



HAL
open science

Modélisation de la distribution géographique de deux scolytes, *Tomicus destruens* et *Tomicus piniperda*, en Europe et dans la région méditerranéenne

A. Horn, Carole Kerdelhue, François Lieutier, Jean-Pierre Rossi

► To cite this version:

A. Horn, Carole Kerdelhue, François Lieutier, Jean-Pierre Rossi. Modélisation de la distribution géographique de deux scolytes, *Tomicus destruens* et *Tomicus piniperda*, en Europe et dans la région méditerranéenne. *Annales de l'INRGREF*, 2011, 17, pp.157-171. hal-01189980

HAL Id: hal-01189980

<https://hal.science/hal-01189980>

Submitted on 1 Sep 2015

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.

Modélisation de la distribution géographique de deux scolytes, *Tomicus destruens* et *Tomicus piniperda*, en Europe et dans la région méditerranéenne

Agnès Horn¹, Carole Kerdelhué², François Lieutier¹ et Jean-Pierre Rossi²

¹ Université d'Orléans, Laboratoire de Biologie des Ligneux et des Grandes Cultures UPRES EA 1207, Rue de Chartres, BP 6759, F-45067 Orléans cedex 2, France

² INRA, UMR CBGP (INRA/IRD/Cirad/Montpellier SupAgro), Campus international de Baillarguet, CS 30016, F-34988 Montferrier-sur-Lez cedex, France

ملخص: نمذجة التوزيع الجغرافي لخنفسى *Tomicus piniperda* و *Tomicus destruens* في أوروبا ومنطقة البحر الأبيض المتوسط. تؤثر عوامل مختلفة مثل المناخ أو توفر موارد معينة على التوزيع الجغرافي للكائنات الحية. تشهد اليوم الأنواع الحساسة للتغيرات الحرارية تغييرات في منطقة توزيعها نتيجة لتغير المناخ مع بعض المخاطر الجديدة على الزراعة والغابات. تتسبب *Tomicus destruens* و *Tomicus piniperda* (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae) في اضرار جسيمة لأشجار الصنوبر حول البحر الأبيض المتوسط. لكن منطقة توزيعها لا تزال غير مفهومة على النطاق الواسع لأن هذين النوعين كانا مخلوطين لمدة طويلة. تهدف هذه الدراسة الى فهم تأثير التغيرات المناخية على التوزيع الجغرافي لهذين النوعين بعد التشخيص الجزيئي. استخدمنا البيانات الماخية المتاحة في قاعدة بيانات WORD CLIM لتناسب النماذج الخطية المعممة لنمذجة العلاقات بين المناخ والتواجدات *Tomicus piniperda* و *Tomicus destruens*.

اثبتت النتائج ان النوعين لهما توزيعات و افضليات مناخية مختلفة . *T. destruens* متواجدة في المناطق الحارة بينما تحتل *T. piniperda* المناطق الباردة. استخدمنا النماذج السابقة لتحديد اسقاط يمكن من تقدير التوزيع لكل نوع في اطار سيناريوتغير المناخ 4IPCC و CIAT (نموذج CCCM مع سيناريو الانبعاث (a2a). وتشير النتائج الى ان التوزيعات لهذين النوعين ينبغي ان تواجه تغييرات كبيرة على المدى القصير (2080). وبالتالي *T. destruens* يعود الى شمال أوروبا بينما مجال توزيع *T. piniperda* صغير ومجزئ للغاية.

النمذجة/التوزيع الجغرافي/خنفساء/*Tomicus*/عوامل مناخية/نبات مضيف

Résumé - Différents facteurs, tels que le climat ou la disponibilité de certaines ressources, affectent la distribution géographique des organismes. Aujourd'hui, les espèces sensibles à de faibles variations de température connaissent des modifications de leur aire de distribution sous

l'effet du changement climatique, avec parfois de nouveaux risques pour l'agriculture et les forêts. *Tomicus destruens* et *Tomicus piniperda* (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae) causent des dégâts importants aux pins en Europe et sur le pourtour méditerranéen mais leur aire de distribution potentielle à une large échelle est encore mal connue, en particulier parce que ces deux espèces ont longtemps été confondues. L'étude présentée ici a pour objectif de mieux comprendre l'impact des variables climatiques sur la distribution géographique des deux espèces et d'établir des cartes de distribution potentielle, actuelles et futures. Nous avons utilisé 114 données d'occurrence publiées pour lesquelles la présence et l'absence des deux espèces sont avérées par des diagnostics moléculaires. Nous avons utilisé les données climatiques disponibles dans la base « WorldClim » afin d'ajuster des modèles linéaires généralisés pour modéliser les relations climat – occurrences de *T. destruens* et *T. piniperda*. Les résultats obtenus montrent que les deux espèces ont des distributions parapatriques et des préférences climatiques différentes. *T. destruens* est présent dans les zones les plus chaudes tandis que *T. piniperda* occupe les régions les plus froides ayant probablement des saisons marquées. Nous avons utilisé les modèles précédents pour réaliser une projection permettant d'estimer la distribution potentielle de chaque espèce dans le cadre du scénario de changement climatique IPCC 4 du CIAT (modèle CCCM avec un scénario d'émission a2a). Les résultats indiquent que les distributions des deux espèces devraient connaître d'importants changements à court terme (2080). Ainsi, *T. destruens* remonterait vers le nord de l'Europe tandis que l'aire de distribution de *T. piniperda* serait à la fois réduite et très fragmentée.

Modélisation / distribution géographique / scolytes / *Tomicus* / facteurs climatiques / plantes-hôtes

Summary – Modelling the geographic distributions of the two bark beetles *Tomicus destruens* and *T. piniperda* in Europe and in the Mediterranean region.

Preliminary note – Data and results presented in that paper come from the original article: Horn A., Kerdelhué C., Lieutier F., Rossi J.P., 2012. Predicting the distribution of the two bark beetles *Tomicus destruens* and *Tomicus piniperda* in Europe and the Mediterranean region. *Agricultural and Forest Entomology*, 14, 358-366. Various factors such as climate and resource availability influence the geographical distributions of organisms. Species that are susceptible to small temperature variations are known to experience rapid distribution shifts as a result of current global warming, sometimes leading to new threats to agriculture and forests. *Tomicus*

destruens and *Tomicus piniperda* (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae) cause economic damage to pines in Europe and around the Mediterranean Basin. However, their respective potential distributions have not yet been studied at a large scale, mostly because these two species have long been misidentified. The present study aimed to investigate the influence of climatic factors on the geographical distributions of both *Tomicus* species in Europe and around the Mediterranean Sea, and to establish maps of suitable areas. We used occurrence data from 114 published localities where the presence or absence of both species was unambiguously recorded and confirmed by molecular data, and we gathered WorldClim meteorological records to link the occurrence of insects and climatic data and to build potential distribution maps. The two studied *Tomicus* species presented parapatric distributions and opposite climate requirements. *T. destruens* occurs in locations with warmer temperatures, whereas *T. piniperda* occurs under colder, continental climates. Amongst the investigated climatic variables, temperature appeared to be most correlated with both species distributions. We further extended our approach to explore potential geographical distributions under climate change scenarios. This showed that the distribution of both species is expected to exhibit strong alteration in the near future (2080) corresponding to a marked expansion of *T. destruens* towards northern Europe and a retraction and fragmentation of the distribution of *T. piniperda*.

Modelisation / geographic distribution / bark beetles / *Tomicus* / climatic factors / host plants

1. INTRODUCTION

Les données et résultats présentés dans cet article sont issus de la publication originale : Horn A., Kerdelhué C., Lieutier F., Rossi J.P., 2012. Predicting the distribution of the two bark beetles *Tomicus destruens* and *Tomicus piniperda* in Europe and the Mediterranean region. *Agricultural and Forest Entomology*, 14, 358-366.

Il est désormais largement reconnu que le changement climatique entraîne de rapides modifications de l'aire de distribution de nombreuses espèces sensibles à des variations de température relativement faibles (Walther *et al.*, 2002 ; Thomas, 2010). Les insectes sont particulièrement sensibles à ces changements qui affectent directement leur survie, leur développement et leur croissance (Bale *et al.*, 2002), même si de nombreux autres facteurs écologiques jouent également un rôle important.

Les scolytes sont des insectes coléoptères xylophages de la famille des Curculionidae et sous-famille des Scolytinae. Ils pondent sous l'écorce des

arbres où se développent les larves (Sauvard, 2004) qui peuvent causer d'importants dégâts. La distribution géographique des espèces de scolytes est principalement contrôlée par les conditions climatiques et la présence d'espèces hôtes (Coulson, 1979). L'hylésine du pin *Tomicus piniperda* est une espèce Européenne bien connue pour les importants dégâts qu'elle cause dans les forêts de pin (Långström, 1983). Le cycle de vie de cette espèce comporte une phase de dispersion et de reproduction à la fin de l'hiver, suivie du développement larvaire puis de la nymphose sous l'écorce de l'arbre hôte. Contrairement à beaucoup de scolytes, l'hylésine du pin n'effectue pas sa nutrition de maturation dans l'écorce de l'arbre où la larve s'est développée (Chararas, 1962). Les imagos immatures émergent durant la saison chaude et s'envolent pour attaquer les jeunes pousses de l'année, affaiblissant ainsi les arbres et limitant leur croissance.

Il existe une autre espèce appartenant au même genre, *T. destruens*, qui a longtemps été confondue avec *T. piniperda* du fait de leur forte ressemblance morphologique. Le cycle biologique de *T. destruens* diffère par la période de reproduction qui se déroule plus tôt (en automne) et l'absence probable de dormance hivernale, les larves se développant lentement tout au long de la saison froide. Cette espèce a longtemps été considérée comme un écotype méditerranéen de *T. piniperda* (Carle, 1973) mais de récentes études basées sur la biologie moléculaire ont démontré qu'il existe bien deux espèces (Gallego *et al.*, 2001 ; Kerdelhué *et al.*, 2002 ; Kohlmayr *et al.*, 2002 ; Duan *et al.*, 2004). Ces travaux ont débouché sur de nouvelles analyses morphologiques et l'identification de caractères diagnostiques (Faccoli, 2006 ; Kirkendall *et al.*, 2008). De plus, certaines études ont permis une description plus précise de leurs phénologies respectives, *T. piniperda* ayant une unique période de reproduction à la fin de l'hiver ou au début du printemps tandis que *T. destruens* est caractérisé par deux périodes de reproduction (automne et printemps) en Afrique du nord et en Italie (Nanni *et al.*, 1997 ; Horn *et al.*, 2006) et une seule dans les autres régions (à l'automne).

L'existence de deux espèces clairement identifiées a soulevé des questions quant à leurs distributions géographiques respectives. Par exemple, on a longtemps considéré que *T. piniperda* était responsable d'importants dégâts dans les forêts d'Afrique du Nord et sur le pourtour méditerranéen, mais les identifications moléculaires ont montré que l'espèce était rare, voire absente, dans ces régions (Horn *et al.*, 2006 ; Horn *et al.*, 2009). Les dégâts doivent donc probablement être attribués à *T. destruens* (Masutti, 1969 ; Triggiani, 1983 ; Lieutier, 1984). Ces dernières années, de nouvelles connaissances ont été acquises sur la distribution de ces espèces sous la forme de points

d'occurrence. Globalement, *T. destruens* se rencontre tout autour de la Méditerranée et sur la façade atlantique française (Kerdelhué *et al.*, 2002 ; Gallego *et al.*, 2004 ; Horn *et al.*, 2006 ; Vasconcelos *et al.*, 2006 ; Faccoli, 2007 ; Faccoli, 2009). La distribution de *T. piniperda* s'étend sur une large partie de l'Europe, de la Scandinavie à la France, l'Italie et la partie Nord de la péninsule Ibérique (Gallego *et al.*, 2004 ; Ritzerow *et al.*, 2004 ; Vasconcelos *et al.*, 2006 ; Horn *et al.*, 2009).

L'objectif de notre travail est de modéliser de façon continue la distribution géographique de *T. destruens* et *T. piniperda* à partir des points d'occurrence dans une zone englobant l'Europe de l'ouest et une partie du bassin méditerranéen. La modélisation permet d'identifier les variables climatiques les plus fortement corrélées à la présence et à l'absence des deux espèces et de réaliser des projections suivant différents scénarios de changement climatique. L'établissement de cartes de distribution potentielle offre la possibilité d'identifier des régions où la présence d'une espèce est possible du point de vue des caractéristiques climatiques mais où aucune donnée n'est encore disponible.

2. MATERIEL ET METHODES

2.1 Les données d'occurrence et les données climatiques

Le travail présenté ici repose sur des données d'occurrence des deux espèces pour lesquelles l'identification a été vérifiée par des outils moléculaires. On est donc absolument certain d'ajuster les modèles de distribution géographique (MDG) sur des occurrences fiables. Pour chaque espèce, nous disposons à la fois de données de présence, c'est-à-dire de localités où l'espèce a été observée, et de points où l'espèce a été recherchée sans succès (piégeages sur troncs plusieurs années successives à plusieurs saisons, monitoring des pousses...) et a donc pu être déclarée absente. Ceci est très important car cela signifie que nous disposons de données de présence/absence nous permettant d'utiliser dans les meilleures conditions les MDG pour modéliser l'aire de distribution des deux espèces.

Nous avons utilisé un ensemble de variables environnementales décrivant les caractéristiques climatiques des sites où les deux espèces étudiées sont présentes ou absentes. Le détail de la procédure est indiqué dans Horn *et al* (2012) et le lecteur trouvera une synthèse sur les procédures de modélisation d'aire de distribution dans Franklin (2009). Les données climatiques sont constituées d'une série de 19 variables bioclimatiques (par exemple, « température moyenne annuelle ») proposées par Hijmans *et al.* (2005) et disponibles sur le site <http://www.worldclim.org/>. Les détails figurent

également dans Horn *et al.* (2012). La base WorldClim fournit également des valeurs extrapolées suivant différents scénarios d'évolution du climat. Nous avons utilisé le scénario 4 du « Groupement d'Experts Intergouvernemental sur l'Evolution du Climat (GIEC) » (modèle CCCM avec un scénario d'émission a2a ; Core Writing Team, 2007).

2.2 Principe des modèles d'aire de distribution géographique

Nous avons ajusté un modèle linéaire généralisé (MLG) sur les données d'occurrence de chaque espèce (un modèle par espèce) et les données environnementales (climat). Les MLG (Faraway, 2006) sont des outils robustes couramment utilisés pour la modélisation des aires de distribution (Franklin, 2009). Après ajustement, les modèles ont été utilisés pour calculer la probabilité d'occurrence dans deux situations : 1) avec les données climatiques actuelles, et 2) avec les valeurs extrapolées pour 2080 (IPCC4, CCCM a2a). Les valeurs numériques produites par le modèle ont ensuite été converties en valeurs binaires 0/1 pour présence/absence avec seuil correspondant à la valeur maximum de la somme de la sensibilité et de la spécificité (voir Horn *et al.*, 2012 pour les détails). Les calculs ont été réalisés avec le logiciel R (R Development Core Team, 2010) et la librairie *dismo* (Hijmans *et al.*, 2010).

3. RESULTATS

3.1 Relations avec les variables décrivant le climat

Dans le cas de *T. destruens*, trois variables climatiques ont été retenues dans le modèle après ajustement. Il s'agit de la température minimum du mois le plus froid et des températures moyennes du trimestre le plus chaud et du trimestre le plus froid. Dans le cas de *T. piniperda*, six variables contribuent au modèle : la température moyenne annuelle, la température maximum du mois le plus chaud, la température minimum du mois le plus froid, la température du trimestre le plus humide, et les températures moyennes du trimestre le plus chaud et du trimestre le plus froid.

Les deux espèces répondent de façon opposée aux variations climatiques : *T. destruens* est associé aux températures élevées et, au contraire, *T. piniperda* est associé aux climats plus froids du nord du bassin méditerranéen (Horn *et al.*, 2012). La figure 1 illustre ces tendances. Les sites où *T. destruens* est absent sont les plus froids et correspondent à une gamme de températures pour lesquelles on observe la majorité des occurrences de *T. piniperda*. Inversement, les occurrences de *T. destruens* correspondent aux températures les plus élevées pour lesquelles on observe peu d'occurrences de *T. piniperda*.

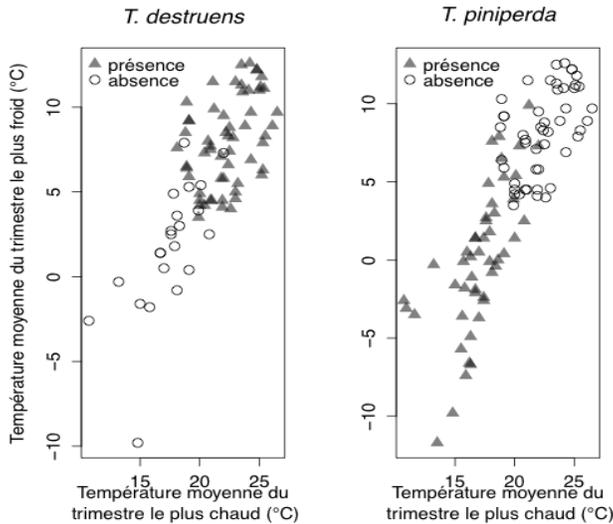


Figure 1. Relations entre la présence de *Tomicus destruens* et de *T. piniperda* et deux variables décrivant le climat : les températures moyennes du trimestre le plus chaud et du trimestre le plus froid.

3.2 Aires de distribution

Les modèles ajustés sur les données empiriques ont été utilisés pour cartographier la distribution potentielle actuelle des deux espèces (Figure 2). Ces résultats montrent que les conditions climatiques sont potentiellement favorables à *T. destruens* tout le long du bassin méditerranéen, excepté en altitude dans les régions montagneuses. L'espèce est également potentiellement présente sur la façade atlantique jusque dans la région d'Oléron (France) et sur les rivages de la mer Noire. Dans le cas de *T. piniperda*, le modèle indique que les conditions climatiques sont potentiellement favorables pour les latitudes supérieures à 45°N, ou plus au sud dans des régions montagneuses comme au Maroc ou en Turquie (Figure 2). Pour les deux espèces, on observe que l'aire potentielle inclut de vastes surfaces au sein desquelles aucune donnée d'occurrence n'est disponible. L'intersection entre les deux cartes montre qu'on attend une zone de sympatrie dans la partie nord du bassin méditerranéen où les deux espèces sont connues mais où les données sont encore très rares. Les pays où les deux espèces pourraient être en sympatrie sont le Portugal, l'Espagne, la France, l'Italie, la Bulgarie, la Turquie et la Syrie.

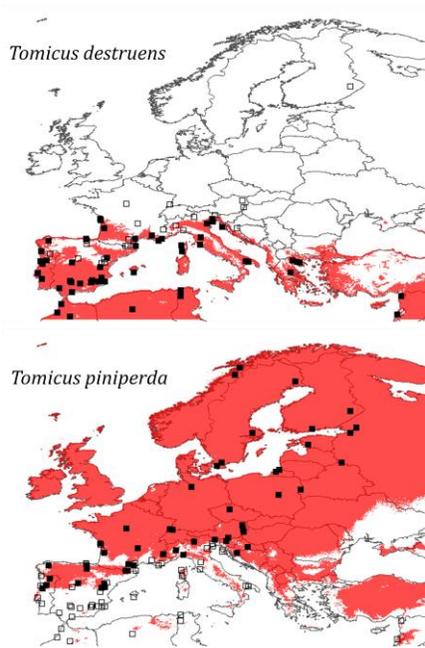


Figure 2. Aire de distribution potentielle de *T. destruens* et *T. piniperda* estimée à partir des MLG. Les carrés noirs sont les localités où l'espèce a effectivement été trouvée, les carrés blanc celles d'où l'espèce est absente d'après les données de la littérature.

La figure 3 représente la projection des modèles avec les valeurs des variables climatiques extrapolées pour 2080. On observe qu'avec ce modèle, la distribution géographique de *T. destruens* est supposée s'étendre considérablement vers le nord et en altitude. Par exemple, l'ensemble de la péninsule Ibérique est occupé en 2080 contre seulement les zones de basse altitude aujourd'hui (Figures 2 et 3). Les résultats suggèrent également une remontée en altitude dans d'autres pays comme l'Italie ou la Turquie. Les projections pour *T. piniperda* montrent aussi une remontée vers les hautes latitudes, avec par exemple une quasi-disparition de l'espèce en Espagne. L'espèce disparaîtrait également d'une grande partie de la Scandinavie et, d'une façon générale, son aire de distribution en 2080 serait très fragmentée par rapport à l'aire potentielle actuelle (Figures 2 et 3).

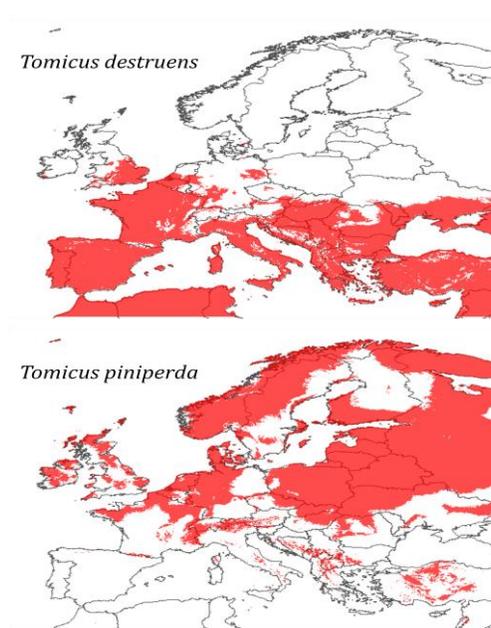


Figure 3. Aire de distribution potentielle de *T. destruens* et *T. piniperda* en 2080 suivant le scénario de changement climatique IPCC4 (CCCM a2a) et le MLG ajusté sur les données actuelles (voir Figure 2).

4. DISCUSSION

L'utilisation de données d'occurrence vérifiées à l'aide des outils moléculaires nous a permis d'établir des cartes actuelles de distribution potentielle de *T. destruens* et *T. piniperda*. Les données bibliographiques disponibles indiquent que ces deux espèces ont des distributions parapatriques avec des zones de sympatrie réduites (Kerdelhué *et al.*, 2002 ; Gallego *et al.*, 2004 ; Horn *et al.*, 2006 ; Vasconcelos *et al.*, 2006 ; Horn *et al.*, 2009). Nos résultats sont en accord avec ces observations.

Notre étude offre en outre une vision à grande échelle des distributions potentielles des deux espèces qui devrait également permettre de faciliter l'identification et la gestion de ces deux espèces de ravageurs.

4.1 Les deux espèces de *Tomicus* ont des caractéristiques écologiques contrastées

Les distributions géographiques des espèces étudiées dans cet article sont opposées et sous l'influence de différentes variables climatiques. Dans certains cas, les variables climatiques sont identiques mais les espèces sont associées à des gammes de valeurs opposées. C'est le cas par exemple de la température moyenne du trimestre le plus chaud dont les faibles valeurs sont associées à l'absence de *T. destruens* et la présence de *T. piniperda* (Figure 1).

Globalement, nos résultats sont cohérents avec le travail de Gallego *et al.* (2004) réalisé à l'échelle de l'Espagne. Ces auteurs ont montré une relation entre l'absence de *T. destruens* et les basses températures. Ceci est en accord avec ce que l'on sait du cycle biologique de cette espèce, dont les larves se développent en automne et en hiver (Sabbatini Peverieri *et al.*, 2008). Le développement larvaire est connu pour être une phase critique du cycle durant laquelle les populations subissent une forte mortalité, notamment sous l'effet des basses températures (e.g. Howe, 1967). On ignore quelle est la température létale pour *T. destruens* mais des données préliminaires suggèrent une diminution de la survie larvaire lorsque les températures deviennent trop basses (Horn, 2006), ce qui expliquerait l'absence de cette espèce dans les régions froides.

De manière similaire, la présence de *T. piniperda* apparaît liée aux faibles valeurs de variables climatiques telles que la température moyenne du trimestre le plus chaud par exemple. Ceci est en accord avec les données disponibles à propos de cette espèce qui est tolérante aux basses températures (Figure 1) grâce en particulier à sa faculté de dormance hivernale sous l'écorce des arbres hôtes (Bakke, 1968 ; Långström, 1983 ; Saarenmaa, 1985). La distribution géographique de cette espèce s'étend sur l'ensemble du nord de l'Europe (Figure 3). Par ailleurs, l'absence de cette espèce dans le sud de l'aire étudiée pourrait s'expliquer par une sensibilité aux hautes températures estivales ainsi qu'à la nécessité de subir de basses températures hivernales qui déclenchent la phase de maturation. *T. piniperda* pourrait ainsi être sensible à l'amplitude annuelle des températures et serait absent des régions où les températures hivernales ne sont pas assez basses.

4.2 Comment améliorer les cartes d'aire de distribution potentielle ?

Les résultats présentés dans ce travail apportent des éléments intéressants sur les aires de distributions potentielles de deux espèces du genre *Tomicus* mais ils doivent être interprétés avec prudence. Il est important de garder à l'esprit qu'il s'agit de la cartographie des zones pour lesquelles les conditions

environnementales – ici purement climatiques – correspondent à l'ensemble des points d'occurrence inclus dans les modèles. La simple absence d'arbres hôtes dans certaines régions peut entraîner l'absence de l'insecte (Horn *et al.*, 2012). Nos résultats pourraient être utilisés pour mettre en place des travaux d'échantillonnage complémentaires dans des zones particulières où l'une ou l'autre espèce est potentiellement présente mais non encore officiellement signalée. C'est l'exemple les régions montagneuses Nord africaines où les conditions climatiques semblent autoriser la présence de *T. piniperda* sans qu'on dispose encore d'observation. Des échantillonnages dans des régions ciblées associés à des identifications par code-barre moléculaire devraient permettre de préciser les contours actuels des aires de distribution de *T. destruens* et *T. piniperda*.

4.3 Implications pour la gestion des ravageurs

Il nous semble important d'adapter les stratégies de lutte contre *T. destruens* et *T. piniperda* basées sur la gestions forestière (e.g. Komonen & Kouki, 2008) en intégrant les résultats que nous présentons ici. Par exemple, dans les zones où *T. destruens* est présent, les mesures de lutte préventive et le suivi des populations devraient être réalisés plus tôt dans l'année que dans les zones de présence de *T. piniperda* car l'attaque des arbres survient plusieurs mois plus tôt dans le cas de *T. destruens*. Les projections d'aires de distribution futures (Figure 3) montrent que le changement climatique entrainera très probablement des changements majeurs dans les aires de distribution des deux espèces. *T. destruens*, en particulier, connaîtra une expansion importante, liée à sa capacité à supporter des températures plus élevées que *T. piniperda*. Les zones géographiques identifiées pourront donc faire l'objet de mesures de gestion préventive.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Bakke A., 1968 - Ecological studies on bark beetles (Coleoptera: Scolytidae) associated with Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in Norway with particular references to the influence of temperature. *Meddel-Elser Norske Skogforsoksvesen*, **21**, 443-602.

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

Carle P., 1973. *Le dépérissement du pin mésogéen en Provence. Rôle des insectes dans les modifications d'équilibre biologique des forêts envahies par Matsucoccus feytaudi Duc. (Coccoïdea, Margarodidae)*. Thèse de doctorat, Université de Bordeaux I.

Chararas C., 1962 - *Scolytides des conifères*. Lechevalier , Paris, France, 556 p.

Core Writing Team, 2007 - *Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Geneva, Switzerland, IPCC.

Coulson R.N., 1979 - Population dynamics of bark beetles. *A. Rev. Entomol.*, **24**, 417-447.

Duan Y., Kerdelhué C., Ye H., Lieutier F., 2004 - Genetic study of the forest pest *Tomicus piniperda* (Coleoptera, Scolytinae) in Yunnan province (China) compared to Europe: new insights for the systematics and evolution of the genus *Tomicus*. *Heredity*, **93**, 416-422.

Faccoli M., 2006 - Morphological separation of *Tomicus piniperda* and *T. destruens* (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae): new and old characters. *Eur. J. Entomol.*, **103**, 433-442.

Faccoli M., 2007 - Breeding performance and longevity of *Tomicus destruens* on Mediterranean and continental pine species. *Entom. Exp. Applic.*, **123**, 263-269.

Faccoli M., 2009 - Breeding performance of *Tomicus destruens* at different densities: the effect of intraspecific competition. *Entom. Exp. Applic.*, **132**, 191-199.

Faraway J.J., 2006 - *Extending the linear model with R: generalized linear, mixed effects and nonparametric regression models*. Boca Raton, FL, Chapman & Hall/CRC.

Franklin J., 2009 - *Mapping species distributions. Spatial inference and predictio*. Cambridge University Press.

Gallego D., Canovas F., Esteve M., Galian J., 2004 - Descriptive biogeography of *Tomicus* (Coleoptera: Scolytidae) species in Spain. *J. Biogeogr.*, **31**, 2011-2024.

Gallego D., Galian J., 2001 - The internal transcriber spacers (ITS1 and ITS2) of the rDNA differentiates the bark beetle forest pests *Tomicus destruens* and *T. piniperda*. *Ins. Mol. Biol.*, **10**, 415-420.

Hijmans R.J., Cameron S.E., Parra J.L., Jones P.G., Jarvis A., 2005 - Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Intern. J. Climat.*, **25**, 1965-1978.

Hijmans R.J., Phillips S., Leathwick J., Elith J., 2010 - *Dismo: Species distribution modeling*. R package version 0.5-9.

Horn A., 2006. *Comparaison des distributions passées et présentes de deux espèces proches de scolytes, Tomicus piniperda et T. destruens (Coleoptera: Scolytinae)*. Thèse de Doctorat, Université d'Orléans, France.

Horn A., Kerdelhué C., Lieutier F., Rossi J.-P., 2012 - Predicting the distribution of the two bark beetles *Tomicus piniperda* and *T. destruens* in Europe and the Mediterranean region. *Agric. For. Entomol.*, **14**, 358-366.

Horn A., Roux-Morabito G., Lieutier F., Kerdelhué C., 2006 - Phylogeographic structure and past history of the circum-Mediterranean species *Tomicus destruens* Woll. (Coleoptera: Scolytinae). *Mol. Ecol.*, **15**, 1603-1615.

Horn A., Stauffer C., Lieutier F., Kerdelhué C., 2009 - Complex postglacial history of the temperate bark beetle *Tomicus piniperda* L. (Coleoptera, Scolytinae). *Heredity*, **103**, 238-247.

Howe R.W., 1967 - Temperature effects on embryonic development in insects. *A. Rev. Entomol.*, **12**, 15-42.

Kerdelhué C., Roux-Morabito G., Forichon J., Chambon J.M., Robert A., Lieutier F., 2002 - Population genetic structure of *Tomicus piniperda* L. (Curculionidae: Scolytinae) on different pine species and validation of *T. destruens* (Woll.). *Mol. Ecol.*, **11**, 483-494.

Kirkendall L.R., Faccoli M., Ye H., 2008 - Description of the Yunnan shoot borer, *Tomicus yunnanensis* Kirkendall & Faccoli sp. n. (Curculionidae, Scolytinae), an unusually aggressive pine shoot beetle from southern China, with a key to the species of *Tomicus*. *Zootaxa*, **1819**, 25-39.

Kohlmayr B., Riegler M., Wegensteiner R., Stauffer C., 2002 - Morphological and genetic identification of the three pine pests of the genus *Tomicus* (Coleoptera, Scolytidae) in Europe. *Agric. For. Entomol.*, **4**, 151-157.

Komonen A., Kouki J., 2008 - Do restoration fellings in protected forests increase the risk of bark beetle damages in adjacent forests? A case study from Fennoscandian boreal forest. *For. Ecol. Manage.*, **255**, 3736-3743.

Långström B., 1983 - Life cycle and shoot-feeding of the pine shoot beetles. *Stud. Forest. Suecica*, **163**, 1-29.

Lieutier F., 1984 - Impact économique des scolytides: voies de recherche. *C.R. Acad. Agric. Fr.*, **70**, 835-843.

Masutti L., 1969 - Pinete dei litorali e *Blastophagus piniperda* L. Una difficile convivenza. (Coast pine-stands and *Blastophagus piniperda* L. a difficult coupling). *Monti e Boschi*, **20**, 15-27.

Nanni C., Tiberi R., 1997 - *Tomicus destruens* (Wollaston): biology and behaviour in Central Italy., in *Proceedings: integrating cultural tactics into the management of bark beetle and reforestation pests*. (J. C. Grégoire, A. M. Liebhold, F. M. Stephen, K. R. Day and S. M. Salom, eds.) Vallombrosa, Italy, USDA Forest Service General Technical Report NE-236: 131-134.

R Development Core Team, 2010 - *R: a language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria, R Foundation for Statistical Computing.

Ritzerow S., Konrad H., Stauffer C., 2004 - Phylogeography of the Eurasian pine shoot beetle *Tomicus piniperda* L. (Coleoptera, Scolytidae). *Eur. J. Entomol.*, **101**, 13-19.

Saarenmaa H., 1985 - The role of temperature in the population dynamics of *Tomicus piniperda* (L.) (Col., Scolytidae) in northern conditions. *Z. Angew. Entomol.*, **99**, 224-236.

Sabbatini Peverieri G., Faggi M., Marziali L., Tiberi R., 2008 - Life cycle of *Tomicus destruens* in a pine forest of central Italy. *Bull. Insectol.*, **61**, 337-342.

Sauvard D., 2004 - General biology of bark beetles, in *Bark and Wood Boring Insects in Living Trees, a Synthesis*. (F. Lieutier, K. R. Day, A. Battisti, J.-C. Gregoire and H. Evans, eds). Dordrecht, The Netherlands, Kluwer Academic Publishers: 63-88.

Thomas C.D., 2010 - Climate, climate change and range boundaries. *Diversity and Distributions*, **16**, 488-495.

Triggiani O., 1983 - Gravi attacchi di *Tomicus piniperda* L. (Col. Scolytidae) nelle pinetti del litorale ionico (nota preliminare). *Atti XIII Congresso Nazionale Italiano Entomologica, Accademia Nazionale Italiana di Entomologia and Societa Italiana di Entomologia*, Sestriere-Torino.

Vasconcelos T., Horn A., Lieutier F., Branco M., Kerdelhué C., 2006 - Distribution and population genetic structure of the Mediterranean pine shoot beetle *Tomicus destruens* in the Iberian Peninsula and Southern France. *Agric. For. Entomol.*, **8**, 103-111.

Walther G.R., Post E., Convey P., Menzel A., Parmesan C., Beebee T.J.C., Fromentin J.M., Hoegh-Guldberg O., Bairlein F., 2002 - Ecological responses to recent climate change. *Nature*, **416**, 389-395.