiidae	<i>Tiphia femorata</i> Fabricius, 1775	Par.						92	F. Herbrecht, E. Marhic
Torymidae	<i>Diomorus calcaratus</i> (Nees, 1834)	Par.						2	J-Y. Rasplus
Torymidae	<i>Monodontomerus aereus</i> Walker, 1834	Par.						3	J-Y. Rasplus
Torymidae	<i>Podagrion pachymerum</i> (Walker, 1833)	Par.						1	J-Y. Rasplus
Torymidae	<i>Torymus aucupariae</i> (Rodzianko, 1908)	Par.						3	J-Y. Rasplus
Torymidae	<i>Torymus auratus</i> (O.F. Müller, 1764)	Par.						5	J-Y. Rasplus
Torymidae	<i>Torymus chlorocopes</i> Boheman, 1834	Par.						3	J-Y. Rasplus
Torymidae	<b><i>Torymus druparum</i></b> <b>Boheman, 1834</b>	Phyt.						2	J-Y. Rasplus
Torymidae	<i>Torymus flavipes</i> (Walker, 1833)	Par.						1	J-Y. Rasplus
Torymidae	<i>Torymus</i> sp. 1	Par.						11	J-Y. Rasplus
Torymidae	<i>Torymus</i> sp. 2	Par.						4	J-Y. Rasplus
Vespidae	<i>Allodynerus koenigi</i> (Dusmet, 1917)	Carn.						2	B. Gereys
Vespidae	<i>Allodynerus rossii</i> (Lepelletier, 1841)	Carn.						5	B. Gereys
Vespidae	<i>Ancistrocerus antilope</i> (Panzer, 1798)	Carn.						3	B. Gereys
Vespidae	<i>Ancistrocerus auctus</i> (Fabricius, 1793)	Carn.						1	B. Gereys
Vespidae	<i>Ancistrocerus dusmetiolus</i> (Strand, 1914)	Carn.						4	B. Gereys
Vespidae	<i>Ancistrocerus longispinosus</i> <i>longispinosus</i> (Saussure, 1855)	Carn.						1	B. Gereys
Vespidae	<i>Ancistrocerus nigricornis</i> (Curtis, 1826)	Carn.						15	B. Gereys
Vespidae	<i>Ancistrocerus oviiventris</i> <i>oviiventris</i> (Wesmael, 1836)	Carn.						1	B. Gereys
Vespidae	<i>Ancistrocerus parietinus</i> (Linnaeus, 1760)	Carn.						8	B. Gereys

Vespidae	<i>Ancistrocerus trifasciatus</i> subsp. <i>trifasciatus</i>	Carn.						9	B. Gereys
Vespidae	<i>Discoelius dufourii</i> subsp. <i>dufourii</i> Lepeletier, 1841	Carn.						1	B. Gereys
Vespidae	<i>Discoelius zonalis</i> (Panzer, 1801)	Carn.						4	B. Gereys
Vespidae	<i>Dolichovespula media</i> (Retzius, 1783)	Carn.						6	LBLGC team
Vespidae	<i>Euodynerus</i> ( <i>Pareuodynerus</i> ) <i>quadrifasciatus</i> subsp. <i>quadrifasciatus</i> (Fabricius, 1793)	Carn.						1	B. Gereys
Vespidae	<i>Polistes nimpha</i> (Christ, 1791)	Carn.						7	B. Gereys
Vespidae	<i>Stenodynerus chevrieranus</i> (Saussure, 1855)	Carn.						2	B. Gereys
Vespidae	<i>Symmorphus bifasciatus</i> (Linnaeus, 1760)	Carn.						2	B. Gereys
Vespidae	<i>Symmorphus murarius</i> (Linnaeus, 1758)	Carn.						3	B. Gereys
Vespidae	<i>Vespa crabro</i> Linnaeus, 1758	Carn.						240	LBLGC team
Vespidae	<i>Vespula germanica</i> (Fabricius, 1793)	Carn.						7	LBLGC team
Vespidae	<i>Vespula vulgaris</i> (Linnaeus, 1758)	Carn.						647	LBLGC team
Xiphydriidae	<i>Xiphydria longicollis</i> (Geoffroy, 1785)	Xyl.						149	T. Noblecourt
Xyelidae	<i>Xyela curva</i> Benson, 1938	Poll./Nec.						8	T. Noblecourt
Xyelidae	<i>Xyela julii</i> (Brébisson, 1818)	Poll./Nec.						11	T. Noblecourt

**Table S3.** Species diversity estimators for each category of plot decline in three forests and for 42 trees (= plot) for the Hymenoptera sampled with green multi-funnel traps and flight interception traps. Unidentified Cynipidae, Figitidae, Halictidae, Andrenidae, Pteromalidae, Encyrtidae and Platygastriidae have been removed.

Plot status	Observed number	Number of plots	Chao	Jackknife 1	Jackknife 2	Bootstrap	Range
Healthy	548	16	898 +/- 59	800 +/- 76	956	657 +/- 37	657 – 956
Moderately declining	583	14	990 +/- 69	839 +/- 77	1,007	694 +/- 36	694 - 1,007
Severely declining	555	12	911 +/- 58	812 +/- 90	968	667 +/- 45	667 – 968

**Table S4.** Overall  $\alpha$  diversity,  $\beta$  turnover and  $\beta$  nestedness between pairs of plot decline category. Overall  $\beta$  diversity corresponds to Sorensen dissimilarity,  $\beta$  turnover to Simpson dissimilarity and  $\beta$  nestedness to the difference between Sorensen and Simpson dissimilarity.

	Overall $\alpha$ diversity	$\beta$ turnover	$\beta$ nestedness
Among plots	0.95	0.93 (97.89%)	0.02 (2.11%)
Among categories of plot decline	0.45	0.44 (97.78%)	0.01 (2.22%)
Between H and MD plots	0.37	0.35 (94.59%)	0.02 (5.41%)
Between MD and SD plots	0.38	0.37 (97.37%)	0.01 (2.63%)
Between H and SD plots	0.378	0.374 (98.94%)	0.004 (1.06%)

**Table S5.** Indicator species for the plot decline categories, as estimated with the multipatt function (indicspecies R-package) and the IndVal index (IndVal.g) with 1,000 permutations. H: healthy, MD: moderately declining, SD: severely declining. Species in bold are indicators at both plot and stand scales.

Plot decline category	Indicator species	Family	Larval trophic guild	A	B	IndVal index
H	<b><i>Coleocentrus soleatus</i></b>	Ichneumonidae	parasitoid	1.00	0.25	0.5*
MD	<i>Hylaeus sp.</i>	Colletidae	pollinivorous/nectarivorous	0.67	0.71	0.69 *
MD	<i>Andrena fulva</i>	Andrenidae	pollinivorous/nectarivorous	0.89	0.36	0.56 **
MD	<i>Pseudomalus violaceus</i>	Chrysididae	parasitoid	1.00	0.29	0.53 **
MD	<i>Rhogogaster scalaris</i>	Tenthredinidae	oak-associated phyllophagous	0.94	0.29	0.52 *
MD	<i>Cryptinae sp.38</i>	Ichneumonidae	parasitoid	0.87	0.29	0.50 *
MD	<i>Eupalamus lacteator</i>	Ichneumonidae	parasitoid	0.87	0.29	0.50 *
MD	<i>Diapria cf. conica</i>	Diapriidae	parasitoid	0.82	0.29	0.48 *
MD	<i>Lasioglossum bluethgeni</i>	Halictidae	pollinivorous/nectarivorous	0.82	0.29	0.48 *
MD	<i>Athalia rosae</i>	Tenthredinidae	other phyllophagous	1.00	0.21	0.46 *
MD	<i>Cryptinae sp.39</i>	Ichneumonidae	parasitoid	1.00	0.21	0.46 *
MD	<i>Torymus auratus</i>	Torymidae	parasitoid	1.00	0.21	0.46 *
SD	<b><i>Eutomostethus luteiventris</i></b>	Tenthredinidae	other phyllophagous	0.76	0.50	0.62 **
SD	<i>Orthocentrinae sp.3</i>	Ichneumonidae	parasitoid	0.89	0.47	0.61 **
SD	<i>Formica fusca</i>	Formicidae	polyphagous	0.81	0.42	0.58 *
SD	<i>Campopleginae sp.12</i>	Ichneumonidae	parasitoid	0.67	0.50	0.58 *
SD	<b><i>Trigonoderus princeps</i></b>	Pteromalidae	parasitoid	0.74	0.42	0.56 *
SD	<b><i>Passaloecus vandeli</i></b>	Pemphredonidae	carnivorous	0.87	0.33	0.54 *
SD	<i>Dolichomitus terebrans</i>	Ichneumonidae	parasitoid	0.77	0.33	0.51 *
SD	<i>Arge rustica</i>	Argidae	oak-associated phyllophagous	1.00	0.25	0.50 *
SD	<i>Camponotus tergestinus</i>	Formicidae	polyphagous	1.00	0.25	0.50 *
SD	<i>Cryptinae sp.46</i>	Ichneumonidae	parasitoid	1.00	0.25	0.50 *
SD	<i>Tromatobia lineatoria</i>	Ichneumonidae	parasitoid	1.00	0.25	0.50 *

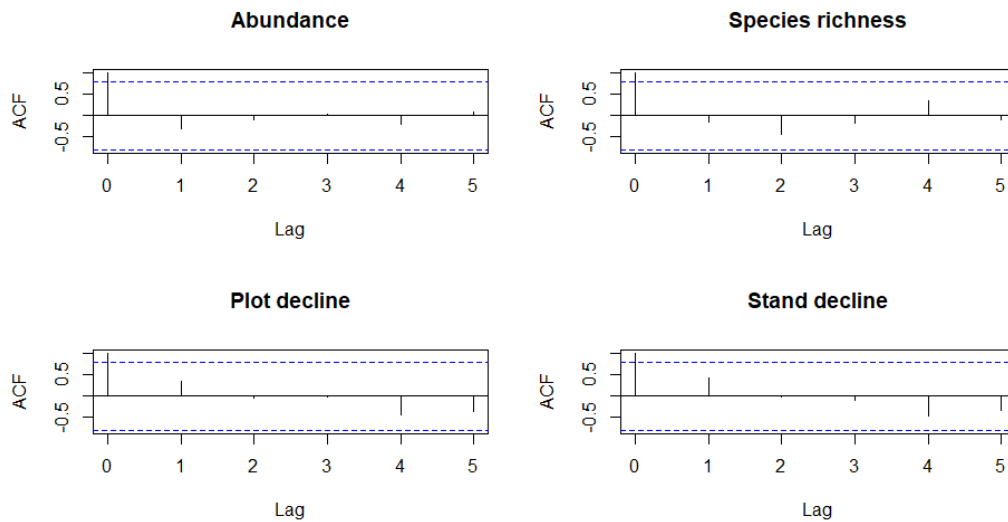
**Table S6.** Indicator species for the stand decline categories, as estimated with the multipatt function (indicspecies R-package) and the IndVal index (IndVal.g) with 1,000 permutations. H: healthy, MD: moderately declining, SD: severely declining. Species in bold are indicators at both plot and stand scales.

Stand decline category	Indicator species	Family	Larval trophic guild	A	B	IndVal index
H	<i>Chrysis fulgida</i>	Chrysididae	parasitoid	1.00	0.36	0.60 **
H	<b><i>Coleocentrus soleatus</i></b>	Ichneumonidae	parasitoid	1.00	0.29	0.54 **
H	<i>Andrena chrysoseles</i>	Andrenidae	pollinivorous/nectarivorous	0.82	0.29	0.48 *
H	<i>Bethylus dendrophilus</i>	Bethylidae	parasitoid	0.82	0.29	0.48 *
H	<i>Ectemnius lituratus</i>	Crabronidae	carnivorous	1.00	0.21	0.46 *
MD	<i>Ophion minutus</i>	Ichneumonidae	parasitoid	0.78	0.75	0.76 *
MD	<i>Tryphoninae sp.6</i>	Ichneumonidae	parasitoid	0.72	0.50	0.60 *
MD	<i>Microgastrinae sp.6</i>	Braconidae	parasitoid	0.84	0.31	0.51 *
MD	<i>Anteon infectum</i>	Dryinidae	parasitoid	1.00	0.25	0.50 *
MD	<i>Aphaenogaster subterranea</i>	Formicidae	carnivorous	1.00	0.25	0.50 *
SD	<i>Brachygaster minuta</i>	Evanidae	parasitoid	0.88	0.92	0.90 ***
SD	<i>Strongylogaster multifasciata</i>	Tenthredinidae	other phyllophagous	0.66	0.83	0.74 **
SD	<i>Tiphia femorata</i>	Tiphiidae	parasitoid	0.93	0.58	0.74 **
SD	<i>Sphecodes sp.</i>	Halictidae	pollinivorous/nectarivorous	0.67	0.75	0.71 *
SD	<b><i>Eutomostethus luteiventris</i></b>	Tenthredinidae	other phyllophagous	0.85	0.50	0.65 **
SD	<i>Pristiphora fausta</i>	Tenthredinidae	oak-associated phyllophagous	0.71	0.58	0.65 **
SD	<i>Agenioideus cinctellus</i>	Pompilidae	parasitoid	0.89	0.42	0.61 **
SD	<i>Dolerus gonager</i>	Tenthredinidae	other phyllophagous	0.69	0.50	0.59 *
SD	<i>Dendrocerus sp.</i>	Megaspilidae	parasitoid	0.81	0.42	0.58 **
SD	<i>Pachyprotasis simulans</i>	Tenthredinidae	other phyllophagous	1.00	0.33	0.58 **
SD	<b><i>Trigonoderus princeps</i></b>	Pteromalidae	parasitoid	0.77	0.42	0.57 **
SD	<i>Triaspis sp.7</i>	Braconidae	parasitoid	0.96	0.33	0.57 **
SD	<i>Aneugmenus padi</i>	Tenthredinidae	other phyllophagous	0.88	0.33	0.54 *
SD	<b><i>Passaloecus vandeli</i></b>	Pemphredonidae	carnivorous	0.85	0.33	0.53 *
SD	<i>Tenthredopsis nassata</i>	Tenthredinidae	other phyllophagous	0.85	0.33	0.53 *
SD	<i>Discoelius zonalis</i>	Vespidae	carnivorous	1.00	0.25	0.50 *
SD	<i>Polistes nimpha</i>	Vespidae	social polyphagous	1.00	0.25	0.50 *



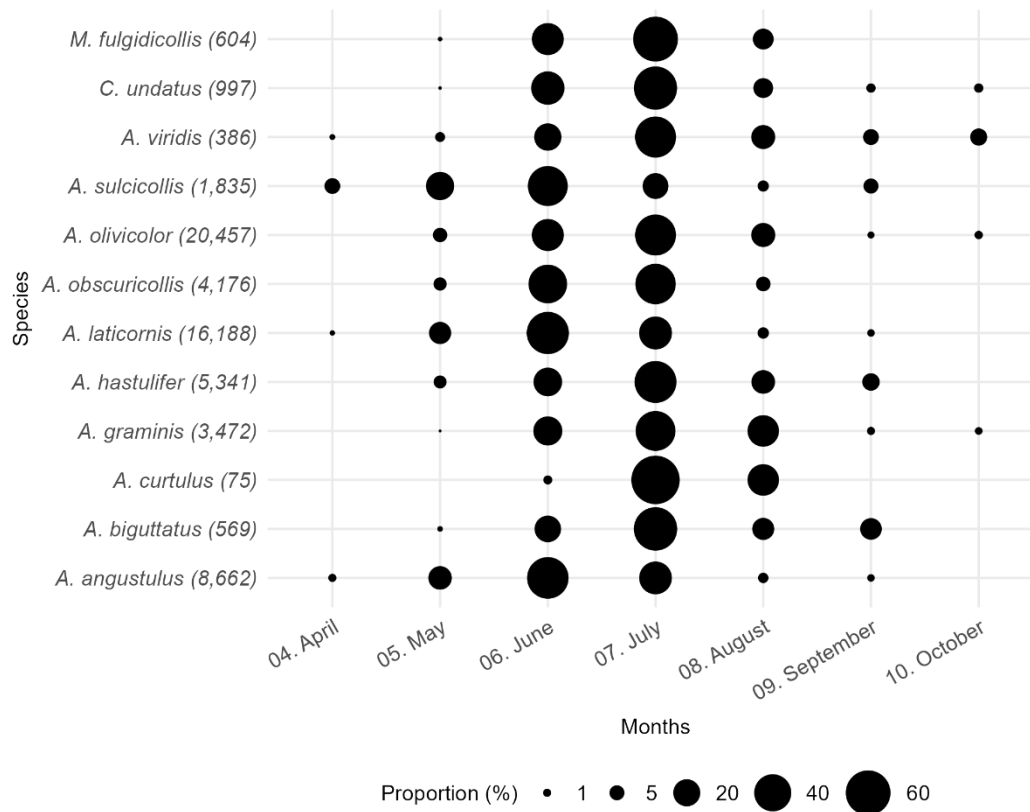
Annexe 5. Supplementary material – Article “Abundance and composition changes of the community of oak associated borers (Coleoptera: Buprestidae) in response to local and temporal variations in oak sanitary conditions”

**SUPPLEMENTARY DATA – FIGURES**

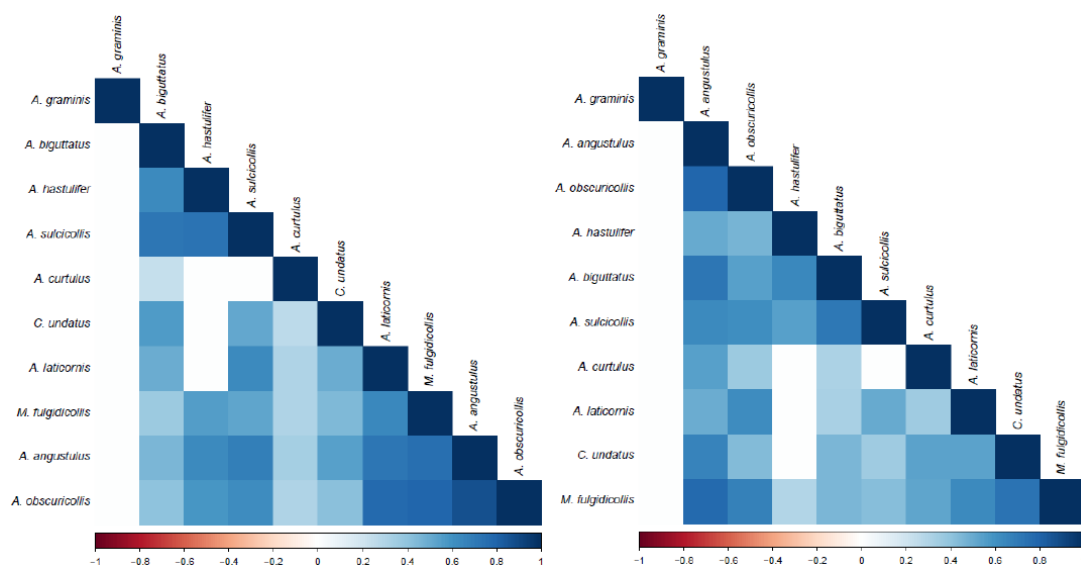


**Figure S9.** Autocorrelation analysis on yearly data for mean abundance, mean species richness, and mean plot and stand decline, using the *acf* R-function. The x-axis corresponds to the increasing time lag *i.e.* years (between 2016 and 2021), and the y-axis to the autocorrelation coefficient (from -1 to 1). The blue dotted line corresponds to the threshold above which the autocorrelation is significant (95% confidence interval).





**Figure S10.** Proportion of individuals, for several borer species dwelling in oak forests, caught over their activity period. Data were collected in six forests over several years. The total abundance of each species is given between brackets. We included *A. olivicolor* and *A. viridis* for information only. Some marginal non-oak species were also caught: *A. ater* was captured in June (5 individuals), July (2) and August (5); *A. betuleti* was captured in June (1) and August (3); *A. convexicollis* in June (7) and July (2); *A. cyanescens* in June (1) and *A. pratensis* in June (1).



**Figure S11.** Correlogram of the inter-annual variation of oak-associated borer abundance in the Vierzon forest between 2016 and 2021, according to the Spearman correlation (left) or the Pearson correlation (right). Results are ordered by hierarchical clustering. Only significant correlations are shown. The colour scale and intensity is proportional to the correlation coefficients.

## SUPPLEMENTARY DATA – TABLES

**Table S7.** Stand and plot locations and characteristics. Only those monitored in 2021 are displayed. Alt.: altitude, prop.: proportion, Q: *Quercus*, P: *Pinus*, F: *Fagus*, C: *Carpinus*, Po: *Populus*, T: *Tilia*, Ca: *Castanea*, So: *Sorbus*, B: *Betulus*, Sa: *Salix*, Fr: *Frangula*, I: *ilex*, M: *Molinia*, R: *Robinia*.

Forest	Stand	Plot	Longitude	Latitude	Alt.	Mean plot decline prop.	Mean stand decline prop.	Mean stand height (m)	Mean DBH (cm)	Stand tree density (tree/ha)	Stand oak basal area (m <sup>2</sup> /ha)	Stand composition (dominant level)	Stand composition (understory)
Boulogne	23	1	1,612956	47,610054	140	0,35	0,445	29,60	55,7	44,5	28,0	Q	Q
Boulogne	23	2	1,612927	47,608637	142	0,5	0,445	29,60	55,7	44,5	28,0	Q	Q
Boulogne	74	1	1,622222	47,570130	136	0,95	0,915	24,33	58,2	51,5	32,7	Q, P	P, C, Q
Boulogne	74	2	1,621727	47,570449	135	0,9	0,915	24,33	58,2	51,5	32,7	Q, P	P, C, Q
Boulogne	90	1	1,591103	47,574614	118	0,05	0,1	30,89	58,8	54,0	32,0	Q	C
Boulogne	90	2	1,591444	47,576022	119	0,1	0,1	30,89	58,8	54,0	32,0	Q	C
Boulogne	206	1	1,472146	47,580924	130	0,3	0,195	21,89	50,0	73,5	32,7	Q, C	
Boulogne	206	2	1,471519	47,579370	129	0,2	0,195	21,89	50,0	73,5	32,7	Q, C	
Boulogne	245	1	1,445620	47,581716	126	0,25	0,295	29,44	74,0	18,0	34,0	Q	C
Boulogne	245	2	1,448126	47,581348	126	0,4	0,295	29,44	74,0	18,0	34,0	Q	C
Boulogne	255	1	1,469869	47,584953	137	0,45	0,48	28,00	57,4	43,0	34,7	Q, C	
Boulogne	255	2	1,469895	47,585779	136	0,45	0,48	28,00	57,4	43,0	34,7	Q, C	
Chantilly	130	1	2,561780	49,179880	163	0,8	0,76	22,83	65,0	37,3	6,7	Q, C	Ca
Chantilly	130	2	2,560920	49,179360	164	0,8	0,76	22,83	65,0	37,3	6,7	Q, C	Ca
Chantilly	133	1	2,553958	49,179615	174	0,9	0,9	23,00	66,3	37,0	7,0	Q, C	C
Chantilly	133	2	2,553675	49,178880	173	0,8	0,9	23,00	66,3	37,0	7,0	Q, C	C
Chantilly	483	1	2,515993	49,124806	151	0,2	0,16	23,53	57,2	34,0	5,3	Q, Ca, F, B	Ca, C, F, R
Chantilly	483	2	2,516536	49,125002	152	0,1	0,16	23,53	57,2	34,0	5,3	Q, Ca, F, B	Ca, C, F, R
Chateauroux	34	1	1,734870	46,748726	144	0,35	0,43	42,83	79,5	39,0	30,7	Q	F
Chateauroux	34	2	1,736774	46,749459	142	0,5	0,43	42,83	79,5	39,0	30,7	Q	F
Chateauroux	50	1	1,752290	46,740146	172	0,2	0,315	33,83	69,9	40,0	18,0	Q	F, I
Chateauroux	50	2	1,754777	46,739625	172	0,35	0,315	33,83	69,9	40,0	18,0	Q	F, I

Table S7 continued

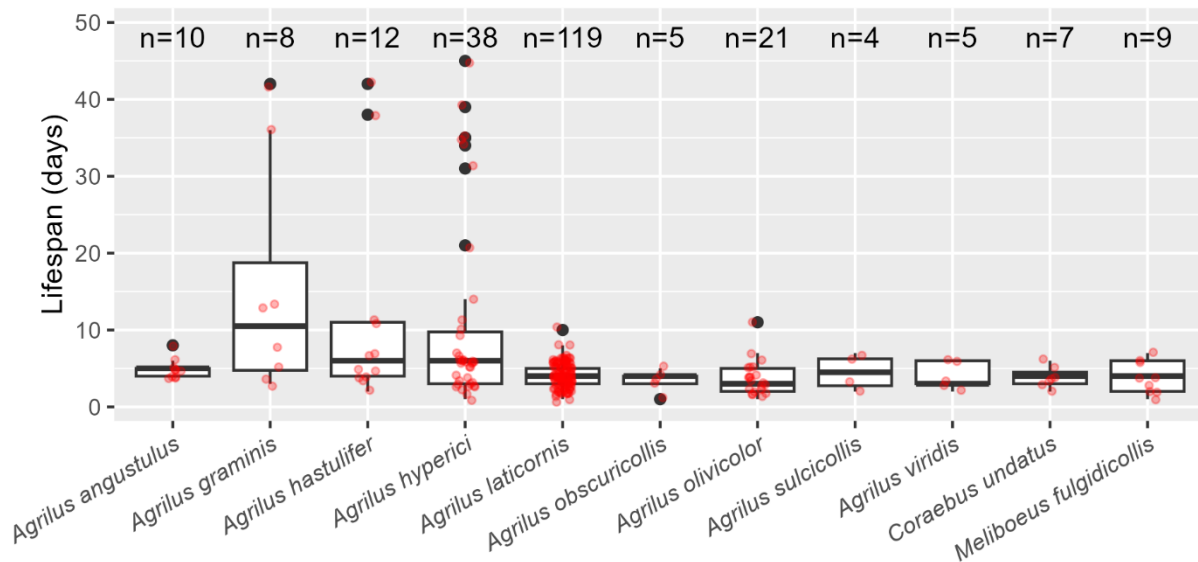
Forest	Stand	Plot	Longitude	Latitude	Alt.	Mean plot decline prop.	Mean stand decline prop.	Mean stand height (m)	Mean DBH (cm)	Stand tree density (tree/ha)	Stand oak basal area (m <sup>2</sup> /ha)	Stand composition (dominant level)	Stand composition (understory)
Chateauroux	99	1	1,694465	46,741582	277	0,85	0,795	38,33	66,7	36,0	21,3	Q	F, I, C
Chateauroux	99	2	1,696334	46,743151	313	1	0,795	38,33	66,7	36,0	21,3	Q	F, I, C
Chateauroux	194	1	1,707300	46,724802	284	0,8	0,765	32,83	60,2	26,7	19,3	Q	F, I, P
Chateauroux	194	2	1,705768	46,723559	272	0,75	0,765	32,83	60,2	26,7	19,3	Q	F, I, P
Chateauroux	200	1	1,693801	46,725847	310	0,75	0,865	33,42	71,2	39,0	22,7	Q	F, I, C
Chateauroux	200	2	1,694983	46,725660	165	1	0,865	33,42	71,2	39,0	22,7	Q	F, I, C
Chateauroux	237	1	1,776442	46,715394	166	0,55	0,395	34,58	63,7	28,0	22,0	Q	F, I, M
Chateauroux	237	2	1,775190	46,713666	167	0,4	0,395	34,58	63,7	28,0	22,0	Q	F, I, M
Marcenat	12	1	3,361940	46,246076	163	0,4	0,53	29,00	55,8	154,5	18,5	Q	C
Marcenat	37	1	3,373815	46,231675	166	0,7	0,73	37,38	79,0	76,4	18,3	Q	C, T
Marcenat	37	2	3,373394	46,229025	166	0,8	0,73	37,38	79,0	76,4	18,3	Q	C, T
Marcenat	58	1	3,358881	46,206396	166	0,2	0,66	22,75	40,0	388,8	32,8	Q	C
Marcenat	58	2	3,360504	46,209593	165	0,9	0,66	22,75	40,0	388,8	32,8	Q	C
Orléans	351	1	2,461537	47,869425	174	0,1	0,13	23,79	62,8	135,8	18,0	Q, P	Ca, So
Orléans	351	2	2,462962	47,869438	169	0,1	0,13	23,79	62,8	135,8	18,0	Q, P	Ca, So
Orléans	751	1	2,293653	47,982514	90	0,65	0,68	26,75	63,7	107,0	24,0	Q, F	P, C
Orléans	751	2	2,294095	47,982758	90	0,9	0,68	26,75	63,7	107,0	24,0	Q, F	P, C
Orléans	1140	1	2,182814	48,038781	105	0,9	0,93	25,20	72,2	90,0	26,0	Q	Fr
Orléans	1140	2	2,181810	48,039000	116	0,9	0,93	25,20	72,2	90,0	26,0	Q	Fr
Orléans	1427	1	1,953320	47,947758	103	0,75	0,465	25,90		140,0	15,3	Q, P	C, Sa
Orléans	1427	2	1,954511	47,948058	108	0,15	0,465	25,90		140,0	15,3	Q, P	C, Sa
Orléans	1491	1	1,909631	48,013890	174	0,2	0,145	22,80	65,3	90,0	16,7	Q, Po	C
Orléans	1491	2	1,908885	48,013832	175	0,2	0,145	22,80	65,3	90,0	16,7	Q, Po	C
Orléans	1502	1	1,902916	48,013531	174	0,55	0,415	20,80	47,9	221,5	16,3	Q, Po	C
Orléans	1502	2	1,901580	48,013307	178	0,4	0,415	20,80	47,9	221,5	16,3	Q, Po	C
Vierzon	70	1	2,155058	47,290369	87	0,85	0,95	24,00	49,8	57,7	8,7	Q, P, F	P
Vierzon	81	1	2,197922	47,267127	85	0,3	0,21	24,33	43,1	196,9	15,0	Q	C
Vierzon	81	2	2,196797	47,266142	86	0,1	0,21	24,33	43,1	196,9	15,0	Q	C
Vierzon	179	1	2,118774	47,265365	59	1	0,9	28,60	64,2	81,5	21,2	Q	
Vierzon	179	2	2,118118	47,265896	59	1	0,9	28,60	64,2	81,5	21,2	Q	

Table S7 continued

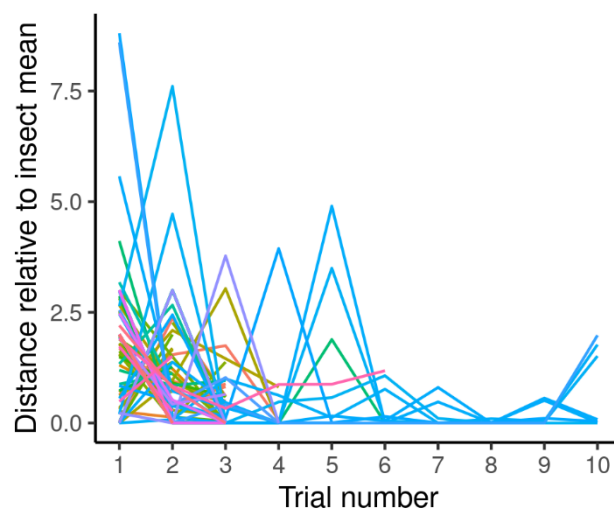
Forest	Stand	Plot	Longitude	Latitude	Alt.	Mean plot decline prop.	Mean stand decline prop.	Mean stand height (m)	Mean DBH (cm)	Stand tree density (tree/ha)	Stand oak basal area (m <sup>2</sup> /ha)	Stand composition (dominant level)	Stand composition (understory)
Vierzon	236	1	2,080743	47,267587	83	0,75	0,665	23,50	73,1	88,3	23,3	<i>Q, F</i>	<i>C, F, B</i>
Vierzon	236	2	2,079863	47,270094	81	0,8	0,665	23,50	73,1	88,3	23,3	<i>Q, F</i>	<i>C, F, B</i>
Vierzon	249	1	2,067392	47,265544	55	1	0,93	25,25	51,9	127,3	22,3	<i>Q, P, C</i>	
Vierzon	249	2	2,067709	47,264621	56	0,8	0,93	25,25	51,9	127,3	22,3	<i>Q, P, C</i>	
Vierzon	290	1	2,032740	47,261148	85	0,65	0,645	24,35	50,5	159,6	21,7	<i>Q</i>	<i>So</i>
Vierzon	290	2	2,032773	47,260078	86	0,7	0,645	24,35	50,5	159,6	21,7	<i>Q</i>	<i>So</i>

Annexe 6. Supplementary material – Article “Intra- and interspecific variations in flight performance of oak forest Agrilinae (Coleoptera) using computerised flight mills”

**SUPPLEMENTARY DATA – FIGURES**



**Figure S12.** Lifespan of tested individuals in controlled conditions, after their capture. Lost or accidentally killed individuals were discarded.



**Figure S13.** Individual course of relative flight performance across consecutive trials. For each beetle and trial, relative flight performance was computed as the distance it flew during the trial divided by mean distance it flew during all trials. Data for four-hours trials (eight-hours trial data was truncated). Unusual trial frequency data (trials after the tenth one, plus two 2021 beetles) and *Coraebus* data were discarded. Each broken line corresponds to an individual beetle; colours are only used to make the figure easier to read, and some are reused.



## Effets des dépérissements de chênes sur les communautés d'insectes des canopées

**Résumé :** L'altération des régimes de perturbations biotiques et abiotiques due aux changements globaux favorise les dépérissements forestiers à large échelle. En France, les chênaies connaissent des épisodes de dépérissements plus fréquents et sévères depuis plusieurs années, suite à des sécheresses intenses et répétées. La détérioration de leur santé entraîne une dégradation de la canopée et modifie les ressources disponibles pour les espèces forestières. Les communautés d'insectes qui dépendent des canopées pourraient donc être profondément influencées par les dépérissements, et pour certaines y contribuer. Cette thèse avait deux objectifs : (i) étudier les effets du dépérissement des chênes sur deux communautés d'insectes des canopées, les Hyménoptères et les Agrilinae (Coleoptera : Buprestidae), et (ii) améliorer les connaissances sur la biologie, l'écologie et le comportement des Agrilinae forestiers et surtout ceux du genre *Agrilus*, des ravageurs secondaires forestiers. Pour cela, nous avons échantillonné ces communautés dans plusieurs forêts domaniales en France à l'aide de pièges multi-entonnoirs verts et de pièges à interception, placés dans la canopée de chênaies plus ou moins dépérissantes. Nos résultats montrent que le dépérissement n'a impacté ni l'abondance, ni la richesse de la communauté des Hyménoptères mais a fortement modifié les assemblages d'espèces. La réponse était contrastée selon les guildes écologiques étudiées. Globalement, les guildes qui dépendent de ressources du sol ont été favorisées par l'ouverture de la canopée (e.g. pollinivores/nectarivores) alors que les guildes associées au feuillage (e.g. phyllophages) n'ont été que peu voire pas du tout impactées. L'abondance des Hyménoptères saproxyliques était plus importante dans les peuplements dépérissants. Cependant, les Hyménoptères xylophages étaient défavorisés par le contexte dépérissant, alors que la diversité et l'abondance des Agrilinae étaient plus élevées. La dynamique temporelle de ces derniers n'était toutefois pas corrélée avec le dépérissement, suggérant que d'autres facteurs comme les événements climatiques extrêmes affecteraient leur dynamique. Notre travail suggère que la conservation d'îlots d'arbres de différents niveaux de santé serait bénéfique à la diversité de l'entomofaune des canopées. Les analyses de phylogéographie et de génétique des populations d'*Agrilus biguttatus* se sont appuyées sur un fragment mitochondrial et sur 12 marqueurs microsatellites développés dans le cadre de cette thèse. Dans plusieurs pays d'Europe, en couvrant une partie de son aire de distribution depuis la France jusqu'en Biélorussie, nous avons identifié 16 haplotypes mitochondriaux. Quinze n'ont différé que de très peu de l'haplotype commun très majoritaire, ce qui suggère une expansion récente de l'espèce. Ces populations pourraient être un héritage de la dernière recolonisation post-glaciaire de ces insectes, qui auraient suivi les routes de recolonisation des chênes. La faible structure génétique a été relevée également par l'analyse microsatellite. Les populations de l'est de l'Europe formaient un cluster génétiquement différencié de celles à l'ouest, mais ces dernières n'étaient pas fortement différenciées entre elles, suggérant un certain flux génique entre populations. Enfin, l'étude du comportement de vol de plusieurs espèces d'agriles des chênaies a montré qu'ils se déplaçaient en réalisant de nombreuses phases de vol court et que la majorité des individus ne parcouraient pas plus de 200 m en huit heures. Leur dispersion active pourrait donc être limitée, surtout en présence d'hôtes viables à proximité. Mais si le milieu ne convenait pas, certains insectes seraient capables de réaliser des vols plus longs afin de trouver de meilleures conditions environnementales. Ces études génétiques et comportementales suggèrent également que l'Homme a un rôle non négligeable dans la dispersion passive des agriles à travers le commerce international de bois.

**Mots clés :** Insectes forestiers, Ecologie des communautés, Génétique des populations, Forêt tempérée, Changement climatique, Diversité fonctionnelle

## Effects of oak decline on canopy-dwelling insect communities

**Summary:** Shift in biotic and abiotic disturbance regimes due to global change favors large-scale declines and diebacks. In France, oak forests are currently experiencing severe and frequent declines, in particular after severe and repeated droughts. Deteriorated health leads primarily to the degradation of their canopy and modifies resources diversity and availability for forest species. The communities of insects which depend on the canopies might therefore be deeply influenced by declines, and even contribute to them. This thesis had two objectives: (i) studying the effects of oak declines on two communities of canopy-dwelling insects, the Hymenoptera and the Agrilinae (Coleoptera : Buprestidae), and (ii) improving the knowledge on the biology, ecology and behavior of forest Agrilinae and especially the genus *Agrilus*, which are major secondary forest pests. We sampled insects from several French state forests with green multi-funnel traps and flight interception traps, hung in the canopy of more or less declining oak stands. Our results showed that the decline did not impact the abundance nor the richness of the community of Hymenoptera, but deeply changed the assemblage of species. The responses were contrasted according to ecological guilds. Overall the guilds which depended on soil resources were favored by the opening of the canopy (e.g. pollinivorous/nectarivorous and soil-nesting taxa), while the guilds associated to the foliage (e.g. phyllophagous and gall-inducers) were little, even not impacted at all. The abundance of saproxylic Hymenoptera was favored by oak decline, but not their diversity. Nevertheless, xylophagous Hymenoptera were disadvantaged by the declining context while both the diversity and abundance of borers were favored. The temporal dynamic of borers was, though, not related to changes in decline severity, which suggests that other factors like extreme climate events could affect their population dynamics. Our research suggested that the conservation of stands with different levels of decline would be highly beneficial to the diversity of canopy insects. Phylogeographic and population genetic analyses of *Agrilus biguttatus* were based on a mitochondrial fragment and 12 microsatellite markers were developed during this thesis. On the scale of Europe, while covering a part of its distribution area between France and Belarus, we detected 16 mitochondrial haplotypes. Fifteen haplotypes differed only slightly from the predominant common haplotype, suggesting a recent expansion of the species. These populations could be a legacy of the last post-glacial recolonization of these insects, which would have followed the recolonization routes of oaks. The weak genetic structure was also revealed by the microsatellite analysis. Populations in eastern Europe formed a genetically differentiated cluster from those in the west, but the latter were not strongly differentiated from each other, suggesting some gene flow between these populations. To conclude, the study of the flight behavior of oak forest borers showed that they usually move by making many short flight bouts and that the majority of individuals do not fly more than 200 meters in eight hours. Their active dispersal could be therefore limited, in particular in the presence of viable hosts nearby. But if the environment is not suited for them, some insects are capable of realizing long flights in order to find the best environmental conditions. These genetic and behavioural studies also suggest that humans play a significant role in the passive dispersal of oak borers through the international wood trade.

**Keywords:** Forest insects, Community ecology, Population genetics, Temperate forests, Climate change, Functional diversity