université PARIS-SACLAY

Modélisation du taux de développement d'insectes ravageurs des cultures face au réchauffement climatique : le cas des foreurs de tige du maïs

Modeling the development rate of insect pests in the context of global warming: the case of maize stem borers

Thèse de doctorat de l'université Paris-Saclay

École doctorale n° 581 : Agriculture, Alimentation, Biologie, Environnement, Santé (ABIES)
Spécialité de doctorat : Agro-écologie
Graduate School : Biosphera, Référent : AgroParisTech

Thèse préparée dans l'**UMR Évolution, Génomes, Comportement et Écologie** (Université Paris-Saclay, CNRS, IRD) sous la direction de **François REBAUDO**, Ingénieur de Recherche (ADR), et le co-encadrement de **Judith LEGRAND**, Maîtresse de Conférences

Thèse soutenue à Paris-Saclay, le 13 mars 2023, par

Baptiste RÉGNIER

Composition du Jury

Membres du jury avec voix délibérative

Nicolas DELPIERRE Professeur, Université Paris-Saclay	Président
Christelle ROBINET Directrice de Recherche, INRAE (centre Val-de-Loire)	Rapporteur & Examinatrice
Vincent CALCAGNO Directeur de Recherche, INRAE (centre PACA)	Rapporteur & Examinateur
Kévin TOUGERON Professeur, Université de Mons (Belgique)	Examinateur

THESE DE DOCTORAT

NNT : 2023UPASB007

université PARIS-SACLAY

ÉCOLE DOCTORALE
Agriculture, alimentation, biologie, environnement, santé (ABIES)

Titre : Modélisation du taux de développement d'insectes ravageurs des cultures face au réchauffement climatique : le cas des foreurs de tige du maïs
Mots clés : Modélisation, Insectes, Développement, Climat, Ravageurs des cultures

Résumé : Dans un contexte de déclin de la biodiversité des insectes en lien avec les changements globaux, certains ravageurs des cultures continuent de mettre en péril la sécurité alimentaire à travers le monde. C'est le cas notamment des lépidoptères foreurs de tige du maïs, qui représentent une contrainte importante sur la production de maïs. Il est donc essentiel de contribuer à une meilleure compréhension de l'impact des changements globaux et en particulier du réchauffement climatique sur les populations de foreurs de tige du maïs. Les réponses des ravageurs au réchauffement climatique peuvent se traduire par des réponses contrastées en fonction de l'espèce et du trait étudié. Parmi ces traits, le taux de développement, c'est à dire l'inverse du temps de développement, est de première importance étant donné son étroite dépendance à la température de l'environnement. Le taux de développement quantifie la progression du développement d'un stade donné pour une unité de temps, de sorte que les approches de modélisation mathématique de la relation entre le taux de développement et la température peuvent contribuer à évaluer l'impact du réchauffement climatique sur les populations de ravageurs des cultures. L'objectif de ce travail est d'une part de contribuer à améliorer la caractérisation de la relation entre le taux de développement et la température par des approches de modélisation mathématique, et d'autre part d'évaluer l'impact du réchauffement climatique sur le taux de développement de lépidoptères foreurs de tige du maïs en zones tropicales et tempérées.

L'ajustement de modèles de taux de développement en fonction de la température à des données empiriques acquises en élevant des individus à différentes températures est une méthode répandue depuis plusieurs décennies. De nombreuses études de modélisation ont été publiées mais les pratiques de modélisation varient considérablement au sein de la littérature, tant au niveau des modèles mathématiques utilisés que du protocole expérimental ou encore des méthodes statistiques d'estimation des paramètres et de sélection de modèles. En réponse à cette limite, une étude de l'influence du protocole expérimental sur l'ajustement des modèles par une approche de simulation, ainsi qu'une revue de la littérature pour établir des pratiques de modélisation et de sélection de modèles communes et partagées ont été réalisées.

Du fait du réchauffement climatique, le temps de développement des insectes ravageurs pourrait être accéléré ou ralenti, avec des impacts à évaluer sur les populations de ravageurs et les cultures associées. Les impacts de différents scénarios de réchauffement climatique sur le temps de développement des foreurs de tige ont été évalués via une approche de modélisation mathématique pour quatre foreurs de tiges de maïs présents dans des régions tempérées ou tropicales. Les résultats montrent que la réponse des insectes diffère selon les espèces et les scénarios. Cette étude prédit des modifications du temps de développement dont l'amplitude et la direction dépendent notamment de la température optimale de développement. Si un temps de développement majoritairement plus court est attendu, les simulations suggèrent un ralentissement voire un arrêt du développement pour les espèces dont la température de l'environnement actuel est proche de leur température optimale de développement. L'intégration de la relation non linéaire du taux de développement à la température permet ainsi d'apporter des informations sur les modifications à venir dans la dynamique temporelle des populations. Nos analyses indiquent ainsi qu'en l'absence de facteurs d'atténuation tels que l'acclimatation, l'adaptation ou la dispersion, le temps de développement des foreurs de tige du maïs sera altéré, avec des conséquences sur leur phénologie, les interactions interspécifiques au sein des agro-écosystèmes, ainsi que sur la culture du maïs et les pratiques de protection associées.

Title : Modeling the development rate of insect pests in the context of global warming: the case of maize stem borers
Keywords : Models, Insects, Development, Climate, Pests

Abstract : While we are observing a decline in insect biodiversity in relation to global changes, some species of crop pests continue to threaten food security worldwide. This is the case for lepidopterans maize stem borers, which pose a major threat to maize production. It is therefore essential to contribute to a better understanding of the impact of global changes and particularly of global warming on maize stem borer populations. Pest responses to global warming can result in contrasting responses depending on the species and trait studied. Among these traits, development rate, i.e. the inverse of development time, is of primary importance given its close dependence to ambient temperature. The development rate quantifies the developmental progression of life stages per unit of time, so that mathematical modeling approaches of the relationship between development rate and temperature can contribute to assess the impact of climate warming on crop pest populations. The objective of this work is to contribute to improve the quantification of the relationship between development rate and temperature by mathematical modeling approaches, and to evaluate the impact of global warming on the development rate of maize stem borers in tropical and temperate climates.

Fitting models of developmental rate as a function of temperature to empirical data acquired by rearing individuals at different temperatures has been a widespread method for several decades. Numerous modeling studies have been published, but modeling practices vary considerably within the literature, both in terms of the mathematical models fitted and the experimental protocol, as well as the statistical methods of inference and model selection. In response to this limitation, a study of the influence of experimental protocol on model fitting using a simulation approach, as well as a literature review to establish common and shared modeling and model selection practices were conducted.

As a result of global warming, the development time of insect pests could be accelerated or slowed, with impacts to be assessed on pest populations and associated crops. The impacts of different climate warming scenarios on the development time of maize stem borers were evaluated via a mathematical modeling approach for four maize stem borers in temperate and tropical regions. Results show that insect response differs between species and scenarios. This study predicts changes in development time, the magnitude and direction of which depend notably on the optimal temperature for development. While a predominantly shorter development time is expected, the simulations suggest a delay or even a halt for species whose environmental temperature is close to their optimal development temperature. The integration of the non-linear relationship of development rate to temperature thus provides information on future changes in the temporal dynamics of populations. Our analyses indicate that in the absence of mitigating factors such as acclimation, adaptation or dispersal, the developmental time of maize stem borers will be altered, with consequences for their phenology, inter-specific interactions within agro-ecosystems, as well as for maize cultivation and associated crop protection practices.

Table des matières

Remerciements iii

Introduction générale 1

1. Devenir des insectes dans les agrosystèmes face aux changements globaux 2
1.1. Une demande de production agricole en croissance 3
1.2. Les insectes dans les agroécosystèmes 4
1.3. Les ravageurs des cultures dans le contexte de déclin global des insectes . . . 7
1.4. Changements climatiques affectant les agroécosystèmes 12

2. Pourquoi modéliser le cycle de vie des ravageurs de cultures ? 18
2.1. Nécessité de la modélisation dans le contexte climatique actuel 18
2.2. Influence de la température sur la performance 21
2.3. Rôle de la température sur le développement des insectes 26
2.4. Les foreurs de tige du maïs 32

3. Contexte et objectifs de la thèse 35

I Caractériser la relation entre le taux de développement et la température chez les insectes 38

1. Hétérogénéité des pratiques de modélisation et expérimentales 39
1.1. Hétérogénéité des pratiques de modélisation 39
1.2. Hétérogénéité des pratiques expérimentales 41
1.3. Objectifs du chapitre 43

2. Article 1 : Modeling temperature-dependent development rate in insects and implications of experimental design 45

3. Discussion du chapitre 74
3.1. Influence du plan expérimental : résultats et limites 74
3.2. Sélection de modèles : perspectives 75
3.3. Validité des seuils thermiques pour l'évaluation des impacts du réchauffement climatique 77

II Évaluer les impacts de l'augmentation de la température sur le développement des insectes ravageurs des cultures : le cas des foreurs de tige du maïs 79

1. Conséquences de l'augmentation des températures sur le développement des insectes 80
1.1. Augmentation des températures moyennes : implications pour le développement des insectes et conséquences sur le cycle de vie 80

1.2. Rôle de la variance des températures 82
1.3. Objectifs du chapitre 85

2. Article 2 : Developmental differentiations of major maize stemborers due to global warming in temperate and tropical climates 87

3. Discussion du chapitre 108
3.1. Rôle des fluctuations des températures 108
3.2. Impacts sur le temps de développement : quelles conséquences sur les dynamiques spatio-temporelles ? 110

Discussion générale 113

1. Synthèse des travaux : bilan et avancées 114
1.1. Caractérisation de la relation entre le taux de développement et la température 114
1.2. Évaluation des impacts du réchauffement climatique sur le temps de développement de foreurs de tige du maïs 115

2. Rôle des fluctuations de température 116
2.1. Impacts des fluctuations de température sur le temps de développement . . . 116
2.2. Implications sur les estimations de l'impact du réchauffement climatique sur le temps de développement 117
2.3. Expérimentations complémentaires en cours 119

3. Les impacts du réchauffement climatique sur les insectes ravageurs des cultures et leur gestion 120
3.1. Réponses des insectes ravageurs à l'augmentation des températures 120
3.2. Impacts sur les interactions entre espèces 125
3.3. Impacts sur les stratégies de lutte 128

4. Le taux de développement comme mesure de la performance 129
4.1. Liens entre le taux de développement et d'autres mesures de la performance 129
4.2. Mécanismes tampons des effets négatifs du réchauffement climatique 131
4.3. Les modèles de taux de développement comme outil de prédiction des impacts du réchauffement climatique sur les insectes 134

5. Conclusion générale 135

Bibliographie 138

Remerciements

Je tiens avant tout à remercier François REBAUDO et Judith LEGRAND, qui m'ont donné l'opportunité d'apprendre le métier de chercheur, d'abord à travers mon stage de master puis cette thèse. Merci à eux pour ces quatre dernières années et pour leur soutien, leur grande disponibilité et leurs nombreux conseils que je garde précieusement à l'esprit pour la suite de ma carrière.

Je souhaiterais également remercier l'Agence Nationale pour la Recherche et le Partenariat pour la recherche et l'innovation dans la région méditerranéenne pour avoir fourni les financements qui ont permis de mener à bien ces travaux de recherche, ainsi que l'Institut Diversité, Écologie et Évolution du Vivant pour avoir financé une expérimentation complémentaire à ces travaux.

Je remercie Vincent CALCAGNO et Christelle ROBINET pour avoir accepté de relire cette thèse et d'en être rapporteurs. Je remercie également Kévin TOUGERON d'avoir accepté d'assister à la présentation de ce travail en tant qu'examinateur, ainsi que Nicolas DELPIERRE pour avoir présidé le jury. Enfin, je remercie François-Xavier DECHAUME-MONCHARMONT et David SIAUSSAT pour avoir fait partie du comité de suivi individuel, pour leurs conseils et leur disponibilité.

Je remercie les membres du laboratoire Evolution Génomes Comportement Ecologie et notamment du pôle Ecologie pour m'avoir accueilli et grâce à qui j'ai pu mener mon travail dans un cadre agréable. Je remercie plus particulièrement Paul-André CALATAYUD, grâce à qui j'ai pu mener une mission au Kenya dans les meilleures conditions possibles, et qui m'a fait découvrir ce beau pays. Je remercie par la même occasion nos partenaires à l'ICIPE qui ont permis de mener à bien nos objectifs au Kenya. Enfin, je remercie les membres du laboratoire GQE-Le Moulon, et notamment de l'équipe BASE, pour leur disponibilité et les échanges que j'ai pu avoir avec eux et qui ont contribué à améliorer mon travail.

Je souhaiterais également remercier les amis que je me suis fait au cours de ces dernières années et qui ont rendu la distance entre chez moi et la région parisienne moins difficile. Tout d'abord Marie MERLE, nous nous sommes mutuellement accompagnés au cours de nos stages puis de nos thèses et je la remercie pour tout ce qu'elle a pu m'apporter au cours de ces dernières années. Je souhaite également remercier Etienne MINAUD et Samuel GORNARD, le bureau que nous avons partagé tous les quatre cette dernière année a été un lieu chaleureux où j'ai eu envie d'aller tous les jours malgré les difficultés d'une dernière année de thèse. Je remercie également Sacha REVILLON, Erina FERREIRA, Jeremy GUILLAUME, et Joseph GUILLIET, les moments partagés ensembles m'ont été précieux. Enfin, je remercie tous les post-doc, doctorants et stagiaires que j'ai rencontrés ces dernières années et avec qui j'ai partagé de nombreux bons moments.

Je remercie également ma famille pour leur soutien moral et financier, mes parents Jean-François et Véronique REGNIER, qui m'ont toujours soutenu au cours de mes études qui arrivent maintenant à leur terme, ainsi que mes deux grandes soeurs Alice et Camille REGNIER, qui ont toujours été et seront toujours mes exemples. J'en profite également pour remercier mes grands-parents, ainsi que mes oncles et tantes et mes cousins et cousines pour tout ce qu'ils m'apportent depuis ma naissance. Notamment, j'ai une pensée pour ma tante Laurence, qui me manque tous les jours et à qui je dédie cette thèse.

Enfin, je remercie Julie VANSUYT pour tout ce qu'elle m'apporte au quotidien, je n'en serai pas là sans elle. Je t'aime de tout mon coeur et j'ai hâte de la suite.

Introduction générale

1. Devenir des insectes dans les agrosystèmes face aux changements globaux

« Les insectes, ainsi que d'autres arthropodes terrestres, sont si importants que s'ils disparaissaient, l'humanité ne pourrait probablement pas durer plus de quelques mois. La plupart des amphibiens, reptiles, oiseaux et mammifères connaîtraient l'extinction à peu près dans le même délai. Ensuite disparaîtrait la plus grande partie des plantes à fleurs, et avec elle la base physique de la plupart des forêts et des autres habitats terrestres du monde. La surface des continents se mettrait littéralement à pourrir. Tandis que la végétation morte s'entasserait et se dessécherait, ce qui stopperait les cycles des substances alimentaires, d'autres formes complexes de végétation mourraient, et avec elles, presque tous les vertébrés terrestres. Les champignons, après avoir connu une explosion formidable, déclineraient rapidement, et la plus grande partie de leurs espèces disparaîtraient. La surface des continents reprendrait approximativement l'aspect qu'elle avait au début de l'ère paléozoïque : le sol serait recouvert d'un tapis de végétation pollinisé par le vent, parsemé de petits bouquets d'arbrisseaux et de buissons, et largement dépourvu de toute vie animale. »

Edward O. Wilson (1929-2021), *La Diversité de la vie* (*The Diversity of Life*, 1992), 1993, Editions Odile Jacob, traduit de l'anglais par Marcel Blanc, p. 161

Edward O. Wilson décrit en 1992 dans La Diversité de la vie (Wilson & Blanc, 1993) à quoi pourrait ressembler le monde sans les insectes, et à quoi il pouvait ressembler avant leur apparition. La quasi entièreté des écosystèmes, notamment ceux dont tirent profit les humains, comme les agroécosystèmes, dépendent en partie de la présence d'insectes. Mais alors que certains insectes sont les moteurs des écosystèmes, en pollinisant, en produisant des ressources, en étant la source de nourriture d'une multitude d'espèces au cœur de vastes réseaux trophiques, ou en transformant les matières organiques, d'autres exercent de fortes pressions sur les systèmes anthropiques ou naturels, principalement des herbivores affectant les cultures agricoles et les espaces naturels. Et tandis que de nombreux déclins de populations d'insectes sont rapportés (Wagner et al., 2021b), en partie causés par les activités humaines (Sánchez-Bayo & Wyckhuys, 2019), certains insectes prospèrent et profitent des conditions modifiées par l'humain, représentant un défi grandissant pour les agroécosystèmes (Skendžić et al., 2021).

1.1. Une demande de production agricole en croissance

Aujourd'hui, la population mondiale est trois fois plus grande qu'elle ne l'était à la moitié du 20e siècle. La population mondiale a atteint 8 milliards d'individus en novembre 2022, et sera comprise entre 9,4 et 10 milliards en 2050 (ONU, 2022). Le nombre grandissant d'individus et les changements d'habitudes alimentaires pourraient conduire à un accroissement de 50% de la demande de production agricole entre 2012 et 2050 (FAO, 2017). Selon la FAO (Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture), la sécurité alimentaire est "une situation dans laquelle chacun a, à tout moment, un accès matériel, social et économique à une nourriture suffisante, sûre et nutritive de nature à satisfaire ses besoins et préférences alimentaires et peut ainsi mener une vie saine et active." (FAO et al., 2021). Selon le dernier rapport sur L'État de la sécurité alimentaire et de la nutrition dans le monde, publié en 2021 par la FAO, le FIDA (Fonds international de développement agricole), l'OMS (Organisation Mondiale de la Santé), le PAM (Programme Alimentaire Mondial) et l'UNICEF (Fonds des Nations Unies pour l'enfance), environ 2,3 milliards de personnes sont en situation d'insécurité alimentaire modérée ou grave (FAO et al., 2021). La part de personnes en sous-alimentation, définie comme le résultat d'un apport nutritionnel insuffisant en termes de quantité et/ou de qualité, et/ou d'une mauvaise absorption des nutriments consommés, a augmenté en 2020, passant de 650 millions de personnes sous-alimentées en 2019 à 768 millions en 2020 (FAO et al., 2021). Alors que le nombre de personnes en situation de carence alimentaire était en baisse jusqu'en 2019, la pandémie de COVID-19 semble avoir eu un impact négatif sur la production et la distribution des ressources alimentaires (FAO et al., 2021). L'insécurité alimentaire rend les sociétés vulnérables aux problèmes de santé, à la baisse de productivité et aux troubles géopolitiques (FAO et al., 2021), de sorte qu'il est critique de favoriser le développement d'une production agricole soutenable à des niveaux élevés (FAO et al., 2021). De plus, on estime qu'il y aurait environ 600 millions d'exploitations agricoles dans le monde, dont environ 80% de petites exploitations avec moins de deux hectares (Lowder et al., 2019), qui représentent ainsi une source importante de nourriture et de revenus, notamment dans les pays en développement (Lowder et al., 2019). Les agroécosystèmes sont définis comme des écosystèmes soumis à des pratiques de gestion agricole, afin de fournir des biens et services agricoles (Altieri, 2001). La gestion des agroécosystèmes est ainsi un enjeu mondial majeur. Dans ce contexte, les insectes ont un rôle critique.

1.2. Les insectes dans les agroécosystèmes

Les insectes sont des moteurs essentiels des écosystèmes terrestres et aquatiques, et constituent le groupe d'animaux le plus diversifié et le plus abondant de la planète. Les insectes et les arthropodes plus généralement forment l'un des clades les plus divers de l'histoire de la vie, dont les premières formes seraient apparues il y a environ 500 millions d'années (Misof et al., 2014). Plus d'un million d'espèces d'insectes décrites à ce jour (figure 1; Stork, 2018), réparties en 29 ordres, existent dans l'eau, l'air, le sol de la planète, et se lient d'interactions diverses avec leur environnement. Selon les méthodes d'estimation, il y aurait entre 5 et 7.2 millions d'espèces d'insectes sur Terre (Stork, 2018). Parmi les 1 200 000 espèces d'arthropodes décrites à ce jour, environ 80% sont des insectes (figure 1; Stork, 2018). A titre de comparaison, 6 596 espèces de mammifères ont été décrites à ce jour (https://www.mammaldiversity.org/, consulté le 19/08/2022; Burgin et al., 2018).

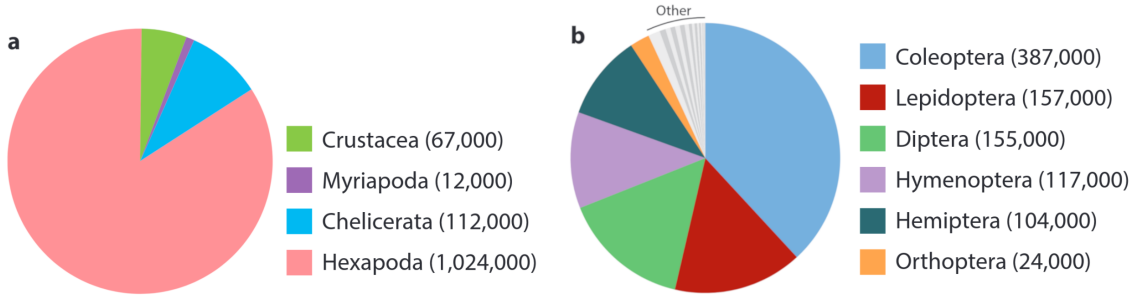


Figure 1 – Proportions relatives d'espèces décrites dans (a) les quatre sous-phylums constituant les arthropodes et (b) les ordres des insectes, avec les effectifs entre parenthèses. Figure tirée de Stork (2018).

Dans un effort pour donner des arguments à la conservation de la biodiversité, les services écosystémiques ont été définis à partir des années 1970, afin de définir et quantifier les bénéfices que tire l'humanité de son environnement (Westman, 1977 ; Daily, 1997). En particulier, les services rendus par les insectes sont nombreux, puisque parmi eux se trouvent des pollinisateurs, des prédateurs de ravageurs ou de vecteurs de maladie, des recycleurs de matière organique, des sources d'alimentation, ou des sources d'inspiration pour le développement de technologies. En terme monétaire, les bénéfices tirés d'une partie de ces services seraient de l'ordre de 57 milliards de dollars par an aux Etats-Unis, en ignorant les insectes domestiqués ou élevés en masse (Losey & Vaughan, 2006). De nombreux insectes sont notamment des alliés indispensables pour le maintien des agroécosystèmes. Dans ces écosystèmes dont les différentes composantes sont

contrôlées par l'Homme, la pollinisation de 70% des plantes cultivées est réalisée par des insectes (Klein et al., 2007), de nombreuses espèces sont prédatrices ou parasitoïdes de ravageurs de culture (Losey & Vaughan, 2006), les sols sont aérés et les déchets et excréments transformés par une variété d'insectes (Losey & Vaughan, 2006 ; Nichols et al., 2008). En parallèle, de nombreuses autres espèces sont des menaces pour le maintien des agroécosystèmes, dont la présence est un facteur d'insécurité alimentaire dans de nombreuses régions du monde (Pimentel, 2009).

Dans la littérature scientifique, le mot anglais *pest* (du latin *pestis*, « fléau ») est utilisé pour désigner toutes les espèces qui causent des dégâts aux cultures, qu'on désigne par *ravageurs* en français. Si les scientifiques ont recours à des termes aussi péjoratifs, voire effrayants, c'est parce que les ravageurs ont longtemps été synonymes de famines ou de malnutrition, et le sont encore dans certaines parties du monde. De nombreux exemples historiques révèlent les impacts négatifs importants de ces ravageurs sur les populations humaines : la famine en Irlande au 19e siècle causée par *Phytophthora infestans*, un oomycète parasite qui aurait causé des pertes jusqu'à 40% de la production de pomme de terre (Bourke, 1959) ; les multiples explosions de population de criquet pèlerin, *Schistocerca gregaria*, au cours de l'histoire, la plus récente ayant eu lieu en 2019-2020, qui menacent la sécurité alimentaire dans les régions de l'Afrique de l'Est, de la péninsule arabique et du sous-continent indien (Salih et al., 2020) ; ou encore la présence du nématode du Pin, *Bursaphelenchus xylophilus*, qui représente une menace à l'échelle mondiale sur les écosystèmes forestiers (Hunt, 2009). Parmi les 70000 espèces considérées comme des ravageurs (Pimentel, 2009), les arthropodes sont représentés par environ 9000 espèces (Pimentel, 2009), causant des dégâts aux cultures directement par leur activité d'alimentation, ou indirectement par la transmission de pathogènes, en affaiblissant les défenses immunitaires des plantes, ou en générant des réactions immunitaires des plantes comme les galles.

Les ravageurs des cultures représentent une menace pour la sécurité alimentaire, notamment dans les pays en développement. Les pertes de récoltes résultant de l'activité des ravageurs sont un des principaux facteurs d'insécurité alimentaire, et représentent jusqu'à 2000 milliards de dollars par an (Pimentel, 2009). Globalement, les pertes dues aux ravageurs peuvent atteindre 80% selon les plantes cultivées (Oerke, 2006). Parmi tous les ravageurs, les adventices seraient responsables de 34% des pertes, les pathogènes 16%, et les animaux dont la majeure partie est constituée d'arthropodes, notamment des insectes et des acariens, seraient responsables de 18% des pertes (Oerke, 2006). Les pertes dues aux

arthropodes après la récolte représenteraient 5 à 10% supplémentaires (Boxall, 2001). Les pertes économiques dues aux arthropodes qui s'attaquent aux cultures dépasseraient 470 milliards de dollars par an (Culliney, 2014). Les humains ont probablement dû lutter contre la présence d'espèces réduisant les rendements agricoles depuis l'apparition de l'agriculture il y a environ 10 000 ans. L'usage de composés chimiques pour la lutte contre les ravageurs est attesté dès -2500 avant JC, période à laquelle les Sumériens utilisaient des composés soufrés comme insecticides (Culliney, 2014), mais c'est à partir de la moitié du 20e siècle que la production agricole a considérablement augmenté, en lien avec l'augmentation de la population, avec la découverte de composés chimiques aux propriétés herbicides et insecticides, notamment le DDT et le 2,4-D (Culliney, 2014). La lutte chimique est alors devenue la méthode prédominante, et l'agriculture s'est industrialisée avec le développement de la mécanisation, la sélection de variétés à hauts rendements, et les apports pour la fertilisation et l'irrigation des sols. A ce jour, chaque dollar investi dans la lutte chimique apporte un bénéfice de 4 dollars (Pimentel, 2009), malgré les nombreux impacts négatifs de ces composés chimiques sur l'environnement (Pimentel, 2009). La « Révolution Verte » fait référence à ces changements de pratiques agricoles au cours du siècle dernier, qui ont permis de tripler la production en limitant l'augmentation de la surface cultivée à 30% (Pingali, 2012). Cependant, une partie de ces changements de pratiques agricoles sont aujourd'hui considérés comme la cause principale des explosions de population de ravageurs (Dent, 2000 ; Culliney, 2014), pour lesquels les vastes étendues de variétés sélectionnées pour leurs rendements, où l'abondance de prédateurs naturels est réduite par l'usage de pesticides, représentent un environnement idéal (Dent, 2000 ; Culliney, 2014). Afin d'optimiser les pratiques de gestion, de minimiser l'impact de la lutte sur les espèces non-cibles, et de maintenir les taux de pertes de rendement sous un seuil économiquement viable (Ehler, 2006), le développement de la lutte intégrée contre les ravageurs (*Integrated Pest Management* en anglais, ou IPM), qui vise à concevoir les systèmes agricoles comme des ensembles écologiques, a été favorisé dans de nombreux pays (Vreysen et al., 2007).

1.3. Les ravageurs des cultures dans le contexte de déclin global des insectes

Alors que la diversité des insectes impressionne, seules 9793 espèces sont intégrées à la Liste Rouge de l'UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature), la compilation la plus complète de l'état de conservation global des plantes et des animaux (Rodrigues et al., 2006). Parmi celles-ci, 63 espèces ont été classées comme éteintes, ce qui équivaut à un taux d'extinction de 0,6%, pourcentage qui est faible en comparaison des taux d'extinction mesurés pour d'autres taxons (Cowie et al., 2022). Le statut de conservation global de plus de 80% des espèces connues d'amphibiens, d'oiseaux et de mammifères a été évalué pour la Liste Rouge (Cowie et al., 2022), mais moins de 1% des espèces d'insectes ont été évaluées, révélant un biais taxonomique dans le suivi du statut de conservation des espèces (figure 2 ; Cowie et al., 2022). Même si la Liste Rouge ne reflète pas la diversité existante des insectes, environ 40% des espèces d'invertébrés évaluées sont considérées comme menacées (IUCN, 2022). De plus, de nombreux articles ont été publiés ces deux dernières décennies, révélant les déclins de populations d'insectes tout autour du globe, générant des discussions au-delà de la sphère scientifique, qui ira jusqu'à concevoir un « Armaggedon écologique » (Leather, 2018). Cela révèle les angoisses profondes qui s'ancrent jusqu'au sein même de la communauté scientifique, dont une mise en garde à l'humanité sur l'extinction des insectes a été publiée en 2020 (Cardoso et al., 2020).

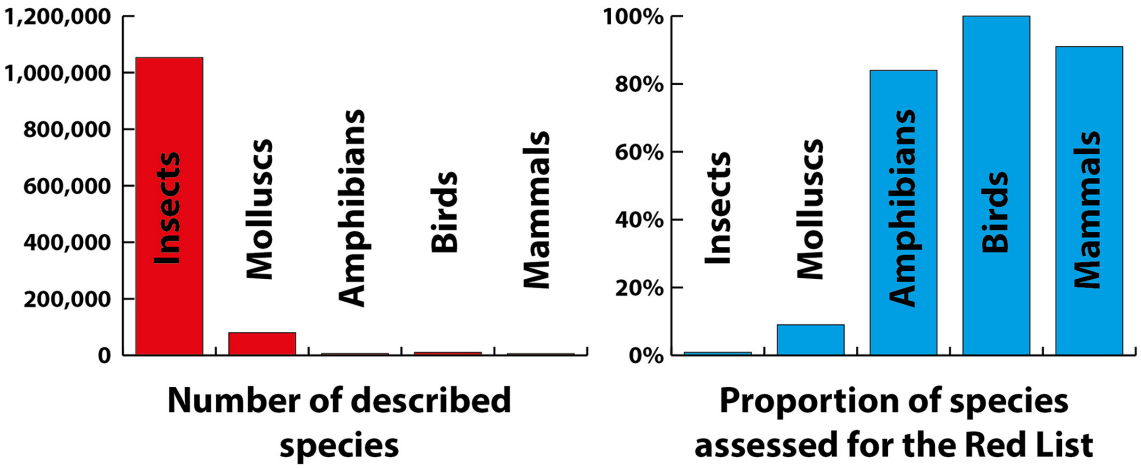


Figure 2 – Biais taxonomique dans la Liste rouge. Nombre total d'espèces décrites dans certains grands groupes de vertébrés et d'invertébrés et proportions de ces espèces dont le statut de conservation a été évalué pour la Liste rouge. Figure tirée de Cowie et al. (2022).

En Allemagne, un suivi sur 24 ans des communautés de carabes au sein de la Lande de Lüneburg a mis en évidence la diminution de la richesse spécifique et de la diversité phylogénétique des carabes, sans pour autant observer de tendance en terme de biomasse totale (Homburg et al., 2019). Toujours en Allemagne, le suivi sur 27 ans d'insectes volants par des pièges Malaise déployés dans 63 aires naturelles protégées a mis en évidence une diminution de 82% de la biomasse des insectes volants (Hallmann et al., 2017). En Grande-Bretagne, le suivi sur 35 ans de 337 espèces de lépidoptères a permis de quantifier un déclin pour deux tiers de ces espèces, et 71 d'entre elles ont décliné de plus de 30% par décennie (Conrad et al., 2006), ce qui est le seuil défini par l'UICN pour classer les espèces comme menacées. Même si les zones tropicales souffrent d'un manque d'attention en écologie (Feeley et al., 2017 ; Culumber et al., 2019), deux études observant le déclin des arthropodes dans les tropiques ont été publiées récemment, l'une dans une forêt tropicale de Porto Rico (Lister & Garcia, 2018) et l'autre dans le nord-ouest du Costa Rica (Janzen & Hallwachs, 2019), révélant des déclins de même ordre que dans les zones tempérées. Une méta-analyse de l'abondance des insectes a ainsi révélé un déclin de 45% pour deux tiers des 452 taxons évalués (figure 2; Dirzo et al., 2014). Une grande partie des facteurs de déclin des populations d'insectes s'inscrit dans un phénomène général appelé changements globaux pour désigner toutes les modifications du système terrestre dans son ensemble depuis les années 1950. Ces changements ont été mis en lien avec « la Grande Accélération » qui fait référence au développement rapide des activités humaines, débuté vers le milieu du 20e siècle (Steffen et al., 2015), et discuté comme le début d'une nouvelle ère géologique nommée « Anthropocène » (Steffen et al., 2015). Une revue de la littérature sur les facteurs de ces déclins révèle que la modification des habitats est déterminée comme principale cause du déclin dans la moitié des 73 études considérées, suivie de la pollution (Sánchez-Bayo & Wyckhuys, 2019), issue également de différentes activités humaines, notamment l'agriculture, dont l'intensification a mené à l'utilisation massive d'intrants chimiques depuis les années 1950 (Sánchez-Bayo, 2011 ; Dudley & Alexander, 2017). Les facteurs biologiques affectant certaines espèces sont également cités parmi les facteurs de déclin, tels que *Varroa destructor*, parasite des abeilles (Goulson et al., 2015), ou la présence d'espèces invasives conduisant à de la compétition ou de la prédation (Kenis et al., 2009). Aussi, les espèces spécialistes sont généralement considérées comme plus vulnérables aux perturbations (Sánchez-Bayo & Wyckhuys, 2019). Enfin, les changements climatiques sont cités parmi les facteurs de déclin d'une partie de ces insectes (Sánchez-Bayo & Wyckhuys, 2019). Notamment dans les tropiques, dans

la réserve naturelle de Luquillo, le déclin des arthropodes a été mis en lien avec l'augmentation des températures moyennes de l'ordre de +2°C sur les 30 dernières années (Lister & Garcia, 2018). Cela a cependant été remis en cause récemment (Schowalter et al., 2021), les fluctuations des populations d'arthropodes dans la réserve de Luquillo seraient plutôt liées aux perturbations causées par des ouragans ayant frappé la région, dont la fréquence augmente néanmoins avec le changement climatique (Schowalter et al., 2021). Le déclin des insectes s'inscrit dans les changements globaux, et s'intègre aux déclins et aux extinctions rapportées parmi l'ensemble du vivant (Dirzo et al., 2014), qui ont mené à discuter et définir la sixième extinction de masse en cours (Wake & Vredenburg, 2008 ; Ceballos & Ehrlich, 2018).

Alors que l'entièreté du vivant subit les conséquences des activités humaines, à des ordres différents selon les taxons (Dirzo et al., 2014), les insectes font partie de ceux dont les déclins rapportés sont les plus alarmants (Sánchez-Bayo & Wyckhuys, 2019), générant un discours apocalyptique dans les médias (p. ex., Carrington, 2017 ; Jarvis, 2018 ; Foucart, 2017 ; McGrath, 2019), qui a été vivement critiqué par une partie du monde scientifique (Saunders et al., 2020 ; Didham et al., 2020). Malgré cette tendance globale de déclin, de nombreuses discussions sont en cours quant à l'ampleur du phénomène. Tous les taxons ne sont pas touchés, par exemple, sur 673 espèces de lépidoptères étudiées par Fox et al. (2014) en Grande-Bretagne, 160 seraient en croissance. De plus, la plupart des déclins ont été observés en Europe et particulièrement au Royaume-Uni (Saunders et al., 2020), à travers des collectes de données localisées dans un lieu spécifique ou une région donnée d'un pays, de sorte qu'il est difficile d'inférer des tendances globales (Saunders et al., 2020). De fait, beaucoup d'incertitudes existent encore concernant l'ampleur du phénomène (Saunders et al., 2020), et l'irréversibilité des extinctions et déclins locaux (Wagner, 2020), de sorte que certains auteurs mettent en garde sur l'utilisation d'un ton prématurément alarmiste dans la littérature scientifique (Saunders et al., 2020 ; Didham et al., 2020). Récemment, une méta-analyse publiée dans Science a reçu beaucoup d'attention, montrant un déclin moyen d'environ 9% par décennie de l'abondance des insectes terrestres, mais une croissance moyenne d'environ 11% par décennie de l'abondance des insectes d'eau douce (van Klink et al., 2020). Ces résultats plus nuancés qui vont à l'encontre de publications antérieures ont été critiqués, et des limites méthodologiques ont été mises en évidence, invalidant une partie des résultats (Desquilbet et al., 2020 ; Jähnig et al., 2021). Cet exemple révèle les débats qui crispent la communauté scientifique sur ce sujet, et qui prennent leurs racines dans l'insuffisance

des connaissances sur les dynamiques de population d'insectes à l'échelle globale (Wagner, 2020).

Si la lutte intégrée contre les ravageurs se traduit entre autres par un suivi régulier des ravageurs et de leurs ennemis naturels (Ehler, 2006), les tendances de croissance des populations de ravageurs de culture à l'échelle globale sont peu connues. Même si les coûts associés à la lutte contre les ravageurs n'ont fait qu'augmenter au fil des années depuis 1950, les rendements agricoles ont augmenté en parallèle, ne révélant pas d'évolution claire des pertes de rendement associées à la présence de ravageurs (figure 3 ; Oerke, 2006). Une large partie des données de suivi de ravageurs de culture sont diffusées dans la littérature grise, à travers des organisations gouvernementales, des thèses et rapports scientifiques intermédiaires, ou encore des rapports techniques d'entreprises privées. Il est alors difficile de réunir les données issues de différentes sources et dans différentes langues, qui permettraient de mieux comprendre les tendances globales de ces populations d'insectes. Une initiative intitulée EntoGEM vise à réunir l'ensemble des données de suivis d'insectes existantes afin de développer une carte synthétique de la dynamique des insectes (Grames et al., 2022). Cela a permis par exemple de montrer la complexité des réponses des papillons de nuit (Wagner et al., 2021a), parmi lesquels plusieurs espèces sont considérées comme des ravageurs. En Europe, de nombreuses études rapportent des déclins locaux de l'abondance et de la diversité des papillons de nuit, cependant les taux varient beaucoup d'une région à l'autre ou au sein même d'une région (Wagner et al., 2021a). Au Costa Rica, l'abondance des chenilles semble avoir chuté drastiquement au cours des deux dernières décennies (Wagner et al., 2021a). En Equateur et en Arizona, aucun déclin ou des déclins faibles sur le long terme sont rapportés (Wagner et al., 2021a). Certains taxons seraient même en croissance en termes d'abondance, comme les Tortricidae (Wagner et al., 2021a), qui comprennent entre autre le carpocapse de la pomme, *Cydia pomonella* (Lepidoptera : Trotricidae), ravageur majeur des vergers de pommiers et poiriers (Lacey & Unruh, 2005), et la tordeuse des bourgeons de l'épinette, *Choristoneura fumiferana* (Lepidoptera : Trotricidae), ravageur des forêts de conifères en Amérique du Nord (Gray, 2008) ; ou les Noctuidae (Wagner et al., 2021a), dont font partie de nombreux ravageurs des cultures, comme la noctuelle de la tomate, *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera : Noctuidae), ou la noctuelle du maïs, *Sesamia nonagrioides* (Lepidoptera : Noctuidae). Les taxons généralistes, avec une grande aire de répartition et de fortes capacités de dispersion, seraient les moins exposés au risque de déclin (Wagner et al., 2021a). Ces caractéristiques biologiques sont retrouvées chez de nombreux

insectes ravageurs majeurs, et expliquent en partie leur capacité à causer des dégâts aux cultures à large échelle (p. ex., *S. nonagrioides* est présente sur tout le pourtour méditerranéen ainsi qu'en Afrique subsaharienne, et peut se développer sur une multitude de plantes sauvages et cultivées ; Leniaud et al., 2006 ; Moyal et al., 2011). Si la destruction des habitats et la modification des paysages associées aux modifications des pratiques agricoles à partir des années 1950 sont des facteurs clés du déclin des populations locales d'insectes (Wagner, 2020), la quantité croissante de surfaces converties en monocultures a permis de fournir des environnements favorables au développement d'insectes ravageurs (Haddad et al., 2011). Ainsi, les insectes ravageurs continuent de prospérer, tandis que de nombreuses autres espèces déclinent, et la gestion des populations d'insectes ravageurs est un enjeu majeur pour la croissance de la production agricole. De plus, dans un contexte de changement climatique, l'étude des réponses des insectes aux changements environnementaux est essentielle pour comprendre les impacts de ces changements climatiques sur les agroécosystèmes.

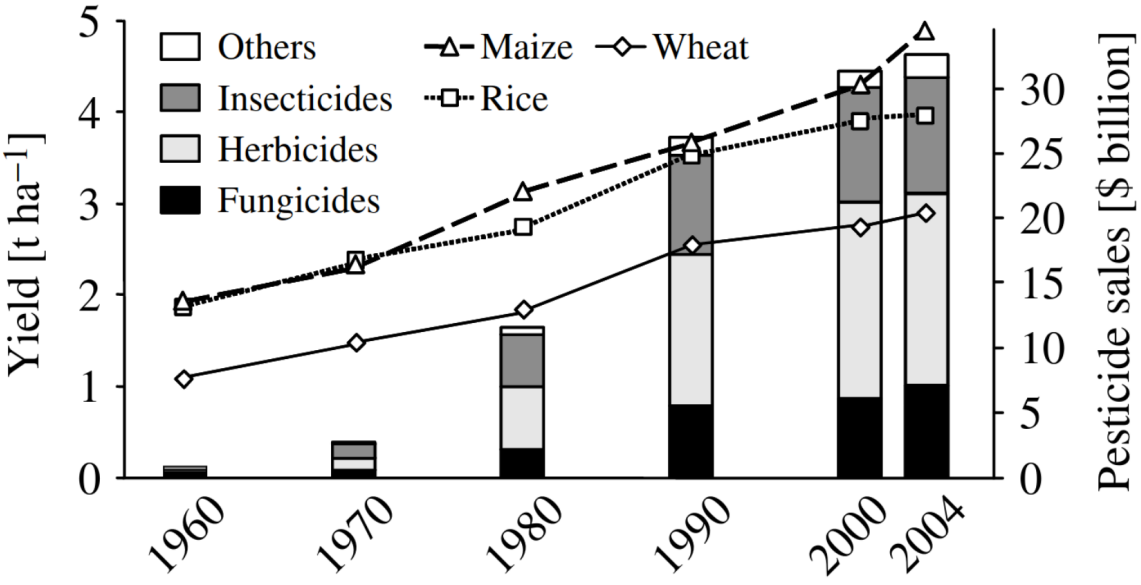


Figure 3 – Evolution du rendement moyen mondial par unité de surface pour le blé, le riz et le maïs et des ventes de pesticides au cours de la période 1960-2004. Figure tirée de Oerke (2006).

1.4. Changements climatiques affectant les agroécosystèmes

Entre 2021 et 2022, le Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC), un organisme international créé en 1988 pour évaluer les connaissances scientifiques sur l'état actuel du climat, a publié son sixième rapport d'évaluation. Le rapport divisé en trois volumes traite des éléments scientifiques évaluant l'état actuel du climat et ses changements observés et attendus (GIEC, 2021), couvre les impacts, les stratégies d'adaptation et les vulnérabilités liées au changement climatique (GIEC, 2022a), et évalue les stratégies d'atténuation des impacts du changement climatique (GIEC, 2022b). Ce rapport, impliquant plus de 700 auteurs, fait l'état des lieux des connaissances scientifiques sur le changement climatique et ses impacts, et il évalue et synthétise les résultats de milliers d'articles scientifiques, d'actes de congrès, de rapports gouvernementaux, industriels, ou d'autres organisations internationales.

Des changements rapides et globaux sont observés dans l'atmosphère, les océans, la cryosphère et la biosphère (GIEC, 2021). La température moyenne globale a augmenté de l'ordre de +1,1°C entre les périodes 1850-1900 et 2011-2020, avec une plus grande augmentation sur les terres (+1,6°C) que sur les océans (+0,88°C GIEC, 2021). Au cours des 100 dernières années, le niveau de la mer s'est élevé à un rythme plus rapide qu'au cours des 3000 dernières années, augmentant de 0,2 m entre 1901 et 2018 à une vitesse de 1,3 mm/an entre 1901 et 1971, et 1,9 mm/an entre 1971 et 2006 (GIEC, 2021). La superficie de la banquise arctique en septembre est à sa valeur la plus basse depuis au moins 1000 ans, avec une diminution d'environ 40% entre les périodes 1979-1988 et 2010-2019 (GIEC, 2021). Le changement climatique est multidimensionnel et se traduit par des modifications des limites (minimum et maximum), de la moyenne, et de la variance de différentes variables climatiques comme la température, ou les précipitations (GIEC, 2021). De fait, le changement climatique se traduit par une augmentation de la fréquence et de l'intensité de différents phénomènes météorologiques et climatiques extrêmes, comme les vagues de chaleur, les fortes précipitations, les sécheresses, et les cyclones (GIEC, 2021). L'ensemble du système climatique terrestre est en cours de changement, avec des variations selon les échelles d'espace et de temps. Par exemple, les températures de la nuit augmentent plus vite que celles du jour (Davy et al., 2017), et les pôles se réchauffent plus vite que les tropiques (GIEC, 2021). Depuis 1850, la concentration de gaz à effet de serre dans l'atmosphère a augmenté, expliquant en partie le changement climatique observé (GIEC, 2021). Le dioxyde

de carbone est le principal gaz à effet de serre émis par les activités humaines, notamment par la combustion de combustibles fossiles comme le charbon, le pétrole et le gaz naturel pour la production d'énergie (GIEC, 2021). La concentration de dioxyde de carbone dans l'atmosphère est à ce jour la plus haute depuis 2 millions d'années, aux alentours de 410 parties par million (ppm), correspondant à une augmentation de 47% depuis 1750 (GIEC, 2021). D'autres gaz à effet de serre sont également en quantité grandissante dans l'atmosphère, comme le méthane et le protoxyde d'azote, dont les concentrations ont respectivement augmenté de 156% et 23% depuis 1750, atteignant 1866 parties par milliard (ppb) pour le méthane, et 332 ppb pour le protoxyde d'azote (GIEC, 2021).

Il est prévu que la concentration des gaz à effet de serre continue d'augmenter dans les années à venir. Il y a cependant de grandes incertitudes quant à l'évolution de ces concentrations d'ici à la fin du siècle, puisqu'elles dépendront principalement de l'évolution du contexte socio-économique mondial. Le Projet d'intercomparaison des modèles couplés (*Coupled model intercomparison project* en anglais, ou CMIP) est un programme de recherche international visant à coordonner la conception des modèles climatiques, et la diffusion des résultats des simulations du climat passé, actuel et futur (Eyring et al., 2016). Ce programme en est à sa sixième phase (CMIP6) et ses résultats sont évalués et synthétisés au sein du sixième rapport d'évaluation du GIEC. Afin de quantifier l'évolution du climat dans le futur, les "trajectoires représentatives de concentration" (*Representative Concentration Pathway* en anglais, ou RCP) ont été définies lors de la cinquième phase du CMIP. Il s'agit d'un ensemble de quatre trajectoires d'utilisation des sols et d'émissions de gaz à effet de serre ainsi que de polluants atmosphériques, permettant d'identifier des scénarios futurs communs utilisés comme base pour les expériences de modélisation à long et court terme (van Vuuren et al., 2011). Ces trajectoires correspondent à différentes valeurs de forçage radiatif pour 2100, qui correspond à la différence entre le rayonnement solaire entrant dans l'atmosphère et le rayonnement infrarouge sortant, ce dernier dépendant notamment de la concentration en gaz à effet de serre (van Vuuren et al., 2011). Une valeur positive correspond donc à un accroissement de l'énergie du système Terre/atmosphère, de sorte que le système se réchauffe (van Vuuren et al., 2011). Afin de compléter cette approche, des trajectoires socio-économiques partagées (*Shared Socioeconomic Pathways* en anglais, ou SSP) ont été identifiées pour la sixième phase du CMIP (O'Neill et al., 2016), permettant de décrire les évolutions socio-économiques mondiales en matière d'atténuation et d'adaptation au changement climatique (O'Neill et al., 2016). Ces SSP correspondent à cinq scé-

narios possibles en termes d'énergie, d'utilisation des sols, de croissance démographique, et d'émissions de gaz à effet de serre et de polluants atmosphériques (O'Neill et al., 2016). Les SSP sont fondés sur cinq récits décrivant différents développements socio-économiques, le développement durable (SSP1), le développement intermédiaire (SSP2), la rivalité régionale (SSP3), l'inégalité (SSP4), et le développement alimenté par des énergies fossiles (SSP5). Ces cinq SSP, couplés aux RCP, sont la base pour l'étude du système climatique futur dans le cadre du CMIP6, et permettent d'évaluer les différentes éventualités du changement climatique (GIEC, 2021) et ses impacts (GIEC, 2022a).

Le climat influence la faune et la flore, de l'individu aux communautés et paysages, et si toutes les espèces actuelles ont au cours de leur histoire évolutive subi les conséquences de changements climatiques, la vitesse du changement observé actuellement impose d'examiner ses impacts pour évaluer la résilience des écosystèmes, mettre en place des mesures de conservation des espèces vulnérables, et adapter et modifier les pratiques de gestion des ressources naturelles ainsi que les pratiques de gestion agricole (GIEC, 2022a). Le risque de perte locale de biodiversité est estimé par la proportion d'espèces dans une région donnée qui seraient « en danger » au regard du classement de l'IUCN. Il est attendu que ce risque augmente avec le réchauffement climatique (figure 4 ; GIEC, 2022a). Par exemple, pour un réchauffement global de +4°C d'ici 2100, il est estimé que cette proportion dépasse 50% pour un tiers des surfaces terrestres (figure 4 ; GIEC, 2022a). Les régions les plus touchées seraient le nord de l'Amérique du Sud, le sud de l'Afrique, une partie de l'Australie, ainsi que les latitudes proches des cercles polaires (figure 4 ; GIEC, 2022a). De plus, la proportion d'espèces qui seraient « en danger » à l'échelle globale, correspondant aux espèces dont les conditions climatiques de plus de 50% de l'aire de répartition deviendraient défavorables, pourrait augmenter à l'avenir, avec par exemple 10% d'espèces en danger sous un réchauffement de 1.58°C (GIEC, 2022a). Cette proportion varie selon les groupes taxonomiques et l'intensité du réchauffement, de sorte que dans le cas d'une augmentation globale de 3°C, 49% des espèces d'insectes seraient concernées, 44% pour les plantes, et 26% pour les vertébrés (Warren et al., 2018). A +2°C, ce risque diminue, avec 18% pour les insectes, 16% pour les plantes, et 8% pour les vertébrés, et respectivement 6%, 8% et 4% à +1.5°C (Warren et al., 2018). A l'échelle des temps géologiques, les cinq extinctions de masse connues sont associées à des changements climatiques importants, et l'intensité et le taux de changement de la température globale sont corrélés positivement avec les taux d'extinction d'espèces (Song et al., 2021). Une étude détermine qu'un réchauffement de l'ordre

de +5,2°C par rapport à la période pré-industrielle, à la même vitesse de changement que celle mesurée actuellement, pourrait causer une extinction de masse de même ordre que les cinq extinctions de masse de l'éon Phanérozoïque (Song et al., 2021). Néanmoins, si le changement climatique est considéré comme une possible ou probable cause de déclin et d'extinction locale, voire globale, la perte d'habitat est actuellement considérée comme le principal facteur de déclin (IPBES, 2019).

De nombreuses incertitudes subsistent quant à l'ampleur de ces changements et à leurs effets sur les espèces, notamment dans les agroécosystèmes. Les impacts du climat sur la production agricole varient selon les cultures et les régions. Le réchauffement climatique semble favoriser la production agricole dans les hautes latitudes, notamment pour les cultures de blé du nord de l'Europe, ou de riz en Asie de l'Est (GIEC, 2022a). A l'inverse, le réchauffement climatique a des impacts négatifs sur la production agricole dans les latitudes plus basses, notamment en Afrique subsaharienne, dans les Caraïbes, en Asie du Sud, et dans l'Ouest et le Sud de l'Europe (GIEC, 2022a). En Afrique de l'Ouest, des pertes de rendement de l'ordre de 10-20% pour le millet et 5-15% pour le sorghum sont associées à l'augmentation de l'intensité et de la fréquence des évènements extrêmes de chaleur et de précipitations (Sultan et al., 2019). En Australie, la stagnation des rendements pour le blé observée depuis 1990, malgré l'augmentation de la production, serait associée à une diminution de 27% du rendement potentiel, en lien avec la baisse des précipitations et l'augmentation des températures (Hochman et al., 2017). De la même façon, dans le sud de l'Europe, la faible croissance des rendements agricoles serait associée à l'impact de l'augmentation de la température, et de l'intensification des sécheresses et vagues de chaleur sur la plupart des cultures majeures (Agnolucci & De Lipsis, 2020 ; Brás et al., 2021). Le changement climatique mène à des adaptations des pratiques agricoles selon les régions. Par exemple, en Iran, en Chine et en Inde, des variétés de riz à maturation précoce sont cultivées pour réduire les pertes dues à la sécheresse et aux inondations (Shaffril et al., 2018). Au Bangladesh, le calendrier de plantation du maïs a été avancé d'un mois, pour tirer un plus grand profit de la saison des pluies et réduire les coûts associés à l'irrigation et aux impacts des chaleurs intenses (Kabir et al., 2017). Malgré ces adaptations, la majorité des régions où les impacts du réchauffement climatique sont les plus négatifs sont des régions déjà fortement marquées par l'insécurité alimentaire, avec les plus faibles rendements agricoles et les plus faibles apports caloriques quotidiens moyens par habitant (Agnolucci et al., 2020).

Outre les impacts directs du réchauffement climatique sur la croissance des

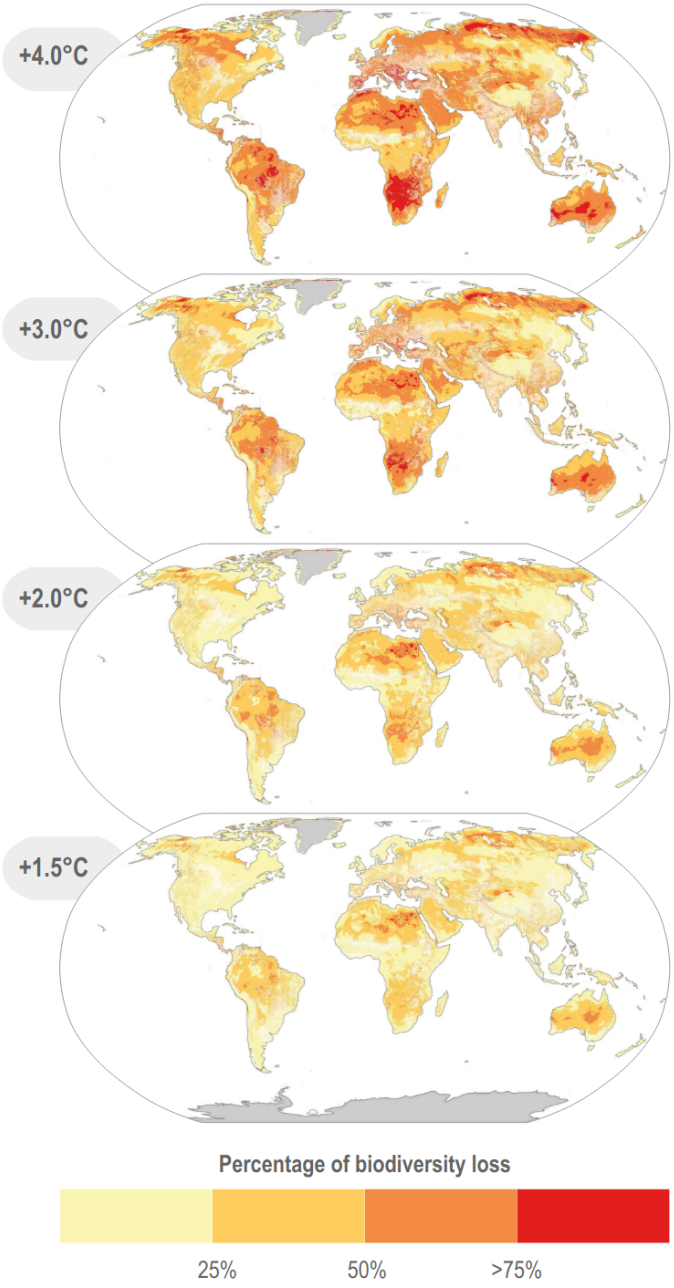


Figure 4 – Le risque de perte locale de biodiversité pour différentes zones à des niveaux croissants de changement climatique. La couleur représente la proportion d'espèces pour lesquelles il est prévu que le climat devienne suffisamment inadapté de sorte que l'espèce devienne localement "en danger" et présente un risque élevé d'extinction locale. Figure tirée de GIEC (2022a).

plantes, il est attendu que les dégâts causés par les ravageurs de culture augmentent à l'avenir (GIEC, 2022a). En particulier, le réchauffement climatique pourrait favoriser la croissance de certaines populations de ravageurs, augmenter la fréquence des explosions de populations et faciliter l'expansion géographique de nombreuses espèces de ravageurs, entraînant des pertes économiques plus importantes et mettant en péril la sécurité alimentaire dans certaines régions (Sutherst et al., 2011). Depuis 1960, les aires de répartition de nombreux ravageurs et pathogènes se sont déplacées vers le Nord, au rythme moyen de 2,7 km/an (Bebber et al., 2013), en lien avec le réchauffement climatique qui rendrait favorables des régions où les conditions ne permettaient pas l'établissement de certaines espèces jusqu'alors (Bebber et al., 2013). Sur la base des réponses métaboliques à la température d'insectes ravageurs, il a été montré que les pertes mondiales dues aux insectes ravageurs pour le riz, maïs et blé pourraient augmenter de 10 à 25% par degrés Celsius de réchauffement (Deutsch et al., 2018). Cependant, une méta-analyse récente sur les réponses de 31 insectes ravageurs au changement climatique révèle des réponses complexes (Lehmann et al., 2020). Selon quatre catégories de réponses déterminées par les auteurs, l'expansion de l'aire de répartition, les traits d'histoire de vie, les dynamiques de populations, et les interactions trophiques, 41% des espèces montrent une réponse dans au moins une de ces catégories induisant une augmentation des dégâts aux cultures (Lehmann et al., 2020). La majorité des espèces ont cependant des réponses mixtes, avec des effets positifs et négatifs dans chacune des quatre catégories, indiquant que la sévérité des dégâts pourrait à la fois augmenter et diminuer avec le réchauffement climatique (Lehmann et al., 2020). De plus, le GIEC relève dans son sixième rapport que les données historiques de qualité sur les populations de ravageurs et les maladies des cultures sont à ce jour limitées, de sorte qu'il est difficile de tirer des conclusions claires des tendances associées au changement climatique (GIEC, 2022a). Dans ce contexte, la modélisation des dynamiques de populations de ravageurs pourrait apporter des informations quant au devenir des insectes ravageurs face au réchauffement climatique.

2. Pourquoi modéliser le cycle de vie des ravageurs de cultures ?

2.1. Nécessité de la modélisation dans le contexte climatique actuel

Parmi toutes les définitions du mot *modèle*, deux sens opposés se démarquent : celui de l'objet *à imiter* et celui de l'objet *qui imite*. En sciences, le deuxième sens est celui qui est le plus souvent utilisé. Par exemple, en biologie, la notion de modèle biologique désigne un organisme utilisé comme un exemple d'un groupe plus large, ou comme un substitut pour étudier un autre organisme (Bolker, 2009), et correspond dans les deux cas à un organisme qui permet d'imiter, de représenter un ou plusieurs autres organismes. Le terme modèle apparaît à partir du milieu du 16e siècle (alors écrit *modelle*, de l'italien *modello*) et désigne d'abord *une figure destinée à être reproduite* ou *une représentation en petit d'une construction, d'un objet destiné à être reproduit en plus grand* (CNRTL, 2022, https://www.cnrtl.fr/etymologie/mod%C3%A8le consulté le 03/11/2022). Il prendra de nombreux autres sens par la suite, mais c'est à partir du milieu du 20e siècle que le sens utilisé dans ce manuscrit apparaît. Pierre de Latil écrit en 1953 dans *La Pensée artificielle* : *si un organe mécanique et un organe vivant qui remplissent une fonction similaire présentent une certaine similitude de structure, n'est-on point en droit de prendre la machine comme «modèle» de la vie et d'étudier par son artifice des phénomènes qu'il est impossible de surprendre in vivo ?* L'auteur définit alors un modèle comme *un système représentant les structures essentielles d'une réalité* (de Latil, 1953). Nicholas S. Thompson et Patrick Derr définissent en 2009 la modélisation comme un déploiement systématique de la capacité humaine de métaphore, au cœur de toute activité scientifique (*Modeling is the systematic deployment of the human capacity for metaphor and is central to all scientific activity* ; Thompson & Derr, 2009).

La modélisation, c'est-à-dire faire des modèles, serait une activité que tout le monde pratique, par exemple en imaginant l'évolution d'une épidémie ou d'une guerre (Epstein, 2008). Pendant la pandémie de COVID-19, tout le monde a pu évaluer l'état de la pandémie et son évolution, pour prendre des décisions indivi-

duelles ou participer au débat public. Pour cela, nous exécutons des modèles, nous nous représentons une réalité que nous simplifions en synthétisant les structures qui nous paraissent essentielles pour comprendre l'état du système que nous représentons. Nous faisons des hypothèses, par exemple sur les mécanismes de transmission du virus, et nous nourrissons ce modèle de données telles que le nombre d'hospitalisations liées au COVID-19. Ces modèles nous permettent de répondre à de nombreuses questions que nous pouvons nous poser à titre individuel : par exemple en évaluant les risques que nous prenons en nous exposant au virus (est-ce que je devrais aller boire un verre chez un ami ce soir ?) ; en prédisant l'évolution de la pandémie (dans quelques semaines la situation sera-t-elle pire ou meilleure ?) ; en comprenant mieux la dynamique d'une épidémie (comment le virus se propage-t-il ?) ; en imaginant un scénario potentiel et ses impacts (et si je me faisais vacciner ?). Ces modèles construits par tout le monde seraient ainsi des modèles implicites (Epstein, 2008), qui s'opposent aux modèles explicites par le fait qu'ils ne sont pas écrits : leurs hypothèses, leurs paramètres, les données qui les nourrissent, leur fonctionnement, et leurs résultats ne sont pas rendus lisibles. Ces modèles implicites sont donc non reproductibles et non réfutables (Epstein, 2008). En sciences, les modèles sont construits de sorte à satisfaire la démarche scientifique, en passant de l'implicite à l'explicite. Ainsi, ils sont présentés avec précision, leurs hypothèses sont identifiées et justifiées, leurs résultats sont expliqués et discutés au regard des connaissances sur le système qu'ils visent à représenter. Un modèle scientifique est un outil explicite qui permet de représenter d'une façon justifiée une partie de la réalité étudiée.

Les modèles en sciences remplissent de nombreux rôles. Au sens le plus large, les modèles servent à apprendre et comprendre le monde. L'apprentissage et la compréhension se produisent lorsque l'on construit puis manipule le modèle. Tous les modèles impliquent une part d'abstraction, de déformation et d'approximation, et permettent de cette façon de mieux comprendre le système modélisé. En écologie, les modèles servent de nombreux objectifs et prennent de fait de nombreuses formes. Outre les espèces modèles déjà évoquées, qui servent d'exemple ou de substitut (Bolker, 2009), on trouve de nombreux modèles mathématiques. Parmi eux, un des plus célèbres est probablement le modèle de Lotka-Volterra, un système d'équations différentielles qui permet de décrire la dynamique de populations en interaction. Si les hypothèses de départ de ce modèle sont très improbables (notamment par exemple l'hypothèse que les populations sont fermées), et donc fausses dans la majorité des cas réels, ce modèle permet de comprendre le rôle d'interactions comme la compétition et la prédation sur les

dynamiques de deux populations. Aujourd'hui, le rôle de ce modèle est notamment pédagogique, il sert de première approche de la modélisation en écologie pour de nombreux étudiants, et permet, à travers des équations mathématiques simples, de représenter et comprendre des phénomènes complexes comme les interactions interspécifiques. Ainsi, si un des objectifs les plus attendus de la modélisation est la prédiction, les modèles servent de nombreux autres objectifs, et permettent par exemple de tester des hypothèses, de reconstruire ce qui n'est pas observable, ou encore de comprendre et simplifier un système complexe (Epstein, 2008). George Box a plusieurs fois écrit le maintenant célèbre adage : "tous les modèles sont faux mais certains sont utiles" (*all models are wrong but some are useful* ; Box, 1979). Dans cette déclaration, deux aspects essentiels pour l'évaluation d'un modèle apparaissent : dans quelle mesure le modèle est-il faux ? et dans quelle mesure est-il utile ? Ces deux aspects sont aujourd'hui au cœur de tous les outils d'évaluation de la validité d'un modèle. La validité d'un modèle peut être définie comme la correspondance entre le modèle ou la simulation et la réalité (Tolk et al., 2013). Généralement, on évalue la validité d'un modèle par sa calibration sur des données expérimentales, ou via la quantification de ses capacités de prédiction (Tolk et al., 2013). Epstein (2008) a suggéré que la validité d'un modèle ne dépend pas de sa capacité à prédire puisque tous les modèles ne sont pas conçus dans cet objectif, et que l'explication n'implique pas la prédiction (Epstein, 2008). Cette déclaration a été remise en question par Thompson & Derr (2009), arguant qu'elle va à l'encontre même de la définition d'une théorie scientifique (Thompson & Derr, 2009).

La modélisation a une place essentielle dans toutes les sciences. Aujourd'hui, le contexte de changement climatique révèle à une large audience l'utilité de la modélisation. Si le changement climatique est observé depuis de nombreuses années (GIEC, 2021), le changement climatique et ses impacts sont aussi prédits à partir de modèles physiques et mathématiques (GIEC, 2021). Le projet d'intercomparaison des modèles couplés (CMIP) est une entreprise de modélisation de très grande ampleur, qui implique des centaines de chercheurs autour du monde, et qui vise à représenter le climat, un système qui influence l'humanité dans son ensemble et tous les autres êtres vivants. Des dizaines de modèles sont développés par différentes équipes et leurs résultats sont diffusés de façon coordonnée et uniformisée de sorte à rendre leurs projections accessibles à tous ceux qui le souhaitent. Dans le contexte de changement climatique, un enjeu fondamental en écologie consiste à anticiper les impacts de ces changements sur les écosystèmes, les populations et les individus. Ces objectifs nécessitent donc de

développer et construire des modèles, représentations simplifiées du réel, permettant de générer des prédictions sur la base d'hypothèses spécifiques et de scénarios communs. Outre la modélisation du climat, sans laquelle il serait impossible d'étudier les changements climatiques examinés par le GIEC (GIEC, 2021), la modélisation est à ce jour un outil indispensable pour étudier les dynamiques spatio-temporelles de populations. Il existe de nombreuses façons de modéliser les dynamiques spatio-temporelles de populations, des modèles statistiques mettant en lien un facteur de l'environnement avec la dynamique d'une population (p. ex., modèles additifs généralisés dans Hodgson et al., 2011) aux modèles basés sur des budgets d'énergie dynamiques (*Dynamic Energy Budget models* en anglais, p. ex., Llandres et al., 2015), en passant par les modèles à équations différentielles comme le modèle de Lotka-Volterra déjà évoqué plus tôt (p. ex. utilisé et modifié par Sokame et al., 2021).

Comme il est communément admis, les organismes ectothermes sont extrêmement dépendants des conditions environnementales et notamment de la température environnementale. De fait, l'étude de l'influence de la température sur le cycle de vie et la biologie des organismes ectothermes - en particulier les insectes d'importance économique - est une question d'autant plus essentielle en écologie que le changement climatique se traduit par un réchauffement global. Depuis 200 ans, une large attention a été portée en entomologie ainsi qu'en botanique sur le développement de modèles basés sur la relation entre un ou plusieurs traits en fonction d'un ou plusieurs facteurs environnementaux, dont notamment la température (Chuine & Régnière, 2017).

2.2. Influence de la température sur la performance

Parmi toutes les variables environnementales qui affectent les organismes vivants, la température joue un rôle particulier (Angilletta, 2009). Les variations spatio-temporelles de la température environnementale ont été mises en lien avec la croissance, la survie, la reproduction, l'ontogenèse, la taille, la densité de population, la diversité d'espèces au sein des communautés, la communication, le comportement, ou encore la locomotion (Angilletta, 2009). La température détermine les taux de réactions biochimiques et physiologiques à l'échelle d'un individu, avec des conséquences sur le métabolisme, les populations, les communautés et les écosystèmes (Sinclair et al., 2016). Différentes stratégies d'adaptation existent pour faire face à l'hétérogénéité de la température. Angilletta (2009) décompose ces stratégies en deux continuum. Le premier est la dépendance de la

performance d'un organisme à la température, la sensibilité thermique, qui peut être mesurée par la largeur de la gamme de températures tolérées, et qui sépare les spécialistes thermiques, performants sur une gamme restreinte de températures, des généralistes thermiques, performants sur une large gamme de températures. Le second est la capacité d'un organisme à réguler sa température corporelle, la thermorégulation, qui peut être mesurée par la variance des températures corporelles, et qui sépare les homéothermes qui maintiennent une température corporelle constante, des poïkilothermes dont la température corporelle varie avec la température de leur environnement. Tous les organismes se placent quelque part dans l'espace formé par ces deux continuums (figure 5). Les insectes sont pour la plupart des poïkilothermes, cependant certains comportements de thermorégulation sont observés. Par exemple, la relation entre la température corporelle et la température environnementale pour *Aglais urticae* (Lepidoptera : Nymphalidae) dépend de l'ensoleillement : les jours ensoleillés, la température corporelle est quasi constante car les individus accumulent de la chaleur en se plaçant sous les rayons du soleil, tandis que les jours nuageux, la température corporelle est égale à la température environnementale (Bryant et al., 2000). Dans tous les cas, les insectes sont ectothermes, c'est-à-dire qu'ils dépendent de sources de chaleur externes pour réguler leur température corporelle, et sont ainsi particulièrement sensibles à la température de leur environnement (Angilletta, 2009).

Notamment, la température influence la performance des organismes ectothermes. La performance désigne un taux physiologique instantané, généralement utilisé comme proxy de la fitness (Sinclair et al., 2016). Angilletta (2009) définit la performance comme toute mesure de la capacité d'un organisme à fonctionner, généralement exprimée sous forme de taux ou de probabilité (Angilletta, 2009). La mesure de ces taux physiologiques en fonction de la température produit une courbe de performance thermique (*Thermal Performance Curve* en anglais, ou TPC), qui décrit une relation non linéaire, unimodale et asymétrique (Sinclair et al., 2016). La performance augmente avec la température à partir d'un seuil minimal (CT_{min}) jusqu'à une température (T_{opt}) où elle prend sa valeur maximale, après laquelle la performance chute plus ou moins rapidement jusqu'à un seuil maximal (CT_{max}). La différence entre les deux seuils thermiques correspond ainsi à la gamme de tolérance de l'organisme en question. Cette relation a été caractérisée pour de nombreuses espèces, notamment de nombreux organismes ectothermes (Deutsch et al., 2008 ; Jarošík et al., 2011 ; Rebaudo & Rabhi, 2018). Ces courbes de performance thermique sont notamment utilisées pour évaluer les impacts du réchauffement climatique sur les ectothermes (Deutsch et al., 2008),

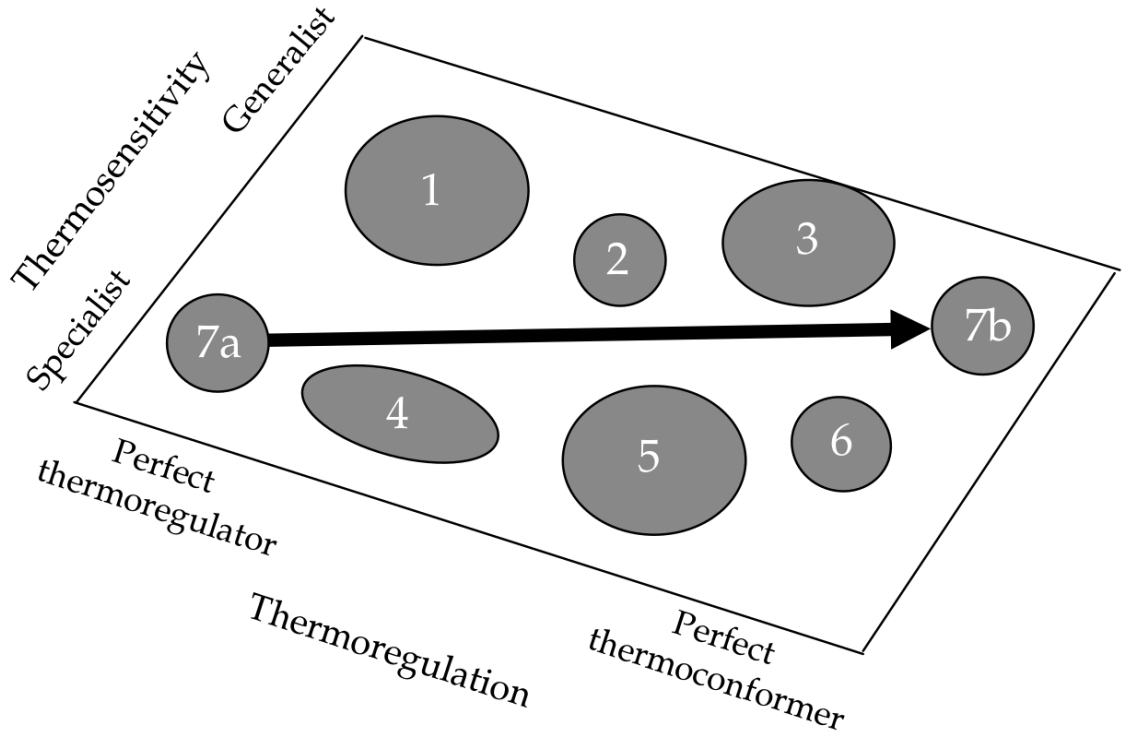


Figure 5 – Les stratégies d'adaptation à l'hétérogénéité des températures de l'environnement se décomposent en deux axes : la sensibilité thermique qui correspond à la dépendance de la performance d'un organisme à la température ; et la thermorégulation qui correspond à la capacité d'un organisme à réguler sa température corporelle. Les régions en gris correspondent à différents organismes hypothétiques et la forme et la surface de ces régions correspond à la variabilité au sein de l'espèce. Les stratégies peuvent changer au cours de la saison ou du développement, comme représenté par la flèche entre les espèces 7a et 7b. Figure tirée de Angilleta (2009).

puisqu'elles permettent de quantifier des métriques comme les seuils thermiques et la température optimale, qui peuvent être rapportées à la température de l'habitat pour quantifier la vulnérabilité d'un organisme à l'augmentation de la température (Sinclair et al., 2016). Ainsi, selon les changements de température projetés, il est possible de quantifier comment la performance sera impactée et quelles seront les conséquences sur les organismes (Sinclair et al., 2016).

En théorie, une courbe de performance thermique peut être modifiée du fait de l'évolution adaptative ou de la plasticité phénotypique : la hauteur de la courbe, la position de la température optimale et des seuils critiques, la largeur de la courbe, et le degré d'asymétrie peuvent varier (Huey & Kingsolver, 1989 ; Angilletta, 2009). Cependant, la plupart des études macro-écologiques supposent que la performance thermique d'une espèce peut être décrite par une seule courbe (p. ex., Deutsch et al., 2008). Comme suggéré par Sinclair et al. (2016), ceci n'est

strictement possible que sous plusieurs hypothèses :

1. la performance ne change pas entre les stades de développement ;
2. la performance est invariante sur l'ensemble de l'aire géographique d'une espèce (pas d'adaptation locale) ;
3. les TPC n'évoluent pas rapidement ;
4. la performance ne varie pas avec l'expérience thermique antérieure ;
5. la performance ne varie pas avec des expositions extrêmes ;
6. la performance ne varie pas avec le taux de changement de température ;
7. la performance ne varie pas avec la durée de l'exposition à la température ;
8. la variation de la performance due aux variations stochastiques ou aux facteurs biotiques peut être ignorée ;
9. la température est le seul paramètre environnemental dont les changements affectent la performance.

Ces hypothèses limitent considérablement la validité de l'approche des TPC. Cependant, en l'absence d'alternative, les TPC restent un moyen valide pour décrire la réponse des ectothermes à la température, à condition que leurs hypothèses inhérentes soient reconnues (Sinclair et al., 2016). En outre, certaines limitations comme l'hypothèse (1) peuvent être résolues facilement, par exemple en mesurant une courbe pour chaque stade de vie.

Étant donné la relation entre la performance et la température, il est attendu que le réchauffement climatique aura de nombreux impacts, positifs ou négatifs, sur les insectes (Robinet & Roques, 2010). En plus des changements dans la fréquence et l'intensité des évènements extrêmes, il est attendu que la température moyenne augmente, à différents rythmes selon l'échelle spatio-temporelle (GIEC, 2021). Ces augmentations de température moyenne sont souvent considérées comme favorables aux ectothermes, puisque la température moyenne se rapproche généralement de la température optimale où la performance moyenne est maximale. Les gammes de tolérance varient selon un gradient latitudinal et sont généralement plus restreintes en zone tropicale qu'en zone tempérée, expliqué par le fait que la variabilité des températures environnementales est plus importante en zone tempérée qu'en zone tropicale, de sorte que les organismes sont adaptés à une gamme plus large de températures (Janzen, 1967 ; Addo-Bediako et al., 2000 ; Ghalambor, 2006). De plus, les températures moyennes annuelles de l'habitat pour les espèces tropicales sont généralement plus proches de leur

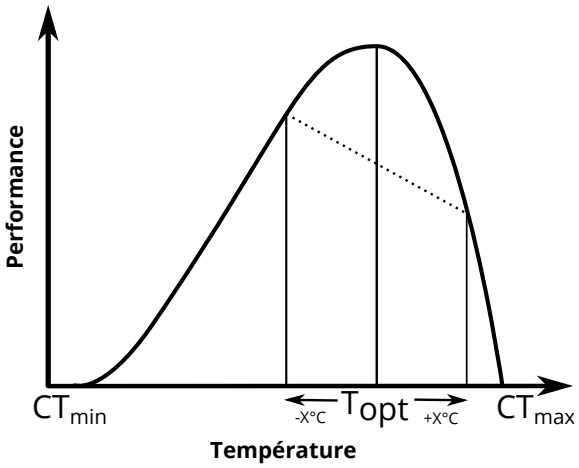


Figure 6 – Courbe de performance thermique théorique, caractérisée par une asymétrie autour de la température optimale (T_{opt}), et de deux seuils thermiques (CT_{min} et CT_{max}), en dessous et au-delà desquels la performance est nulle. Pour un même écart à la température optimale (T_{opt} ± X°C), la performance est plus faible au dessus qu'en dessous.

température optimale que les espèces des zones tempérées, de sorte que les espèces tropicales sont considérées comme plus vulnérables au réchauffement climatique (Deutsch et al., 2008). Cependant, les organismes de zone tempérée dont les périodes d'activité sont courtes seraient aussi vulnérables que les organismes de zone tropicale (Johansson et al., 2020).

Étant donné l'asymétrie qui caractérise les courbes de performance thermique, pour un même écart à la température optimale, la performance est plus faible au dessus de la température optimale qu'en dessous (figure 6), de sorte qu'une augmentation de la variance des températures peut impliquer une diminution de la performance moyenne, pour une même température moyenne (Vasseur et al., 2014). Ce résultat est lié à l'inégalité de Jensen, une propriété mathématique des fonctions convexes et concaves, selon laquelle la moyenne des valeurs prédites par une fonction d'une variable donnée n'est pas forcément égale à la valeur prédite pour la moyenne de la variable. Ceci implique qu'une distribution de températures dont la moyenne se situe dans la partie concave de la courbe de performance thermique résulte en une moyenne de la performance plus faible que la performance prédite par la température moyenne, et inversement pour une distribution de température dont la moyenne est située dans la partie convexe (Vasseur et al., 2014). De fait, cette inégalité expliquerait notamment pourquoi les températures des habitats des ectothermes sont généralement des températures sous-optimales (Martin & Huey, 2008), puisque compte tenu de la variabilité des température de l'habitat, c'est dans ces températures intermédiaires que la plus grande moyenne de performance est réalisée.

La relation entre la performance et la température peut être décrite à l'aide de différentes mesures. Parmi les mesures de la performance les plus courantes, on trouve notamment la survie, la fécondité, le développement, la croissance, ou encore la locomotion (Angilletta, 2009). La relation entre la survie et la température

est généralement en forme de U inversé, avec une faible survie dans les températures hautes et basses et toute une gamme de températures intermédiaires où la survie a approximativement la même valeur (Amarasekare & Sifuentes, 2012). Les mécanismes réduisant la survie à ces températures sont la dénaturation des protéines ou leur inactivation, impliquant la mort des individus (Amarasekare & Sifuentes, 2012). La fécondité est influencée par plusieurs facteurs comme l'âge, l'activité des gonades, ou encore le statut reproducteur (Brent, 2010), mais aussi la température (Kim & Lee, 2003). Notamment, l'exposition à des températures extrêmes cause des dégâts irréversibles aux appareils reproducteurs des femelles, via des dégâts sur les ovocytes ou un développement ovarien perturbé (Rinehart et al., 2008 ; Renault, 2011). Le développement est également étroitement lié à la température (Régnière et al., 2012a), notamment du fait que le développement est le résultat d'une cascade de réactions enzymatiques, elles-mêmes dépendantes de la température (Sharpe & DeMichele, 1977).

2.3. Rôle de la température sur le développement des insectes

Un travail considérable a été réalisé en biologie pour modéliser la relation entre la performance des ectothermes et la température. D'une part, dans le but de comprendre les adaptations à l'hétérogénéité des températures environnementales via l'étude de l'influence de la température sur la fitness (Angilletta, 2009). Par exemple, le modèle de Gilchrist décrit la fitness comme la somme de la performance au cours de la vie d'un organisme, et permet d'expliquer l'évolution de la largeur de la gamme de températures tolérées (Gilchrist, 1995). D'autre part, il s'agit d'une composante principale de certains modèles de dynamiques spatio-temporelles de populations. Ces modèles ont été développés pour différentes espèces, notamment chez les poïkilothermes d'intérêt économique comme de nombreuses plantes cultivées ou des insectes ravageurs de culture (Chuine & Régnière, 2017). Ces modèles basés sur la relation entre un ou plusieurs traits en fonction d'un ou plusieurs facteurs environnementaux, dont notamment la température, servent à prédire la distribution spatiale et temporelle des populations (Chuine et al., 2013 ; Chuine & Régnière, 2017). Le développement a une place particulière parmi toutes les mesures de la performance des insectes, puisqu'il s'agit d'une mesure essentielle pour la construction de modèles de phénologie, le calendrier des événements périodiques du cycle de vie. De nombreux modèles de phénologie ont été développés sur la base de modèles mathématiques décrivant

le taux de développement d'un ou plusieurs stades de vie en fonction de la température de l'environnement, de sorte à pouvoir prédire les dates d'émergence d'un stade donné, les périodes de diapause, ou encore le voltinisme (Chuine & Régnière, 2017). Ainsi la connaissance de la relation entre la température et le développement des arthropodes joue notamment un rôle essentiel dans la lutte contre les ravageurs de cultures.

Le développement des insectes se décompose en plusieurs étapes successives. Les insectes se développent à l'état embryonnaire dans un œuf, puis passent par une série de stades larvaires immatures qui aboutissent à la métamorphose en forme adulte reproductrice, le stade imaginal. La métamorphose désigne un processus au cours duquel un changement relativement abrupt de la structure corporelle d'un animal a lieu (Resh & Cardé, 2009). Chez les hexapodes, le type de métamorphose est étroitement lié à la taxonomie et l'on retrouve trois types de métamorphose. Les amétaboles sont caractérisés par une absence de métamorphose, et on trouve de nombreux exemples parmi les collemboles et les diploures. Les hétérométaboles sont caractérisés par une métamorphose partielle, par exemple chez les hémiptères pour lesquels la métamorphose correspond à la formation de l'appareil reproducteur à la fin du dernier stade larvaire. Les holométaboles sont caractérisés par une métamorphose complète. Ces derniers sont aussi caractérisés par un stade de développement supplémentaire appelé le stade nymphal, stade immobile entre le stade larvaire et le stade imaginal (p. ex., la chrysalide chez les lépidoptères).

Parmi tous les traits dépendants de la température, la quantification de l'effet de la température sur le développement des organismes poïkilothermes, notamment le temps nécessaire pour accomplir un stade de développement donné, a reçu beaucoup d'attention depuis deux siècles. Réaumur dès le milieu du 18e siècle a été un scientifique très prolifique en travaillant entre autres sur l'influence de la température sur les organismes vivants. Il est le premier à observer l'influence de la température environnementale sur la phénologie des plantes, et à suggérer que les différences inter-annuelles et inter-régionales seraient expliquées par les différences des températures quotidiennes entre une date donnée et la date de l'évènement phénologique considéré (Réaumur, 1735). Également, en 1740, Réaumur rapporte une expérimentation avec laquelle il observe que des larves d'insectes gèlent en dessous de la température de congélation de l'eau, et que toutes les larves ne gèlent pas à la même température (Réaumur, 1740). Avec l'invention du thermocouple au 19e siècle, permettant de mesurer avec précision la température, les impacts des températures basses sur le développement

des insectes ont été étudiés plus en détail, notamment par Bachmetjew dès la fin du 19e siècle (Bachmetjew, 1900). Par la suite, les rôles d'autres facteurs environnementaux, notamment l'humidité relative, ont été décrits (Payne, 1929). Dès le début du 20e siècle le rôle de cofacteurs, l'importance de la variabilité entre les individus d'une même population, et le rôle clé des températures extrêmes hautes et basses sur le développement étaient déjà décrits (Uvarov, 1931).

Les travaux de Réaumur ont mené à de nombreuses études sur l'influence de la température sur le développement des organismes poïkilothermes. Alphonse de Candolle écrit en 1855 : *L'étude des limites d'espèces m'a conduit à penser que les maxima de température ont peu ou point d'influence ; que les sommes de température utile, dans certaines limites de temps et aussi dans le champ des températures ordinaires, suffisent pour expliquer les phénomènes de végétation* (Candolle, 1855). Ces sommes de température utile sont aujourd'hui décrites par une constante thermique mesurée en degrés-jours, qui correspond à un nombre requis de jours où la température est supérieure à un seuil thermique minimal pour accomplir un stade de développement donné (Damos & Savopoulou-Soultani, 2012). Alphonse de Candolle écrit dans la suite de son texte : *Je n'ai pu cependant donner qu'une preuve négative : il ne m'a pas paru nécessaire de recourir aux maximas et aux variations fréquentes pour expliquer les faits connus. Cela ne suffit pas [...] Ne pourrait-on pas construire une serre dans laquelle on obtient à volonté des températures constantes ou variables, et variables à volonté ? S'il était possible d'élever des plantes sous ces diverses conditions et de les peser après chaque expérience, plusieurs problèmes agricoles et physiologiques très délicats seraient résolus* (Candolle, 1855). Ainsi de Candolle souhaitait mesurer la croissance de plantes dans différentes conditions de température. La croissance désigne l'augmentation de la biomasse d'un organisme au cours de son développement (Resh & Cardé, 2009). La croissance est à distinguer du développement qui désigne l'augmentation de la complexité d'un organisme au cours de sa vie via la croissance, la morphogenèse et la différentiation cellulaire (Resh & Cardé, 2009). Les serres décrites par Alphonse de Candolle ont été développées par la suite, ainsi que des étuves et incubateurs permettant de contrôler la température, et ont permis de décrire le développement de centaines d'organismes poïkilothermes dans différentes conditions de températures constantes ou fluctuantes. A ce jour, le rôle de la température sur le développement des insectes est toujours un sujet de recherche majeur. Pour les arthropodes uniquement, Rebaudo & Rabhi (2018) ont collecté une base de données bibliographiques constituée de 2275 références publiées entre 1975 et 2017 et traitant de l'influence de la température sur le développement des arthro-

podes. La relation entre le développement et la température chez les insectes est caractérisée à l'aide d'expérimentations en conditions contrôlées, dans lesquelles le temps de développement des individus ou groupe d'individus est mesuré à différentes températures constantes. Le temps de développement quantifie le temps nécessaire pour accomplir un stade de développement donné. Ces temps de développement sont ensuite transformés en taux de développement en calculant leurs inverses, permettant ainsi de quantifier la proportion du temps de développement accompli par unité de temps à une température donnée.

Il est communément admis qu'une partie de la relation entre le taux de développement et la température est linéaire ou quasi linéaire, de sorte qu'il est possible de décrire à l'aide d'un modèle linéaire la relation, valable dans une gamme restreinte de températures (Campbell et al., 1974). L'ajustement d'un modèle linéaire permet de quantifier deux paramètres : l'inverse de la pente quantifie la valeur de la constante thermique évoquée plus haut, qui correspond à un nombre requis de jours où la température est supérieure à un seuil thermique minimal pour accomplir un stade de développement donné ; et l'abscisse à l'origine correspond au seuil thermique minimal (Campbell et al., 1974). Si cette approche est relativement ancienne et dédiée initialement à la prédiction de la phénologie de plantes sur la base des travaux de Réaumur (Chuine et al., 2013), ce n'est qu'à partir des années 1970 qu'elle se démocratise en entomologie avec l'étude de Campbell et al. (1974) sur des pucerons. Par la suite, cette approche relativement simple et peu coûteuse a été mise en place pour de nombreuses espèces d'arthropodes, et le modèle linéaire est devenu le plus fréquent dans la littérature entomologique (Rebaudo & Rabhi, 2018).

Pourtant, la relation entre le taux de développement et la température est non linéaire, de sorte que le modèle linéaire n'est valable que dans une gamme de température restreinte (Campbell et al., 1974). De nombreux modèles ont été proposés afin de permettre la description de la relation dans son entièreté. A ce jour, plus de 30 équations différentes ont été proposées (Rebaudo & Rabhi, 2018). La difficulté de la modélisation des courbes de performance thermique réside dans deux caractéristiques clés des TPCs : (1) les TPCs sont asymétriques, et (2) sont caractérisées par leurs seuils supérieurs et inférieurs. Parmi tous les modèles proposés, tous ne permettent pas de respecter ces deux caractéristiques. Par exemple, Stinner et al. (1974) a proposé l'ajustement d'une courbe sigmoïde, inversée lorsque la température est supérieure à un optimum, suggérant que l'erreur induite par cette hypothèse de symétrie était négligeable car la mortalité au-dessus de T_{opt} approche rapidement les 100%. D'autres modèles, tels que ceux

proposés par Logan et al. (1976), ne parviennent pas à décrire CT_{min}. En ajoutant un paramètre dans ceux-ci, Lactin et al. (1995) ont proposé un modèle qui caractérise avec succès un seuil à basse température. Dans le même but, Hilbert & Logan (1983) avaient déjà proposé de combiner une équation sigmoïde avec une équation exponentielle. Cependant, ces efforts pour caractériser les seuils supérieurs et inférieurs ont conduit à la complexification des modèles par l'ajout de paramètres. En conséquence, d'autres auteurs ont proposé des modèles avec un nombre réduit de paramètres (p. ex., Briere et al., 1999). Le développement des insectes peut être considéré comme une révélation macroscopique des réactions enzymatiques qui dépendent de la température (Damos & Savopoulou-Soultani, 2012), de sorte que Sharpe & DeMichele (1977) ont construit un modèle thermodynamique combinant le concept de degrés-jours et l'équation d'Eyring (utilisée en cinétique chimique pour lier la vitesse d'une réaction chimique à la température). Soutenant que ce modèle était mal adapté à la régression non linéaire, Schoolfield et al. (1981) l'ont révisé, en proposant une nouvelle formulation du modèle, facilitant la régression non linéaire, sans modification de sa théorie. En 2005, Ikemoto a également proposé une modification de ce modèle afin de faciliter la méthode des moindres carrés non linéaires pour l'ajustement du modèle (Ikemoto, 2005). Bien que ces modèles présentent un avantage par rapport aux modèles statistiques du fait de leurs hypothèses biophysiques (Ikemoto & Kiritani, 2019), leur utilisation est sporadique et très peu d'études les ont utilisés, car ces modèles nécessitent un plus grand effort à la fois dans le design expérimental et le processus d'ajustement (Rebaudo & Rabhi, 2018).

Puisqu'une trentaine d'équations ont été proposées dans la littérature (Rebaudo & Rabhi, 2018), il existe autant de façons de caractériser la relation entre le développement et la température (figure 7), certains auteurs suggérant même qu'il serait possible de déterminer une infinité d'équations permettant de valider les hypothèses d'une courbe de performance thermique (c-à-d. seuils critiques, non linéarité, asymétrie, unimodalité ; Ikemoto & Kiritani, 2019). Étant donné la diversité des formes que prennent les courbes selon les modèles utilisés (figure 7), le choix de modèle est une étape cruciale de la caractérisation de cette relation, et de nombreuses discussions ont eu lieu sur la sélection de modèles (Damos & Savopoulou-Soultani, 2012 ; Kontodimas et al., 2004 ; Quinn, 2017 ; Régnière et al., 2012a ; Shi & Ge, 2010 ; Shi et al., 2015, 2016b ; Zahiri et al., 2010). La comparaison des ajustements de différents modèles est donc une étape essentielle, afin de justifier à l'aide d'arguments statistiques et/ou biologiques le choix d'un modèle par rapport à un autre. De plus, les méthodes de sélection de modèles sont hé-

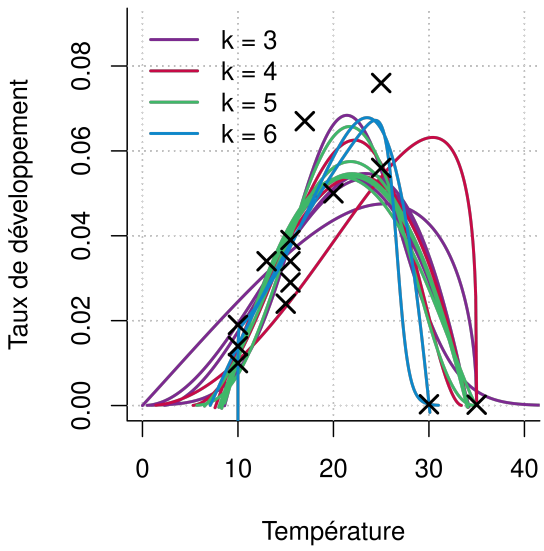


Figure 7 – Exemples d'ajustement de modèles sur le taux de développement en fonction de la température pour le stade larvaire de *Tecia solanivora* (Lepidoptera : Gelechiidae). Les données ont été extraites de Crespo-Pérez et al. (2011). 24 modèles ont été ajustés (Janisch, 1932 ; Logan et al., 1976 ; Taylor, 1981 ; Hilbert & Logan, 1983 ; Analytis, 1977 ; Schoolfield et al., 1981 ; Wang et al., 1982 ; Harcourt & Yee, 1982 ; Ratkowsky et al., 1983 ; Lactin et al., 1995 ; Yin, 1995 ; Briere et al., 1999 ; Kontodimas et al., 2004 ; Damos & Savopoulou-Soultani, 2008 ; Shi et al., 2011, 2016a ; Régnière et al., 2012a), et les ajustements sont représentés en fonction du nombre de paramètres k de chaque modèle.

térogènes, étant donné la diversité des outils utiles à cette fin. Quatre exemples populaires d'outils sont le critère d'information d'Aikaike (AIC ; Akaike, 1974), le critère d'information bayésien (BIC ; Schwarz, 1978), la somme des carrés des résidus, et l'erreur quadratique moyenne. Si les outils pour évaluer la qualité d'un ajustement ainsi que les articles présentant l'application de ces outils à la modélisation de la relation entre taux de développement et température sont nombreux, cette étape n'est a priori pas décrite dans la majorité des études traitant de cette relation (Quinn, 2017). En plus des pratiques de modélisation, les plans expérimentaux varient d'une étude à l'autre, selon les espèces et les objectifs des auteurs. Par exemple, pour *Bactrocera dorsalis* (Diptera : Tephritidae), le temps de développement embryonnaire a été mesuré à 21 températures constantes différentes (Messenger & Flitters, 1958), alors que pour *Diomus austrinus* (Coleoptera : Coccinelidae) cinq températures constantes ont été utilisées (Chong et al., 2005). Si les pratiques de modélisation et les designs expérimentaux varient au sein de la littérature, il existe peu d'informations sur les impacts de ces différences sur la caractérisation de la relation et l'estimation des paramètres des modèles considérés.

Au regard de l'utilité des courbes de performance thermique pour anticiper les impacts de l'augmentation globale des températures sur les insectes, et étant donné les incertitudes existantes concernant ces impacts sur les ravageurs

de cultures, il est nécessaire d'améliorer le processus de caractérisation de ces courbes, afin de pouvoir étudier les impacts du changement climatique sur le développement des insectes ravageurs de cultures. Le maïs fait partie des cultures les plus importantes dans le monde, et les foreurs de tige du maïs, des lépidoptères dont la larve se nourrit des plants de maïs, représentent des contraintes importantes sur la production de maïs.

2.4. Les foreurs de tige du maïs

Le maïs, *Zea mays* (Cyperales : Poaceae), est une plante cultivée pour la consommation humaine et animale dans la plupart des régions du monde. Originaire d'Amérique Centrale, le maïs constitue la production céréalière la plus importante au monde (1,2 milliard de tonnes en 2021), devant le riz (0,8 milliard de tonnes en 2021) et le blé (0,8 milliard de tonnes en 2021 ; FAO, 2022). Le maïs-grain représente un aliment de base pour l'alimentation humaine dans de nombreuses régions du monde. Une grande partie des surfaces cultivées est également destinée à l'alimentation du bétail, sous forme de fourrage frais ou sec, de grains humides ou de grains séchés et broyés. Par exemple, en France, environ 1,2 millions d'hectares de maïs fourrager sont cultivées (Agreste, 2022). La production de maïs est contrainte par différents facteurs biotiques comme la consommation des graines par des oiseaux, des maladies provoquées par des micro-organismes pathogènes, une pression d'herbivorie exercée par des invertébrés, ou encore la compétition par des plantes adventices. A l'échelle globale, les adventices causent des pertes potentielles de production, c'est-à-dire les pertes estimées en l'absence de pratiques de contrôle, de 37 à 44% selon les régions du monde (Oerke, 2006). Les pertes réelles, c'est-à-dire les pertes mesurées malgré les pratiques de protection des cultures, seraient de 5 à 19% de la production (Oerke, 2006). Les animaux herbivores, comprenant notamment des insectes et des acariens, sont à l'origine de pertes potentielles de 12 à 19%, et les pertes réelles sont de l'ordre de 6 à 19% selon les régions (Oerke, 2006). De nombreux insectes s'attaquent au maïs, notamment des coléoptères (p. ex., des taupins des genres *Agriotes* ou *Athous*), des diptères (p. ex., la mouche des semis *Delia platura*, la mouche des graminées *Geomyza tripunctata*, l'oscinie de l'avoine, *Oscinella frit*), et des lépidoptères (p. ex. la sésamie du maïs *Sesamia nonagrioides*, la pyrale du maïs *Ostrinia nubilalis*, la légionnaire d'automne *Spodoptera frugiperda*). Les lépidoptères foreurs de tige causent en Europe des pertes estimées de 5 à 30% des rendements Meissle et al. (2009), et de 5 à 73% en Afrique subsaharienne (Mailafiya et al., 2009). Notamment, les

lépidoptères sont des ravageurs importants dans les régions où les agriculteurs disposent de ressources limitées pour la mise en place de méthodes de lutte, et cultivent de petites surfaces entourées de parcelles naturelles composées de plantes hôtes sauvages (Mailafiya et al., 2009).

En Europe centrale, la pyrale du maïs, *Ostrinia nubilalis*, est le principal foreur de tige, et une large partie des surfaces agricoles subissent des dégâts dus à la présence de cet insecte (de 20% en Hongrie à 60% des surfaces en Espagne ; Mailafiya et al., 2009). L'espèce a été introduite involontairement en Amérique du Nord au début du 20e siècle, où elle est devenue également un des principaux ravageurs du maïs (Calvin et al., 1991). Dans le sud de l'Europe et sur tout le pourtour méditerranéen, la sésamie du maïs, *Sesamia nonagrioides*, est un des principaux ravageurs du maïs (Moyal et al., 2011). L'espèce provoque aussi de larges pertes de rendement en Afrique de l'Ouest, ainsi que d'autres espèces du genre *Sesamia*, telles que *Sesamia calamistis* et *Sesamia criteca* Kfir et al. (2002). En Afrique subsaharienne, on ne dénombre pas moins de 21 lépidoptères foreurs de tige qui s'attaquent aux cultures céréalières Kfir et al. (2002). Dans le groupe des noctuidae, outre les espèces du genre *Sesamia*, le foreur de tige africain, *Busseola fusca*, est un des principaux ravageurs du maïs Kfir et al. (2002). Plusieurs espèces du genre *Chilo* sont également d'importants ravageurs du maïs, notamment *Chilo partellus*, une espèce invasive originaire d'Asie du sud-est, introduite en Afrique subsaharienne au début du 20e siècle (Ong'amo et al., 2006).

Comme leur nom l'indique, ces insectes se nourrissent entre autres de la tige du maïs. Tous les lépidoptères foreurs de tige du maïs ont un cycle de vie semblable, composé de quatre stades, l'œuf, la larve, la chrysalide et l'adulte. Les œufs sont pondus par les femelles adultes sur les plantes de maïs, et après le stade embryonnaire, les larves se nourrissent de la plante et commettent des dégâts aux feuilles, à la tige, aux fleurs ou aux épis. Ces dégâts ont pour conséquence des pertes de rendement du fait de la consommation des graines, et du fait de l'augmentation de la sensibilité des plantes aux maladies et autres facteurs de stress. Pour réduire les pertes associées à la présence de ces espèces, différentes méthodes de lutte sont employées. Le contrôle des populations de foreurs se fait principalement via l'usage d'insecticides en application ou en traitement de semences, et/ou de variétés résistantes de maïs (Coll & Wajnberg, 2017). Dans les régions où les composés chimiques insecticides représentent des coûts trop importants et où les variétés résistantes ne sont pas toujours disponibles, des méthodes prophylactiques sont privilégiées, comme par exemple l'adaptation des pratiques culturales (p. ex., choix de la date de semis, la densité des plantes, le

labour, le paillage ; Lawani, 1982). Étant donné les impacts négatifs de l'usage d'insecticides, des méthodes de lutte biologique sont également utilisées, soit via le lâcher en masse de parasitoïdes (p. ex., *Trichogramma brassicae* pour le contrôle de la pyrale du maïs ; Razinger et al., 2016), soit en augmentant la diversité des habitats afin de favoriser la présence d'ennemis naturels (Coll & Wajnberg, 2017).

Compte tenu de la relation entre le taux de développement et la température chez les insectes, le réchauffement climatique pourrait conduire à une réduction du temps de développement des ravageurs, influençant la dynamique des populations et l'intensité des dégâts causés aux cultures (Skendžić et al., 2021). Au regard des pertes importantes de production de maïs causées par les foreurs de tige, estimer les impacts du réchauffement climatique sur les populations de ces espèces est un questionnement essentiel, afin de comprendre les changements à venir et d'anticiper les risques phytosanitaires et les adaptations des pratiques de culture du maïs et de lutte contre ces insectes.

3. Contexte et objectifs de la thèse

Alors même que nous observons un déclin de la biodiversité des insectes en lien avec les changements globaux (Wagner, 2020), certaines espèces d'insectes ravageurs des cultures requièrent toujours chaque année l'investissement global de plusieurs milliards de dollars afin de contrôler leurs populations (Pimentel, 2009). De plus, le système climatique terrestre est en cours de changement, ce qui se traduit notamment par une augmentation de la température moyenne globale ainsi qu'une augmentation de la fréquence des évènements extrêmes (GIEC, 2021). Étant donné que la performance des insectes dépend directement de la température de leur environnement (Angilletta, 2009), il est attendu que les dégâts aux cultures augmentent de 10 à 25% par degré de réchauffement (Deutsch et al., 2018). Néanmoins, selon les traits observés, les réponses des ravageurs au réchauffement climatique peuvent être positives ou négatives, suggérant à la fois une augmentation et une diminution de la sévérité des dégâts (Lehmann et al., 2020). De plus, si les pratiques de contrôle des ravageurs de cultures consistent entre autre à surveiller leurs dynamiques de populations, peu de données sont disponibles dans la littérature scientifique de telle sorte qu'il est difficile d'inférer l'état des populations d'insectes ravageurs de cultures à travers le monde (Wagner et al., 2021a). Le rôle de la température sur le développement des insectes est cependant étudié depuis au moins deux siècles (Rebaudo & Rabhi, 2018), de telle sorte que de nombreuses connaissances et données expérimentales sont disponibles. Ces données représentent une opportunité pour la modélisation de la relation entre le développement et la température chez différentes espèces de ravageurs de culture, qui permettrait de clarifier les impacts du changement climatique en cours sur les populations d'insectes ravageurs de culture. C'est dans ce contexte que se positionne ce travail de thèse en contribuant à la fois à une meilleure quantification de la relation entre température et développement chez les insectes, puis en utilisant cette méthode pour évaluer le devenir des foreurs du maïs face au réchauffement climatique.

La relation entre le développement et la température est caractérisée en laboratoire en élevant des individus à différentes températures constantes pour mesurer le temps nécessaire pour accomplir un ou plusieurs stades de développement. L'inverse de ce temps de développement quantifie la proportion du temps

nécessaire à la complétion d'un stade accomplie par unité de temps à une température donnée, et est ainsi appelé le taux de développement. La relation entre le taux de développement et la température est non-linéaire, asymétrique et unimodale. Il existe plus de 30 équations mathématiques différentes pouvant être ajustées sur des données expérimentales afin de quantifier la relation. Alors que les pratiques de modélisation et les designs expérimentaux diffèrent au sein de la littérature, il existe peu d'informations quant aux impacts de ces différences sur la modélisation de la relation. Ce questionnement est l'objet du premier chapitre de ce manuscrit, qui portera d'abord sur une présentation des différentes pratiques de modélisation ainsi que des designs expérimentaux les plus fréquents dans la littérature, suivie d'un article publié dans *Environmental Entomology* en 2022 :

Baptiste Régnier, Judith Legrand, François Rebaudo, Modeling Temperature-Dependent Development Rate in Insects and Implications of Experimental Design, Environmental Entomology, Volume 51, Issue 1, February 2022, Pages 132–144, https://doi.org/10.1093/ee/nvab115

Les objectifs de cet article sont 1) d'évaluer les impacts du plan expérimental et de la sélection d'un ajustement inadapté sur l'estimation des seuils critiques et de la température optimale via des simulations, et 2) de présenter des lignes directrices, déterminées sur la base de la littérature scientifique à ce sujet, pour l'ajustement de modèles non-linéaires sur des données expérimentales en prenant pour exemple des données extraites de la littérature pour le stade larvaire de *Tecia solanivora* (Lepidoptera : Gelechiidae). En parallèle, des outils pour l'ajustement et la sélection de modèles pour la caractérisation de la relation entre le taux de développement et la température ont été intégrés au sein d'un package R intitulé *devRate* :

Rebaudo F., Régnier B. (2022). devRate : Quantify the Relationship Between Development Rate and Temperature in Ectotherms. R package version 0.2.3, https://CRAN.R-project.org/package=devRate

La relation entre le taux de développement et la température est un sujet de recherche majeur en entomologie depuis plus d'un siècle de telle sorte qu'il existe de nombreuses données expérimentales pour des centaines d'espèces différentes dans la littérature. L'exploitation de ces données représente une opportunité pour évaluer les impacts potentiels du changement climatique sur les insectes ravageurs de culture. En particulier, le maïs est une culture importante sous toutes les latitudes, ce qui rend critique l'évaluation des impacts du réchauffement climatique sur le développement des foreurs de tige du maïs dans les

climats tempérés et tropicaux. L'objectif du deuxième chapitre est de présenter comment le réchauffement global peut impacter le développement des insectes au regard des caractéristiques des courbes de performance thermique, puis de quantifier les impacts positifs ou négatifs sur le développement de quatre ravageurs du maïs présents en Europe, en Amérique du Nord et en Afrique subsaharienne, à travers la modélisation de la relation entre le taux de développement et la température à partir de données extraites de la littérature. Ce travail a mené à la rédaction d'un article publié dans la revue *Insects* :

Baptiste Régnier, Judith Legrand, Paul-André Calatayud, et François Rebaudo (2023) Developmental Differentiations of Major Maize Stemborers Due to Global Warming in Temperate and Tropical Climates. Insects 14, 51. https://doi.org/10.3390/insects14010051

Chapitre I

Caractériser la relation entre le taux de développement et la température chez les insectes

1. Hétérogénéité des pratiques de modélisation et expérimentales

Dans le contexte de changement climatique, la relation entre la température et la performance chez les insectes apporte des informations quant aux impacts du réchauffement des températures sur leur performance (Sinclair et al., 2016). Parmi toutes les mesures de la performance, le taux de développement, quantifié par l'inverse du temps de développement d'un stade de vie donné, a été mesuré chez de nombreuses espèces d'arthropodes et plus particulièrement d'insectes d'intérêt économique dont notamment les ravageurs des cultures (Rebaudo & Rabhi, 2018). Cette relation est non linéaire et est caractérisée expérimentalement en mesurant le temps de développement d'individus élevés à différentes températures constantes. Des modèles mathématiques sont ensuite ajustés sur ces données empiriques afin de caractériser la relation entre le taux de développement et la température. Cette relation a été caractérisée pour des centaines d'espèces différentes depuis deux siècles - plus de 2000 références traitant de l'influence de la température sur le développement des arthropodes ont été recueillies par Rebaudo & Rabhi (2018). Si une pratique courante consiste à approximer la partie quasi-linéaire de la relation à l'aide d'un modèle linéaire simple (Campbell et al., 1974), de nombreux modèles non linéaires ont été proposés pour caractériser la relation dans son entièreté (Rebaudo & Rabhi, 2018). Cette partie se concentre d'abord sur l'hétérogénéité des pratiques de modélisation de la relation entre la température et le développement chez les arthropodes, puis sur la description des designs expérimentaux les plus fréquents de la littérature.

1.1. Hétérogénéité des pratiques de modélisation

L'évaluation de la validité d'un modèle est une étape cruciale dans le processus de modélisation, et s'effectue par la calibration du modèle sur des données empiriques et la quantification de ses capacités de prédictions (Stork, 2018). Dans le cas de la relation entre le taux de développement et la température, les modèles sont ajustés sur des données empiriques et la validité de ces ajustements peut être évaluée à l'aide de critères statistiques tels que la somme des carrés des résidus (p. ex., Kontodimas et al., 2004). Les prédictions pour une même espèce

et les mêmes températures peuvent varier substantiellement selon les modèles, de sorte que le choix de modèles doit être justifié sur la base de critères permettant de les discriminer comme le critère d'information d'Akaike (Quinn, 2017). Cette étape de sélection de modèle est présentée dans plusieurs études, où la qualité d'ajustement de différents modèles est comparée afin de sélectionner le ou les ajustements correspondant à des critères de sélection définis par les auteurs pour le jeu de données considéré (p. ex., Kontodimas et al., 2004 ; Zahiri et al., 2010). Cependant, une méta-analyse sur 81 articles révèle qu'environ 60% des articles présentent un seul modèle et ne mentionnent pas de comparaison des ajustements (Quinn, 2017). La méta-analyse révèle aussi que certains modèles sont utilisés plus couramment pour certains groupes taxonomiques, avec peu ou pas de justifications claires du choix réalisé (Quinn, 2017). Cela s'expliquerait par le fait qu'une pratique courante dans différentes communautés scientifiques est d'utiliser un ou plusieurs modèles déjà utilisés dans des études antérieures sur des organismes proches (Quinn, 2017). De plus, Quinn (2017) a extrait les données des articles et appliqué une procédure de sélection de modèles à l'aide d'outils statistiques, montrant que dans la majorité des cas le modèle initialement choisi par les auteurs ne donnait pas l'ajustement le plus parcimonieux (Quinn, 2017), pourtant considéré comme un critère de choix important (Burnham et al., 2002). Ces ajustements sélectionnés sur la base de méthodes statistiques, notamment le critère d'information d'Akaike, permettent d'obtenir des prédictions plus proches des observations, et une diminution de la perte d'information (Quinn, 2017). Le choix systématique d'un modèle particulier pourrait se justifier si un ou plusieurs modèles présentaient systématiquement une meilleure qualité d'ajustement. Ainsi, en parallèle de l'évaluation des pratiques de modélisation, Quinn (2017) a comparé 33 modèles ajustés sur les données issues des 81 articles, montrant qu'aucun modèle ne se démarquait en termes de qualité d'ajustement. Ces résultats suggèrent que le choix de modèles doit être évalué et justifié au cas par cas, à l'aide d'outils pour mesurer la qualité d'ajustement, pratique peu décrite dans la littérature traitant du développement et de la température chez les arthropodes (Quinn, 2017). En outre, les pratiques expérimentales diffèrent considérablement dans la littérature, comme présenté dans la partie suivante.

1.2. Hétérogénéité des pratiques expérimentales

En plus des pratiques de modélisation, les plans expérimentaux varient d'une étude à l'autre, selon les objectifs des auteurs et les contraintes expérimentales. Par exemple, pour *Bactrocera dorsalis* (Diptera : Tephritidae), le temps de développement des oeufs a été mesuré à 21 températures constantes (Messenger & Flitters, 1958), mais pour les temps de développement des différents stades de vie de *Diomus austrinus* (Coleoptera : Coccinelidae) cinq températures constantes ont été utilisées (Chong et al., 2005). Sur la base des données bibliographiques recueillies par Rebaudo & Rabhi (2018), une base de données constituée des moyennes des taux de développement en fonction de températures constantes a été complétée au sein de l'équipe. Cette base de données regroupe ainsi les données expérimentales pour les différents stades de vie de 745 espèces d'arthropodes, et permet entre autres d'évaluer les pratiques expérimentales dans la littérature. La distribution des températures testées peut être quantifiée et révèle que quatre températures (15, 20, 25, 30°C) sont les plus fréquemment utilisées (figure 8a). Le nombre de températures uniques testées dans chaque étude révèle que plus de la moitié des jeux de données contiennent 4 à 6 températures uniques (figure 8b). Enfin, en excluant les jeux de données contenant moins de 3 températures uniques, nous pouvons mesurer la proportion des jeux de données constitués de températures réparties avec un pas régulier ou non. Le choix de températures réparties avec un pas régulier a été fait pour environ 40% des jeux de données (figure 8c). Environ 60% des jeux de données contiennent des températures réparties non régulièrement (p. ex., dans Aghdam et al., 2009, 6 températures ont été testées avec une répartition concentrée autour de 30°C). Pour les jeux de données avec des températures réparties régulièrement, les trois pas de température les plus fréquents sont 2.5°C, 3°C et 5°C (figure 8d). Si le choix et la distribution des températures varient dans la littérature, certains plans expérimentaux semblent plus fréquents que d'autres. Cependant, peu d'informations existent quant aux impacts de ces choix de design expérimentaux sur l'ajustement de modèles servant à caractériser la relation. Les plans expérimentaux varient selon les objectifs des études, puisque par exemple l'ajustement d'un modèle linéaire ne requiert pas d'avoir des données dans les zones non linéaires de la courbe, justifiant l'utilisation d'un nombre restreint de températures. Le modèle linéaire étant l'approche la plus fréquente au sein de la littérature (Rebaudo & Rabhi, 2018), il n'est donc pas étonnant d'observer un grand nombre d'études avec un plus faible nombre de températures.

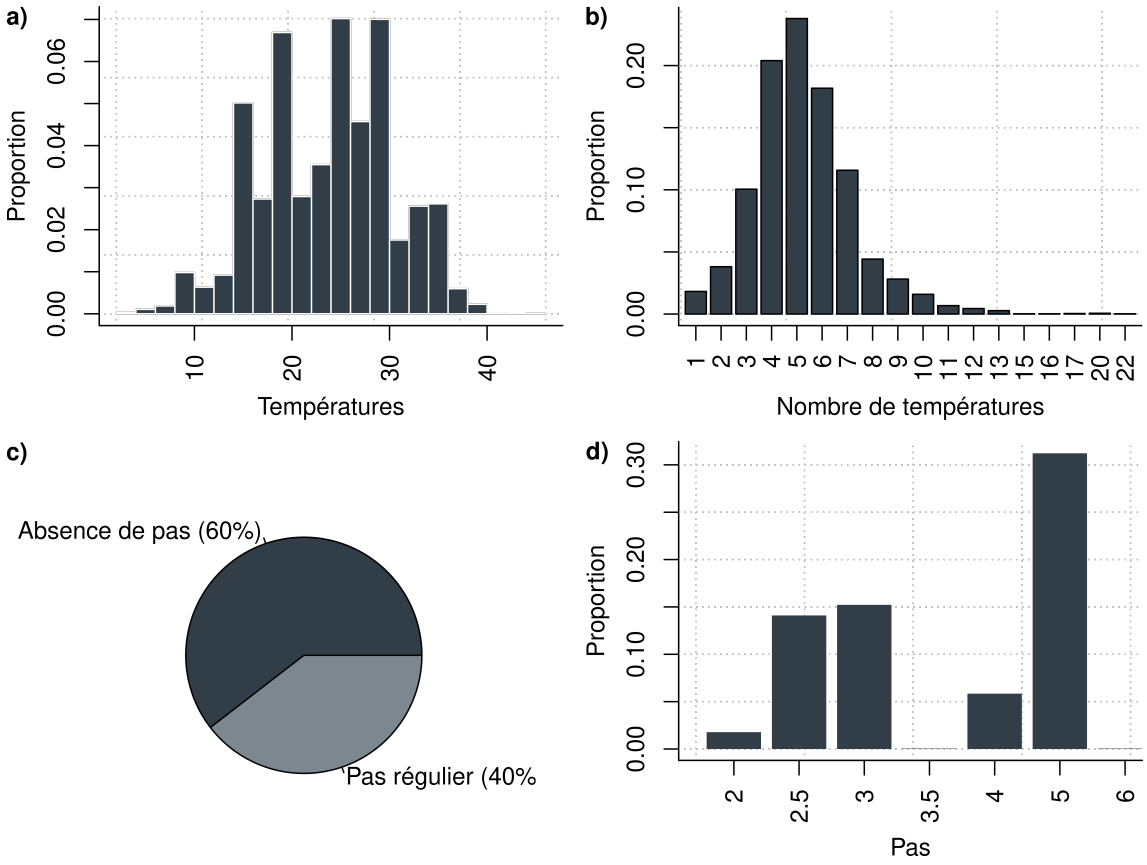


Figure 8 – Caractéristiques des plans expérimentaux des études traitant de la relation entre le développement et la température chez les arthropodes. A l'aide d'une base bibliographique recueillie par Rebaudo & Rabhi (2018), les taux de développement moyens associés à différentes températures constantes pour les différents stades de vie de 745 espèces ont été extraits de la littérature. a) La distribution des températures expérimentales représentées dans la base de données. b) Les proportions de jeux de données selon le nombre de températures expérimentales uniques qu'ils contiennent. c) Les proportions de jeux de données ayant un pas régulier entre chacune des températures expérimentales ou non, en excluant les jeux de données ayant moins de trois températures uniques. d) Les proportions de jeux de données selon les pas de températures utilisés dans les études ayant défini un pas régulier entre chaque température expérimentale.

En plus des températures testées, le nombre d'individus élevés à chaque température varie selon les études, par exemple pour *Bactrocera dorsalis* de 200 à 1856 individus ont été élevés selon les températures (Messenger & Flitters, 1958), pour *Hypera postica* (Coleoptera : Curculionidae), 100 individus ont été élevés à chaque température (Zahiri et al., 2010). Le nombre d'individus utilisés pour estimer les paramètres des modèles pourrait impacter la qualité des estimations et il est nécessaire de le choisir de façon appropriée. L'effort d'échantillonnage devrait notamment dépendre de la variabilité entre les individus, mais il existe beau-

coup d'incertitudes concernant cette variabilité (Sharpe et al., 1977), et le nombre d'individus qu'il est possible d'élever est généralement limité par des contraintes pratiques. Étant donné l'hétérogénéité des pratiques expérimentales et de modélisation, il est essentiel de comprendre quels sont les impacts de cette hétérogénéité sur l'estimation des paramètres des modèles, et notamment des métriques utilisées pour caractériser la réponse des insectes à la température, comme la température optimale (T_{opt}) et les seuils thermiques (CT_{min} et CT_{max}).

1.3. Objectifs du chapitre

Si les pratiques de modélisation et les designs expérimentaux varient au sein de la littérature, il existe peu d'informations sur les impacts de ces différences sur la caractérisation de la relation et l'estimation des paramètres des modèles considérés. Aussi, étant donné le manque fréquent de justification pour le choix de modèle (Quinn, 2017), le développement d'une méthode standardisée et commune pour la sélection de modèle est nécessaire. Ainsi, les objectifs de ce premier chapitre sont 1) d'évaluer les impacts du plan expérimental et de la sélection d'un ajustement inadapté sur l'estimation des seuils critiques et de la température optimale, et 2) de présenter des lignes directrices, déterminées sur la base de la littérature scientifique à ce sujet, pour l'ajustement de modèles non linéaires sur des données expérimentales.

Pour répondre au premier objectif, nous avons simulé le développement d'individus avec différents plans expérimentaux, afin de mesurer et comparer l'erreur des estimations des paramètres biologiques (c-à-d. seuils critiques et température optimale). A l'aide d'un modèle théorique, d'un jeu de paramètres pour ce modèle, et d'une distribution de probabilité des temps de développement à chaque température, nous avons pu simuler le temps de développement d'individus avec différents plans expérimentaux. Nous avons ainsi fait varier le nombre d'individus élevés à chaque température (10, 50, 100, ou 500 individus), le nombre de températures testées (5, 7, ou 15 températures), et la distribution des températures (uniformément entre les deux seuils critiques, uniformément au sein de la zone où la relation est linéaire, et inégalement entre les deux seuils critiques avec un plus grand nombre de températures proches de ces seuils). De plus, nous avons évalué ces impacts pour différents cas de variabilité inter-individuelle, en faisant varier la variance des temps de développement simulés à chaque température expérimentale, de sorte que nos simulations puissent correspondre à différents scénarios biologiques réalistes.

Pour répondre au deuxième objectif, nous avons examiné les différentes méthodes présentées dans la littérature pour élaborer un protocole pour la modélisation de la relation entre le développement et la température. Ainsi, nous proposons deux étapes de sélection, d'abord sur la base d'outils statistiques, puis sur la base de connaissances biologiques éventuelles permettant d'exclure des ajustements irréalistes. Ces deux approches ont été intégrées à un package R déjà existant nommé *devRate* (Rebaudo et al., 2018) sous la forme de deux fonctions permettant d'obtenir des outils d'évaluation statistiques ainsi que les valeurs de paramètres de modèles pouvant être mis en perspective au regard d'éléments biologiques connus de l'espèce considérée. Une troisième fonction a été développée et englobe les deux dernières fonctions et une autre fonction déjà disponible dans le package qui permet d'ajuster un modèle à un ensemble de données. Cette fonction permet d'ajuster tous les modèles disponibles dans le package (ou un ensemble de modèles défini par l'utilisateur) et renvoie une série d'indices de qualité d'ajustement pour chaque modèle ajusté, facilitant la comparaison des ajustements.

L'ensemble de ce travail a mené à la rédaction d'un article, publié dans *Environmental Entomology* en 2022 :

> Baptiste Régnier, Judith Legrand, François Rebaudo, Modeling Temperature-Dependent Development Rate in Insects and Implications of Experimental Design, Environmental Entomology, Volume 51, Issue 1, February 2022, Pages 132–144, https://doi.org/10.1093/ee/nvab115

Le manuscrit de cet article dans sa dernière version acceptée constitue la deuxième partie de ce chapitre. Y sont présentés plus en détail les méthodes et les résultats des simulations que nous avons menées, ainsi que le protocole d'évaluation de la qualité d'ajustement des modèles. Un document présentant en détail la sélection de modèles pour les trois stades de développement de *Tecia solanivora*, à l'aide du package *devRate*, ainsi que le script R ayant servi pour les simulations ont été inclus en supplément en ligne. Les deux fichiers sont accessibles en ligne (https://academic.oup.com/ee/article/51/1/132/6413596#supplementary-data). La troisième partie du chapitre revient sur les résultats de l'article et présente des éléments de discussion de ces résultats.

2. Article 1 : Modeling temperature-dependent development rate in insects and implications of experimental design

Résumé en français

La caractérisation du taux de développement en fonction de la température nécessite des données empiriques acquises en élevant des individus à différentes températures. De nombreux modèles mathématiques peuvent être ajustés aux données empiriques, faisant de la comparaison des modèles une étape obligatoire, mais les pratiques de sélection des modèles varient grandement. Nous présentons des lignes directrices pour la sélection de modèles à l'aide de critères statistiques et l'évaluation de la pertinence biologique des ajustements, illustrés par un jeu de données sur un ravageur Lépidoptère. De plus, à l'aide d'expériences in silico, nous avons évalué l'impact du plan expérimental et des attributs des espèces sur la précision de l'estimation des traits biologiques. Nos résultats suggèrent que l'incertitude des prédictions du modèle est principalement déterminée par l'effort d'élevage et la variance des temps de développement des individus. Nous avons constaté qu'un nombre plus élevé de températures testées plutôt qu'une taille d'échantillon plus importante par température peut conduire à des estimations plus précises des paramètres du modèle. Nos simulations ont suggéré qu'un choix de modèle inapproprié peut conduire à des valeurs estimées biaisées des traits biologiques (définis comme des attributs du taux de développement en fonction de la température, c'est-à-dire la température optimale pour le développement et les seuils critiques), soulignant la nécessité de méthodes de sélection de modèle standardisées. Par conséquent, nos résultats ont des implications directes pour les études futures sur le taux de développement des insectes en fonction de la température.

Title: Modeling temperature-dependent development rate in insects and implications of experimental design

Authors' names and addresses: Baptiste Régnier[1], Judith Legrand[2], François Rebaudo[1*]
[1] Université Paris-Saclay, CNRS, IRD, UMR Évolution, Génomes, Comportement et Écologie, 91190, Gif-sur-Yvette, France.
[2] Université Paris-Saclay, INRAE, CNRS, AgroParisTech, GQE - Le Moulon, 91190, Gif-sur-Yvette, France.
[*]Corresponding author: francois.rebaudo@ird.fr ; tel. +33 (0)1 69 82 37 48 ; IRD - UMR 247 EGCE, 1 Avenue de la Terrasse, bât. 13, BP1, 91190 Gif-sur-Yvette cedex, France.

Abstract

Characterizing the temperature-dependent development rate requires empirical data acquired by rearing individuals at different temperatures. Many mathematical models can be fitted to empirical data, making model comparison a mandatory step, yet model selection practices widely vary. We present guidelines for model selection using statistical criteria and the assessment of biological relevance of fits, exemplified throughout a Lepidoptera pest dataset. We also used *in silico* experiments to explore how experimental design and species attributes impact estimation accuracy of biological traits. Our results suggested that the uncertainty in model predictions was mostly determined by the rearing effort and the variance in development times of individuals. We found that a higher number of tested temperatures instead of a higher sample size per temperature may lead to more accurate estimations of model parameters. Our simulations suggested that an inappropriate model choice can lead to biased estimated values of biological traits (defined as attributes of temperature dependent development rate, i.e. optimal temperature for development and critical thresholds), highlighting the need for standardized model selection methods. Therefore, our results have direct implications for future studies on the temperature-dependent development rate of insects.

Keywords: development rate; laboratory; nonlinear models; temperature

1. Introduction

Arthropods are ectothermic organisms, so that ambient temperature is a determining factor for their life-history traits such as survival, fecundity, and development. Consequently, the study of arthropod responses to environmental factors has a long history in quantitative ecology, and particularly for insects, considering their role in agroecosystems (Uvarov, 1931). Insect life-history traits are essential components for modeling and predicting insect occurrence, phenology, and population dynamics (Ewing et al., 2016; Haridas et al., 2016; Nielsen et al., 2016). Insect phenological models have received much attention in entomology (Chuine and Régnière, 2017, Shi et al., 2017b). Used primarily for pest management (e.g. Crespo-Pérez et al., 2011; Rebaudo et

al., 2017; Roy et al., 2002), but also in forensic science (e.g. Martín-Vega et al., 2017) and vector borne diseases (e.g. Kreppel et al., 2016), phenological models have been developed to predict insect emergence time and duration, distribution, outbreaks, and voltinism (Shi et al. 2017b). Additionally, phenological modeling has been an important tool in recent decades for studying the impact of climate change on the population dynamics of arthropod species (e.g. Mwalusepo et al., 2015; Pollard et al., 2020).

Phenological models depend on two elements: i) temperature time series, which can be used to represent past, present or future conditions, and ii) characterization of the relationship between development rate and temperature for each arthropod life stage. For the latter, the relationship is well documented in the literature as nonlinear and takes the form of a thermal performance curve (fig. 1; Huey and Stevenson, 1979; Sinclair et al., 2016; Uvarov, 1931). The nonlinear variation of development rate according to temperature is usually described using mathematical models with parameters corresponding to different temperatures of biological meaning. Three parameters are typically measured: the critical thresholds for development (CT_{min} and CT_{max}) and the optimal temperature for development (T_{opt}). These three parameters are used to compare species' responses to temperature (e.g. Stejskal et al., 2019) or to predict the potential impact of climate change on insect development (Sinclair et al., 2016).

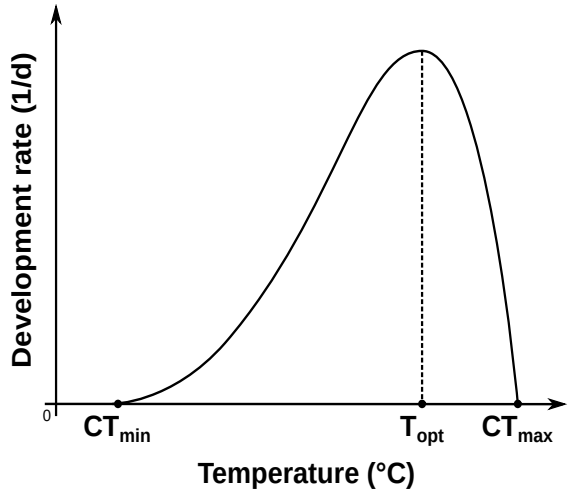


Fig. 1: Theoretical performance curve for temperature-dependent development rate. Models generally assume that development rate is null under a critical temperature (CT_{min}) from which it increases slowly as temperature increases, reaches a temperature zone where the relationship can be considered as linear (Campbell et al. 1974) until the development rate reaches a maximum at an optimal temperature (T_{opt}). It then rapidly decreases and is considered null under a critical temperature (CT_{max}).

The experimental data used to quantify the relationship between development rate and temperature are usually obtained by using rearing units for insects under controlled conditions. Insects are reared at different constant temperatures and monitored every day (or hour) to estimate the length of each life stage in each individual (or group of

individuals), despite known limitations on the use of constant versus fluctuating temperatures (Colinet et al., 2015). Such experiments have been carried out on a large variety of insect species with different purposes. For example, the characterization of temperature-dependent development rates of *Copitarsia incommoda* (Lepidoptera: Noctuidae) with nonlinear models has been used to build a risk map of *C. incommoda* outbreaks in quinoa crops in the Bolivian Andes (Rebaudo et al., 2017). Another example can be found for *Phratora vulgatissima* (Coleoptera: Chrysomelidae), a herbivorous coleoptera feeding on willow, cultivated in Europe and North America as a perennial biomass crop (Pollard et al., 2020). A phenological model based on the characterization of the relationship between development rates and temperature for the different life stages has been built and its analysis showed that the currently univoltine species could be bivoltine under the RCP8.5 climate change scenario (IPCC, 2014).

Since Réaumur's first experiments on caterpillars in the 1730s, many efforts have been made to build mathematical models describing the temperature-dependent development rate (Rebaudo and Rabhi, 2018; Roy et al., 2002). One approach toward characterizing the relationship between temperature and development is grounded on the degree-day theory using a simple linear regression model which has been successfully used to predict development rate curve (Campbell et al., 1974). However, this characterization is limited to the range of temperatures where development rate can be considered linear and could lead to misinterpretations for insects experiencing temperatures outside this range, which are frequently encountered by insects in regions marked with seasonality or high diurnal thermal amplitude (Pincebourde and Casas, 2015). In addition, because global warming is characterized by an increasing frequency of extreme events (IPCC, 2014), it is essential to evaluate the response of insects to extreme temperatures (Ungerer et al. 1999; Shi et al., 2012). Thus, the characterization of the nonlinear parts of the development rate curve for insects has become an important challenge. For that purpose, several nonlinear equations have been proposed to characterize development rate according to temperature (e.g. Briere et al., 1999; Lactin et al., 1995; Sharpe and DeMichele, 1977), and more than 30 equations can be found in the literature to date. Comparing models is consequently an essential step in characterizing development rate in insects, but remains to this day an irregular practice (Quinn, 2017).

As described by Lamb et al. (1984), a modeling study should comply with several criteria: (1) the model should fit the data accurately (which can be estimated using statistical measures of goodness-of-fit); (2) the parameters of the model should have a biological meaning; and (3) the model should be parsimonious, i.e. have as few parameters as possible. However, a conclusion from the numerous discussions on model selection (see Damos and Savopoulou-Soultani, 2012; Kontodimas et al., 2004; Quinn, 2017; Régnière et al., 2012; Shi and Ge, 2010; Shi et al., 2016, 2017a; Zahiri et al., 2010) is that model comparison is mandatory, since it is not possible to find a consensus on one model. Goodness-of-fit assessment plays a central part in model selection, while model selection methods are heterogenous (e.g. using the Aikaike Information Criterion in Rebaudo et al., 2017, Residual Sum of Squares and AIC in Pollard et al., 2020, RSS, R^2, and

AIC in Noor-ul-Ane et al., 2018) and model comparison is not systematic in the literature (Quinn, 2017). The main motivation for this article is to present a guideline to assess and compare model adjustments from empirical datasets. The guidelines are exemplified with an empirical dataset obtained for *Tecia solanivora* (Lepidoptera: Gelechiidae). Also, because several factors other than the criteria used for goodness-of-fit assessment can play a role in model selection, we explore how experimental design influences parameter estimation accuracy. We studied the experimental design characteristics (number of experimental temperatures, number of individuals) and insect population characteristics (variance among individuals in development time) to identify and quantify the main determinants that optimize temperature-dependent development rate characterization.

The purpose of this work is i) to specify the experimental designs that favor an accurate characterization of the nonlinear relationship between development rate and temperature, ii) to propose a guideline for model assessment. Although these two parts are treated independently, they are complementary by proposing methods on two technical components of the characterization of development rate as a function of temperature. We first assess and compare model fits using simulated datasets corresponding to different scenarios of experimental design, under different biological assumptions. Then we describe methods for model goodness-of-fit assessment and comparison, together with the tools to implement them, using a dataset extracted from the literature. Through these two aspects of temperature-dependent development rate modeling, our goal is to specify the best practices for the characterization of development rate as a function of temperature.

2. Methods

The development rate model for each life stage can be written as a function of temperature $r(T)$. This function can have several parameters that can be estimated by fitting the model to observed data. A typical experiment consists in rearing n insects at J different temperatures and observing the length of the stage for each individual. We denote as n_j the number of insects reared at temperature T_j ($j=1, \dots J$) and D_{ij} the length of the stage for the ith individual reared at temperature T_j. For each individual, the development rate is computed as the inverse of the length of the stage $r_{ij}=1/D_{ij}$. Below, we denote as r_{ij} the observed values of the development rate of individual i at temperature T_j and as $\hat{r}_j$ the prediction from the model $r(T_j)$.

2.1. Impact of experimental design, a simulation study

Estimating the model parameters and biological traits from the development rate models depends on two kinds of characteristics: those imposed by the species biology (i.e., the probability distribution of development times at each temperature), and those set by the experimental design (i.e., the number of individuals reared at each temperature, the number, range and distribution of experimental temperatures). The purpose of this study is to define the characteristics of experimental designs that allow an accurate (i.e. precise and unbiased) characterization of the nonlinear relationship

between development rate and temperature for insects. We defined an *in silico* biological scenario with (1) a theoretical model used to describe temperature-dependent development rate, (2) a set of parameter values for this model, and (3) a probability distribution of the development times at each temperature, including the variance parameter value.

Using simulations of different *in silico* biological and experimental scenarios, we explored how the variance of the development times at each temperature (species attribute), the number of individuals at each temperature, the number of tested temperatures, and the distribution of tested temperatures (experimental design attributes) impact the precision and bias of model parameters and biological traits estimations.

2.1.1. *In silico* biological and experimental scenarios

All *in silico* biological scenarios were simulated with the Brière-2 model (Briere et al., 1999), chosen for its wide acceptance in the literature (e.g. Aghdam et al., 2009; Roy et al., 2002; Tochen et al., 2014).

$$r(T) = aT(T - CT_{min})(CT_{max} - T)^{(1/b)} \quad (1)$$

The model presents the advantages of having two parameters corresponding to CT_{min} and CT_{max} *and* T_{opt} can be computed with:

$$T_{opt} = \frac{(2bCT_{max} + (b+1)CT_{min}) + \sqrt{4b^2CT_{max}^2 + (b+1)^2CT_{min}^2 - 4b^2CT_{min}CT_{max}}}{4b+2} \quad (2)$$

To mimic real-world values for the theoretical development rate curve, we extracted the set of parameter values of the Brière-2 model fitted on the *Cydia pomonella* pupal stage from Aghdam et al. (2009) (CT_{min} = 8.2, CT_{max} = 34.4, a = 0.00009, b = 3.9, T_{opt} computed = 31.03°C).

For all simulations, we considered that the duration of an individual's life stage for a given temperature follows a log-normal distribution to represent the unimodal asymmetrical distribution typical of development times distributions in insects (Régnière et al., 2012; Régnière, 1984; Stinner et al., 1975). A scenario includes the rearing at J temperatures (T_1, … T_J) of n_j individuals. At each temperature T_j, the mean value of development time (d_j = $1/r_j$) was computed from the theoretical curve given by equation 1, and the development times of individuals (D_{ij}) were drawn in a log-normal distribution of parameters μ_j and σ^2 where $\mu_j = log(d_j) - (\sigma^2/2)$:

$$\log(D_{ij}) \sim N(\log(d_j) - (\sigma^2/2), \sigma^2) \quad (3)$$

The variance of the development time is given by $\sigma_{d_j}^2 = (e^{\sigma^2} - 1)d_j^2$ and the coefficient of variation by $cv_j = \sigma_{d_j}/d_j = \sqrt{(e^{\sigma^2} - 1)}$. For the sake of simplicity, we considered a constant coefficient of variation for the development time at all temperatures. This constant CV was notably found for the different development stages of the cabbage beetle

Colaphellus bowringi (Coleoptera: Chrysomelidae) (Shi et al. 2017c). We simulated *in silico* biological scenarios with three different values of the coefficients of variation (10%, 30%, 50%) and chose σ^2 accordingly. Because experimental measurements of development time are usually made on a daily basis (e.g. Tochen et al., 2014), the simulated development times (in days) were rounded up to the next whole number. To assess the impact of the experimental rearing effort on the accuracy of parameter estimations, we explored the effect of the number of individuals in a range of plausible values. The range was defined based on observed reference values in the literature, with 10, 50, 100 or 500 individuals per temperature (Aghdam et al., 2009; Briere and Pracros, 1998; Howell and Neven, 2000; Pollard et al., 2020; Roy et al., 2002; Zahiri et al., 2010). Based on a sample of the references within a review on the relationship between temperature and development rate (Rebaudo and Rabhi, 2018), we chose to explore the impact of the number of experimental temperatures with 5, 7 and 15 different temperatures in the range of the expected values (from CT_{min} to CT_{max}), with different distributions of experimental temperatures. Temperatures were distributed differently depending on three scenarios. In the first one (referred to as "uniform"), temperatures were equally distributed within the range of the critical thermal thresholds, as exemplified in numerous studies (e.g. Kontodimas et al., 2004; Messenger and Flitters, 1958; Noor-ul-Ane et al., 2018; Roy et al., 2002; Zahiri et al., 2010). In the second scenario (referred to as "linear"), temperatures were equally distributed within a range of temperatures corresponding to the linear zone. This choice of experimental design is common in the literature because extreme temperatures are rarely observed in the habitat, and because there is a high mortality rate at extreme temperatures often leading to a lack of data (e.g. Campbell et al., 1974; Howell and Neven, 2000; Zuim et al., 2017). To obtain temperatures in this range, the thermal safety margin (*TSM*), defined in Sinclair et al. (2016) as the difference between CT_{max} and T_{opt} *(*$TSM = CT_{max} - T_{opt}$*),* was used. On the basis of the hypothesis that insects avoid temperatures close to critical thermal thresholds (Martin and Huey, 2008), temperatures were distributed between CT_{min} + *TSM* and CT_{max} - *TSM* in this scenario. The third scenario (referred to as "specific") corresponds to an alternative to classical experimental designs, with temperatures unequally distributed within the range of the critical thermal thresholds. To generate this scenario, we sampled additional temperatures in a uniform distribution and selected the requested number of temperatures closest to the thermal thresholds (see Supplementary Material 2 lines 95 to 113). As suggested by Kingsolver and Buckley (2020), the nonlinearity of development curves in extreme temperatures could be better described by experimental design including more low and high temperatures than mid-temperatures.

2.1.2. Assessing bias, precision and accuracy of parameter estimators

We combined the resulting temperature experimental designs with the four possible sample sizes at each temperature and the three values for the coefficient of variation in a complete factorial design leading to 108 scenarios. For each scenario, 500 repetitions were simulated, leading to 54000 *in silico* simulations. For each simulation,

the Brière-2 model was fitted to the simulated data. With each model fit, we estimated the values of the four parameters of the model (a, b, CT_{min}, CT_{max}) and T_{opt}, and compared these estimates to the theoretical values with:

$$error\left(\hat{p}_{kz}\right) = \hat{p}_{kz} - p_k \quad (4)$$

where $\hat{p}_{kz}$ is the estimation of the parameter p_k (p denoting one of the parameters) with dataset k of scenario z.

For each parameter and each of the 108 scenarios, we quantified the bias of the estimator as the median error (ME), its precision as its interquartile range (IQR) and its accuracy by the mean of absolute errors (MAE). Bias evaluates the systematic error in parameter estimations, precision depends on the variance of the estimator, and accuracy is defined as the overall difference between the estimated parameter values and their true value (Walther and Moore, 2005). Bias and accuracy were measured using median error and mean of absolute errors, respectively, because they are both less sensitive to outlier values than more common measures like mean error and mean of squared errors. The complete code is available in Supplementary Material 2.

2.1.3. Impacts of misspecification

In order to estimate the impacts of misspecification (i.e. fitting another model than Brière-2), we fitted seven models for which two parameters corresponded to CT_{min} and CT_{max}, in addition to the Brière-2 model (Analytis model from Analytis, 1977; Performance model from Shi et al., 2011; Shi model from Shi et al., 2011; Brière-1 model from Briere et al., 1999; Wang model from Wang et al., 1982; Ratkowsky model from Ratkowsky et al., 1983; Kontodimas model from Kontodimas et al., 2004). The models were fitted to 500 simulated datasets with CV = 10% and a uniform distribution of 15 temperatures and 500 individuals per temperature. For each fit, the parameters corresponding to CT_{min} and CT_{max} were extracted, and T_{opt} was approximated from the fitted model. Then, the bias was measured with the median of errors (equation 8).

2.2. Model fit, assessment and comparison

Models characterizing the relationship between development rate and temperature in insects differ in complexity, as well as in their biological assumptions (Davidson 1944, Sharpe and DeMichele 1977, Scoolfield et al. 1981, Brière 1999, Ikemoto 2005, Régnière et al. 2012). As a result of the variety of available models, the process of model selection is a complex task. Here we propose guidelines for (1) model fitting, (2) statistical model selection, and (3) biological relevance of fits.

2.2.1. Methods for model fitting

From the vast literature on insect development rate (see the review by Rebaudo and Rabhi, 2018), the nonlinear least squares method (NLS) emerges as the main method to adjust insect development rate models to empirical data (but see Got and Rodolphe, 1989; Hansen et al., 2011; Régnière et al., 2012; Yurk and Powell, 2010 for examples of adjustments based on maximum likelihood estimations and Shi et al. 2017c for NLS

limitations). NLS consists in iterative optimization using algorithms to identify equation parameter values minimizing the sum of squares of errors. These are traditional methods not specific to development rate curves for insects, and several algorithms exist for this purpose (Nocedal and Wright, 2006), the most widespread being the Gauss-Newton algorithm (Björck, 1996) and the Levenberg-Marquardt algorithm (Levenberg, 1944; Marquardt, 1963). In R statistical software (R Core Team, 2021), the Gauss-Newton and Levenberg-Marquardt algorithms are respectively implemented through the packages *stats* (R Core Team, 2021) and *minpack.lm* (Elzhov et al., 2016).

2.2.2. Statistical model selection

The first step in fit assessment is to analyze the precision of parameter estimates. For that purpose, standard errors of estimates can be computed. In a second step, statistical selection criteria can be used to select one or several model candidates among all fitted models. These criteria are grounded on goodness-of-fit and the parsimony principle (i.e. models must fit the data accurately with as few parameters as possible). Goodness-of-fit quantifies how well a model fits to a set of experimental data using statistical criteria. Here, we present two measures of the discrepancy between the predictions of the model and the observed development rates, and two information criteria that can be used for model selection.

The Residual Sum of Squares (RSS) is the sum of the squares of the differences between values of the development rate predicted by the model ($\hat{r}_j$) and the observed values (r_{ij}). It has been vastly used for insect development rate curve characterization over recent decades (e.g. Kontodimas et al., 2004; Pollard et al., 2020; Shi and Ge, 2010). RSS value is scale-dependent, meaning that a threshold discriminating goodness-of-fit cannot be defined. However, RSS can be used as a comparison tool in order to identify models with a higher difference between predicted and empirical data and is calculated with:

$$RSS = \sum_{j=1}^{J} \sum_{i=1}^{n_j} \left(r_{ij} - \hat{r}_j \right)^2 \quad (5)$$

The root-mean squared error (RMSE; equation 2) is defined as:

$$RMSE = \sqrt{\frac{RSS}{n}} \quad (6)$$

Its usage is similar to RSS for characterizing insect development rate model accuracy (e.g. Damos and Savopoulou-Soultani, 2008; Mirhosseini et al., 2017; Shi et al., 2016). In contrast with RSS, RMSE has the advantage of being expressed in the same unit as the outcome, making it easier to interpret. It can also be normalized using the mean or median development rate. Both RMSE and RSS can be used to rank model fits and to select the model that minimizes RMSE and RSS values.

To compare models fitted on the same dataset integrating a trade-off between model complexity (i.e. the number of parameters *K*) and goodness-of-fit, the Akaike Information Criterion (AIC; Akaike, 1974) and Bayesian Information Criterion (BIC;

Schwarz, 1978) can be used. Because goodness-of-fit tends to be maximized by adding more parameters to a model, both of these criteria consider a penalty parameter dependent on the number of parameters. In the case of least squares estimations of model parameters (Burnham and Anderson, 2002), the AIC and BIC can be calculated with:

$$AIC = n \times \log\left(\frac{RSS}{n}\right) + 2K \quad (7)$$

$$BIC = n \times \log\left(\frac{RSS}{n}\right) + \log(n) \times K \quad (8)$$

The BIC involves a larger penalty than the AIC and penalizes models with a high number of parameters more than the AIC. The AIC is a common tool for selecting a model for insect development rate curve characterization (e.g. Orang et al., 2014; Quinn, 2017; Tran et al., 2012). The BIC is less popular but has been used several times in the same way (e.g. Arbab and Mcneill, 2011).

According to Burnham and Anderson (2002) the goodness-of-fit of models resulting in close AIC values can be considered equivalent. The study proposed a rule of thumb to discriminate between models using the differences between the lowest AIC value and each model's AIC value (noted Δ_{AIC}): the goodness-of-fit of models resulting in $\Delta_{AIC} < 2$ can be considered equivalent to the model with the lowest AIC, while models resulting in $\Delta_{AIC} > 10$ can be discarded as their goodness-of-fit is low in comparison with the model with the lowest AIC. In the case of *Tecia solanivora*, we chose to select models based on their Δ_{AIC} values, and models resulting in $\Delta_{AIC} > 10$ were discarded. The advantage of this method is that several models can be selected and the resulting biological trait estimations can be compared.

2.2.3. Biological relevance of fits

The AIC and BIC allow us to choose the model that represents the best trade-off between model complexity and goodness-of-fit among a set of models, but not necessarily a model that would be a good representation of the biological process. A good description of data according to statistical measures can result in biologically unrealistic development rate curves with aberrant values of CT_{min} and CT_{max}, notably when data are sparse in low and high temperatures (Ikemoto and Kiritani, 2019). Several examples of evaluation of biological traits values can be found in the literature, but the practice does not seem to be widespread (Orang et al. 2014; Kontodimas et al. 2004). Complementary knowledge about the biology of the studied species could help to clarify such criteria. For instance, in the case of *Tecia solanivora*, we chose to discard models that resulted in CT_{min} inferior to 5°C, based on measured survival rates in low temperatures (Crespo-Pérez et al., 2011). Because individuals cannot survive in temperatures lower than 5°C, we made the assumption that estimations of minimal critical threshold should be higher than 5°C. Thus, a limitation on the use of biological

criteria for model selection is that it requires preliminary results on the temperature-dependent development rate and on the species' response to temperature in order to discard aberrant model adjustments. Here we used published results on survival rates in low temperatures, as seen in *Nephus includens* and *Nephus bisignatus* (Kontodimas et al. 2004). However, the most relevant biological criteria could depend on the species and on available knowledge. Moreover, filtering fits based on biological criteria requires strong assumptions and can influence the interpretation of results. In our case we cannot conclude that development is not possible in temperatures under 5°C based on development rate curve interpretation, since we made this assumption for model selection. Thus, biological criteria should always be justified with regard to the knowledge of the species, and vigilance is required in interpreting results. To add biological information in the modeling process, other methods could be used. For instance, it is possible to add a constraint on a parameter estimation in an NLS procedure. The algorithm look for the parameter estimations that minimizes the residual sum of squares in respect of the constraint (e.g. $CT_{min} \leq 5$°C). Alternatively, parameters could be estimated in a bayesian framework with informative priors for parameters such as CT_{min}. Such approach was used to estimate upper and lower thresholds in the mountain pine beetle *Dendroctonus ponderosae* (McManis et al., 2018). Both methods however prevent the use of models that do not include parameters corresponding to biological traits, and thus the generalization of our approach. In the example presented here, we used 14 models that do not directly estimate CT_{min} and/or CT_{max} and/or T_{opt} (e.g. the polynomial model of degree four has 5 parameters but none correspond to a biological trait). For these models, we computed CT_{min} and CT_{max} by taking respectively the minimal and maximal temperature where the predicted development rate was null, and we computed T_{opt} using the temperature where the predicted development rate took its maximal value (local maximal value). Yet, we acknowledge that for some models, these biological traits could be written analytically as a function of the model parameters (see Brière-2 model and equation 2 which was given in Brière et al., 1999).

Another limitation for assessing the biological relevance of fits is that some models result in an asymptotic curve around zero in low and/or high temperatures (e.g. models in Logan et al., 1976; Sharpe and DeMichele, 1977; Taylor, 1981). In order to overcome this limitation, we propose to use alternative metrics corresponding to threshold temperatures where the development rate is below a given fraction of the maximal development rate. The biological meaning of these metrics is different from the temperature thresholds where development rate is null, but they can be used similarly to CT_{min} and CT_{max} for discarding biologically unrealistic curves, and can be computed with every model. In the case of *T. solanivora*, we measured threshold temperatures where the development rate is inferior to 10% of the maximal development rate, noted $CT10_{min}$ and $CT10_{max}$. Biological trait values can be known either with the value estimated through a parameter of a model, or directly from the fitted curve. When available, standard errors of biological traits estimations were computed, but in some cases no standard errors

could be computed because their value were computed using the model predictions, as it is the case for $CT10_{min}$ and $CT10_{max}$.

To illustrate the whole process of model fitting, statistical selection and biological assessment, we estimated and selected models for the larval stage of *Tecia solanivora* (Lepidoptera: Gelechiidae) using data published in Crespo-Pérez et al. (2011). The dataset is composed of 14 observed mean development rates measured at 9 different temperatures (see Crespo-Pérez et al., 2011). *Tecia solanivora* is a potato tuber moth present in Central and South america. No diapause has been reported in the Andean region near the equator probably due to the small thermal differences observed between the seasons at these latitudes (Dangles et al. 2008).

For all the analyses, we used the R software version 4.0.3 and the *devRate* package version 0.2.1 (Rebaudo et al., 2018). The complete code is available in Supplementary Material 1. The dataset for *T. solanivora* is included in the package *devRate.*

3. Results

3.1 Experimental design impacts on estimations of biological traits

3.1.1. Bias and precision of estimations

In silico insect rearing experiments simulated with a theoretical curve of the Brière-2 model and fitting of the same model on simulated datasets showed that accuracy of parameter estimations depended on the coefficient of variation of the distribution of development times (fig. 3b), and on the characteristics of experimental design (fig. 3cde). Overall, biological trait estimations were unbiased, as the medians of errors were close to 0 for the three biological traits and the three coefficients of variation of development times (fig. 3b). However, the precision of estimations depended on the biological traits and scenario. CT_{max} and T_{opt} had higher interquartile ranges of errors than CT_{min} (from 0.1204°C to 1137.27°C for CT_{max}; from 0.0724°C to 4.44°C for CT_{min}; from 0.0421°C to 1132.67°C for T_{opt} depending on the scenario). With the experimental design with linear distribution of 5 temperatures and 10 individuals per temperature, which led to the highest interquartile range of errors for the three biological traits, the maximum error found for CT_{min} was equal to 5.14°C. With this scenario resulting in a lack of data in high temperatures, T_{opt} and CT_{max} estimations took extreme values resulting in high error values superior to 10^4°C.

3.1.2. Impacts of experimental design

Accuracy of biological trait estimations depended on the rearing effort. For the three values of coefficient of variation, accuracy increased with increasing number of temperatures, and with increasing number of individuals per temperature. With CV = 10%, CT_{max} mean absolute error (MAE) varied from 23.87°C with 5 temperatures and 10 individuals, to 0.15°C with 15 temperatures and 500 individuals. With CV = 30%, CT_{max} MAE varied from 851.74°C with 5 temperatures and 10 individuals, to 0.26°C with 15 temperatures and 500 individuals. With CV = 50%, CT_{max} MAE varied from 1206.09°C with 5 temperatures and 10 individuals, to 0.42°C with 15 temperatures and 500 individuals.

Similar results were observed for T_{opt} estimations, but the values of MAE were lower than for CT_{max} estimations (fig. 3de). For CT_{min}, similar results were observed, however the values of MAE were generally low (< 1°C), except with poor experimental designs (e.g. 5 temperatures and 10 individuals per temperature resulted in the highest value of MAE for CT_{min}, equal to 2.9°C). The distribution of temperatures also affected the accuracy of biological trait estimations. Linear distribution of temperatures resulted in higher MAE values than uniform and specific distributions with every scenario (fig. 3cde). Specific distribution of temperatures resulted in lower or equal values of MAE compared to uniform distribution (fig. 3cde).

With CV = 10%, a total of 150 individuals (with 15 temperatures and 10 individuals per temperature and specific or uniform distributions of temperatures) resulted in CT_{max} MAE < 1°C (fig. 3d). With a specific distribution of 7 temperatures, at least 100 individuals per temperature (for a total rearing of 700 individuals) were required to obtain a CT_{max} MAE < 1°C (fig. 3d). With the same number of temperatures and a uniform distribution, at least 500 individuals (for a total of 3500 individuals) were required to obtain CT_{max} MAE < 1°C (fig. 3d). The minimal value of CT_{max} MAE for the linear distribution (MAE = 1.2°C) was found with 15 temperatures and 500 individuals per temperature (fig. 3d).

With CV = 30%, a total of 750 individuals (with 15 temperatures and 50 individuals per temperature and specific distribution of temperatures) resulted in CT_{max} MAE < 1°C. With a uniform distribution, at least the double of individuals were required to obtain CT_{max} MAE < 1°C (with 15 temperatures and 100 individuals per temperature). With a specific distribution of 7 temperatures and 500 individuals per temperature (for a total of 3500 individuals), CT_{max} MAE was equal to 1.15°C. With a linear distribution of temperatures, the minimum value of MAE (2.9°C) was found with 15 temperatures and 500 individuals per temperature.

With CV = 50%, the minimal required experimental design to result in MAE < 1°C was a specific distribution of 15 temperatures and 100 individuals per temperature (total of 1500 individuals). With a uniform distribution of temperatures, 15 temperatures and 500 individuals per temperature (total of 7500 individuals) resulted in MAE < 1°C. With a linear distribution, the minimum value of CT_{max} MAE found (MAE = 5.79°C) was for 15 temperatures and 500 individuals per temperature.

Table 1: Models fitted to development rate data of larval stage of *T. solanivora*. The reference for each model is shown, as well as all the criteria for model selection. RSS and RMSE are measures of the discrepancy between observations and predictions. AIC and BIC are used to select the most parsimonious models. CT_{min}, CT_{max}, T_{opt}, $CT10_{min}$ and $CT10_{max}$ are used to discard models with unrealistic biological interpretations. Models are ordered according to their AIC values. Column K corresponds to the number of parameters. Standard error of parameter estimations are given in parenthesis when biological traits corresponded to a model's parameter. Other biological trait values were computed from the curves. Models marked with *** are those selected on the basis of statistical and biological criteria.

Model name	Reference	K	RSS	RMSE	AIC	BIC	CT_{min}	CT_{max}	T_{opt}	$CT10_{min}$	$CT10_{max}$
janisch_32	Janisch (1932)	4	0.0012	0.0093	-121	-117.8			23.5	2.8	28.2
schoolfield_81***	Schoolfield et al. (1981)	6	0.0011	0.0087	-118.8	-114.4			27	6.7	29.3
wang_82***	Wang et al. (1982)	6	0.0011	0.0088	-118.6	-114.1	7 (13.3)		24.4	8.4	28.1
regniere_12***	Regniere et al. (2012)	6	0.0011	0.0088	-118.5	-114.1	9.9 (1735.4)	30.1 (0.54)	23.5	9.9	29.8
taylor_81***	Taylor (1981)	3	0.0020	0.0118	-116.3	-113.8			21.4 (0.73)	9.5	33.4
poly4	-	5	0.0015	0.0103	-116	-112.2		31.1	21.6		30.2
ratkowsky_83***	Ratkowsky et al. (1983)	4	0.0018	0.0112	-115.7	-112.5	5 (3.47)	33.5 (0.91)	22.2	8.6	31.9
damos_11	Damos and Savopoulou (2011)	3	0.0022	0.0126	-114.5	-112			21.8	4.1	39.4
analytis_77***	Analytis (1977)	5	0.0018	0.0115	-113.1	-109.3	4.5 (21.8)	35.1 (21.1)	21.7	9.7	32.1
poly2***	-	3	0.0027	0.0138	-112	-109.5	8.6	34.2	21.4	9.2	33.6
kontodimas_04***	Kontodimas et al. (2004)	3	0.0028	0.0142	-111.2	-108.7		34.1 (1.09)	23.3	6.1	33.6
damos_08	Damos and Savopoulou (2008)	3	0.0029	0.0143	-110.9	-108.4	0	34.1	23.3	5	33.6
harcourtYee_82	Harcourt and Yee (1982)	4	0.0026	0.0137	-110.1	-106.9	8.2	34.1	22	9	33.5
perf2_11	Shi et al. (2011)	4	0.0026	0.0137	-110.1	-106.9	8.3 (1.86)	34.1 (1.42)	21.8	9.1	33.5
lactin2_95	Lactin et al. (1995)	4	0.0027	0.0139	-109.8	-106.6	7.6	34.1	22.6	8.5	33.6
logan10_76	Logan et al. (1976)	5	0.0024	0.0132	-109.3	-105.4	6.5	34 (3.3)	21.8	8.4	33.4
beta_95	Yin et al. (1995)	5	0.0026	0.0136	-108.3	-104.5	8.5 (7.25)	35.1 (28.6)	21	9.2	33.9
hilbertLogan_83	Hilbert and Logan (1983)	5	0.0026	0.0136	-108.3	-104.5	8	34.1	21.9	8.9	33.5
shi_11	Shi et al. (2011)	5	0.0026	0.0137	-108.1	-104.3	8.3 (2.83)	34.1 (1.58)	21.8	9.1	33.5
briere1_99	Briere et al. (1999)	3	0.0041	0.0170	-106	-103.5		35.1 (0.01)	25.3	1.9	35
lactin1_95	Lactin et al. (1995)	3	0.0042	0.0174	-105.5	-103	9		18.4	9.4	
logan6_76	Logan et al. (1976)	4	0.0038	0.0165	-104.9	-101.7		34.4 (1.17)	24.9		34.1
beta_16	Shi et al. (2016)	4	0.0038	0.0165	-104.9	-101.7		34.4 (1.16)	24.9		34.1
bayoh_03	Bayoh and Lindsay (2003)	4	0.0044	0.0177	-102.9	-99.8	9.5	35	16.3	9.6	34.9
davidson_44	Davidson (1944)	3	0.0072	0.0227	-98.1	-95.5					
briere2_99	Briere et al. (1999)	4	0.0067	0.0218	-97.1	-93.9	1.1 (25.4)	35.1 (0.01)	30.4	7.7	35

3.1.3. Impacts of model misspecification

We fitted eight models to datasets simulated with CV = 10%, a uniform distribution of 15 temperatures and 500 individuals per temperature in order to measure the bias of estimated values of CT_{min}, CT_{max} and T_{opt} when another model than Brière-2 is fitted. The simulations resulted in different values of median error for CT_{min}, T_{opt} and CT_{max} estimations (fig. 4). For CT_{min}, negative median errors were found for four models, and varied from -3.1°C with the Rakowsky model and -0.07 with the Brière-2 model. Positive median errors varied between 0.5°C with the Shi and Wang models, and 1.8°C with the Performance model. For CT_{max}, the Analytis model resulted in a negative median error equal to -0.17°C and for the seven other models, positive median errors were found between 0.28°C with the Brière-2 and 10.4°C with the Kontodimas model. For T_{opt}, four models resulted in negative median errors from -0.035°C with the Brière-2 model and -0.18°C with the Shi and Wang models. The four other models resulted in positive median errors, between 0.028°C with the Analytis model and 1.2°C with the Kontodimas model.

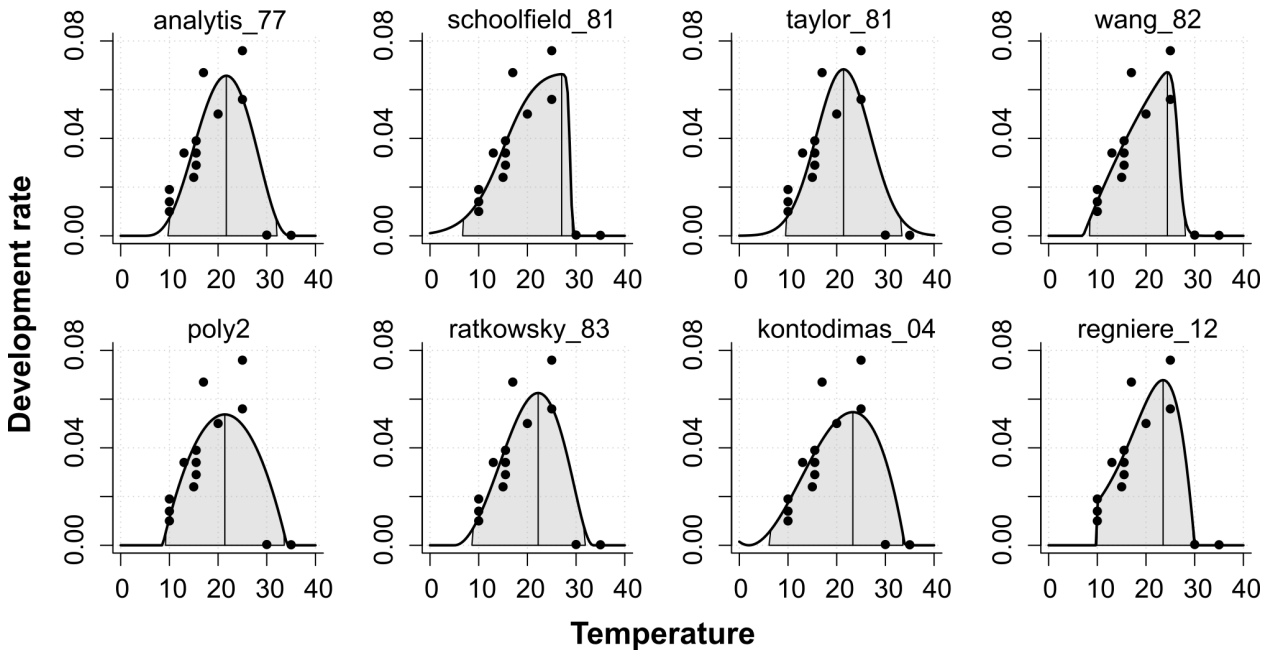


Fig. 2: Relationship between development rate and temperature of Tecia solanivora larval stage, with eight models. Model selection with statistical and biological criteria resulted in eight models (see table 1 for model names and references). For each model, the fitted curve is represented. The grey area corresponds to the area between $CT10_{min}$ and $CT10_{max}$, corresponding to critical thresholds where development rate is inferior to 10% of the maximal development rate. The vertical black line corresponds to the temperature at which development rate takes its maximal value (T_{opt}).

3.2. Model selection for temperature-dependent development rate of *Tecia solanivora* larval stage

The dataset of *Tecia solanivora* larval stages was used to estimate parameters of 26 models using the Levenberg-Marquardt algorithm (table 1). Standard errors of parameter estimations were important for most models (e.g. standard errors of CT_{min} estimations varied between 1.86°C and 1735.4°C; for CT_{max}, they varied from 0.01°C to 28.6°C; see table 10 in Supplementary Material 1 for a complete overview of standard errors of model parameters) because of the small sample size (N = 14), suggesting that parameters estimations may be biased. The model fits were sorted based on statistical measures of goodness-of-fit. Among the 26 models, the Janisch model minimized both the AIC and BIC (Janisch, 1932). Fifteen model fits resulted in AIC values with a difference from the lowest value higher than ten and were therefore excluded. The eleven resulting model fits revealing no anomalies in their RSS and RMSE values (table 1) were then filtered based on biological relevance of biological traits. Because CT_{min} and CT_{max} could not be computed for some models, we analyzed the values of $CT10_{min}$ and $CT10_{max}$. Based on observed development rates and survival at low temperatures (Crespo-Pérez et al., 2011), the minimal temperature threshold where development rate is lower than 10% of the maximal development rate ($CT10_{min}$) should be higher than 5°C and lower than 10°C, as it is the minimal temperature at which positive values of development rate were measured. Two models demonstrated a value lower than 5°C (the Janisch model and the Damos model, Damos and Savopoulou-Soultani, 2012; table 1) and were discarded. The polynomial model of degree four was also discarded as no CT_{min} nor $CT10_{min}$ values were predictable because the model fit predicted an increasing development rate in temperatures inferior to 10°C. Based on the statistical and biological filtering, seven models (Analytis, 1977; Kontodimas et al., 2004; Ratkowsky et al., 1983; Regniere et al., 2012; Schoolfield et al., 1981; Taylor, 1981; Wang et al., 1982) and the polynomial model of degree two were proposed as potential candidates to represent *T. Solanivora* TPC. Those model fits differed with regard of their biological traits (fig. 2). Depending on the model, the predicted optimal developmental temperature (T_{opt}) for the larval stages of *T. solanivora* varied between 21.4°C, for the polynomial model of degree two and the Taylor model, and 27°C with the Schoolfield model. Except for the Schoolfield model, all the models estimated T_{opt} values between 21.4°C and 24.4°C. $CT10_{min}$ varied between 6.1°C with the Kontodimas model and 9.9°C with the Régnière model. $CT10_{max}$ varied between 28.1°C with the Wang model and 33.6°C with the Kontodimas model.

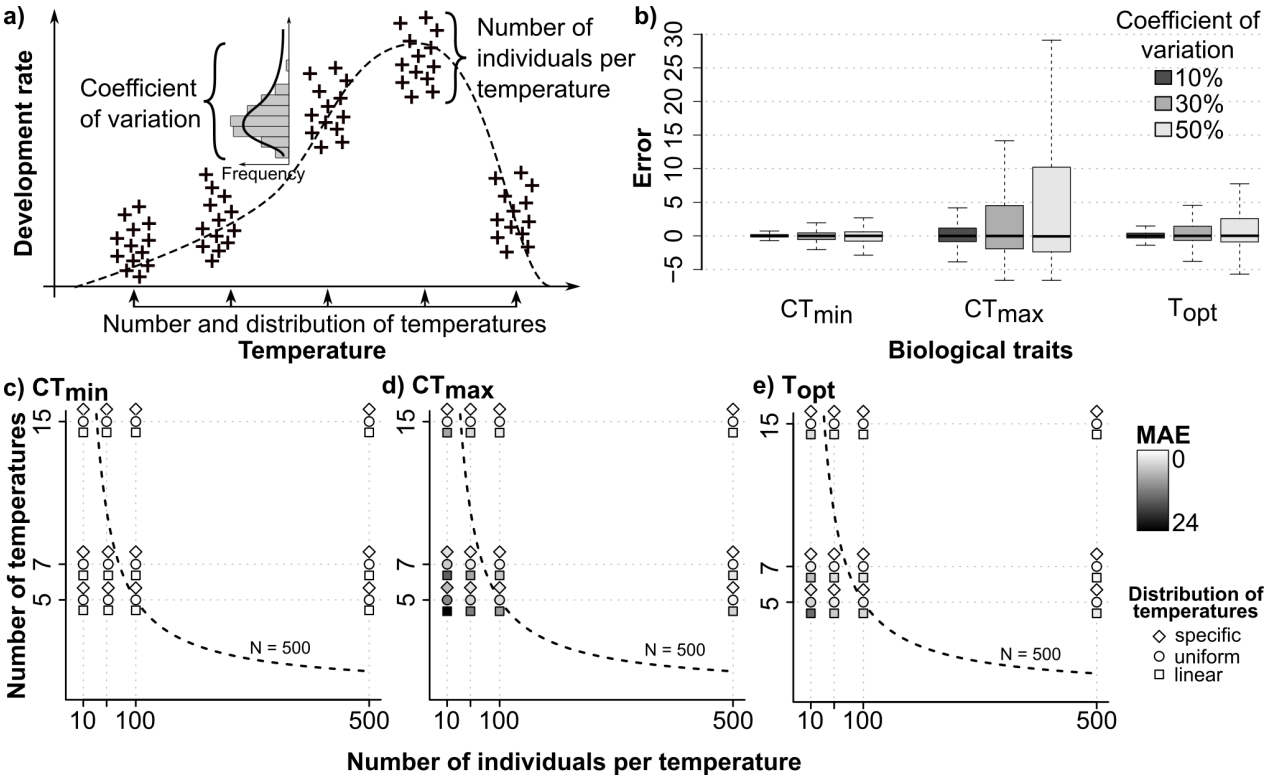


Fig. 3: Impacts of species attributes (coefficient of variation of development times distribution) and experimental design (number and range of temperatures, number of individuals per temperature) on estimations of biological traits. a) Summary of the different aspects of a dataset explored in this simulation study. b) Distributions of errors for each biological trait, in function of the CV of development times. Outlier values are not represented. c) Mean absolute errors (MAE) for CT_{min} estimations with a CV of development times of 10%, in function of experiment attributes (number of temperatures, number of individuals per temperature and distribution of temperatures). The MAE measures the accuracy of estimations, the higher the value, the lower the accuracy. The dotted line corresponds to a total number of individuals equal to 500, so that points above the line correspond to a total number of individuals greater than 500, and points below the line correspond to a total number of individuals lower than 500. d) Same results for CT_{max} estimations, e) same results for T_{opt} estimations.

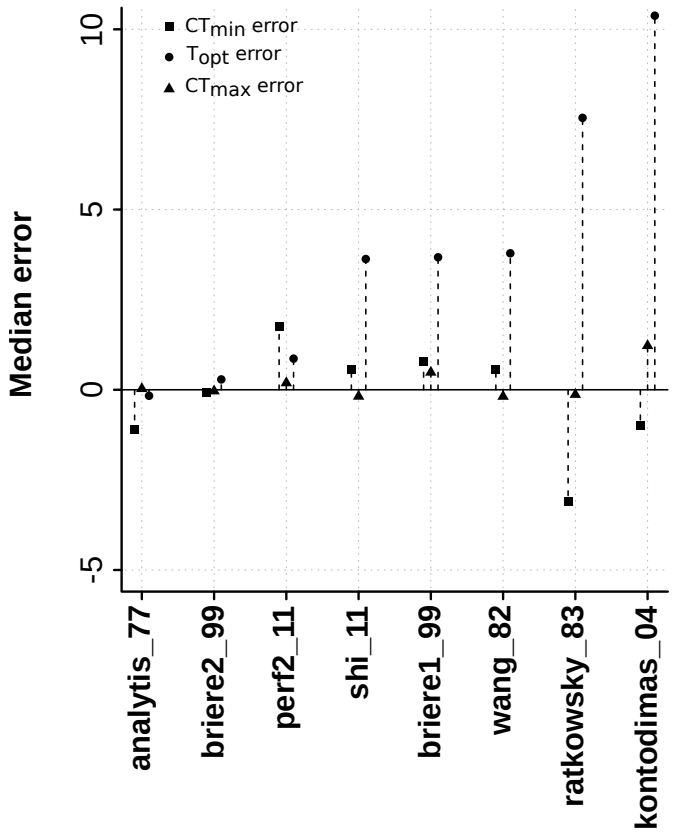


Fig. 4: Bias for CT_{min}, T_{opt} and CT_{max} estimated with eight models, including seven misspecified models. Bias was measured with median errors for three biological traits (CT_{min}, T_{opt} and CT_{max}) with eight models fitted to 500 datasets simulated with CV = 10%, 15 temperatures distributed uniformly inside the range of theoretical critical thresholds, and 500 individuals per temperature. See table 1 for model names and references.

4. Discussion

In this article, we first investigate how species characteristics and experimental design impact inference power and accuracy. We then illustrate the whole process of development rate model selection using a dataset on *Tecia solanivora*.

Model selection using statistical and biological criteria on *Tecia solanivora* larval stages led to the selection of eight models, resulting in different curves and values of biological traits (fig. 2, table 1). This example highlights the importance of model comparison, as eight candidate models were selected among the 26 models that were originally fitted. In the absence of additional data, the selection could not be refined, yet the assessment of the biological relevance of fits allowed us to discard two models that were biologically unrealistic based on knowledge of the survival rate at low temperatures (Crespo-Pérez et al., 2011). This result exemplifies the benefits of using biological criteria for model selection in insect temperature-dependent development rate characterization. Because of the biological criteria we chose (CT_{min} > 5°C), the best fitting model according to statistical criteria (Janisch model) was discarded. This result suggests that statistical

measures of goodness-of-fit may not be sufficient for model selection, as they could lead to the selection of model fits that are biologically unrealistic.

Despite this filtering of model fits with statistical and biological criteria, several models were validated and discrepancies in the predicted values of biological traits were observed (table 1). Such discrepancies could have consequences on the predictions of phenology models, depending on the chosen temperature-dependent development rate model fit. On the basis of available experimental data, this highlights the uncertainty concerning *T. solanivora* responses in low and high temperatures, so that vigilance is required when interpreting the predictions of phenology models with low and high temperatures. Despite high variations of T_{opt} estimated values (from 21.4°C to 27°C), development rate curves were similar in mid-temperatures (fig. 2), where development rate data are less sparse. This result raises the question of whether the choice of model is important when temperatures are mild. Yet, additional data would be required to simulate the development of individuals in low and high temperatures, and a complementary rearing experiment of *T. solanivora* at different constant temperatures could be required. This raises the question whether data obtained for simulating insects phenology, as is the case for *T. solanirova* (Crespo-Pérez et al., 2011), are adequate for predicting the impacts of global warming, as estimating the development rate curve in high temperatures is uncertain due to data sparsity. In addition, the standard errors of parameter estimations were generally high, suggesting that fits were not precise. Thus, the observed differences in the estimated values of biological traits may not be directly interpreted. This result highlights an uncertainty in the *T. solanivora* temperature-dependent development rate. The cause of the high standard errors may be the small sample size (N = 14), due to the use of mean development rates instead of raw individual dataset. A dataset including individual values of the development rate may be needed for further investigations on the *T. solanivora* development rate in function of temperature, in order to estimate model parameters more precisely. For the generalization of the procedure, here we used the AIC knowing that it can favor complex models with small dataset. For specific cases with small datasets, the AIC corrected (AICc) could benefit to model selection (Burnham and Anderson, 2002).

The model selection process presented here allows the characterization of development rate as a function of temperature. As an additional step toward developing phenological models, diapause induction, duration and termination should be taken into account when required that often depends on day length (Pollard et al., 2020) and temperature (Gray et al., 2001). As exemplified by our results on *T. solanivora*, it is not always possible to determine which model is the most suitable, and several model adjustments may be used for development rate characterization. The use of multiple models to forecast phenology, as seen for the prediction of species distributions (Araujo and New, 2007), could be an interesting development for insect development rate curve characterization and phenology modeling. The guidelines proposed here summarize established methods for model selection in the case of temperature-dependent development rate. None of these methods can assess the predictive power of models,

which could be useful for the evaluation of models of the temperature-dependent development rate, as they are mostly used for predicting development and phenology in function of environmental temperatures. For example, cross-validation methods (Arlot and Celisse, 2010) could be an approach for assessing the predictive power of models of the temperature-dependent development rate. Also, developing tools to obtain confidence intervals for biological traits values would improve their interpretation.

The impacts of experimental design on biological trait estimations were explored using simulations of different biological and experimental scenarios. The results showed that accuracy of biological trait estimations depended on the variance in individual development times, as well as the characteristics of the experimental design (number and range of temperatures, and number of individuals per temperature; fig. 3). Accuracy of biological traits estimations can be maximized by maximizing the rearing effort i.e. by increasing the number of temperatures, the number of individuals per temperature and the range of temperatures (fig. 3). Our results suggest that the minimal required rearing effort to obtain low MAE values depended on the variation in development times among individuals. In addition, our results suggest that for the same total number of individuals, a high number of temperatures instead of a high number of individuals per temperature result in lower values of MAE. With a low value of coefficient of variation of development times (CV = 10%), the required rearing effort to obtain a MAE lower than 1°C with uniform or specific distributions of temperatures was of only 150 individuals (with 15 temperatures and 10 individuals per temperature). With 7 temperatures, the required number of individuals per temperature to obtain equivalent MAE values was ten times higher for a specific distribution and 50 times higher for a uniform distribution. This result can be explained by the fact that a high number of temperatures might allow us to obtain more data in the nonlinear parts of the curve, resulting in a more accurate characterization of the temperature-dependent development rate. However, we did not simulate the mortality of individuals, which is generally higher in extreme temperatures than in mid-temperatures (e.g. Rebaudo et al., 2017; Régnière et al., 2012; Zahiri et al., 2010). The required number of individuals per temperature might be higher in experimental conditions, as mortality in extreme temperatures can vastly reduce the number of individuals per temperature (e.g. in Rebaudo et al., 2017, 49 individuals at pupal stage survived at 30°C against 98 at 18.1°C).

Mean absolute errors of CT_{min} estimations were always far lower than for CT_{max} and T_{opt} estimations, which suggests that the required experimental design depends on the pursued objectives. If the estimation of CT_{min} is required, the rearing effort could be reduced: for instance, with 5 temperatures distributed uniformly and 50 individuals per temperature, the mean absolute error found for CT_{min} was equal to 0.31°C (with a coefficient of variation in development times equal to 10%). Our results suggest that temperatures in the nonlinear zone close to CT_{min} are not required in order to estimate accurately its value with the nonlinear Brière-2 model (Briere et al., 1999), as the distribution of temperatures in the linear zone resulted in low mean absolute errors of CT_{min} (from 1.22°C to 0.1°C with CV = 10%). However, if CT_{max} and T_{opt} estimations are

needed, the rearing effort can be high when the coefficient of variation in development times is superior to 30% (at least 750 individuals with 15 temperatures and 50 individuals per temperature). In addition, data are required in the zone where development rates decrease (between T_{opt} and CT_{max}). In the absence of data in this zone, the errors for the estimations of CT_{max} and T_{opt} could take values higher than 10^4°C, which suggests that the fitting of nonlinear models in this case is not recommended. The cost of rearing individuals is directly related to the time necessary for insects to develop. Because at low temperatures the development times is generally high (e.g. the mean development time at 10°C was of 272 days in our simulations), a high effort may be necessary to obtain data in extreme temperatures.

In the absence of mortality, a distribution of temperatures with an effort on low and high temperatures, as suggested in Kingsolver and Buckley (2020), resulted in lower values of mean absolute error for CT_{max} estimation (fig. 3). It is a consistent result, given that this type of temperature distribution allows us to obtain more data in the nonlinear zones of the curve, which could improve the fitting of models in extreme temperatures. However, because mortality is usually higher in extreme temperatures than in mid-temperatures, this type of temperature distribution might be associated with a high number of individuals per temperature, in order to compensate for the higher mortality rate. Another limitation of our simulation study is that only one development stage is simulated. In laboratory experiments, individuals are raised at constant temperatures throughout their development. Mortality during development often leads to a higher number of individuals per temperature in the first stages of development than in the last stages (e.g., in Zahiri et al., 2010, the experiment started with 100 eggs, and at pupal stage there were between 13 and 82 individuals that survived depending on the temperature). Our simulations suggest that the accuracy of the estimates of biological traits depended on the number of individuals per temperature, so it is questionable whether the fitted development rate curves of the late immature stages are generally less accurate than those of the early stages.

For characterizing the relationship between development rate and temperature, our results suggest that the required rearing effort could be estimated with preliminary experiments to identify the variance in development times. Yet, general knowledge of the inter-individual variations in development times among insects is still needed. For instance, we made the hypothesis that the coefficient of variation of development times did not vary with temperature, yet this hypothesis still needs to be verified. A constant coefficient of variation may not be a valid assumption, especially for species with a diapause induced by temperature, as a certain temperature threshold may induce diapause in all individuals (e.g. Wall, 1974; Kimberling and Miller, 1988) and lead to a limited variance in development times, which is incompatible with a constant coefficient of variation that implies that the variance of development times increases with mean development time. The NLS method assumes that the residuals of a fit are distributed normally and that their variance is homogeneous, which differ from the design we chose for the simulations where we assumed that the duration of each stage has a constant

coefficient of variation. The constant coefficient of variation for the duration of each stage produces heteroscedasticity as the variance of development rate depends on the temperature and the mean development rate (Shi et al. 2017c). If the NLS method may lead to biased estimations of model parameters, it has been chosen for its broad acceptation in the literature while acknowledging its limitations (Shi et al. 2017c). In addition, we chose a vast range of coefficients of variation (10%, 30%, 50%) in the absence of knowledge about inter-individual variations, and the real range of coefficient of variation remains uncertain. Our result suggests that with a low coefficient of variation (CV = 10%), the required rearing effort for an accurate characterization of biological traits might be lower than what is generally achieved (e.g. a total of 1300 individuals were reared in Zahiri et al., 2010; 840 individuals were reared in Rebaudo et al., 2017), provided that a high number of temperatures inside the range of critical thresholds are tested (fig. 3de). However, when the coefficient of variation is high (CV = 50%), the required rearing effort for an accurate characterization of CT_{max} and T_{opt} can be high and potentially technically impossible to achieve (e.g. with a uniform distribution of temperatures inside the range of critical thresholds, a total of 7500 individuals were required to obtain values of mean absolute errors lower than 1°C).

In our simulations we fitted seven alternative models in order to estimate the impacts of misspecification. Depending on the biological trait and on the fitted model, positive and negative biases were observed (fig. 4). This result suggests that model selection can be biased by experimental effort, resulting in biased values of biological traits. The results suggest that T_{opt} estimation is more robust to the fitted model than CT_{min} and CT_{max}. Bias for CT_{min} estimations was lower in comparison with CT_{max} (fig. 4), for which median error took values close to zero for two models (Brière-2 and Analytis). Thus, our results suggest that the estimation of CT_{max} requires a significant effort in experimental design to obtain unbiased estimations.

Our two analysis on simulated and experimental dataset show the importance of sample size in the estimations of biological traits. Because the experimental dataset used is composed of mean development rates, we could not evaluate the role of the variance of development rate on the estimation of parameters. The simulations show that the accuracy of estimations depends on the coefficient of variation. Both analysis suggested that the estimation of biological traits (attributes of development rate thermal performance curve) may include uncertainty. Also, the results of the simulations suggest that the lack of development rate data near the critical thresholds could lead to the observed discrepancies in estimated values of attributes of development rate thermal performance curve.

If insect response to temperature has been studied until now mostly by assessing lower critical thresholds (Kingsolver and Buckley, 2020; Stejskal et al., 2019), insect response to high temperatures is an essential component to study development rate in the context of global warming (Ma et al., 2021). Thus, accurate characterizations of CT_{max} values for temperature-dependent development rate are necessary for a better understanding of the influence of high temperature events on the development of

insects (Kingsolver and Buckley, 2020). Therefore, our results on the impact of the experimental design on the estimation of CT_{max} may contribute to the study of insect response to climate change. In addition, our results suggest that inappropriate model choice can lead to biased values of biological traits, and thus highlight the need for shared and standardized model selection methods.

Acknowledgments

This work benefited from the support of the project PI2P ANR-19-CE32-0001 of the French National Research Agency (ANR).

References

Aghdam, H.R., Y. Fathipour, G. Radjabi, and M. Rezapanah. 2009. Temperature-dependent development and temperature thresholds of codling moth (Lepidoptera: Tortricidae) in Iran. Environ. Entomol. 38:885–895.

Akaike, H. 1974. A new look at the statistical model identification. IEEE Trans. Automat. Contr. 19:716–723.

Analytis, S. 1977. Über die relation zwischen biologischer entwicklung und temperatur bei phytopathogenen pilzen. J. Phytopathol. 90:64–76.

Araujo, M., and M. New. 2007. Ensemble forecasting of species distributions. Trends Ecol. Evol. 22:42–47.

Arbab, A., and M.R. Mcneill. 2011. Determining suitability of thermal development models to estimate temperature parameters for embryonic development of *Sitona lepidus* Gyll. (Coleoptera: Curculionidae). J. Pest. Sci. 84:303–311.

Arlot, S., and A. Celisse. 2010. A survey of cross-validation procedures for model selection. Stat. Surv. 4:40–79.

Björck, Å., 1996. Numerical methods for least squares problems. Society for Industrial and Applied Mathematics, Philadelphia, Pennsylvania, United States.

Briere, J.-F., and P. Pracros. 1998. Comparison of temperature-dependent growth models with the development of *Lobesia botrana* (Lepidoptera: Tortricidae). Environ. Entomol. 27:94–101.

Briere, J.-F., P. Pracros, A.-Y. Le Roux, and J.-S. Pierre. 1999. A novel rate model of temperature-dependent development for arthropods. Environ. Entomol. 28:22–29.

Burnham, K.P., and D.R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach, 2nd ed. Springer, New York.

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

Chuine, I., and J. Régnière. 2017. Process-based models of phenology for plants and animals. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 48:159–182.

Colinet, H., B.J. Sinclair, P. Vernon, and D. Renault. 2015. Insects in fluctuating thermal environments. Annu. Rev. Entomol. 60:123–140.

Crespo-Pérez, V., F. Rebaudo, J.-F. Silvain, and O. Dangles. 2011. Modeling invasive species spread in complex landscapes: the case of potato moth in Ecuador. Landsc. Ecol. 26:1447–1461.

Damos, P., and M. Savopoulou-Soultani. 2012. Temperature-driven models for insect development and vital thermal requirements. Psyche. 2012:123405.

Damos, P., and M. Savopoulou-Soultani. 2008. Temperature-dependent bionomics and modeling of *Anarsia lineatella* (Lepidoptera: Gelechiidae) in the laboratory. J. Econ. Entomol. 101:1557–1567.

Davidson, J., 1944. On the relationship between temperature and rate of development of insects at constant temperatures. J. Anim. Ecol. 13:26-38.

Elzhov, T.V., K.M. Mullen, A.-N. Spiess, and B. Bolker. 2016. minpack.lm: R interface to the Levenberg-Marquardt nonlinear least-squares algorithm found in minpack, plus support for bounds.

Ewing, D.A., C.A. Cobbold, B.V. Purse, M.A. Nunn, and S.M. White. 2016. Modelling the effect of temperature on the seasonal population dynamics of temperate mosquitoes. J. Theor. Biol. 400:65–79.

Got, B., and F. Rodolphe. 1989. Temperature-dependent model for European corn borer (Lepidoptera: Pyralidae) development. Environ. Entomol. 18:85–93.

Gray, D.R., F.W. Ravlin, and J.A. Braine. 2001. Diapause in the gypsy moth: a model of inhibition and development. J. Insect Physiol. 47:173–184.

Hansen, E.M., B.J. Bentz, J.A. Powell, D.R. Gray, and J.C. Vandygriff. 2011. Prepupal diapause and instar IV developmental rates of the spruce beetle, *Dendroctonus rufipennis* (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae). J. Insect Physiol. 57:1347–1357.

Haridas, C.V., L.J. Meinke, B.E. Hibbard, B.D. Siegfried, and B. Tenhumberg. 2016. Effects of temporal variation in temperature and density dependence on insect population dynamics. Ecosphere. 7:e01287.

Howell, J.F., and L.G. Neven. 2000. Physiological development time and zero development temperature of the codling moth (Lepidoptera: Tortricidae). Environ. Entomol. 29:766–772.

Huey, R.B., and R.D. Stevenson. 1979. Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: a discussion of approaches. Am. Zool. 19:357–366.

Ikemoto, T., 2005. Intrinsic optimum temperature for development of insects and mites. Environ. Entomol. 34:1377–1387.

Ikemoto, T., and K. Kiritani. 2019. Novel method of specifying low and high threshold temperatures using thermodynamic SSI model of insect development. Environ. Entomol. 48:479–488.

Janisch, E., 1932. The influence of temperature on the life-history of

insects. Trans. R. Entomol. Soc. Lond. 80:137–168.

Kingsolver, J.G., and L.B. Buckley. 2020. Ontogenetic variation in thermal sensitivity shapes insect ecological responses to climate change. Curr. Opin. Insect. Sci. 41:17–24.

Kontodimas, D.C., P.A. Eliopoulos, G.J. Stathas, and L.P. Economou. 2004. Comparative temperature-dependent development of *Nephus includens* (Kirsch) and *Nephus bisignatus* (Boheman) (Coleoptera: Coccinellidae) preying on *Planococcus citri* (Risso) (Homoptera: Pseudococcidae): evaluation of a linear and various nonlinear models using specific criteria. Environ. Entomol. 33:1–11.

Kreppel, K.S., S. Telfer, M. Rajerison, A. Morse, and M. Baylis. 2016. Effect of temperature and relative humidity on the development times and survival of *Synopsyllus fonquerniei* and *Xenopsylla cheopis*, the flea vectors of plague in Madagascar. Parasit. Vectors. 9:1–10.

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

Lamb, R., G. Gerber, and G. Atkinson. 1984. Comparison of developmental rate curves applied to egg hatching data of *Entomoscelis americana* Brown (Coleoptera: Chrysomelidae). Environ. Entomol. 13:868–872.

Levenberg, K. 1944. A method for the solution of certain non-linear problems in least squares. Q. Appl. Math. 2:164–168.

Logan, J.A., D.J. Wollkind, S.C. Hoyt, and L.K. Tanigoshi. 1976. An analytic model for description of temperature dependent rate phenomena in arthropods. Environ. Entomol. 5:1133–1140.

Ma, C.-S., G. Ma, and S. Pincebourde. 2021. Survive a warming climate: insect responses to extreme high temperatures. Annu. Rev. Entomol. 66:163–184.

McManis, A., J. Powell, and B. Bentz. (2018). Developmental parameters of a southern mountain pine beetle (Coleoptera: Curculionidae) population reveal potential source of latitudinal differences in generation time. Can. Entomol., 151:1-15.

Marquardt, D.W. 1963. An algorithm for least-squares estimation of nonlinear parameters. J. Soc. Ind. Appl. Math. 11:431–441.

Martin, T.L., and R.B. Huey. 2008. Why "suboptimal" is optimal: Jensen's inequality and ectotherm thermal preferences. Am. Nat. 171:E102–E118.

Martín-Vega, D., L.M. Díaz-Aranda, A. Baz, and B. Cifrián. 2017. Effect of temperature on the survival and development of three forensically relevant *Dermestes* species (Coleoptera: Dermestidae). J. Med. Entomol. 54:1140–1150.

Messenger, P.S., and N.E. Flitters. 1958. Effect of constant temperature environments on the egg stage of three species of Hawaiian fruit flies. Ann. Entomol. Soc. Am. 51:109–119.

Mirhosseini, M.A., Y. Fathipour, and G.V.P. Reddy. 2017. Arthropod development's response to

temperature: a review and new software for modeling. Ann. Entomol. Soc. Am. 110:507–520.

Mwalusepo, S., H.E.Z. Tonnang, E.S. Massawe, G.O. Okuku, N. Khadioli, T. Johansson, T., P.-A. Calatayud, and B.P. Le Ru. 2015. Predicting the impact of temperature change on the future distribution of maize stem borers and their natural enemies along east african mountain gradients using phenology models. PLoS One. 10:e0130427.

Nielsen, A.L., S. Chen, and S.J. Fleischer. 2016. Coupling developmental physiology, photoperiod, and temperature to model phenology and dynamics of an invasive heteropteran, *Halyomorpha halys*. Front. Physiol. 7:165.

Nocedal, J., and S.J. Wright. 2006. Numerical optimization, 2nd ed. Springer, New York, NY

Noor-ul-Ane, M., M. Ali Mirhosseini, N. Crickmore, S. Saeed, I. Noor, and M.P. Zalucki. 2018. Temperature-dependent development of *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) and its larval parasitoid, *Habrobracon hebetor* (Say) (Hymenoptera: Braconidae): implications for species interactions. Bull. Entomol. Res. 108:295–304.

Orang, F.S., H.R. Aghdam, H. Abbasipour, and A. Askarianzadeh. 2014. Effect of temperature on developmental rate of *Sesamia cretica* (Lepidoptera: Noctuidae) immature stages. J. Insect Sci. 14:197.

IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). 2014. Climate change 2014: synthesis report. Contribution of Working Groups I, II, and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Geneva, Switzerland: IPCC.

Pincebourde, S., and J. Casas. 2015. Warming tolerance across insect ontogeny: influence of joint shifts in microclimates and thermal limits. Ecology. 96:986–997.

Pollard, C.P., C.T. Griffin, R. Andrade Moral, C. Duffy, J. Chuche, M.T. Gaffney, R.M. Fealy, and R. Fealy. 2020. phenModel: A temperature-dependent phenology/voltinism model for a herbivorous insect incorporating facultative diapause and budburst. Ecol. Modell. 416:108910.

Quinn, B.K. 2017. A critical review of the use and performance of different function types for modeling temperature-dependent development of arthropod larvae. J. Therm. Biol. 63:65–77.

R Core Team. 2021. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Ratkowsky, D.A., R.K. Lowry, T.A McMeekin, A.N. Stokes, and R.E. Chandler. 1983. Model for bacterial culture growth rate throughout the entire biokinetic temperature range. J. Bacteriol. 154:1222-1226.

Rebaudo, F., and V.-B. Rabhi. 2018. Modeling temperature-dependent development rate and phenology in insects: review of major developments, challenges, and future directions. Entomol. Exp. Appl. 166:607–617.

Rebaudo, F., Q. Struelens, F. Callizaya Condori, and R. Quispe. 2017. Relationship between temperature and development rate of *Copitarsia incommoda* (Lepidoptera: Noctuidae) in the Bolivian Andes. Appl. Entomol. Zool. 52:313–320.

Rebaudo, F., Q. Struelens, and O. Dangles. 2018. Modelling temperature-dependent development rate and phenology in arthropods: The devRate package for R. Methods Ecol. Evol. 9:1144–1150.

Régnière, J., 1984. A method of describing and using variability in development rate for the simulation of insect phenology. Can. Entomlol. 116:1367–1376.

Régnière, J., J. Powell, B. Bentz, and V. Nealis. 2012. Effects of temperature on development, survival and reproduction of insects: experimental design, data analysis and modeling. J. Insect Physiol. 58:634–647.

Roy, M., J. Brodeur, and C. Cloutier. 2002. Relationship between temperature and developmental rate of *Stethorus punctillum* (Coleoptera: Coccinellidae) and its prey *Tetranychus mcdanieli* (Acarina: Tetranychidae). Environ. Entomol. 31:177–187.

Schoolfield, R.M., P.J.H. Sharpe, and C.E. Magnuson. 1981. Non-linear regression of biological temperature-dependent rate models based on absolute reaction-rate theory. J. Theor. Biol. 88:719–731.

Schwarz, G. 1978. Estimating the dimension of a model. Ann. Stat. 6:461–464.

Sharpe, P.J.H., and D.W. DeMichele. 1977. Reaction kinetics of poikilotherm development. J. Theor. Biol. 64:649–670.

Shi, P., and F. Ge. 2010. A comparison of different thermal performance functions describing temperature-dependent development rates. J. Therm. Biol. 35:225–231.

Shi, P., F. Ge, Y. Sun, and C. Chen. 2011. A simple model for describing the effect of temperature on insect developmental rate. J. Asia Pac. Entomol. 14:15–20.

Shi, P., B. Wang, M.P. Ayres, F. Ge, L. Zhong, and B.-L. Li 2012. Influence of temperature on the northern distribution limits of *Scirpophaga incertulas* Walker (Lepidoptera: Pyralidae) in China. J. Therm. Biol. 37:130−137

Shi, P.-J., G.V.P. Reddy, L. Chen, and F. Ge. 2016. Comparison of thermal performance equations in describing temperature-dependent developmental rates of insects: (I) empirical models. Ann. Entomol. Soc. Am. 109:211–215.

Shi, P.-J., G.V.P. Reddy, L. Chen, and F. Ge. 2017a. Comparison of thermal performance equations in describing temperature-dependent developmental rates of insects: (II) two thermodynamic models. Ann. Entomol. Soc. Am. 110:113–120.

Shi, P.-J., M.-L. Fan, and G.V.P. Reddy. 2017b. Comparison of thermal performance equations in describing temperature-dependent developmental rates of insects: (III)

phenological applications. Ann. Entomol. Soc. Am. 110:558–564.

Shi, P., D.A. Ratkowsky, N. Wang, Y. Li, L. Zhao, G.V.P. Reddy, and B.-L. Li. 2017c. Comparison of five methods for parameter estimation under Taylor's power law. Ecol. Complex. 32:121–130.

Sinclair, B.J., K.E. Marshall, M.A. Sewell, D.L. Levesque, C.S. Willett, S. Slotsbo, Y. Dong, C.D.G. Harley, D.J. Marshall, B.S. Helmuth, and R.B. Huey. 2016. Can we predict ectotherm responses to climate change using thermal performance curves and body temperatures? Ecol. Lett. 19:1372–1385.

Stejskal, V., T. Vendl, Z. Li, and R. Aulicky. 2019. Minimal thermal requirements for development and activity of stored product and food industry pests (Acari, Coleoptera, Lepidoptera, Psocoptera, Diptera and Blattodea): A review. Insects. 10:149.

Stinner, R.E., G.D. Butler, J.S. Bacheler, and C. Tuttle. 1975. Simulation of temperature-dependent development in population dynamics model. Can. Entomol. 107:1167–1174.

Taylor, F. 1981. Ecology and evolution of physiological time in insects. Am. Nat. 117:1–23.

Tochen, S., D.T. Dalton, N. Wiman, C. Hamm, P.W. Shearer, and V.M. Walton. 2014. Temperature-related development and population parameters for *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) on cherry and blueberry. Environ. Entomol. 43:501–510.

Tran, L.T., S.P. Worner, R.J. Hale, and D.A.J. Teulon. 2012. Estimating development rate and thermal requirements of *Bactericera cockerelli* (Hemiptera: Triozidae) reared on potato and tomato by using linear and nonlinear models. Environ. Entomol. 41:1190–1198.

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

Uvarov, B.P. 1931. Insects and climate. Trans. R. Entomol. Soc. Lond. 79:1–232.

Walther, B.A., and J.L. Moore. 2005. The concepts of bias, precision and accuracy, and their use in testing the performance of species richness estimators, with a literature review of estimator performance. Ecography. 28:815–829.

Wang, R., Z. Lan, and Y. Ding. 1982. Studies on mathematical models of the relationship between insect development and temperature. Acta Ecol. Sin. 2:47–57.

Yurk, B.P., and J.A. Powell. 2010. Modeling the effects of developmental variation on insect phenology. Bull. Math. Biol. 72:1334–1360.

Zahiri, B., Y. Fathipour, M. Khanjani, S. Moharramipour, and M.P. Zalucki. 2010. Preimaginal development response to constant temperatures in *Hypera postica* (Coleoptera: Curculionidae): picking the best model. Environ. Entomol. 39:177–189.

Zuim, V., H.S. Rodrigues, D. Pratissoli, and J.B. Torres. 2017. Thermal requirements and performance of the parasitoid *Trichogramma pretiosum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) on *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) eggs under variable temperatures. Environ. Entomol. 46:1156–1164.

Supplementary Material

Supplementary Material 1: Characterizing temperature-dependent development rate in insects: model adjustment, assessment of goodness of fit, and selection using the R package devRate and immature development of *Tecia solanivora* in function of temperature.

Supplementary Material 2: Impact of experimental design on temperature-dependent development rate mathematical characterization, a simulation study: R script.

3. Discussion du chapitre

Dans ce chapitre, nous nous sommes concentrés sur les méthodes pour caractériser la relation entre le développement et la température chez les insectes. Ainsi, nous avons inspecté deux composantes de cette caractérisation 1) en quantifiant l'influence du plan expérimental sur l'estimation des paramètres d'un modèle, et 2) en examinant les pratiques recommandées dans la littérature pour l'ajustement de modèles non-linéaires et la sélection de modèles. Ces résultats ont mené à la rédaction d'un article présenté dans la partie précédente, et dont les résultats sont discutés dans cette troisième partie.

3.1. Influence du plan expérimental : résultats et limites

Pour explorer l'influence du plan expérimental sur la précision de l'estimation des paramètres biologiques (c-à-d. seuils critiques et température optimale), nous avons simulé le développement d'individus dans différents plans expérimentaux, et avec différentes valeurs de variabilités inter-individuelles des temps de développement. Nos résultats suggèrent que l'incertitude des estimations des paramètres d'un modèle est principalement déterminée par l'effort d'élevage (c-à-d. le nombre de températures et le nombre d'individus élevés à chaque température) et la variance des temps de développement des individus. De plus, nos résultats suggèrent que pour le même nombre total d'individus, un nombre élevé de températures plutôt qu'un nombre élevé d'individus par température donne des estimations plus précises. Maximiser le nombre de températures serait donc un meilleur compromis en terme de nombre d'individus total. Enfin, une distribution des températures avec un effort sur les températures basses et hautes, comme suggéré par Kingsolver & Buckley (2020), a donné lieu à des valeurs plus faibles de l'erreur absolue moyenne pour l'estimation de CT_{max}. Ces deux derniers résultats sont cohérents, car augmenter le nombre de températures, et/ou sélectionner des températures proches des seuils critiques permet d'obtenir plus de données dans les zones non linéaires de la courbe, ce qui pourrait améliorer l'ajustement des modèles dans les températures extrêmes. Cependant, nous n'avons pas simulé la mortalité des individus, qui est généralement plus élevée dans les températures extrêmes que dans les températures moyennes (p. ex.,

Rebaudo et al., 2017 ; Régnière et al., 2012a ; Zahiri et al., 2010). Le nombre requis d'individus par température pour une estimation précise des paramètres du modèle pourrait être plus élevé dans des conditions réelles, car la mortalité à des températures extrêmes peut réduire considérablement le nombre d'individus par température (p. ex., dans Rebaudo et al., 2017, 49 individus au stade nymphal ont survécu à 30°C contre 98 à 18,1°C).

Outre cette limite de notre approche, nos résultats suggèrent que la variance des temps de développement est un déterminant majeur de la précision des estimations des paramètres du modèle, de sorte que l'effort d'élevage pourrait être ajusté à l'aide d'expérimentations préalables pour évaluer cette variance. Sachant que les variances des temps de développement chez les insectes restent globalement mal évaluées à ce jour, nos résultats suggèrent que cet aspect est majeur et qu'il ne doit pas être ignoré lors de la conception du plan expérimental. Ainsi, plus la variance est grande, plus l'effort d'élevage requis augmente. Malgré quelques discussions sur ce sujet (Stinner et al., 1975 ; Sharpe et al., 1977 ; Régnière, 1984 ; Wagner et al., 1984), peu d'informations sont disponibles sur la variance des temps de développement chez les insectes. Nous avons notamment fait l'hypothèse que le coefficient de variation était constant et indépendant de la température, ce qui a déjà été observé chez plusieurs espèces (p. ex., *Anthonomus grandis* et *Pseudatomoscelis seriatus*, Sharpe et al., 1977 ; *Colaphellus bowringi*, Shi et al., 2017a), mais ce qui n'a jamais été vérifié à une plus large échelle.

3.2. Sélection de modèles : perspectives

Étant donné l'absence récurrente de justifications pour la sélection de modèle dans la littérature (Quinn, 2017), nous avons proposé des méthodes et des outils pour mettre en place cette étape essentielle de la caractérisation de la relation entre le taux de développement et la température. Nos résultats ont révélé des biais positifs ou négatifs d'estimation des paramètres biologiques en ajustant sept modèles différents de celui utilisé pour définir une courbe théorique. Ainsi, ce résultat suggère qu'un choix inapproprié de modèles peut mener à des biais d'estimations, soulignant la nécessité d'une méthode standardisée et commune de sélection de modèle. Pour cela, nous avons présenté un protocole en s'appuyant sur des données de développement du stade larvaire de *Tecia solanivora*, avec deux composantes : l'évaluation de critères statistiques et l'évaluation de critères biologiques au regard de la biologie de l'espèce étudiée. Des critères statistiques utilisés couramment ont été présentés, la somme des carrés des ré-

sidus, l'erreur quadratique moyenne, le critère d'information d'Akaike et le critère d'information bayésien, et nous ont permis dans le cas de *T. solanivora* d'écarter 15 ajustements sur les 26 modèles ajustés au total. Pour l'évaluation des critères biologiques, nous nous sommes basés sur des expérimentations sur la survie de cette espèce à différentes températures montrant que les individus ne survivent pas en dessous de 5°C (Crespo-Pérez et al., 2011). Ainsi, nous avons utilisé cette valeur pour exclure deux ajustements qui estimaient un seuil minimal inférieur à 5°C. Un dernier ajustement a été écarté car il ne permettait d'estimer aucun paramètre biologique. Finalement, huit ajustements ont été sélectionnés sur les 26 au total. En l'absence de données expérimentales supplémentaires, nous n'avons pas pu réduire cette sélection, et les huit ajustements seraient valides pour prédire le développement de cette espèce. Des différences dans l'estimation des paramètres biologiques ont été observées, de sorte que les prédictions pourraient dépendre du modèle utilisé. Une solution potentielle pourrait être de développer une méthode pour prédire les temps de développement avec un ensemble de modèles, comme cela est fait pour la prédiction des aires de répartition d'une espèce (Araujo & New, 2007), ou pour les projections des changements à venir dans le système climatique (GIEC, 2021). En outre, nous ignorons si des biais systématiques liés au modèle utilisé existent, par exemple un modèle qui estime systématiquement un seuil critique maximal plus élevé que les autres, ce qui aurait des implications sur l'interprétation des prédictions. De plus, les critères d'évaluation statistique que nous avons présentés ne permettent pas d'évaluer le pouvoir de prédiction des modèles, de sorte que l'application de méthodes comme la validation croisée (Arlot & Celisse, 2010) pourrait être une piste pour affiner la sélection de modèles. Si nos résultats suggèrent que le choix de modèle impacte la caractérisation du taux de développement en fonction de la température, on peut se demander s'il ne serait pas plus pertinent d'utiliser systématiquement le même modèle, de sorte que s'il existe des biais d'estimations, ils soient toujours similaires. Par exemple, les auteurs Ikemoto & Kiritani (2019) proposent d'utiliser uniquement le modèle proposé par Sharpe & DeMichele (1977), car il est fondé sur des hypothèses biophysiques en définissant des paramètres se basant sur les réactions d'une enzyme hypothétique en fonction de la température. Alors qu'il n'est peut-être pas possible de déterminer le modèle à utiliser pour chaque jeu de données, il serait intéressant de déterminer s'il existe un modèle dont l'estimation des paramètres reste relativement précise quels que soient le jeu de données et la relation entre la température et le développement. Cependant, l'application d'un protocole de sélection commun, ainsi que l'optimisation de l'effort expérimental

sont également des pistes pour limiter les biais d'estimation, justifiant notre approche.

3.3. Validité des seuils thermiques pour l'évaluation des impacts du réchauffement climatique

Ce chapitre met en exergue l'importance du plan expérimental sur l'ajustement des modèles de développement, ainsi que l'importance du choix de modèle sur l'estimation des paramètres biologiques. Ce travail représente donc, dans le respect de ses limites, un développement utile pour la caractérisation de la relation entre le développement et la température, notamment dans le contexte de changements climatiques, où la caractérisation de la réponse des insectes à la température est indispensable pour évaluer les impacts des augmentations de température sur leur développement. Ce travail révèle cependant que l'estimation de CT_{max} est très souvent incertaine et qu'une estimation précise de ce paramètre peut nécessiter un effort expérimental rarement atteint dans la littérature. Ikemoto & Kiritani (2019) vont jusqu'à douter de la validité des seuils critiques CT_{min} et CT_{max}, évoquant quatre raisons : 1) la facilité à ajuster un modèle et à estimer ses paramètres dépend de sa complexité, et la méthode des moindres carrés pour l'ajustement de modèle peut fournir plusieurs ensembles acceptables d'estimations de paramètres ; 2) les valeurs estimées de CT_{min} et CT_{max} se trouvent toujours en dehors de la plage des données expérimentales, et l'existence de ces seuils n'est pas nécessairement prouvée par des expérimentations physiologiques ; 3) les indices statistiques de la qualité d'un ajustement apportent des informations sur la validité de l'ajustement dans la plage des données expérimentales mais ne dit rien de sa validité en dehors de cette plage ; 4) les modèles statistiques ne se basent sur aucune hypothèse mécaniste de telle sorte que si leur qualité d'ajustement est la meilleure pour une population, rien ne justifie leur usage pour une autre population de la même espèce. Le seuil critique maximal (CT_{max}) est régulièrement utilisé pour l'évaluation des impacts du réchauffement climatique sur les ectothermes. Notamment, la *thermal safety margin* est une mesure quantifiant la vulnérabilité d'un organisme à l'augmentation de températures, et est calculée par la différence entre la température de l'habitat et le CT_{max} d'une espèce donnée (Deutsch et al., 2008), ou la différence entre la température optimale et le CT_{max} (Sinclair et al., 2016). Cependant, la validité des seuils critiques peut être remise en question pour les différentes raisons évoquées par (Ikemoto & Kiritani, 2019), en plus de la difficulté à estimer des valeurs

précises que nous révélons dans notre article.

De nouveaux développements sont ainsi requis pour l'évaluation des impacts du changement climatique sur les insectes à l'aide de la relation entre le développement et la température. Le prochain chapitre se concentre sur les implications d'une augmentation de température au regard des caractéristiques des courbes de performance thermiques et des incertitudes concernant les seuils thermiques, puis sur la quantification des impacts de l'augmentation des températures sur le développement de ravageurs du maïs dans les climats tempérés et tropicaux, via la modélisation de la relation entre le taux de développement et la température à l'aide de données extraites de la littérature.

Chapitre II

Évaluer les impacts de l'augmentation de la température sur le développement des insectes ravageurs des cultures : le cas des foreurs de tige du maïs

1. Conséquences de l'augmentation des températures sur le développement des insectes

1.1. Augmentation des températures moyennes : implications pour le développement des insectes et conséquences sur le cycle de vie

Le réchauffement climatique se traduit par des changements complexes de nombreux facteurs environnementaux, comme l'humidité, l'intensité et la fréquence des précipitations, les radiations solaires, le taux de CO_2 dans l'atmosphère, et la température (GIEC, 2021). La majorité des études traitant de l'impact du climat sur les insectes se concentre sur l'influence de la température car les insectes sont ectothermes et leurs processus physiologiques sont étroitement liés à la température de l'environnement (Angilletta, 2009). Étant donné la relation non linéaire entre le taux de développement et la température chez les insectes, et le fait que les insectes se trouvent généralement dans des environnements où la température est en deçà de l'optimum thermique pour le développement, un taux de développement plus élevé est attendu en réponse à une augmentation de la température. Cette réponse se vérifie néanmoins sur une courte plage de températures car le taux de développement peut chuter rapidement au-delà de la température optimale (Robinet & Roques, 2010). En conséquence de la variation du taux de développement en fonction de la température, des modifications de la phénologie, le calendrier des événements périodiques des cycles de vie, font partie des premières observations des impacts du réchauffement climatique sur les insectes (Robinet & Roques, 2010). En lien avec l'augmentation des températures, le cycle de vie des insectes se rallonge, avec une phénologie généralement décalée vers des dates plus précoces au printemps, et vers des dates plus tardives à l'automne (Thackeray et al., 2010 ; Cohen et al., 2018). L'avancement de la phénologie serait donc en partie expliqué par une reprise du développement plus tôt dans la saison du fait de l'augmentation des températures (Robinet & Roques, 2010). Ce décalage s'explique aussi en partie par les modifications des conditions hivernales qui impliquent des changements dans l'induction et la terminaison de la diapause chez de nombreuses espèces (Marshall et al., 2020). Pour les insectes

avec une diapause obligatoire, l'induction et la fin de la diapause hivernale sont des étapes cruciales du cycle de vie, généralement déterminées par des signaux environnementaux comme les fluctuations de la durée du jour, de la température ou des précipitations au cours des saisons (Marshall et al., 2020). La photopériode dépend de la saison et de la latitude et n'est pas affectée par le changement climatique contrairement aux variables climatiques comme la température et les précipitations, de sorte que des signaux contradictoires peuvent conduire à une induction de la diapause précoce ou tardive (Van Dyck et al., 2015), avec des conséquences négatives sur les populations (Sgolastra et al., 2011 ; Nielsen et al., 2022). De même, la fin de la diapause et la suite du cycle de vie au printemps sont influencées par les conditions hivernales (Koštál, 2006 ; Lehmann et al., 2017).

Pour les espèces multivoltines, l'augmentation globale des taux de développement et de la durée des périodes où la température est favorable au développement permettent à de nombreuses espèces de compléter une ou plusieurs générations additionnelles par an (p. ex., Gomi et al., 2007 ; Jönsson et al., 2009). Plusieurs espèces de lépidoptères en Europe ont vu l'ajout d'une deuxième ou troisième génération à leur cycle de vie qui était auparavant univoltin ou bivoltin (Altermatt, 2010). Aussi, les augmentations des températures en été et de la durée de la période où la température est favorable au développement permettent à des espèces de compléter leur cycle de vie en une année, alors qu'il leur fallait auparavant deux années (p. ex., Bentz et al., 2010). Ces changements pourraient cependant avoir des impacts négatifs sur certaines populations pour lesquelles le développement d'une génération supplémentaire pourrait débuter mais ne pas être complété car la saison n'est pas assez longue pour le permettre (Van Dyck et al., 2015). Par exemple, le déclin de *Lasiommata megera* a été inexpliqué, jusqu'à ce que cette hypothèse de « piège développemental » soit faite (*developmental trap*, Van Dyck et al., 2015). Cette hypothèse permettrait alors d'expliquer le déclin de certaines espèces avec des générations distinctes qui ne se chevauchent pas. Cependant, une augmentation du nombre de générations est attendue pour de nombreux insectes d'intérêt économique, et pourrait se traduire par une augmentation des dégâts aux cultures, notamment chez les espèces dont les générations se chevauchent, ou chez les espèces tropicales avec une diapause facultative et non liée à la photopériode, comme *Chilo partellus* en Afrique subsaharienne (Khadioli et al., 2014).

La phénologie est ainsi directement liée à la relation entre le taux de développement et la température (Robinet & Roques, 2010). Cette relation est non-linéaire, de sorte que si la température augmente au-delà d'un certain seuil, qui

correspond à la température optimale, le taux de développement diminue. La différence entre la température optimale et la température de l'habitat peut ainsi être utilisée comme indicateur de la vulnérabilité d'une espèce au réchauffement climatique. Une étude sur 141 espèces d'ectothermes, dont 38 espèces d'insectes, a ainsi montré que les espèces de zone tropicale étaient généralement plus vulnérables que les espèces de zone tempérée, car la température de leur habitat était généralement plus proche de leur température optimale (Deutsch et al., 2008). Cependant, l'étude a utilisé la température moyenne annuelle pour estimer la température de l'habitat, ce qui a été remis en question car ces moyennes annuelles ne correspondent pas aux températures auxquelles font face les espèces (Johansson et al., 2020). En utilisant des températures moyennes pour la période d'activité des espèces, déterminée à l'aide des seuils thermiques minimaux et maximaux, Johansson et al. (2020) ont montré que la vulnérabilité des espèces tempérées pouvait être équivalente à celle des espèces tropicales, notamment pour les espèces dont la période d'activité est courte.

Ainsi, une augmentation de la température moyenne influence directement le développement des insectes, avec des conséquences sur leur cycle de vie et leur phénologie. Cependant, le réchauffement climatique se traduit également par une modification de la variance des températures (GIEC, 2021), dont les implications sont discutées dans la prochaine partie.

1.2. Rôle de la variance des températures

Les températures moyennes pour de larges plages spatio-temporelles permettent de quantifier des tendances générales (p. ex., Deutsch et al., 2008), mais l'interprétation des prédictions est limitée au regard de la variance des températures (Vasseur et al., 2014). En effet, cette dimension des températures de l'environnement pourrait amplifier les impacts du réchauffement climatique (Vasseur et al., 2014 ; figure 9). La figure 9 représente le taux de développement moyen en fonction de la température pour *Nephus bisignatus* (Coleoptera : Coccinellidae), dont la relation a été caractérisée par Kontodimas et al. (2004), à l'aide du modèle proposé par Analytis (1977). A l'aide de ce modèle il est possible de prédire des taux de développement en fonction de la température, et quatre exemples de distribution de températures et des taux de développement associés sont représentés. Dans les quatre exemples, 10000 températures ont été tirées aléatoirement dans quatre distributions normales de paramètres différents : a) $\mu = 15$, $\sigma = 1$; b) $\mu = 15$, $\sigma = 6$; c) $\mu = 25$, $\sigma = 1$; d) $\mu = 25$, $\sigma = 6$. A partir de ces

températures, les taux de développement ont été calculés, et les distributions de ces taux prédits sont représentées. Aussi, les moyennes des températures (en rouge) et les moyennes des taux de développement (en bleu) sont représentées par des lignes. On observe que lorsque la moyenne des températures est faible, la moyenne des taux de développement prédits est plus élevée lorsque la variance des températures est plus grande (figure 9a, b). A l'inverse, lorsque la moyenne des températures est élevée, la moyenne des taux de développement est plus faible lorsque la variance des températures est plus grande (figure 9c, d). Cela suggère que la variance des températures est un élément à considérer pour comprendre les impacts du réchauffement climatique. Le réchauffement climatique se traduit par une augmentation de la variance de la température, avec une augmentation des extrêmes (GIEC, 2021), de sorte que les impacts négatifs du réchauffement pourraient être plus importants que ceux quantifiés à l'aide de températures moyennes uniquement (Vasseur et al., 2014).

Ce résultat s'explique notamment par l'inégalité de Jensen, selon laquelle la moyenne des valeurs prédites par une fonction convexe ou concave pour une variable donnée n'est pas égale à la valeur prédite pour la moyenne de cette variable. Cela signifie dans le cas du taux de développement que pour une distribution donnée de températures, la moyenne des taux de développement prédits est différente du taux de développement prédit pour la moyenne des températures (figure 10). Les fonctions non-linéaires qui décrivent la relation entre le taux de développement et la température sont des fonctions strictement concaves (p. ex., modèles de Shi et al., 2011; figure 10a), ou des fonctions avec une alternance de la convexité/concavité en fonction du domaine avec un point d'inflexion entre CT_{min} et T_{opt} (p. ex., modèles de Damos & Savopoulou-Soultani, 2008 ; Kontodimas et al., 2004; figure 10b), ou deux points d'inflexion, un situé entre CT_{min} et T_{opt}, et le second entre T_{opt} et CT_{max} (p. ex., modèle de Analytis, 1977; figure 10c). Selon si la fonction est convexe ou concave, le sens de l'inégalité change : si la fonction est convexe, la moyenne des taux prédits pour une distribution de températures est supérieure à la valeur prédite pour la température moyenne, si la fonction est concave, la moyenne des taux prédits est inférieure au taux prédit pour la température moyenne. L'évaluation des impacts de l'augmentation des températures moyennes implique donc que les impacts estimés à l'aide de courbes de performance thermique sont surestimés ou sous-estimés (figure 10).

Ainsi, les modifications de la moyenne et de la variance des températures, associées au réchauffement climatique, affectent le temps de développement des insectes. Étant donné les impacts des insectes ravageurs de cultures sur la pro-

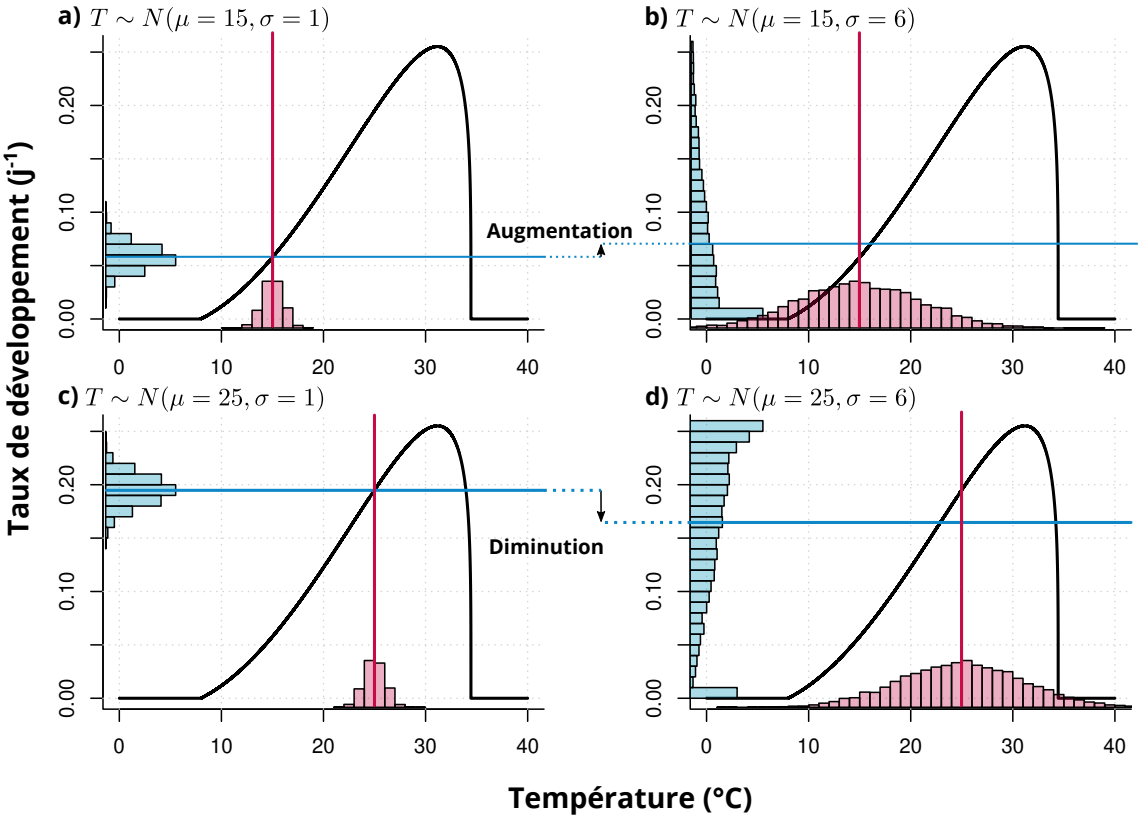


Figure 9 – Impact de la variance des températures (T) sur le taux de développement moyen, selon quatre distributions normales de températures avec pour paramètres a) $\mu = 15$, $\sigma = 1$; b) $\mu = 15$, $\sigma = 6$; c) $\mu = 25$, $\sigma = 1$; d) $\mu = 25$, $\sigma = 6$. Selon la moyenne des températures, le taux de développement moyen prédit pour une variance élevée des températures est inférieur ou supérieur au taux moyen prédit pour une variance faible. Le modèle proposé par Analytis (1977) est représenté à partir des paramètres extraits de Kontodimas et al. (2004) pour le développement total de *Nephus bisignatus*.

duction agricole, il est essentiel de quantifier les impacts du réchauffement sur le développement de ces organismes, afin d'anticiper les changements à venir dans les dynamiques temporelles des populations de ravageurs, et d'adapter les pratiques agricoles. Notamment, le maïs est une culture importante dans la plupart des régions du monde, et les lépidoptères foreurs de tige du maïs font partie des principaux ravageurs de cette culture. Les modifications de la dynamique des populations de foreurs de tige du maïs, en lien avec l'augmentation de la température, doivent donc être anticipées afin de mieux comprendre l'influence du réchauffement climatique selon les climats et les espèces, et d'anticiper les modifications des stratégies de lutte contre ces espèces.

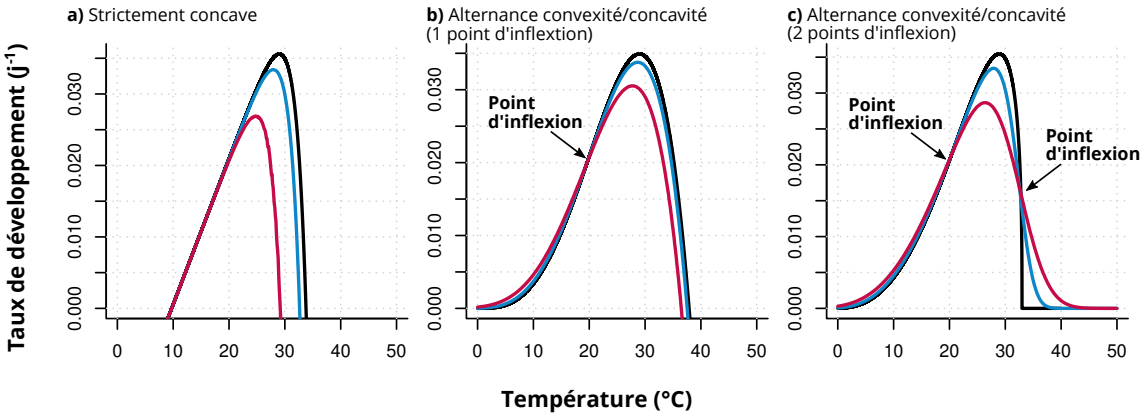


Figure 10 – Trois exemples de modèles caractérisés par a) l'absence de point d'inflexion (Shi et al., 2011), b) un (Damos & Savopoulou-Soultani, 2008) ou c) deux points d'inflexion (Analytis, 1977). Les modèles ont été ajustés sur des données extraites de Ito et al. (1968), pour le stade larvaire de *Hyphantria cunea*. En noir, la relation entre le taux de développement et la température est représentée, et en rouge et bleu, les moyennes des taux calculés pour des températures tirées aléatoirement dans des distributions normales avec des écarts-types différents (en bleu, $\sigma = 2$, en rouge $\sigma = 4$) sont représentés. La moyenne des taux dépend directement de l'écart-type des distributions des températures, et selon si la fonction est convexe ou concave, la moyenne est supérieure ou inférieure au taux calculé pour une température constante.

1.3. Objectifs du chapitre

A travers l'analyse de fossiles de plantes datant du réchauffement climatique ayant eu lieu lors du passage Paléocène-Eocène il y a environ 56 millions d'années, une étude a montré une augmentation de l'herbivorie par les insectes, en lien avec les fluctuations des concentrations en CO2 dans l'atmosphère et le réchauffement des températures (Currano et al., 2008). Cela suggère que le réchauffement climatique actuel pourrait également résulter en une augmentation de la pression d'herbivorie exercée par les insectes. Cette hypothèse est appuyée par les résultats de Deutsch et al. (2018), montrant que les dégâts aux cultures pourraient globalement augmenter de 10 à 25% par degré de réchauffement. Dans le cas des foreurs de tige du maïs au Kenya, il est attendu que *Busseola fusca* et *Chilo partellus* voient leur nombre de générations et leur aire de répartition augmenter d'ici 2055 (Mwalusepo et al., 2015). Au Québec, une étude a prédit qu'*Ostrinia nubilalis* verrait de la même façon des modifications de sa dynamique spatio-temporelle, avec un plus grand nombre de générations par an et un avancement de la phénologie d'environ 15 jours d'ici la période 2041-2070 (Gagnon et al., 2019). L'étude a également estimé que la fenêtre d'intervention pour l'épandage d'insecticides

pourrait réduire de 15.6% à 27.8% ou 13.8% à 52.7%, selon les populations (Gagnon et al., 2019). Ces résultats suggèrent que de nouveaux et importants problèmes de ravageurs pourraient survenir dans les années à venir du fait du réchauffement des températures, requérant dès lors des modifications des pratiques agricoles (Skendžić et al., 2021). Cependant, les réponses des ravageurs à la température sont complexes, et une méta-analyse a montré que les réponses des ravageurs au réchauffement climatique étaient positives ou négatives selon les traits observés (Lehmann et al., 2020). Au regard de la relation étroite entre la température et le temps de développement chez les insectes, la caractérisation de cette relation pourrait permettre de mieux comprendre et quantifier les impacts du réchauffement climatique sur les populations de ravageurs des cultures et en particulier des foreurs de tige du maïs.

Ainsi, l'objectif de ce deuxième chapitre est d'évaluer les impacts du réchauffement des températures sur le temps de développement des foreurs de tige du maïs dans les climats tempérés et tropicaux. A travers la modélisation de la relation entre le taux de développement et la température pour quatre foreurs de tige (*Ostrinia nubilalis*, *Sesamia nonagrioides*, *Chilo partellus*, *Busseola fusca*), nous avons évalué les impacts du réchauffement climatique sur leur temps de développement. A partir de données extraites de la littérature, des modèles de développement ont été ajustés, sur la base des résultats du chapitre 1, pour prédire la fraction du taux de développement maximal prédite sous deux scénarios d'émissions de gaz à effet de serre. Pour chaque espèce, nous avons calculé les différences entre les conditions futures et actuelles afin de quantifier les impacts du réchauffement des températures sur le temps de développement des espèces. Ce travail a mené à la rédaction d'un article publié dans *Insects* :

> Baptiste Régnier, Judith Legrand, Paul-André Calatayud, et François Rebaudo (2023) Developmental Differentiations of Major Maize Stemborers Due to Global Warming in Temperate and Tropical Climates. Insects 14, 51. https://doi.org/10.3390/insects14010051

La version publiée, sous licence CC-BY 4.0, de cet article constitue la deuxième partie de ce chapitre. La troisième partie revient sur les résultats de l'article et propose des éléments de discussion de ces résultats.

2. Article 2 : Developmental differentiations of major maize stemborers due to global warming in temperate and tropical climates

Résumé en français

Alors que de nombreux insectes sont en déclin en raison du réchauffement climatique, l'effet de la hausse des températures sur les insectes ravageurs des cultures est incertain. La capacité à comprendre les changements futurs des populations de ravageurs des cultures est essentielle pour assurer la sécurité alimentaire. En utilisant des modèles mathématiques du taux de développement en fonction de la température, pour quatre foreurs de tige du maïs dans les régions tempérées et tropicales, nous avons évalué les impacts potentiels de différents scénarios de changement climatique sur le temps de développement. Tout en reconnaissant les limites de l'approche du taux de développement en fonction de la température, nous avons constaté que le réchauffement climatique pourrait être soit bénéfique, soit préjudiciable au développement des ravageurs, en fonction de la température optimale pour le développement de l'espèce et des scénarios de changement climatique. Les réponses attendues vont d'un développement nul à un développement 1,5 fois plus rapide que celui attendu aujourd'hui. Ces résultats suggèrent qu'à moyen terme, les espèces étudiées pourraient bénéficier du réchauffement climatique avec un développement accéléré, tandis qu'à long terme, leur développement pourrait être soit retardé, soit accéléré, ce qui pourrait avoir un impact sur leur dynamique avec des implications sur la culture du maïs.

insects

MDPI

Article

Developmental Differentiations of Major Maize Stemborers Due to Global Warming in Temperate and Tropical Climates

Baptiste Régnier [1], Judith Legrand [2], Paul-André Calatayud [1] and François Rebaudo [1,*]

[1] UMR Évolution, Génomes, Comportement et Écologie, IRD, CNRS, Université Paris-Saclay, 91190 Gif-sur-Yvette, France
[2] UMR Génétique Quantitative et Évolution—Le Moulon, Université Paris-Saclay, INRAE, CNRS, AgroParisTech, 91190 Gif-sur-Yvette, France
* Correspondence: francois.rebaudo@ird.fr; Tel.: +33-(0)1-69-15-68-01

Simple Summary: Crop pest damage is expected to increase worldwide due to global warming. However, pest insect responses to global warming are complex, and a better understanding of the impacts of future temperature changes on pest insect populations is needed to ensure food security. Maize is a particularly important crop at all latitudes, making assessment of the impact of global warming on the development of maize stemborers in temperate and tropical climates critical. Stemborers are moths whose larvae feed on maize and tunnel through stems and ears, causing direct and indirect yield losses. We used mathematical models that relate the development of insects to temperature for four species found in Europe, North America, and sub-Saharan Africa. We quantified the positive and negative impacts of temperature projected under different climate change scenarios on the immature developmental stages of the four species. We found that global warming could either be beneficial or detrimental to pest development, depending on the optimal temperature for the development of the species and climate change scenarios. These results, within their limits, help to clarify stemborers' responses to global warming across latitudes, and show that in the long term, the development of stemborers could be altered. This alteration will result either in delayed development or accelerated development, and may consequently impact stemborer dynamics.

Abstract: While many insects are in decline due to global warming, the effect of rising temperatures on crop insect pests is uncertain. A capacity to understand future changes in crop pest populations remains critical to ensure food security. Using temperature-dependent mathematical models of the development of four maize stemborers in temperate and tropical regions, we evaluated the potential impacts of different climate change scenarios on development time. While recognizing the limitations of the temperature-dependent development rate approach, we found that global warming could either be beneficial or detrimental to pest development, depending on the optimal temperature for the development of the species and scenarios of climate change. Expected responses range from null development to 1.5 times faster development than expected today. These results suggest that in the medium term, the studied species could benefit from global warming with an accelerated development, while in the long term, their development could either be delayed or accelerated, which may impact their dynamics with implications on maize cultivation.

Keywords: development; modeling; insects; climate change; maize stemborers; pest management

check for updates

Citation: Régnier, B.; Legrand, J.; Calatayud, P.-A.; Rebaudo, F. Developmental Differentiations of Major Maize Stemborers Due to Global Warming in Temperate and Tropical Climates. *Insects* **2023**, *14*, 51. https://doi.org/10.3390/insects14010051

Academic Editors: Michael Eickermann and Carmelo Rapisarda

Received: 27 October 2022
Revised: 18 December 2022
Accepted: 2 January 2023
Published: 5 January 2023

Copyright: © 2023 by the authors. Licensee MDPI, Basel, Switzerland. This article is an open access article distributed under the terms and conditions of the Creative Commons Attribution (CC BY) license (https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/).

1. Introduction

While insect populations are declining worldwide [1–3], crop losses due to pest insects are expected to increase in the future [4]. Habitat modification associated with changes in agricultural practices beginning in the 1950s is a key factor in the decline of local insect populations [5], but the increasing amount of land converted to monocultures has provided favorable environments for insect pests to thrive [6]. In addition, warmer temperatures

related to climate change are expected to favor the development, growth and survival of many insect species, so that global crop losses due to insect pests could increase by 10–25% per degree Celsius [4]. However, as highlighted in a meta-analysis on pest insect responses to climate change including 31 insect species [7], there are discrepancies in pest responses to global warming, depending on the observed trait. Fluctuations in insect populations are mainly explained by variability in environmental conditions across time and space [8]. Environmental factors, such as humidity, temperature, precipitation or wind speed, can directly impact insects by affecting their development, reproduction, survival and movement speed, among other traits [8,9]. Insects are ectotherms so temperature conditions are considered to be among the main determinants of their life history traits. Thus, changes in temperature conditions as a consequence of global warming may alter the spatio-temporal dynamics of insect populations [10].

In particular, shifts in phenology, i.e., the timing of life cycle events based on environmental fluctuations, are expected (e.g., [11]) or already being observed (e.g., [12]). These shifts can be explained by certain events, such as diapause, which is typically determined by environmental cues (e.g., [13]), and by the duration of development, which is notably impacted by the temperature of the environment [14]. The latter relationship is nonlinear and generally represented by a thermal performance curve (TPC) which shows the relationship between the development rate at one life stage, i.e., the inverse of the development time, and temperature [14,15]. Development rate quantifies the fraction of development time accomplished per unit of time (usually days) at a given temperature [16]. Development rate is null below a critical thermal minimum (CT_{min}), from which it increases almost linearly as the temperature rises, reaching a maximum (T_{opt}) and then dropping to a critical thermal maximum (CT_{max}), above which development rate is null. The relationship between development rate and temperature can be partially represented with a linear model [17], but this approach is limited to the temperature range where development rate can be considered linear and could lead to incorrect interpretations for insects exposed to temperatures outside this range [18,19]. As a result, several nonlinear models have been proposed to characterize the entire nonlinear relationship (see reviews [20–23]). From the relationship between the development rate and temperature, together with temperature time series, species development time has been traditionally predicted with applications in pest management (e.g., [24,25]), vector-borne disease management (e.g., [26,27]) or forensic science (e.g., [28]). In the context of global warming and the availability of global circulation models [29], interest has increasingly focused on the use of thermal performance curves to study global warming's impact on the spatio-temporal dynamics of insect populations (e.g., [11,25,30]).

The common shape of a TPC suggests that development takes place within a certain temperature range ($|CT_{max} - CT_{min}|$), which varies according to species, populations, and life stages [31]. TPC shapes differentiate thermal specialist species, specialized in a narrow thermal range, from thermal generalist species, which can develop in a wider thermal range [14]. Species with narrow thermal ranges are generally considered more vulnerable to temperature changes [31,32]. Within this framework, a correlation between latitude and vulnerability has been reported [32,33], suggesting that species living in tropical habitats are more vulnerable to temperature changes, which could be explained by smaller daily and seasonal temperature variations in their habitat [34,35]. However, temperate species with short activity periods might also be specialized to narrow thermal ranges, suggesting a similar vulnerability to rising temperature [36]. In addition, it was found that habitat temperatures in ectotherms were generally lower than the optimal temperature-maximizing performance, because individuals experience a range of temperatures, and due to the asymmetry of TPCs, a temperature higher than the optimum temperature reduces performance more than a temperature that is equally lower [37]. Given temperature variability, temperatures can exceed the optimum temperature even if the mean temperature is below that value, so a mean temperature that approaches T_{opt} suggests a negative impact on

performance. Optimal temperature is then an important metric for assessing the impact of rising temperatures on insect development.

Maize is a cereal cultivated for human consumption and as a fodder crop, so that its production is among the largest in most regions of the world. Maize production is mainly constrained by weed competition worldwide [38], but crop losses due to animal pests, most of which are insects and mites, could reach 16% of world production in the absence of crop protection [38]. In particular, insects are important pests in areas where farmers have limited resources and small cultivated surfaces (<2 ha) bordered by natural patches with wild host plants [39]. In sub-Saharan Africa, lepidopteran stemborers are the main limitation to increasing grain production [39] and can represent losses from 5% to 73% of potential yields [39,40]. Similarly, in Europe, lepidopteran stemborers can represent losses from 5% to 30% in the absence of control measures [41]. To better understand the potential impact of climate warming on pest insects, our objective is to assess the effect of temperature increase on the development time of maize pests through a modeling study focused on four Lepidoptera in tropical and temperate climates: the European corn borer *Ostrinia nubilalis* Hübner (Lepidoptera: Crambidae), the Mediterranean corn borer *Sesamia nonagrioides* Lefebvre (Lepidoptera: Noctuidae), the spotted stem borer *Chilo partellus* Swinhoe (Lepidoptera: Crambidae), and the maize stalk borer *Busseola fusca* Fuller (Lepidoptera: Noctuidae). These species were chosen because they are major pests of maize in tropical and temperate climates [42–44], and because they share similar life cycles and biology, facilitating the construction of consistent developmental models, while having their own ranges across latitudes (Figure 1). For each species, we used temperature predictions for current conditions and future conditions under two greenhouse gas emission scenarios to predict the fraction of the maximal development rate of each species reached in each month of the year, and we computed the differences between future and current conditions to quantify the positive or negative impact of global warming on species development. In all geographical areas, species will be confronted with higher temperatures as a consequence of global warming, but the impact on development varies between species, scenarios, geographical regions and months due to the non-linearity of the TPCs.

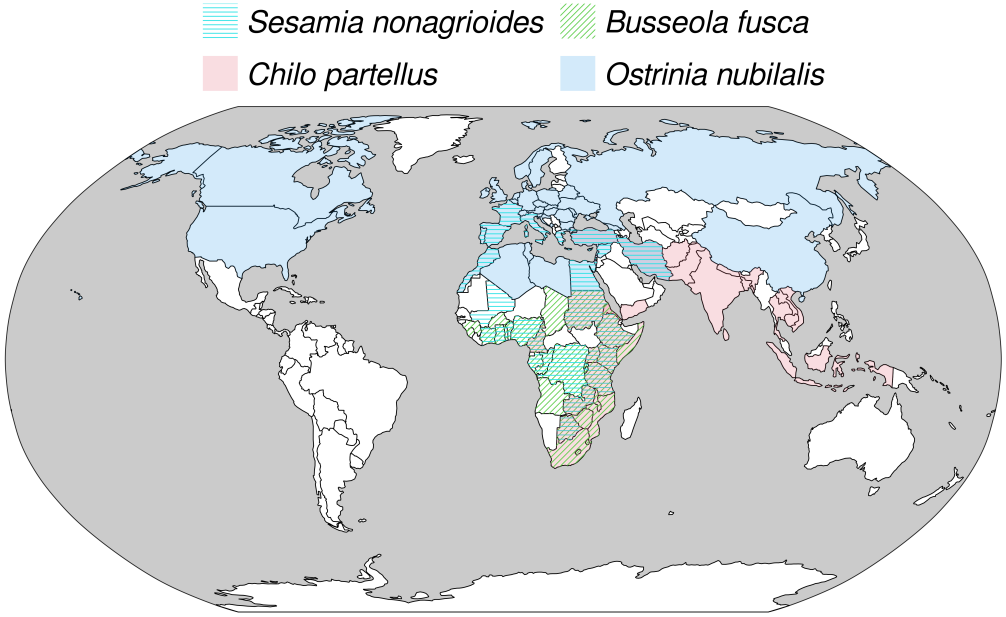


Figure 1. Distribution map of *Chilo partellus*, *Busseola fusca*, *Sesamia nonagrioides* and *Ostrinia nubilalis*. The map shows the countries where the presence of each species has been recorded in the literature, based on records gathered by the Centre for Agricultural Bioscience International shared under license CC BY-NC-SA 3.0 [45]. There are overlaps between the four distribution ranges, shown by the superposition of colors, particularly in Africa, where *S. nonagrioides*, *B. fusca* and *C. partellus* are found.

2. Materials and Methods

2.1. Biological Models

The four species (*Chilo partellus*, *Busseola fusca*, *Sesamia nonagrioides*, and *Ostrinia nubilalis*) are moths and present a holometabolous development in four phases. Although the four species are important pests of maize plants [42–44], they can be found on other plant species in wild habitats [44,46–49]. Eggs are laid by females on maize plants, on which larvae hatch. The larvae then feed on leaves at the youngest stages, on tassels, stems or ears. Damage, including tunnels, results in direct yield losses, or indirectly by weakening the plants, increasing their susceptibility to disease and other stressors. In temperate regions, two major pest stemborers are *O. nubilalis* and *S. nonagrioides* [41], and in sub-Saharan Africa two major stemborers are *B. fusca* and *C. partellus* [44].

O. nubilalis is a major pest of maize in Europe and was introduced into North America at the beginning of the 20th century [42]. The larval development is composed of five stages, and individuals enter diapause during the winter at the fifth instar inside maize residues [25]. Diapause induction is mostly controlled by temperatures, photoperiod and their interaction, but also heredity and genetic factors [25]. One to four generations per year have been observed in relation to latitudinal variations in diapause induction and termination timings [50].

S. nonagrioides is present in sub-Saharan Africa, from Ivory Coast to Kenya, and the species' range extends to the Mediterranean region and the Middle East, from Spain to Iran [43]. Using mitochondrial and nuclear markers, it has been demonstrated that the European and African populations belong to the same species and that the European population originated in both west and east Africa [43]. Interestingly, this species is a major pest of maize in Mediterranean Europe and in several countries in sub-Saharan west Africa but not in east Africa, where it lives on wild host plants near wet areas [51]. In temperate regions, similarly to *O. nubilalis*, individuals of *S. nonagrioides* in the last larval instar enter diapause at the end of summer inside maize debris [13]. Diapause is controlled by temperature and photoperiod and their interaction [13]. Depending on the region, there can be from two to four generations per year [13]. In tropical regions, facultative diapause occurs for populations living in sub-Saharan Africa, especially in wild habitats [51].

C. partellus is an invasive species in sub-Saharan Africa that was introduced from Asia during the 1930s and first reported in Malawi [52]. Since then, its presence has been reported in most of the eastern and southern African countries, and the species is essentially found in hot lowland areas at mid-altitude [53,54]. The larval development includes six larval instars, and the last instar can enter a facultative diapause during dry seasons, which ends with the return of rainy conditions [44,55].

B. fusca is native to sub-Saharan Africa and has a similar life cycle to *C. partellus* with six larval instars, and facultative diapause during dry seasons [44]. Unlike *C. partellus*, *B. fusca* is found in higher altitudes and in more humid and cooler areas [54]. Their last instars can also enter a facultative diapause during dry seasons and terminate with the return of rainy conditions [56].

2.2. Thermal Performance Curves

The relationship between developmental rate and temperature is usually characterized using experimental data. These data are obtained through experiments in which individuals or groups of individuals are reared at constant temperatures, and the time taken to reach a given life stage is measured. In this study, data on mean development times at different constant temperatures were manually extracted from published studies. Table 1 describes the references from which the data were extracted, together with the experimental designs of each study (i.e., the species considered, the region where the insects were sampled, the temperatures tested, and the life stages). Because development time for each larval instar was not described separately in all studies, we pooled the developmental times of the larval stage into one life stage to approximate the development time of the

complete larval stage. We computed the inverse of mean development times to obtain the development rates.

Table 1. Studies from which the data were extracted to build thermal performance curves of development rate.

Species	Region	Temperatures (°C)	Life Stages [1]	Reference
S. nonagrioides	Greece	14, 17, 21, 25, 31	e, l, p	[57]
S. nonagrioides	Greece	20, 22.5, 25, 27.5, 30	e, l, p	[58]
S. nonagrioides	Spain	12, 15, 18, 21.5, 25, 27.5, 30, 33, 36	e, l, p	[59]
S. nonagrioides	Morocco	15, 19, 25, 30	e, l, p	[60]
O. nubilalis	Iowa	17, 21, 25, 29, 30, 32	l, p	[42]
O. nubilalis	North Dakota	17, 21, 29, 30, 32	l, p	[42]
O. nubilalis	Delaware	17, 21, 29, 30, 32	l, p	[42]
O. nubilalis	Missouri	17, 21, 29, 30, 32	l, p	[42]
O. nubilalis	Illinois	15.6, 18.3, 21.1, 23.9, 26.7, 29.4, 32.2, 35	e, l, p	[61]
O. nubilalis [2]	Quebec	16, 20, 22.5, 25, 30, 33, 35	e, l, p	[25]
C. partellus	Kenya	18, 20, 25, 30, 32, 35	e, l, p	[62]
C. partellus	Kenya	22, 25, 28, 31	e, l, p	[63]
B. fusca	Kenya	15, 18, 20, 25, 28, 30	e, l, p	[64]
B. fusca	South Africa	15, 18, 20, 26, 30	e, l, p	[24]

[1] e: eggs; l: larvae; p: pupae; [2] two strains that differ in their voltinism have been studied.

We refer to the model fits that quantify the relationship between temperature and development rate as Thermal Performance Curves (TPC). To characterize each species' TPC, we fitted mathematical models for the developmental rate for each life stage to the collected data. More than 30 models have been proposed in the literature to characterize the relationship between temperature and development rate [23]. We selected eleven models that allow the computation of optimal temperature for development T_{opt}, and critical minimum CT_{min} and maximum CT_{max} thresholds (Table 2). Linear models were excluded from this analysis as they do not include these threshold values and do not allow us to characterize nonlinear development rate at temperatures outside the range of those typically observed in the species habitat [17,23]. The optimal temperature for development was computed as the local maximum between CT_{min} and CT_{max}.

Table 2. Nonlinear models used to relate development rate with temperature. $r(T)$ corresponds to development rate, T corresponds to temperature, a, b, c, k_1, k_2 corresponds to constants, T_{opt} corresponds to the optimal temperature for development, CT_{min} and CT_{max} correspond to the minimal and maximal critical thresholds for development. Models were chosen because they allow the computation of T_{opt}, CT_{min} and CT_{max}.

Name	Equation	Reference
analytis_77	$r(T) = a(T - CT_{min})^b(CT_{max} - T)^c$	[65]
ratkowsky_83	$r(T) = \left[c(T - CT_{min})\left(1 - e^{k(T-CT_{max})}\right)\right]^2$	[66]
hilbertLogan_83	$r(T) = \phi\left[\frac{(T-CT_{min})^2}{(T-CT_{min})^2+a^2} - \exp\left(\frac{-(CT_{max}-(T-CT_{min}))}{\Delta_T}\right)\right]$	[19]
beta_95	$r(T) = e^{\mu}(T - CT_{min})^a(CT_{max} - T)^b$	[67]
beta_16	$r(T) = r_m\left(\frac{CT_{max}-T}{CT_{max}-T_{opt}}\right)\left(\frac{T-CT_{min}}{T_{opt}-CT_{min}}\right)^{\left(\frac{T_{opt}-CT_{min}}{CT_{max}-T_{opt}}\right)}$	[68]
briere1_99	$r(T) = aT(T - CT_{min})(CT_{max} - T)^{(1/2)}$	[69]
briere2_99	$r(T) = aT(T - CT_{min})(CT_{max} - T)^{(1/b)}$	[69]
kontodimas_04	$r(T) = a(T - CT_{min})^2(CT_{max} - T)$	[70]
shi_11	$r(T) = c\left(1 - e^{-k_1(T-CT_{min})}\right)\left(1 - e^{k_2(T-CT_{max})}\right)$	[71]
perf2_11	$r(T) = c(T - CT_{min})\left(1 - e^{k(T-CT_{max})}\right)$	[71]
regniere_12	$r(T) = \phi\left[e^{b(T-CT_{min})} - \left(\frac{CT_{max}-T}{CT_{max}-CT_{min}}\right)e^{-b(T-CT_{min})/\Delta_b} - \left(\frac{T-CT_{min}}{T_m-CT_{min}}\right)e^{b(CT_{max}-CT_{min})-(CT_{max}-T)/\Delta_b}\right]$	[72]

For each species and each life stage, we pooled the extracted data from different studies (Table 1). For each species and each life stage, the eleven mathematical models were fitted to the pooled data using the nonlinear least squares method (NLS) and the Levenberg–Marquardt algorithm [73,74]. We then compared and selected model fits using statistical criteria and biological assumptions [75]. For statistical criteria, we used Akaike's information criterion [76] to quantify the goodness-of-fit. Next, we categorized model fits according to the difference between each AIC value and the lowest AIC value, noted Δ_{AIC}. We discarded fits with $\Delta_{AIC} \geq 10$, and we considered that fits with $\Delta_{AIC} \leq 2$ had equivalent goodness-of-fit (see [77]). For biological assumptions, we discarded fits estimating a CT_{min} lower than 0 °C and/or a CT_{max} higher than 50 °C, as development of the species considered in these studies are inhibited by thermal stress at these temperatures [24,42,57,62]. Lastly, we selected the fit with the lowest AIC value to select the most parsimonious fit among those filtered through the biological assumptions. As a result, we obtained one model adjustment and associated parameter estimates for each life stage of each species. We verified that the NLS assumptions of homoscedasticity and normally distributed measurement errors were validated for all model fits through graphical analysis of residuals.

We made the assumption that species' response to temperature could be characterized by aggregating data from different experiments, while acknowledging that there may be variability in experimental designs, or between populations in different regions [78]. In addition, the NLS procedure prevents the addition of random factors, so that we could not control for a study effect in the pooled data sets. However, we checked the absence of a study effect on mean development rates in each study with ANOVAs for the four species to verify that we were able to relate development rate to temperature for each life stage of the four species, and predict individual development times at different constant temperatures.

Three development rate models were selected overall from the eleven based on AIC and biological assumptions (briere1_99, kontodimas_04, and perf2_11; Table 3). Among the eleven fits, no models were excluded based on an AIC difference higher than 10, suggesting no important differences in goodness-of-fit between model adjustments. We selected adjustments with $\Delta_{AIC} \leq 2$. The best models were then selected after discarding models with outliers in thermal thresholds. Complete descriptions of AIC and biological trait values are available on a GitHub repository (https://github.com/bapt-regnier/stemBorerCC, accessed on 2 December 2022), and estimated parameters for every selected model fit are presented in Table 3.

Table 3. Selected model for each life stage of *Chilo partellus*, *Busseola fusca*, *Ostrinia nubilalis* and *Sesamia nonagrioides*, and their estimated parameter values with standard errors. For all models, T_{opt} was estimated as the local maximum between CT_{min} and CT_{max} for models impeding analytical computation.

Species	Stage	Model	Parameter	Estimate	Standard Error
Chilo partellus	egg	kontodimas_04	a	4.7×10^{-5}	1.2×10^{-5}
			CT_{min}	10.4	1.2
			CT_{max}	42.3	1.5
			T_{opt}	31.6	
	larva	briere1_99	a	3.3×10^{-5}	4.2×10^{-6}
			CT_{min}	13.5	1.3
			CT_{max}	37.1	0.6
			T_{opt}	31.4	
	pupa	briere1_99	a	8.7×10^{-5}	9.8×10^{-6}
			CT_{min}	11.4	1.2
			CT_{max}	38.3	0.7
			T_{opt}	32.1	
Busseola fusca	egg	kontodimas_04	a	2.2×10^{-5}	9.1×10^{-5}
			CT_{min}	5.9	1.7
			CT_{max}	42.2	3.7
			T_{opt}	30.0	
	larva	briere1_99	a	2.1×10^{-5}	1.0×10^{-5}
			CT_{min}	9.2	4.3
			CT_{max}	33.2	2.6
			T_{opt}	27.7	

Table 3. *Cont.*

Species	Stage	Model	Parameter	Estimate	Standard Error
	pupa	briere1_99	a	5.5×10^{-5}	8.4×10^{-6}
			CT_{min}	8.0	1.5
			CT_{max}	33.5	0.8
			T_{opt}	27.8	
Ostrinia nubilalis	egg	kontodimas_04	a	3.3×10^{-5}	1.2×10^{-5}
			CT_{min}	8.0	1.7
			CT_{max}	46.8	3.4
			T_{opt}	33.8	
	larva	briere1_99	a	2.1×10^{-5}	7.6×10^{-6}
			CT_{min}	7.9	3.2
			CT_{max}	44.2	6.0
			T_{opt}	35.0	
	pupa	perf2_11	c	8.8×10^{-3}	8.3×10^{-4}
			k	0.92	1.0
			CT_{min}	11.8	1.1
			CT_{max}	36.3	1.5
			T_{opt}	33.0	
Sesamia nonagrioides	egg	kontodimas_04	a	1.6×10^{-5}	8.7×10^{-6}
			CT_{min}	5.6	2.8
			CT_{max}	46.7	5.0
			T_{opt}	32.9	
	larva	kontodimas_04	a	5.6×10^{-6}	1.6×10^{-6}
			CT_{min}	7.8	1.5
			CT_{max}	41.9	1.7
			T_{opt}	30.5	
	pupa	briere1_99	a	1.2×10^{-5}	3.3×10^{-6}
			CT_{min}	5.7	1.3
			CT_{max}	44.0	2.6
			T_{opt}	31.0	

2.3. Temperature Scenarios

To study the impact of global warming on pest development, we retrieved temperature data to quantify development rates in current and future conditions, using the development models. We retrieved temperature data from the IPCC Working Group I Interactive Atlas [79,80], which provides the mean monthly temperatures predicted by multiple global circulation models (GCM) for historical climate (35 GCMs) and two scenarios for the future, SSP1-2.6 (32 GCMs) and SSP5-8.5 (34 GCMs). SSP1-2.6 is a scenario whereby global warming remains below 2 °C relatively to 1850–1900, with zero net CO_2 emissions after 2050, and is described as a low-emission reference scenario. SSP5-8.5 is a scenario without supplementary climate policies, where CO_2 emissions nearly double from present levels by 2050, and corresponds to a high-emission scenario. Each scenario is described in depth in Chapter 1 of the IPCC WGI report [81]. The IPCC WGI Interactive Atlas provides the monthly mean temperatures aggregated over the reference regions defined for the IPCC 6th Assessment Report [81,82] for each available GCM. We determined a region for each species based on the location in the studies from which development rate data were extracted (Table 2). Because *S. nonagrioides* individuals were collected in Greece, Spain and Morocco, we used temperature data for the Mediterranean region (MED). For *O. nubilalis*, as individuals were collected in North America, we used temperature data for the East-North America region (ENA). For *C. partellus* and *B. fusca*, as individuals were collected in Kenya and South Africa, we used data for the South-Eastern Africa region (SEAF). To obtain temperature data representative of current and future conditions, we computed the mean of each month of the year over the period 1990–2014 for current conditions, and 2081–2100 for future conditions, for each region, and each GCM projection.

To assess the impact of increasing temperatures on pest development, we used mean monthly temperatures projected by Global Circulation Models under different scenarios. The temporal scale of the temperature projections we used does not represent daily fluctuations in temperature. While there is an increase in mean temperatures, we have

no information about the increase in temperature fluctuations that could also impact performance negatively [83]. When average temperatures for broader temporal scales (e.g., monthly mean temperature) approach the optimal temperature, average temperatures for narrower temporal scales (e.g., daily mean temperature) can be expected to fluctuate within a range overlapping the optimum temperature and approaching the maximum critical threshold, resulting in increased development times or null development, together with the associated stress for the species [84]. Although a higher temporal resolution would have allowed for finer predictions, monthly average temperatures allowed us to draw general conclusions about the impact of warming temperatures.

Complete temperature datasets were retrieved from the IPCC WGI Interactive Atlas GitHub repository (https://github.com/IPCC-WG1/Atlas, accessed on 11 October 2022).The entire process, from TPC fitting to development time predictions and temperature data treatment, was completed using R version 4.2.1 [85], the devRate package [86] for TPCs and individual-based models, along with the targets package [87] to ensure result reproducibility.

2.4. Simulations of Development Times

To assess the impact of temperature increase on pest development, we built an individual-based development model for each species. The model design was based on the three fitted TPCs corresponding to the egg, larval and pupal life stages of each species. The model predicts the development time of immature stages corresponding to the time required to complete the development of all stages from egg-laying to the end of the pupal stage (i.e., egg, larva and pupa) at a constant temperature T (Figure 2). It accounts for inter-individual variation in development rates. For each individual i, the development time of each life stage j was computed as the inverse of the individual development rate $r_{ij}(T)$, and the time from egg-laying to imago stage $d_i(T)$ was computed as the sum of the development time of the three life stages.

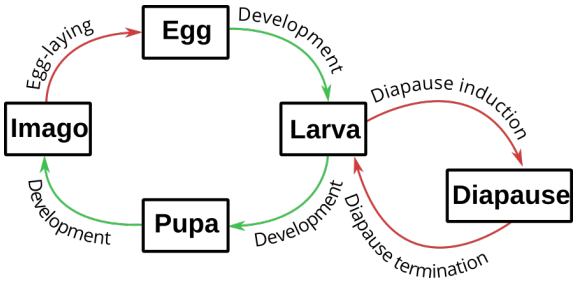


Figure 2. Schematic representation of the life cycle of the four maize stemborers we focused on in this study (*Chilo partellus*, *Busseola fusca*, *Sesamia nonagrioides*, *Ostrinia nubilalis*). The four species are Lepidoptera with a holometabolous development in four stages (egg, larva, pupa and imago). The number of generations per year varies between species and between populations of each species. We focused on the development of immature stages of a theoretical generation with no assumptions about its start date, corresponding to egg-laying. We made the assumption that all eggs were laid on the same date and simulated the development of individuals from egg to imago (in green) at different constant temperatures. The four species present an obligatory or facultative diapause that we did not include in the simulation study. The processes between each life stage are shown with arrows. The processes that were modeled in this work are shown in green, and those that were ignored are shown in red.

Several methods have been proposed to account for variance in development rates [88–90]. Here, we made the assumption that the development rate $r_{ij}(T)$ followed a normal distribution with a mean equal to the development rate $\tau_j(T)$ given by the TPC of each life stage j, and a standard deviation proportional to the mean [88], using a constant coefficient of variation cv. In the absence of data on the variance of development rates for all the species considered in this study, we assigned the value $cv = 0.15$ based on results on *Anthonomus grandis*

(Coleoptera: Curculionidae) and *Pseudatomoscelis seriatus* (Hemiptera: Miridae) [88]. A similar constant of coefficient of variation was also found for *Colaphellus bowringi* (Coleoptera: Chrysomelidae) [91]. The coefficient of variation cv was assumed constant for all three stages and all four species, so that $r_{ij}(T) \sim \mathcal{N}\left(\mu = \tau_j(T), \sigma = 0.15 \times \tau_j(T)\right)$. The values of development rate $r_{ij}(T)$ were drawn in the range $0 \leq r_{ij}(T) < \infty$ to avoid negative values [88], since development rate cannot be negative.

For each species, we simulated the time required to reach the imago stage for 5000 individuals, and we checked that this number allowed the mean estimates to be reproduced. We focused on the development of immature stages of a theoretical generation and made the assumption that all eggs were laid on the same date. We computed the mean development times together with the prediction interval at 95%, at every temperature between 0 °C and 50 °C. We then quantified the temperature thresholds above or below which complete development is unattainable for half the individuals. To do so, we computed the temperatures at which 50% of the individuals could not complete their development within a time period shorter than the growing season of the host plant (estimated to be 6 months or 182 days). This duration corresponds to the time between two dry seasons in sub-Saharan Africa, and to the time from spring to autumn in higher latitudes. We refer to these two metrics as $T50_{min}$ and $T50_{max}$. We also computed the development rate for the complete immature development as the inverse of the mean development time to complete the three life stages, for all temperatures between 0 °C and 50 °C. Next, we computed the maximum development rate for complete development which we noted as r_{max}. It has been reported that development time can only be accurately predicted using a high temporal resolution of temperatures fluctuations [92] and by summing rates predicted at each temporal step [16]. However, we focused on the development time of a hypothetical generation at a given constant temperature, so that we could assess the impact of climate warming on pest development with monthly temperatures predicted by GCMs.

In each region and for each GCM projection, we predicted the average development rate of the species for each month, and divided this value by the maximum development rate of the species, giving a new metric noted as r/r_{max}, which corresponds to the fraction of maximal development reached at a given temperature. Thus, the closer the temperature is to T_{opt}, the closer this metric is to 1. When temperatures predicted null development rates for one of the three life stages, the metric was equal to 0. For each month and each GCM projection we computed the difference between the r/r_{max} predicted with future temperatures and the same metric predicted with current temperatures. The resulting value, which we refer to as the r/r_{max} difference, corresponded to a value between -1 and 1 (or -100% and +100%), and quantified the positive or negative impacts of warming temperatures on species development. For each month of the year, we computed the mean r/r_{max} difference computed for all GCM projections.

3. Results

3.1. Thermal Performance Curves

We observed differences in the estimated values of critical thresholds between the life stages of each species and between species, specifically in high temperatures. We observed higher values of CT_{max} for the egg and larval stages of *O. nubilalis* and *S. nonagrioides* than of *C. partellus* and *B. fusca* (Figures 3 and 4). However, these differences must be interpreted in light of the precision of estimates, which was generally low. Notably, standard errors of CT_{max} estimates were high (Table 3; Figure 4), especially for the larval stage of *O. nubilalis* ($CT_{max} = 44.2 \pm 6.0$) and the egg stage of *S. nonagrioides* ($CT_{max} = 46.7 \pm 5.0$). For the four species and the three life stages, optimal temperature for development varied from 27.7 °C for the larval stage of *B. fusca* to 35.0 °C for the larval stage of *O. nubilalis*.

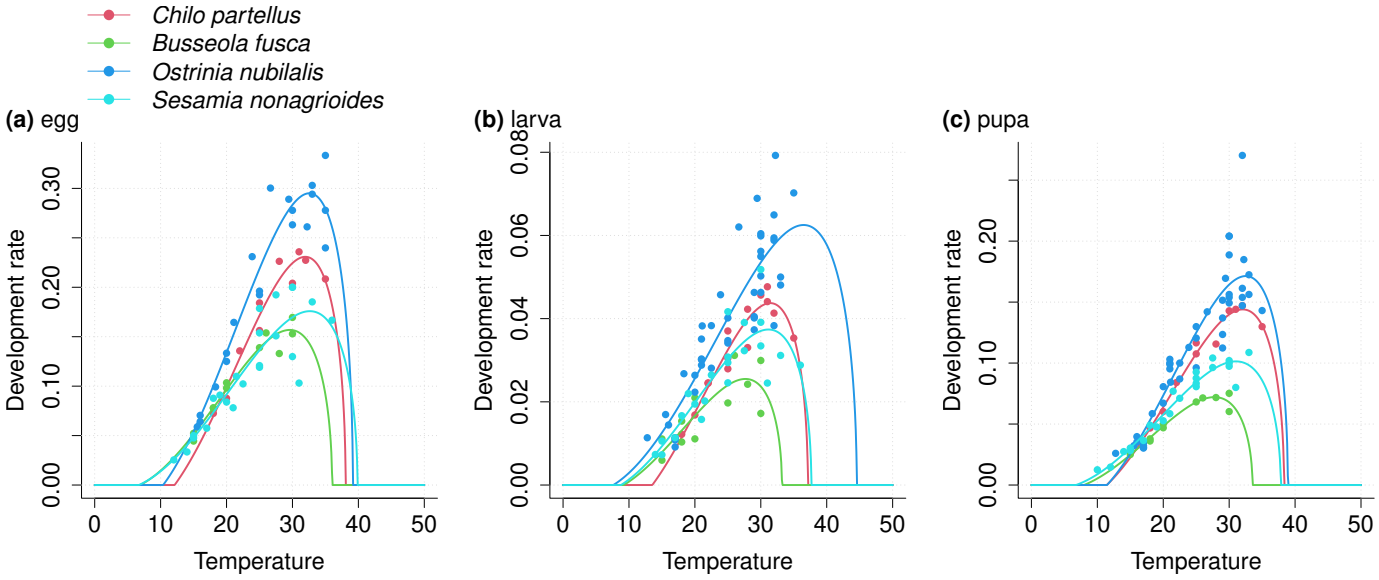


Figure 3. Thermal performance curves for (**a**) egg, (**b**) larva and (**c**) pupa life stages of *Chilo partellus*, *Busseola fusca*, *Ostrinia nubilalis*, and *Sesamia nonagrioides*. Development rate as a function of temperature is shown. Development rate is defined as the inverse of development time and quantifies the fraction of development time accomplished per day at a given temperature. For each species and each life stage, we extracted mean development times measured at different constant temperatures from other studies (see Table 1). We computed the inverse and pooled the extracted data from different studies for each species and each life stage. Then, eleven non-linear models were fitted to the pooled experimental data using the non-linear least squares method, and one model was selected based on statistical and biological criteria, for each species and each life stage.

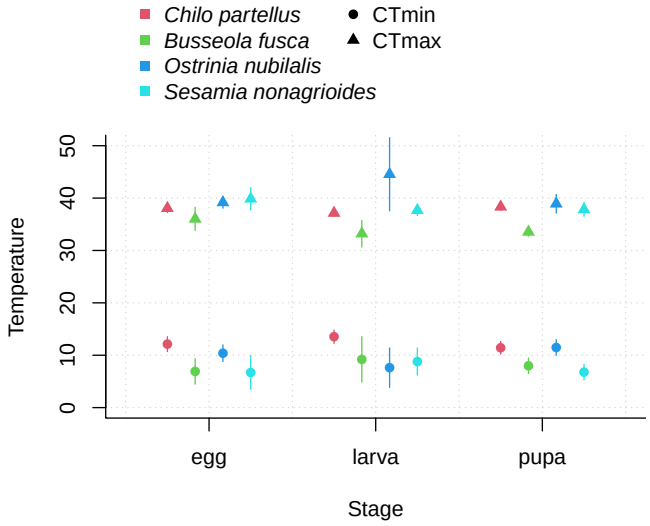


Figure 4. Estimated critical threshold values (±Standard Errors) for egg, larva and pupa stage of *Chilo partellus*, *Busseola fusca*, *Ostrinia nubilalis*, and *Sesamia nonagrioides*.

3.2. Impact of Temperature on Development Time

Using the selected models, we predicted the complete development time of 5000 individuals for each of the four species, at all temperatures between 0 °C and 50 °C. Development time as a function of temperature varied between the four species (Figure 5). The temperature thresholds above or below which 50% of the individuals could not complete their development within 182 days ($T50_{min}$ and $T50_{max}$) and consequently the thermal range ($T50_{max} - T50_{min}$) varied between the four species. *B. fusca* had the narrowest thermal range ($T50_{min} = 15.2$ °C ; $T50_{max} = 33.0$ °C) followed by *C. partellus* ($T50_{min} = 16.6$ °C;

$T50_{max}$ = 37.1 °C). *S. nonagrioides* and *O. nubilalis* had the two greatest thermal ranges, with, respectively, $T50_{min}$ equal to 14.4 °C and 14.0 °C, and $T50_{max}$ equal to 37.6 °C and 38.9 °C.

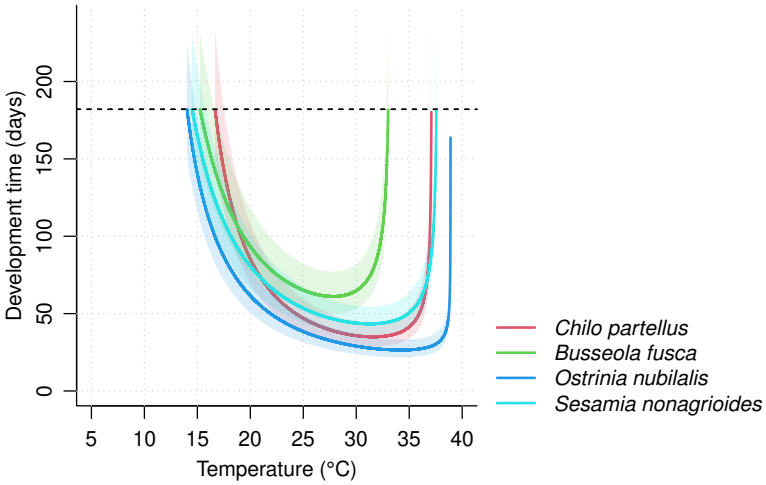


Figure 5. Impact of temperature on the total development time of *Chilo partellus*, *Busseola fusca*, *Ostrinia nubilalis*, and *Sesamia nonagrioides*. The development time was predicted for 5000 individuals by summing the inverse of development rates of each life stage. The development rates were drawn in a normal distribution with $\mu = \tau_j(T)$ and $\sigma = 0.15 * \tau_j(T)$, where $\tau_j(T)$ is the development rate predicted by the TPC of each life stage j. Mean development times as a function of temperature for the four species are represented. The 95% prediction interval is shown in transparency. The dashed line represents the 182-day limit for median development times that we fixed for characterizing the minimal and maximal temperature thresholds of each species.

3.3. Impacts of Warming Temperatures

In south-east Africa, where *C. partellus* and *B. fusca* are found, the two species will be confronted with higher monthly temperatures than in current conditions, leading to both increased and decreased development rates depending on the species and temperature predictions. For *C. partellus*, the mean value of r/r_{max} differences across GCMs predictions varied from 6.2% to 7.6% between months under SSP1-2.6, and from 20.8% to 27.2% under SSP5-8.5 (Figure 6a). The r/r_{max} differences under SSP5-8.5 were always greater than under SSP1-2.6 for all GCMs across the year. For *B. fusca*, the mean r/r_{max} difference varied between months and was not always greater under SSP5-8.5 than under SSP1-2.6. Especially in February, March, and April, during the rainy season when maize is grown and the species is expected to develop, the development rate could decrease relatively to current conditions depending on the GCM predictions (Figure 6b). Six GCMs predict under SSP5-8.5 that monthly temperatures could be higher than the optimal temperature of *B. fusca* (Figure 6b), leading to a prediction of the average development rate lower than the average development rate predicted with current temperatures.

In north-east America, *O. nubilalis* will be confronted with higher temperatures than today, leading to increases in development rate during the maize growing season, with a greater extent under SSP5-8.5 (from 13.8% in April to 30.9% in September) than under SSP1-2.6 (from 2.3% in April to 9.2% in August) (Figure 6c). All GCM projections predict increases in temperature within the linear zone of the species TPC, which lead to greater average development rates (Figure 6c). Although the species is expected to be in diapause during October and November, we observed that warming temperatures resulted in the prediction of a positive development rate, while in current conditions the predicted average development rate was null.

In the Mediterranean region where *S. nonagrioides* is found, the mean of the differences in r/r_{max} under current and future conditions predicted under SSP5-8.5 is always positive over the maize growing season, and varied from 3.5% in July to 28.8% in May (Figure 6d).

However, for 8 of the 32 GCM projections, July and August temperatures should be above the T_{opt} of the species, leading to a decrease in the development rate compared to the current situation. Notably, the model MIROC6 [93] predicts temperatures above *S. nonagrioides* CT_{max} in July and August, leading to a null average development rate (Figure 6d). Under SSP1-2.6, a similar pattern is observed between monthly predictions, with a slightly lower mean difference during July and August, respectively, 6% and 6.7%, compared to other months of the growing season with mean differences that varied from 9.1% in May to 9.4% in September, excluding April with 6.9% (Figure 6d). Under SSP1-2.6 the interquartile range in July and August did not overlap 0, as opposed to SSP5-8.5, under which the impact on development remains uncertain (Figure 6d).

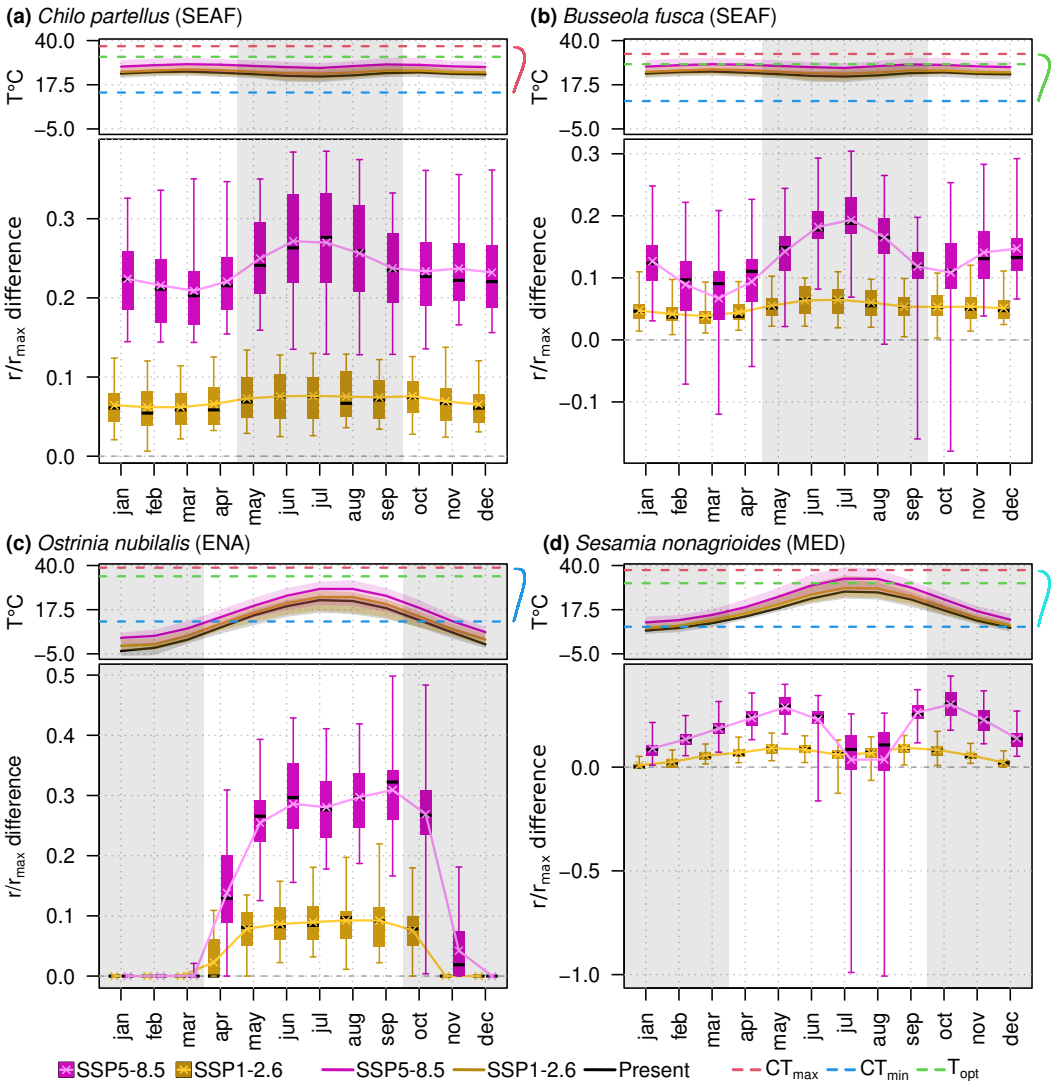


Figure 6. Influence of global warming on the development of (**a**) *Chilo partellus*, (**b**) *Busseola fusca*, (**c**) *Ostrinia nubilalis*, and (**d**) *Sesamia nonagrioides*. For each species, we predicted average development rates using mean monthly temperatures predicted by multiple Global Circulation Models (GCM) under current conditions (N = 35), and two future scenarios, SSP1-2.6 (N = 32) and SSP5-8.5 (N = 34), averaged over the region of reference where the species is present (*C. partellus* and *B. fusca*: South-Eastern Africa, SEAF; *O. nubilalis*: East-North America, ENA; *S. nonagrioides*: Mediterranean region, MED). For each GCM, we averaged the monthly temperatures over 1990–2014 to represent current conditions, and 2081–2100 for future conditions. Monthly temperatures for each scenario are represented in the upper part, together with the area between minimal and maximal temperatures in transparency, and the species' total development CT_{min} (blue dashed line), T_{opt} (green dashed line), CT_{max} (red dashed line), and the development rate as a function of temperature in the right-hand part.

The predicted development rate divided by the maximal development rate of the species, noted r/r_{max}, was computed for all temperature predictions, and the difference between the value predicted in each future scenario and the value predicted in current conditions is represented as a function of the months of the year in the lower part. The mean differences are shown with with pink/yellow crosses and solid lines. The value where no difference is observed in r/r_{max} between current temperatures and future temperatures, i.e., 0, is represented as a gray dashed line. Values above this line translate into an increase in development rate in the future in comparison with current conditions, and inversely the values below 0 represent a decrease in development rate in the future. Gray areas correspond to periods of the year when the species are not expected to develop, i.e., the dry season in tropical regions where (**a**) *C. partellus* and (**b**) *B. fusca* are found, and autumn and winter in temperate regions where (**c**) *O. nubilalis* and (**d**) *S. nonagrioides* are found. The whiskers of the boxplots represent the minimal and maximal values.

4. Discussion

To predict the immature development time of four maize stemborers, we adjusted mathematical models to relate development rate and temperature for each life stage of each species, using nonlinear regressions on aggregated average development rate data measured at constant temperatures extracted from the literature. We estimated higher CT_{max} values for the egg and larval stages of *O. nubilalis* and *S. nonagrioides*, resulting in larger thermal ranges. This is in line with previous studies that have established a relationship between latitude and thermal range, explained by the fact that species at higher latitudes are confronted with wider thermal variations [33]. In this study, the two species with greater thermal range are found at higher latitudes, i.e., *S. nonagrioides* and *O. nubilalis* [42,43], while *C. partellus* and *B. fusca* are found exclusively in the tropical regions of sub-Saharan Africa [44]. However, the standard errors of parameter estimates characterizing the TPC of each life stage showed that uncertainty remains, particularly for the larval stage of *O. nubilalis*, for which the standard error of the CT_{max} estimate was the greatest, due to the lack of experimental data in higher temperatures. In addition, this parameter is likely to be overestimated, as a modeling study on the development rate of *O. nubilalis* found a lower value for CT_{max} (40.9 ± 0.2 °C, [94]) using a model from [95].

Using temperature projections from an ensemble of GCMs, we found that warming temperatures could negatively affect *S. nonagrioides* development time. Maximum daily temperature will be greater than the mean monthly temperature, so that the negative impact on the development of *S. nonagrioides*, facing temperatures above their optimal temperatures, could be greater than those predicted, especially when the frequency and intensity of heatwaves are projected to increase most [81]. Our results suggested a similar negative effect on development time for *B. fusca*, as temperature projected under SSP5-8.5 may overlap its optimal temperature for development. In contrast, a modeling study on *B. fusca* spatio-temporal dynamics under global warming predicted an increase in the number of generations [96]. However, temperature projections for the year 2055 were used [96], while we used projections for the period 2080–2100, suggesting that the species may benefit from temperature warming in the medium term but that its developmental time may be negatively affected in the long term. For the two other species, mean temperatures are always found in a range lower than the optimal temperature, where development rate increases linearly with temperature, suggesting a positive effect on development rate proportional to the increase in temperature. These results are in accordance with other findings on the future spatio-temporal dynamics of *C. partellus* and *O. nubilalis* [25,96]. However, habitat temperatures of ectotherms are generally found in suboptimal temperatures [37], suggesting that increases in mean temperatures closer to the optimal temperature could lead to daily fluctuations in ranges where development rates temporarily decrease.

Despite the expectation that tropical species would be more vulnerable to climate [32], we did not find clear evidence to support this result based on the four species. In South-East Africa, *B. fusca* could be more vulnerable than *C. partellus*, as temperatures may rise above its optimal temperature. Yet, the two species currently live at different altitudes [54],

and while *B. fusca* is usually found in higher altitudes with wetter and colder conditions, *C. partellus* is found in lower altitudes with a drier and hotter environment. The spatial scale that was used for characterizing the habitat temperatures of the species could not allow us to take into account such differences in the microclimates of the species. As with *B. fusca*, *S. nonagrioides* is expected to be more vulnerable in the Mediterranean region than *O. nubilalis* in the North-East America region. However, both regions are currently characterized by different climatic conditions, as the Mediterranean region has a drier and hotter climate than the North-East America region. As a consequence, the habitat temperatures in the Mediterranean region are currently closer to *S. nonagrioides*' optimal temperature than it is the case for *O. nubilis* in North-East America, which explains the higher vulnerability of *S. nonagrioides*. In addition, on the scale of the Mediterranean region, there are differences in climatic conditions between the north and south of the region, and changes are expected to differ along this gradient [97], which are not accounted for using temperatures averaged over the entire region. Still, the geographical range of *S. nonagrioides* could expand to northern latitudes [98], and our results on temperature-dependent development time suggest that the temperature conditions in the Mediterranean region may be disadvantageous in the future, which could provide additional evidence for the expected shift in geographical range. Over the Mediterranean region, however, it has been acknowledged that GCMs can predict more warming in summer than regional circulation models [99], so the negative impacts on *S. nonagrioides*' development may be lower than we predicted. In addition, the four species spend most of their development time as larvae, tunneling through maize stems, where temperatures may depart from near-surface air temperature. The spatial resolution of temperature projections limits the interpretation of the impact of higher temperatures on pest development, bearing in mind that temperature conditions can differ vastly even on the scale of a plant leaf [100]. Further knowledge about temperature variations on the scale of an insect are needed to better understand the impact of global warming [101]. In the case of a maize field, temperatures could differ outside and inside the field, as maize plants provide shade [101], but also outside and inside a stem, since stems could act as an insulator. It is unclear whether temperatures experienced by stemborer larvae are lower than those measured and predicted for near-surface air, which would imply lower impact on pest development than those we predicted.

Our approach using physiological rates to assess the impact of temperature warming ignores several mechanisms that could buffer the impact of climate change. The complexity of microclimatic mosaics results in microhabitats that could either buffer or magnify the impact [101], and changes in areas of repartition could allow species to develop in favorable conditions, e.g., the shift to northern latitudes of *S. nonagrioides* [98] or the competitive displacement to higher altitudes of *B. fusca* by *C. partellus* [53]. In addition, we observed that *S. nonagrioides*' development in July and August could be affected, while being accelerated in earlier months, suggesting that the temporal dynamics might shift compared to current observations, as reported for other Lepidoptera species (e.g., [12]). Furthermore, we ignored possible changes in agricultural practices and the potential impact of climate change on maize cultivation, which could indirectly influence pest development [102–104]. Finally, our modeling approach ignores several other traits, such as mortality, which is also temperature-dependent [14], as well as diapause induction and termination, which could be modified through changes in winter conditions in temperate regions, with a complex impact on the rest of the life cycle [105].

To implement inter-individual variation in the simulation study, we made the assumption that the coefficient of variation was independent from temperature. However, this assumption may have limitations when mortality at high and low temperatures reduces variability [88] or when diapause is induced by a certain temperature threshold in all individuals, leading to a reduced variance in development times (e.g., [106,107]). If our assumption that inter-individual variance is proportional to the mean development rate at a constant temperature is true, we can expect larger variances in low and high

temperatures, suggesting that individuals with the lowest development times in these temperatures would have an evolutive advantage over others. It has been reported that extreme temperatures influence the evolution of insects' thermal tolerance [108], so that evolutive adaptations could buffer the negative impact of climate change, as discussed for other ectotherms, such as amphibians and reptiles [109]. However, the general lack of knowledge about the inter-individual variability of development times in insects led us to make restrictive assumptions [88].

Despite the limits of our approach, we observed that the development time of maize pests may be altered depending on the regions considered, the species' response to temperature, and the climatic scenario for the future. While our results may not be generalized to other pest species, the methodological approach using temperature-dependent developmental rate models could be extended to other species, given the abundance of experimental data published in the literature [23]. If overall greater damage to crops is expected with temperature increases [4], here we found by focusing on the temperature-dependent development of four major maize stem borers that two of these species could face temperatures above their optimal temperature for development, suggesting a negative impact on development time. If *O. nubilalis* and *C. partellus* will most probably benefit from higher temperatures in their respective regions, the positive impact on *S. nonagrioides* and *B. fusca* is more uncertain. Pest responses to global warming differ depending on the observed traits [7]. Here, we focused on development time and found contrasting responses between species, given the complex nature of the nonlinear development response to temperature of the species studied. In addition, we used temperature projections from an ensemble of GCMs under two greenhouse gas emission scenarios, revealing the uncertain impact on development time given the uncertainty of possible temperature changes. Still, warming temperatures will have an impact on the development time of stemborers, and consequently lead to changes in their spatio-temporal dynamics. These changes will directly impact damage to maize crops and suggest that changes may be required in farming practices for maize cultivation.

Author Contributions: Conceptualization, F.R., J.L. and B.R.; methodology, B.R., J.L. and F.R.; software, B.R. and F.R.; validation, B.R., J.L. and F.R.; formal analysis, B.R., J.L. and F.R.; investigation, B.R.; resources, F.R.; data curation, B.R.; writing—original draft preparation, B.R.; writing—review and editing, B.R., F.R., J.L. and P.-A.C.; visualization, B.R., J.L. and F.R.; supervision, F.R.; project administration, F.R.; funding acquisition, F.R. All authors have read and agreed to the published version of the manuscript.

Funding: This work has been carried out within the framework of the ANR-19-CE32-0001 PI2P project supported by the French National Research Agency (ANR). The PI2P project is part of the PRIMA program supported by the European Union.

Institutional Review Board Statement: Not applicable.

Informed Consent Statement: Not applicable.

Data Availability Statement: Publicly available datasets were analyzed in this study. All results of this study can be reproduced using the Github repository (https://github.com/bapt-regnier/stemBorerCC, accessed on 2 December 2022) under a GPL v3 licence. The scripts on this repository use R version 4.2.1 and the targets package version 0.13.5 to ensure reproducibility.

Conflicts of Interest: The authors declare no conflict of interest. The funders had no role in the design of the study; in the collection, analyses, or interpretation of data; in the writing of the manuscript; or in the decision to publish the results.

References

1. Lister, B.C.; Garcia, A. Climate-driven declines in arthropod abundance restructure a rainforest food web. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **2018**, *115*, E10397–E10406. [CrossRef] [PubMed]
2. Sánchez-Bayo, F.; Wyckhuys, K.A. Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biol. Conserv.* **2019**, *232*, 8–27. [CrossRef]
3. Seibold, S.; Gossner, M.M.; Simons, N.K.; Blüthgen, N.; Müller, J.; Ambarlı, D.; Ammer, C.; Bauhus, J.; Fischer, M.; Habel, J.C.; et al. Arthropod decline in grasslands and forests is associated with landscape-level drivers. *Nature* **2019**, *574*, 671–674. [CrossRef] [PubMed]
4. Deutsch, C.A.; Tewksbury, J.J.; Tigchelaar, M.; Battisti, D.S.; Merrill, S.C.; Huey, R.B.; Naylor, R.L. Increase in crop losses to insect pests in a warming climate. *Science* **2018**, *361*, 916–919. [CrossRef]
5. Wagner, D.L. Insect declines in the Anthropocene. *Annu. Rev. Entomol.* **2020**, *65*, 457–480. [CrossRef]
6. Haddad, N.M.; Crutsinger, G.M.; Gross, K.; Haarstad, J.; Tilman, D. Plant diversity and the stability of foodwebs. *Ecol. Lett.* **2011**, *14*, 42–46. [CrossRef]
7. Lehmann, P.; Ammunét, T.; Barton, M.; Battisti, A.; Eigenbrode, S.D.; Jepsen, J.U.; Kalinkat, G.; Neuvonen, S.; Niemelä, P.; Terblanche, J.S.; et al. Complex responses of global insect pests to climate warming. *Front. Ecol. Environ.* **2020**, *18*, 141–150. [CrossRef]
8. Kingsolver, J.G. Weather and the population dynamics of insects: Integrating physiological and population ecology. *Physiol. Zool.* **1989**, *62*, 314–334.
9. Chown, S.; Nicolson, S.W. *Insect Physiological Ecology: Mechanisms and Patterns*; Oxford University Press: Oxford, NY, USA, 2004.
10. Robinet, C.; Roques, A. Direct impacts of recent climate warming on insect populations. *Integr. Zool.* **2010**, *5*, 132–142. [CrossRef]
11. Pollard, C.P.; Griffin, C.T.; Andrade Moral, R.d.; Duffy, C.; Chuche, J.; Gaffney, M.T.; Fealy, R.M.; Fealy, R. phenModel: A temperature-dependent phenology/voltinism model for a herbivorous insect incorporating facultative diapause and budburst. *Ecol. Model.* **2020**, *416*, 108910. [CrossRef]
12. Roy, D.B.; Sparks, T.H. Phenology of British butterflies and climate change. *Glob. Chang. Biol.* **2000**, *6*, 407–416. [CrossRef]
13. Eizaguirre, M.; López, C.; Asín, L.; Albajes, R. Thermoperiodism, photoperiodism and sensitive stage in the diapause induction of *Sesamia nonagrioides* (Lepidoptera: Noctuidae). *J. Insect Physiol.* **1994**, *40*, 113–119. [CrossRef]
14. Angilletta, M.J., Jr. *Thermal Adaptation*; Oxford University Press: Oxford, NY, USA, 2009. [CrossRef]
15. Huey, R.B.; Stevenson, R. Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: A discussion of approaches. *Am. Zool.* **1979**, *19*, 357–366. [CrossRef]
16. Shi, P.J.; Fan, M.L.; Reddy, G.V.P. Comparison of thermal performance equations in describing temperature-dependent developmental rates of insects: (III) Phenological applications. *Ann. Entomol. Soc. Am.* **2017**, *110*, 558–564. [CrossRef]
17. Campbell, A.; Frazer, B.D.; Gilbert, N.; Gutierrez, A.P.; Mackauer, M. Temperature requirements of some aphids and their parasites. *J. Appl. Ecol.* **1974**, *11*, 431. [CrossRef]
18. Harcourt, D.G.; Yee, J.M. Polynomial algorithm for predicting the duration of insect life stages. *Environ. Entomol.* **1982**, *11*, 581–584. [CrossRef]
19. Hilbert, D.W.; Logan, J.A. Empirical model of nymphal development for the migratory grasshopper, *Melanoplus sanguinipes* (Orthoptera: Acrididae). *Environ. Entomol.* **1983**, *12*, 1–5. [CrossRef]
20. Damos, P.; Savopoulou-Soultani, M. Temperature-driven models for insect development and vital thermal requirements. *Psyche* **2012**, *2012*, 123405. [CrossRef]
21. Shi, P.J.; Reddy, G.V.P.; Chen, L.; Ge, F. Comparison of thermal performance equations in describing temperature-dependent developmental rates of insects: (I) Empirical models. *Ann. Entomol. Soc. Am.* **2015**, *109*, 211–215. [CrossRef]
22. Shi, P.J.; Reddy, G.V.P.; Chen, L.; Ge, F. Comparison of thermal performance equations in describing temperature-dependent developmental rates of insects: (II) Two Thermodynamic models. *Ann. Entomol. Soc. Am.* **2016**, *110*, 113–120. [CrossRef]
23. Rebaudo, F.; Rabhi, V.B. Modeling temperature-dependent development rate and phenology in insects: Review of major developments, challenges, and future directions. *Entomol. Exp. Appl.* **2018**, *166*, 607–617. [CrossRef]
24. Glatz, J.; du Plessis, H.; Van den Berg, J. The effect of temperature on the development and reproduction of *Busseola fusca* (Lepidoptera: Noctuidae). *Bull. Entomol. Res.* **2017**, *107*, 39–48. [CrossRef]
25. Gagnon, A.E.; Bourgeois, G.; Bourdages, L.; Grenier, P.; Blondlot, A. Impact of climate change on *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Crambidae) phenology and its implications on pest management: Impact of climate change on *O. nubilalis* phenology. *Agric. For. Entomol.* **2019**, *21*, 253–264. [CrossRef]
26. Delatte, H.; Gimonneau, G.; Triboire, A.; Fontenille, D. Influence of temperature on immature development, survival, longevity, fecundity, and gonotrophic cycles of *Aedes albopictus*, vector of chikungunya and dengue in the Indian Ocean. *J. Med. Entomol.* **2009**, *46*, 33–41. [CrossRef] [PubMed]
27. Kreppel, K.S.; Telfer, S.; Rajerison, M.; Morse, A.; Baylis, M. Effect of temperature and relative humidity on the development times and survival of *Synopsyllus fonquerniei* and *Xenopsylla cheopis*, the flea vectors of plague in Madagascar. *Parasites Vectors* **2016**, *9*, 82. [CrossRef] [PubMed]
28. Martín-Vega, D.; Díaz-Aranda, L.M.; Baz, A.; Cifrián, B. Effect of temperature on the survival and development of three forensically relevant Dermestes species (Coleoptera: Dermestidae). *J. Med. Entomol.* **2017**, *54*, 1140–1150. [CrossRef] [PubMed]

29. Eyring, V.; Bony, S.; Meehl, G.A.; Senior, C.A.; Stevens, B.; Stouffer, R.J.; Taylor, K.E. Overview of the Coupled Model Intercomparison Project Phase 6 (CMIP6) experimental design and organization. *Geosci. Model Dev.* **2016**, *9*, 1937–1958. [CrossRef]
30. Gilioli, G.; Sperandio, G.; Colturato, M.; Pasquali, S.; Gervasio, P.; Wilstermann, A.; Dominic, A.R.; Schrader, G. Non-linear physiological responses to climate change: The case of *Ceratitis capitata* distribution and abundance in Europe. *Biol. Invasions* **2022**, *24*, 261–279. [CrossRef]
31. Sinclair, B.J.; Marshall, K.E.; Sewell, M.A.; Levesque, D.L.; Willett, C.S.; Slotsbo, S.; Dong, Y.; Harley, C.D.G.; Marshall, D.J.; Helmuth, B.S.; et al. Can we predict ectotherm responses to climate change using thermal performance curves and body temperatures? *Ecol. Lett.* **2016**, *19*, 1372–1385. [CrossRef]
32. Deutsch, C.A.; Tewksbury, J.J.; Huey, R.B.; Sheldon, K.S.; Ghalambor, C.K.; Haak, D.C.; Martin, P.R. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **2008**, *105*, 6668–6672. [CrossRef]
33. Sunday, J.M.; Bates, A.E.; Kearney, M.R.; Colwell, R.K.; Dulvy, N.K.; Longino, J.T.; Huey, R.B. Thermal-safety margins and the necessity of thermoregulatory behavior across latitude and elevation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **2014**, *111*, 5610–5615. [CrossRef] [PubMed]
34. Addo-Bediako, A.; Chown, S.L.; Gaston, K.J. Thermal tolerance, climatic variability and latitude. *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B Biol. Sci.* **2000**, *267*, 739–745. [CrossRef] [PubMed]
35. Ghalambor, C.K. Are mountain passes higher in the tropics? janzen's hypothesis revisited. *Integr. Comp. Biol.* **2006**, *46*, 5–17. [CrossRef]
36. Johansson, F.; Orizaola, G.; Nilsson-Örtman, V. Temperate insects with narrow seasonal activity periods can be as vulnerable to climate change as tropical insect species. *Sci. Rep.* **2020**, *10*, 8822. [CrossRef]
37. Martin, T.L.; Huey, R.B. Why "suboptimal" is optimal: Jensen's inequality and ectotherm thermal preferences. *Am. Nat.* **2008**, *171*, E102–E118. [CrossRef] [PubMed]
38. Oerke, E.C. Crop losses to pests. *J. Agric. Sci.* **2006**, *144*, 31–43. [CrossRef]
39. Mailafiya, D.M.; Le Ru, B.P.; Kairu, E.W.; Calatayud, P.A.; Dupas, S. Species diversity of lepidopteran stem borer parasitoids in cultivated and natural habitats in Kenya. *J. Appl. Entomol.* **2009**, *133*, 416–429. [CrossRef]
40. De Groote, H. Maize Yield Losses from stemborers in Kenya. *Int. J. Trop. Insect Sci.* **2002**, *22*, 89–96. [CrossRef]
41. Meissle, M.; Mouron, P.; Musa, T.; Bigler, F.; Pons, X.; Vasileiadis, V.P.; Otto, S.; Antichi, D.; Kiss, J.; Pálinkás, Z.; et al. Pests, pesticide use and alternative options in European maize production: Current status and future prospects: Pest management in European maize production. *J. Appl. Entomol.* **2009**, *134*, 357–375. [CrossRef]
42. Calvin, D.D.; Higgins, R.A.; Knapp, M.C.; Poston, F.L.; Welch, S.M.; Showers, W.B.; Witkowski, J.F.; Mason, C.E.; Chiang, H.C.; Keaster, A.J. Similarities in developmental rates of geographically separate European corn borer (Lepidoptera: Pyralidae) populations. *Environ. Entomol.* **1991**, *20*, 441–449. [CrossRef]
43. Moyal, P.; Tokro, P.; Bayram, A.; Savopoulou-Soultani, M.; Conti, E.; Eizaguirre, M.; Le Rü, B.; Avand-Faghih, A.; Frérot, B.; Andreadis, S. Origin and taxonomic status of the Palearctic population of the stem borer *Sesamia nonagrioides* (Lefèbvre) (Lepidoptera: Noctuidae). *Biol. J. Linn. Soc.* **2011**, *103*, 904–922. [CrossRef]
44. Kfir, R.; Overholt, W.A.; Khan, Z.R.; Polaszek, A. Biology and management of economically important lepidopteran cereal stem borers in Africa. *Annu. Rev. Entomol.* **2002**, *47*, 701–731. [CrossRef] [PubMed]
45. CABI. *Invasive Species Compendium*; CAB International: Wallingford, UK, 2022.
46. Udayagiri, S.; Mason, C.E. Host plant constituents as oviposition stimulants for a generalist herbivore: European corn borer. *Entomol. Exp. Appl.* **1995**, *76*, 59–65. [CrossRef]
47. Willson, H.R. European corn borer, *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Pyralidae), on wheat. *Can. Entomol.* **1980**, *112*, 861–863. [CrossRef]
48. Savinelli, C.E.; Bacheler, J.S.; Bradley, J.R. Ovipositional preferences of the European Corn Borer (Lepidoptera: Pyralidae) for field corn and cotton under field cage conditions in North Carolina. *Environ. Entomol.* **1988**, *17*, 688–690. [CrossRef]
49. Le Rü, B.P.; Ong'amo, G.O.; Moyal, P.; Muchugu, E.; Ngala, L.; Musyoka, B.; Abdullah, Z.; Matama-Kauma, T.; Lada, V.Y.; Pallangyo, B.; et al. Geographic distribution and host plant ranges of East African noctuid stem borers. *Ann. Soc. Entomol. Fr.* **2006**, *42*, 353–361. [CrossRef]
50. Showers, W.B. Geographic variation of the diapause response in the European Corn Borer. In *Insect Life History Patterns: Habitat and Geographic Variation*; Proceedings in Life Sciences; Springer: New York, NY, USA, 1981.
51. Moyal, P. *Why Sesamia nonagrioides (Lefèbvre) (Lepidoptera: Noctuidae) Is a Pest Only in Portions of Its Geographic Range: The Influence of Climate*; Technical Report; IRD: Bondy, France, 2014.
52. Tams, W. New species of African Heterocera. *Entomologist* **1932**, *65*, 1241–1249.
53. Kfir, R. Competitive displacement of *Busseola fusca* (Lepidoptera: Noctuidae) by *Chilo partellus* (Lepidoptera: Pyralidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* **1997**, *90*, 619–624. [CrossRef]
54. Ong'amo, G.O.; Le Rü, B.P.; Dupas, S.; Moyal, P.; Calatayud, P.A.; Silvain, J.F. Distribution, pest status and agro-climatic preferences of lepidopteran stem borers of maize in Kenya. *Ann. Soc. Entomol. Fr.* **2006**, *42*, 171–177. [CrossRef]
55. Ofomata, V.C.; Overholt, W.A.; Egwuatu, R.I. Diapause termination of *Chilo partellus* (Swinhoe) and *Chilo orichalcociliellu* Strand (Lepidoptera: Pyralidae). *Int. J. Trop. Insect Sci.* **1999**, *19*, 187–191. [CrossRef]
56. Okuda, T. Factors inducing and terminating larval diapause in a stem borer, *Busseola fusca* in western Kenya. *Jpn. Agric. Res. Q.* **1991**, *25*, 47–54.

57. Andreadis, S.S.; Kagkelaris, N.K.; Eliopoulos, P.A.; Savopoulou-Soultani, M. Temperature-dependent development of *Sesamia nonagrioides*. *J. Pest Sci.* **2013**, *86*, 409–417. [CrossRef]
58. Fantinou, A.A.; Perdikis, D.C.; Chatzoglou, C.S. Development of immature stages of *Sesamia nonagrioides* (Lepidoptera: Noctuidae) under alternating and constant temperatures. *Environ. Entomol.* **2003**, *32*, 1337–1342. [CrossRef]
59. López, C.; Sans, A.; Asin, L.; EizaGuirre, M. Phenological model for *Sesamia nonagrioides* (Lepidoptera: Noctuidae). *Environ. Entomol.* **2001**, *30*, 23–30. [CrossRef]
60. Hilal, A. Etude du développement de *Sesamia nonagrioides* et établissement de modèles pour la prévision de ses populations dans la nature. *EPPO Bull.* **1981**, *11*, 107–112. [CrossRef]
61. Matteson, J.W.; Decker, G.C. Development of the European Corn Borer at controlled constant and variable temperatures. *J. Econ. Entomol.* **1965**, *58*, 344–349. [CrossRef]
62. Khadioli, N.; Tonnang, Z.; Muchugu, E.; Ong'amo, G.; Achia, T.; Kipchirchir, I.; Kroschel, J.; Le Ru, B. Effect of temperature on the phenology of *Chilo partellus* (Swinhoe) (Lepidoptera, Crambidae); simulation and visualization of the potential future distribution of *C. partellus* in Africa under warmer temperatures through the development of life-table parameters. *Bull. Entomol. Res.* **2014**, *104*, 809–822. [CrossRef]
63. Mbapila, J.C.; Overholt, W.A.; Kayumbo, H.Y. Comparative development and population growth of an exotic stemborer, *Chilo partellus* (Swinhoe), and an ecologically similar congener, *C. orichalcociliellus* (Strand) (Lepidoptera: Crambidae). *Int. J. Trop. Insect Sci.* **2002**, *22*, 21–27. [CrossRef]
64. Khadioli, N.; Tonnang, Z.; Ong'amo, G.; Achia, T.; Kipchirchir, I.; Kroschel, J.; Le Ru, B. Effect of temperature on the life history parameters of noctuid lepidopteran stem borers, *Busseola fusca* and *Sesamia calamistis*. *Ann. Appl. Biol.* **2014**, *165*, 373–386. [CrossRef]
65. Analytis, S. Über die relation zwischen biologischer entwicklung und temperatur bei phytopathogenen pilzen. *J. Phytopathol.* **1977**, *90*, 64–76. [CrossRef]
66. Ratkowsky, D.A.; Lowry, R.K.; McMeekin, T.A.; Stokes, A.N.; Chandler, R.E. Model for bacterial culture growth rate throughout the entire biokinetic temperature range. *J. Bacteriol.* **1983**, *154*, 1222. [CrossRef] [PubMed]
67. Yin, X. A nonlinear model for crop development as a function of temperature. *Agric. For. Meteorol.* **1995**, *77*, 1–16. [CrossRef]
68. Shi, P.J.; Chen, L.; Hui, C.; Grissino-Mayer, H.D. Capture the time when plants reach their maximum body size by using the beta sigmoid growth equation. *Ecol. Model.* **2016**, *320*, 177–181. [CrossRef]
69. Briere, J.F.; Pracros, P.; Le Roux, A.Y.; Pierre, J.S. A novel rate model of temperature-dependent development for arthropods. *Environ. Entomol.* **1999**, *28*, 22–29. [CrossRef]
70. Kontodimas, D.C.; Eliopoulos, P.A.; Stathas, G.J.; Economou, L.P. Comparative temperature-dependent development of *Nephus includens* (Kirsch) and *Nephus bisignatus* (Boheman) (Coleoptera: Coccinellidae)preying on *Planococcus citri* (Risso) (Homoptera: Pseudococcidae): Evaluation of a linear and various nonlinear models using specific criteria. *Environ. Entomol.* **2004**, *33*, 1–11. [CrossRef]
71. Shi, P.; Ge, F.; Sun, Y.; Chen, C. A simple model for describing the effect of temperature on insect developmental rate. *J. Asia-Pac. Entomol.* **2011**, *14*, 15–20. [CrossRef]
72. Régnière, J.; Powell, J.; Bentz, B.; Nealis, V. Effects of temperature on development, survival and reproduction of insects: Experimental design, data analysis and modeling. *J. Insect Physiol.* **2012**, *58*, 634–647. [CrossRef]
73. Levenberg, K. A method for the solution of certain non-linear problems in least squares. *Q. Appl. Math.* **1944**, *2*, 164–168. [CrossRef]
74. Marquardt, D.W. An algorithm for least-squares estimation of nonlinear parameters. *J. Soc. Ind. Appl. Math.* **1963**, *11*, 431–441. [CrossRef]
75. Régnier, B.; Legrand, J.; Rebaudo, F. Modeling temperature-dependent development rate in insects and implications of experimental design. *Environ. Entomol.* **2022**, *51*, 132–144. [CrossRef]
76. Akaike, H. A new look at the statistical model identification. *IEEE Trans. Autom. Control* **1974**, *19*, 716–723. [CrossRef]
77. Burnham, K.P.; Anderson, D.R.; Burnham, K.P. *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*, 2nd ed.; Springer: New York, NY, USA, 2002.
78. Sinclair, B.J.; Williams, C.M.; Terblanche, J.S. Variation in thermal performance among insect populations. *Physiol. Biochem. Zool.* **2012**, *85*, 594–606. [CrossRef] [PubMed]
79. Gutiérrez, J.; Jones, R.; Narisma, G.; Alves, L.; Amjad, M.; Gorodetskaya, I.; Grose, M.; Klutse, N.; Krakovska, S.; Li, J.; et al. 2021: Atlas. In *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*; Masson-Delmotte, V., Zhai, P., Pirani, A., Connors, S., Péan, C., Berger, S., Caud, N., Chen, Y., Goldfarb, L., Gomis, M., et al., Eds.; Cambridge University Press: Cambridge, UK, 2021. Available online: http://interactive-atlas.ipcc.ch/ (accessed on 11 October 2022).
80. Iturbide, M.; Fernández, J.; Gutiérrez, J.M.; Bedia, J.; Cimadevilla, E.; Díez-Sierra, J.; Manzanas, R.; Casanueva, A.; Baño-Medina, J.; Milovac, J.; et al. Repository supporting the implementation of FAIR principles in the IPCC-WGI Atlas. *Zenodo* **2021**. [CrossRef]
81. IPCC. *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*; Vol. In Press; Cambridge University Press: Cambridge, UK; New York, NY, USA, 2021. [CrossRef]

82. Iturbide, M.; Gutiérrez, J.M.; Alves, L.M.; Bedia, J.; Cerezo-Mota, R.; Cimadevilla, E.; Cofiño, A.S.; Di Luca, A.; Faria, S.H.; Gorodetskaya, I.V.; et al. An update of IPCC climate reference regions for subcontinental analysis of climate model data: Definition and aggregated datasets. *Earth Syst. Sci. Data* **2020**, *12*, 2959–2970. [CrossRef]
83. Vasseur, D.A.; DeLong, J.P.; Gilbert, B.; Greig, H.S.; Harley, C.D.G.; McCann, K.S.; Savage, V.; Tunney, T.D.; O'Connor, M.I. Increased temperature variation poses a greater risk to species than climate warming. *Proc. R. Soc. Biol. Sci.* **2014**, *281*, 20132612. [CrossRef]
84. Paaijmans, K.P.; Heinig, R.L.; Seliga, R.A.; Blanford, J.I.; Blanford, S.; Murdock, C.C.; Thomas, M.B. Temperature variation makes ectotherms more sensitive to climate change. *Glob. Chang. Biol.* **2013**, *19*, 2373–2380. [CrossRef]
85. R Core Team. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*; R Foundation for Statistical Computing: Vienna, Austria, 2022.
86. Rebaudo, F.; Struelens, Q.; Dangles, O. Modelling temperature-dependent development rate and phenology in arthropods: The devRate package for R. *Methods Ecol. Evol.* **2018**, *9*, 1144–1150. [CrossRef]
87. Landau, W. The targets R package: A dynamic Make-like function-oriented pipeline toolkit for reproducibility and high-performance computing. *J. Open Source Softw.* **2021**, *6*, 2959. [CrossRef]
88. Sharpe, P.J.; Curry, G.L.; DeMichele, D.W.; Cole, C.L. Distribution model of organism development times. *J. Theor. Biol.* **1977**, *66*, 21–38. [CrossRef]
89. Gilbert, E.; Powell, J.; Logan, J.; Bentz, B. Comparison of three models predicting developmental milestones given environmental and individual variation. *Bull. Math. Biol.* **2004**, *66*, 1821–1850. [CrossRef]
90. Yurk, B.P.; Powell, J.A. Modeling the effects of developmental variation on insect phenology. *Bull. Math. Biol.* **2010**, *72*, 1334–1360. [CrossRef] [PubMed]
91. Shi, P.; Ratkowsky, D.A.; Wang, N.; Li, Y.; Zhao, L.; Reddy, G.V.; Li, B.L. Comparison of five methods for parameter estimation under Taylor's power law. *Ecol. Complex.* **2017**, *32*, 121–130. [CrossRef]
92. Schmalensee, L.; Hulda Gunnarsdóttir, K.; Näslund, J.; Gotthard, K.; Lehmann, P. Thermal performance under constant temperatures can accurately predict insect development times across naturally variable microclimates. *Ecol. Lett.* **2021**, *24*, 1633–1645. [CrossRef] [PubMed]
93. Tatebe, H.; Ogura, T.; Nitta, T.; Komuro, Y.; Ogochi, K.; Takemura, T.; Sudo, K.; Sekiguchi, M.; Abe, M.; Saito, F.; et al. Description and basic evaluation of simulated mean state, internal variability, and climate sensitivity in MIROC6. *Geosci. Model Dev.* **2019**, *12*, 2727–2765. [CrossRef]
94. Got, B.; Piry, S.; Migeon, A.; Labatte, J.M. Comparison of different models for predicting development time of the European Corn Borer (Lepidoptera: Pyralidae). *Environ. Entomol.* **1997**, *26*, 46–60. [CrossRef]
95. Logan, J.A.; Wollkind, D.J.; Hoyt, S.C.; Tanigoshi, L.K. An analytic model for description of temperature dependent rate phenomena in arthropods. *Environ. Entomol.* **1976**, *5*, 1133–1140. [CrossRef]
96. Mwalusepo, S.; Tonnang, H.E.Z.; Massawe, E.S.; Okuku, G.O.; Khadioli, N.; Johansson, T.; Calatayud, P.A.; Le Ru, B.P. Predicting the impact of temperature change on the future distribution of maize stem borers and their natural enemies along East African mountain gradients using phenology models. *PLoS ONE* **2015**, *10*, e0130427. [CrossRef]
97. Lionello, P.; Scarascia, L. The relation of climate extremes with global warming in the Mediterranean region and its north versus south contrast. *Reg. Environ. Chang.* **2020**, *20*, 31. [CrossRef]
98. Maiorano, A.; Donatelli, M.; Fumagalli, D. Potential distribution and phenological development of the Mediterranean Corn Borer (*Sesamia nonagrioides*) under warming climate in Europe. *Int. Congr. Environ. Model. Softw.* **2012**, *324*.
99. Boé, J.; Somot, S.; Corre, L.; Nabat, P. Large discrepancies in summer climate change over Europe as projected by global and regional climate models: Causes and consequences. *Clim. Dyn.* **2020**, *54*, 2981–3002. [CrossRef]
100. Pincebourde, S.; Woods, H.A. Climate uncertainty on leaf surfaces: The biophysics of leaf microclimates and their consequences for leaf-dwelling organisms. *Funct. Ecol.* **2012**, *26*, 844–853. [CrossRef]
101. Pincebourde, S.; Woods, H.A. There is plenty of room at the bottom: Microclimates drive insect vulnerability to climate change. *Curr. Opin. Insect Sci.* **2020**, *41*, 63–70. [CrossRef] [PubMed]
102. Southworth, J.; Randolph, J.; Habeck, M.; Doering, O.; Pfeifer, R.; Rao, D.; Johnston, J. Consequences of future climate change and changing climate variability on maize yields in the midwestern United States. *Agric. Ecosyst. Environ.* **2000**, *82*, 139–158. [CrossRef]
103. Jones, P.G.; Thornton, P.K. The potential impacts of climate change on maize production in Africa and Latin America in 2055. *Glob. Environ. Chang.* **2003**, *13*, 51–59. [CrossRef]
104. Li, X.; Takahashi, T.; Suzuki, N.; Kaiser, H.M. The impact of climate change on maize yields in the United States and China. *Agric. Syst.* **2011**, *104*, 348–353. [CrossRef]
105. Marshall, K.E.; Gotthard, K.; Williams, C.M. Evolutionary impacts of winter climate change on insects. *Curr. Opin. Insect Sci.* **2020**, *41*, 54–62. [CrossRef]
106. Wall, C. Effect of temperature on embryonic development and diapause in *Chesias legatella* (Lepidoptera: Geometridae). *J. Zool.* **1974**, *172*, 147–168. [CrossRef]
107. Kimberling, D.N.; Miller, J.C. Effects of temperature on larval eclosion of the winter moth, *Operophtera brumata*. *Entomol. Exp. Appl.* **1988**, *47*, 249–254. [CrossRef]

108. Buckley, L.B.; Huey, R.B. How Extreme Temperatures Impact Organisms and the Evolution of their Thermal Tolerance. *Integr. Comp. Biol.* **2016**, *56*, 98–109. [CrossRef]
109. Urban, M.C.; Richardson, J.L.; Freidenfelds, N.A. Plasticity and genetic adaptation mediate amphibian and reptile responses to climate change. *Evol. Appl.* **2014**, *7*, 88–103. [CrossRef]

Disclaimer/Publisher's Note: The statements, opinions and data contained in all publications are solely those of the individual author(s) and contributor(s) and not of MDPI and/or the editor(s). MDPI and/or the editor(s) disclaim responsibility for any injury to people or property resulting from any ideas, methods, instructions or products referred to in the content.

3. Discussion du chapitre

Dans ce chapitre, nous nous sommes concentrés sur l'évaluation des impacts du réchauffement climatique sur le développement des foreurs de tige du maïs. A l'aide de modèles mathématiques décrivant la relation entre le taux de développement et la température, pour quatre foreurs de tige du maïs dans les régions tempérées et tropicales, nous avons évalué les impacts potentiels de différents scénarios de changement climatique sur le temps de développement. Ce travail a mené à la rédaction d'un article présenté dans la partie précédente, et des éléments de discussion de ces résultats sont présentés dans cette troisième partie.

3.1. Rôle des fluctuations des températures

Pour évaluer l'impact de l'augmentation des températures sur le développement des foreurs de tige, nous avons utilisé les températures mensuelles moyennes projetées par différents modèles du système climatique selon différents scénarios. L'échelle temporelle des projections de température que nous avons utilisées ne représente pas les fluctuations quotidiennes de la température. Bien qu'il y ait une augmentation des températures moyennes, nous n'avons aucune information sur l'augmentation des fluctuations de température qui pourraient également avoir un impact négatif sur le développement, comme expliqué dans la première partie de ce chapitre (Vasseur et al., 2014). Lorsque les températures moyennes pour les grandes échelles temporelles s'approchent de la température optimale, on peut s'attendre à ce que les températures à des échelles temporelles plus fines fluctuent dans une plage chevauchant la température optimale et s'approchant du seuil critique maximal, ce qui pourrait entraîner des temps de développement plus longs ou un développement nul, en plus du stress thermique néfaste à d'autres processus physiologiques (Ma et al., 2021). Il serait néanmoins intéressant de compléter cette approche avec des projections de températures permettant d'évaluer les changements dans la variance de celles-ci, afin de préciser les impacts estimés ici. Un sous-projet du projet CMIP6 (*Coupled Model Intercomparison Project*) a pour objectif de réduire la résolution des modèles du système climatique afin de permettre des prédictions plus fines, à la fois spatialement et temporellement (CORDEX pour *Coordinated Regional Climate Downscaling*

Experiment ; Eyring et al., 2016), et ces projections pourraient permettre d'évaluer les impacts des changements de la variance des températures sur le développement des foreurs de tige du maïs. Néanmoins, bien qu'une résolution temporelle plus élevée eût permis des prédictions plus fines, les températures moyennes mensuelles nous ont permis de tirer des conclusions générales sur l'impact du réchauffement des températures sur le développement des foreurs de tige.

Nos résultats sont limités aux foreurs de tige du maïs, ne permettant pas de tirer des conclusions plus générales sur les ravageurs des cultures, ou les insectes. Cependant, la littérature est riche en données sur le temps de développement en fonction de la température chez les insectes (Rebaudo & Rabhi, 2018), de telle façon que notre approche pourrait être élargie à de nombreuses autres espèces. De plus, considérant les limites évoquées dans le chapitre 1 sur la validité des seuils thermiques CT_{min} et CT_{max}, nous avons ici pu évaluer les impacts du réchauffement climatique en utilisant des métriques innovantes, telles que la fraction du taux de développement maximum. Néanmoins, nous avons observé dans ce deuxième chapitre également que la caractérisation de la courbe de performance thermique était incertaine dans les températures hautes, notamment pour *O. nubilalis*, pour laquelle nous avons estimé des valeurs de CT_{max} élevées en comparaison d'étude antérieure (p. ex., Got et al., 1997 ont estimé un CT_{max} égal à 40.9°C pour le stade larvaire, alors que nous avons estimé un CT_{max} égal à 44.2°C pour le même stade). Pour améliorer l'estimation du seuil thermique maximal, la caractérisation de la réponse à la température de cette espèce pourrait être complétée expérimentalement afin d'obtenir des données supplémentaires concernant la réponse des individus aux hautes températures.

Tout en considérant les limites de cette approche, nos résultats suggèrent que les temps de développement des foreurs de tige seront positivement ou négativement impactés selon les espèces et les scénarios de réchauffement climatique. Ces impacts entraîneront des changements des dynamiques spatio-temporelles des espèces. Ces changements auront un impact direct sur les dégâts causés aux cultures de maïs et suggèrent que des changements pourraient être nécessaires dans les pratiques agricoles pour la culture du maïs.

3.2. Impacts sur le temps de développement : quelles conséquences sur les dynamiques spatio-temporelles ?

Les résultats présentés dans la partie précédente montrent que les impacts du réchauffement climatique sur les espèces dépendent des scénarios d'émission de gaz à effet de serre, ainsi que des réponses de chaque espèce à la température. Nos résultats montrent que le développement d'*O. nubilalis* et *C. partellus* sera accéléré du fait des températures plus élevées dans leurs régions respectives, ce qui n'est pas le cas pour *S. nonagrioides* et *B. fusca*, selon les scénarios et les projections de températures. Les espèces tropicales sont généralement plus vulnérables au réchauffement climatique car leur température d'habitat est déjà proche de leur température optimale, et qu'au-delà de cette température la performance chute rapidement (Deutsch et al., 2008). Cependant, nos résultats montrent que ce n'est pas le cas pour les foreurs de tige car *C. partellus* est une espèce tropicale qui pourrait voir son temps de développement réduit du fait de l'augmentation des températures. Inversement, l'augmentation des températures dans la région méditerranéenne pourrait affecter négativement le temps de développement de *S. nonagrioides*. Enfin, nos résultats suggèrent qu'*O. nubilalis* va voir son temps de développement réduit du fait de l'augmentation des températures. Pour cette espèce, toutes les températures projetées se trouvent dans la zone linéaire de la relation entre le taux de développement et la température, suggérant que l'espèce verra son temps de développement réduire.

Cette approche de modélisation est limitée par plusieurs aspects et ne permet pas de prédire avec précision la dynamique temporelle des espèces. Par exemple, nous n'avons pas inclus la mortalité dans notre modèle, bien que celle-ci soit également dépendante de la température (Régnière et al., 2012a). Des modèles plus complexes de la dynamique spatio-temporelle des foreurs de tige peuvent permettre de réaliser des prédictions plus fines, cependant, malgré les limites de notre approche, nos résultats sont en accord avec des études antérieures sur ces espèces. Nous avons mis en évidence que le temps de développement de *S. nonagrioides* pourrait être réduit en été, tout en étant accéléré dans les mois précédents, suggérant que les dynamiques temporelles seraient modifiées par rapport aux observations actuelles. Ce résultat est en accord avec une étude antérieure montrant que les températures élevées prédites pour le bassin méditerranéen pourraient induire un stress néfaste aux populations dans cette région, ce qui n'est cependant pas observé dans les Balkans et en Turquie, ainsi qu'en Allemagne où l'espèce n'est pas présente à ce jour (Maiorano et al., 2012). Nous avons trouvé

pour *O. nubilalis* que le réchauffement des températures conduit à augmenter la plage temporelle où les températures permettent son développement. Bien que l'espèce soit censée être en diapause durant l'hiver, cela suggère que la phénologie pourrait être modifiée. Ce résultat est en accord avec les résultats de Gagnon et al., (2019), qui ont prédit que le premier vol des populations au Québec pourrait avoir lieu jusqu'à 15 jours plus tôt dans l'année. De plus, pour *S. nonagrioides*, il est attendu que son aire de répartition se déplace vers le Nord en réponse au réchauffement climatique (Maiorano et al., 2012). L'espèce est présente principalement dans le sud-ouest de la France, mais des individus ont été capturés et des dégâts rapportés jusque dans le sud de la Bretagne ces dernières années (d'agriculture de Bretagne, 2021). Nos résultats suggèrent que les températures dans la région méditerranéenne pourraient être néfastes à son développement d'ici 2100, notamment en été, ce qui constitue un élément de preuve supplémentaire pour le changement attendu de l'aire de répartition de cette espèce.

Pour *B. fusca*, une étude a montré que l'espèce pourrait bénéficier du réchauffement des températures, avec un plus grand nombre de générations par an, provoquant des dégâts aux cultures plus importants, notamment à haute altitude (Mwalusepo et al., 2015). Ces résultats contrastent avec nos prédictions, cependant l'étude a utilisé des projections de températures pour l'année 2055, ce qui suggère que l'espèce pourrait bénéficier du réchauffement climatique à moyen terme, mais voir son temps de développement allongé à long terme. Dans la même étude, des résultats similaires sont trouvés pour *C. partellus*, et contrairement à *B. fusca*, cette espèce pourrait voir son temps de développement accéléré à court comme à long terme. Les deux espèces sont en compétition au Kenya, ce qui serait la cause du déplacement des populations de *B. fusca* vers des altitudes plus élevées (Kfir, 1997). Mwalusepo et al. (2015) ont également prédit que l'aire de répartition de *C. partellus* pourrait se déplacer vers des altitudes plus élevées d'ici 2055 et nos résultats suggèrent ainsi qu'à long terme, *C. partellus* aurait un avantage compétitif par rapport à *B. fusca* avec des temps de développement plus courts.

Nos résultats montrent qu'un temps de développement généralement réduit est attendu, mais étant donné l'incertitude concernant les projections de températures et les scénarios possibles de réchauffement, et les différences de la relation entre le taux de développement et la température entre les espèces, il est possible que certaines, dont *S. nonagrioides* et *B. fusca*, voient leur temps de développement ralenti. Nos résultats ont permis de clarifier les changements à venir des temps de développement des foreurs de tige du maïs, malgré certaines

limites discutées dans la partie suivante.

Discussion générale

1. Synthèse des travaux : bilan et avancées

Dans le contexte de changements globaux et plus particulièrement de réchauffement climatique, l'évaluation des impacts des changements de température sur le devenir des insectes ravageurs des cultures est critique pour maintenir la sécurité alimentaire et pouvoir anticiper et adapter les pratiques agricoles. En particulier, le maïs étant une culture importante sous toutes les latitudes, il est nécessaire d'évaluer les impacts du réchauffement climatique sur les insectes foreurs de tige du maïs. Le premier objectif de cette thèse est de contribuer à améliorer la caractérisation de la relation entre température et développement, qui peut contribuer à l'évaluation de l'impact du réchauffement climatique sur les populations d'insectes. Le second objectif est de prédire les modifications du temps de développement des foreurs de tige du maïs dues au réchauffement climatique à travers une approche de modélisation de la relation entre le taux de développement et la température.

1.1. Caractérisation de la relation entre le taux de développement et la température

S'il existe de nombreuses études visant à établir la relation entre développement et température, les protocoles expérimentaux et les pratiques de modélisation sont hétérogènes, limitant la comparaison des résultats entre études. Peu d'informations sont disponibles concernant les impacts de différents plans expérimentaux sur la caractérisation de la relation entre le taux de développement et la température. De plus, le choix de modèle est généralement peu justifié (Quinn, 2017), de sorte qu'une méthode standardisée est nécessaire pour faciliter le processus de sélection de modèles pour les expérimentateurs. En réponse à ces limites, une étude de l'influence du plan expérimental sur l'ajustement de ces modèles par une approche de simulation, ainsi qu'une revue de la littérature pour établir des pratiques de modélisation communes et partagées a été réalisée. Les résultats suggèrent que l'incertitude sur l'estimation des paramètres d'un modèle de développement est principalement liée à l'effort d'élevage (nombre d'individus par température et nombre de températures) et la variance intra-populationnelle du temps de développement. Nos résultats suggèrent que les protocoles expé-

rimentaux peuvent être optimisés pour maximiser la précision des estimations des paramètres d'un modèle. Notamment pour un même nombre d'individus total, nous avons constaté qu'un nombre plus élevé de températures testées plutôt qu'une taille d'échantillon plus importante par température peut conduire à des estimations plus précises des paramètres du modèle. Cependant, nos résultats montrent que l'estimation du seuil critique maximal (CT_{max}) est généralement plus incertaine que l'estimation du seuil critique minimal (CT_{min}), et requiert en conséquence un effort expérimental plus important. L'estimation de CT_{max} pourrait néanmoins être facilitée par l'usage d'un plus grand nombre de températures proches de sa valeur, qui pourrait être préalablement estimée à l'aide d'expérimentations préliminaires. Par ailleurs, les simulations suggèrent que le choix du modèle mathématique est à considérer au cas par cas afin d'éviter les biais dans le calcul des seuils critiques, soulignant la nécessité de méthodes de sélection de modèle standardisées. En conséquence, nous avons présenté des lignes directrices pour la mise en place de protocoles expérimentaux, puis pour la sélection de modèles à l'aide de critères statistiques et de l'évaluation de la pertinence biologique des ajustements. Afin de faciliter la diffusion de ces méthodes de sélection de modèles, des outils ont été intégrés au sein d'un package R librement accessible, contribuant ainsi à une science ouverte et reproductible (Rebaudo & Régnier, 2022).

1.2. Évaluation des impacts du réchauffement climatique sur le temps de développement de foreurs de tige du maïs

Sur la base du cadre méthodologique développé dans le premier chapitre, nous avons cherché à évaluer les impacts du réchauffement climatique sur le développement de ravageurs du maïs. Le maïs est une céréale cultivée pour l'alimentation animale et humaine, et sa production est parmi les plus importantes dans la plupart des régions du monde. Parmi les ravageurs du maïs, les lépidoptères foreurs de tige contraignent fortement la production de maïs, et peuvent causer des pertes jusqu'à 73% des rendements (Mailafiya et al., 2009). Les larves se nourrissent des feuilles aux premiers stades puis creusent des tunnels et se nourrissent de la tige, des fleurs ou des épis. Les dégâts entraînent des pertes de rendement directes, ou indirectes en affaiblissant les plantes et en les rendant plus sensibles aux maladies et autres facteurs de stress. Des modèles de déve-

loppement en fonction de la température ont été utilisés, sur la base de données extraites de la littérature, pour quatre lépidoptères foreurs de tige du maïs localisés dans des habitats tempérés et tropicaux. Ces modèles ont permis de prédire les impacts de l'augmentation de la température sur les taux de développement de ces ravageurs, à l'aide de projections de températures issues de modèles climatiques sous différents scénarios de réchauffement. Tout en reconnaissant les limites de cette approche, nous avons constaté que le réchauffement des températures pourrait résulter en une baisse ou une augmentation des taux de développement, suggérant des ralentissements ou accélérations des temps de développement par rapport à ceux prédits pour les températures actuelles. Cet effet est notamment dépendant de la température optimale pour le développement de l'espèce et des scénarios de changement climatique. Les réponses attendues vont d'un développement nul à un développement 1,5 fois plus rapide que celui attendu avec les températures actuelles. Ces résultats suggèrent qu'à moyen terme, les espèces étudiées pourraient voir leur temps de développement réduit du fait du réchauffement climatique, ce qui contribuerait à un accroissement des populations de ravageurs. Cependant, ces résultats mettent en évidence qu'à long terme, le développement de certaines espèces pourrait être fortement ralenti voire nul, aussi bien dans les régions tropicales que dans les régions tempérées.

2. Rôle des fluctuations de température

2.1. Impacts des fluctuations de température sur le temps de développement

Pour quantifier la relation entre le taux de développement et la température, le protocole expérimental classique consiste à élever les individus à des températures constantes et à mesurer la durée de chaque stade de développement. Ensuite, ces données sont utilisées pour ajuster des modèles mathématiques représentant la relation entre taux de développement et température. C'est le protocole qui a été utilisé dans cette thèse, en utilisant des données extraites de la littérature pour sélectionner et ajuster des modèles mathématiques. Cependant, selon le climat de l'habitat, les fluctuations thermiques quotidiennes et saisonnières peuvent franchir ponctuellement les minimum et maximum thermiques critiques d'une espèce (Gibbs et al., 2003 ; Turnock & Fields, 2005). Plusieurs expérimentations en laboratoire montrent que le développement est possible malgré

des fluctuations de températures incluant ponctuellement des températures supérieures ou inférieures aux seuils thermiques (Danks, 2006 ; García-Ruiz et al., 2011 ; Colinet et al., 2015). Ces fluctuations provoquent généralement un retard du développement par rapport à un développement à une température optimale constante (García-Ruiz et al., 2011 ; Colinet et al., 2015), qui serait une conséquence des coûts associés aux dommages physiologiques provoqués par l'exposition à ces température froides et chaudes (Colinet et al., 2015). En revanche, les fluctuations de températures au sein de la plage de températures favorables au développement entraînent des réponses diverses, avec un développement accéléré, un développement plus lent, ou aucun changement (Kingsolver et al., 2009 ; Fischer et al., 2011 ; Colinet et al., 2015). Une raison pour expliquer cette diversité de réponses serait les différences de moyenne et d'amplitude des températures fluctuantes (Kingsolver et al., 2009). L'inégalité de Jensen prédit que la moyenne des taux de développement prédits pour une distribution donnée des températures est inégale au taux moyen prédit pour une température constante égale à la moyenne de la distribution. Ainsi, selon la position de la moyenne des températures par rapport au point d'inflexion des modèles de taux de développement, les taux prédits pour la moyenne des températures sont sur ou sous-estimés. La différence entre les taux prédits à température constante et fluctuante devrait dépendre de l'amplitude de la variation des températures. L'estimation du point d'inflexion des courbes de performance pourrait ainsi permettre de mieux évaluer les impacts du réchauffement climatique (Estay et al., 2014). Les fluctuations de températures conduisent à des différences des temps de développement, ce qui implique que les impacts du réchauffement climatique sur le temps de développement estimés dans cette thèse pour des températures constantes pourraient être à réévaluer, comme discuté dans la partie suivante.

2.2. Implications sur les estimations de l'impact du réchauffement climatique sur le temps de développement

Une étude a montré que le temps de développement de *S. nonagrioides* mesuré sous un régime avec des alternances jour/nuit de températures est différent du temps mesuré à température constante (Fantinou et al., 2003). Les individus ont été élevés à cinq températures constantes entre 20°C et 30°C, ainsi qu'à cinq régimes de températures alternantes (25 : 10, 27.5 : 12.5, 30 : 15, 32.5 : 17.5, et 35 :

20°C). Selon la moyenne des alternances de températures, l'étude montre que le temps de développement moyen est plus court ou plus long qu'à la température constante correspondant à la moyenne des deux températures alternantes (Fantinou et al., 2003), comme prédit par l'inégalité de Jensen. A la température constante la plus basse (20°C), le temps de développement est plus long qu'avec le régime alternant correspondant (25 : 10°C), tandis qu'à la température constante la plus haute (30°C), le temps de développement est plus court qu'avec le régime alternant correspondant (35 : 20°C). Selon la valeur des moyennes de températures projetées par les modèles climatiques, les impacts estimés dans cette thèse sur le taux de développement seraient surestimés ou sous-estimés, à une ampleur à quantifier. Par exemple, pour les espèces en zone tempérée, les températures au début de la saison de culture sont généralement faibles, mais selon l'amplitude des fluctuations quotidiennes de températures, les temps de développement pourraient être sous-estimés. A l'inverse, les températures en été étant plus élevées, les impacts prédits par la moyenne des températures pourraient être surestimés. Par exemple, nous avons trouvé pour *S. nonagrioides* que son développement en été pourrait être fortement ralenti voire stoppé, mais selon l'amplitude des variations de température, le temps de développement pourrait être moins diminué qu'attendu, dans une mesure à quantifier.

Les modèles de taux de développement des insectes ont fait l'objet d'une attention particulière en entomologie, puisqu'ils permettent de prédire le moment et la durée de l'émergence des insectes, la distribution, la dynamique des populations ou encore le voltinisme (Chuine & Régnière, 2017 ; Shi et al., 2017b). Le taux de développement représente la progression du développement d'un stade spécifique pour une unité de temps (Shi et al., 2017b). A l'aide de séries temporelles de température, il est possible de prédire un taux de développement à chaque pas de temps, jusqu'à l'achèvement du développement du stade considéré (Shi et al., 2017b). Récemment, une étude sur *Pieris napi* (Lepidoptera : Pieridae) a montré que les temps de développement moyens dans des conditions naturelles peuvent être prédits avec précision grâce à des modèles de taux de développement calibrés à des données obtenues dans des conditions de température constante, à condition que les résolutions spatiales et temporelles des mesures de température soient suffisamment précises pour caractériser les variations microclimatiques (Schmalensee et al., 2021). Les résultats de cette étude suggèrent que les fluctuations de température n'ont pas d'effet sur le taux de développement et qu'il peut être prédit pour une température constante à chaque pas de temps d'une série temporelle (Schmalensee et al., 2021), à condition que la résolution tempo-

relle reflète les fluctuations de température et permette ainsi de prédire les temps de développement au regard de l'inégalité de Jensen. Afin de clarifier le rôle des fluctuations de température sur le développement des foreurs de tige du maïs, des expérimentations complémentaires sont nécessaires.

2.3. Expérimentations complémentaires en cours

Afin de compléter ces résultats et ceux de Fantinou et al. (2003) sur *S. nonagrioides*, nous avons mis en place une expérimentation, toujours en cours, en utilisant un régime de fluctuations tout au long d'une journée, plutôt que des alternances jour/nuit. Cette expérimentation consiste à mesurer le temps de développement des larves de *S. nonagrioides* en conditions contrôlées à température constante et à température fluctuante, afin de comparer les observations avec le temps de développement moyen prédit à l'aide du modèle présenté dans le deuxième chapitre, dans le but de déterminer si les modèles construits à température constante sont valides pour simuler le développement des insectes dans des conditions de températures fluctuantes. Étant donné l'inégalité de Jensen et la courbe produite par ce modèle, nous nous attendons à mesurer un temps de développement plus long dans le régime de températures fluctuantes. Cette expérimentation nous permettra ainsi de déterminer si les prédictions du modèle à température constante et fluctuante sont valides. Nous pourrons également tester l'hypothèse selon laquelle les temps de développement moyens observés à température fluctuante ne sont pas égaux aux temps observés à température constante. Nous pourrons vérifier ainsi l'ampleur de cette différence, et si elle peut être prédite au regard de l'inégalité de Jensen. Ces résultats pourront permettre in fine de réévaluer les impacts du réchauffement climatique sur le développement de *S. nonagrioides* et des foreurs de tige du maïs.

Pour compléter nos résultats en laboratoire sur le rôle des fluctuations de température, nous avons mis en place le suivi de deux populations de ravageurs du maïs au Kenya (*B. fusca* et *C. partellus*) en utilisant des pièges phéromonaux. Les modèles du taux de développement en fonction de la température présentés dans le deuxième chapitre seront utilisés afin de prédire leur temps de développement dans différentes conditions environnementales le long d'un gradient altitudinal. En parallèle, des appareils permettant de mesurer les températures au champ ont été développés, afin d'obtenir des valeurs de température locales, toutes les quinze minutes (voir `https://pi2p.ird.fr`). Les données recueillies sur plusieurs sites présentant des conditions environnementales différentes nous

permettront de valider les prédictions du modèle pour différentes conditions de température, et de reproduire les résultats de Schmalensee et al. (2021) sur *P. napi*, afin de déterminer si leurs conclusions sur le rôle des fluctuations de température peuvent être étendues aux foreurs de tige du maïs. De plus, dans cette thèse, l'impact sur le taux de développement des foreurs de tige a été estimé pour la période 2080-2100, et nos résultats montrent que les températures moyennes mensuelles pourraient dépasser la température optimale de certaines espèces d'ici cette période. Nous pouvons cependant nous attendre à ce que les taux de développement augmentent à court et moyen terme. Par exemple, une étude de modélisation sur *B. fusca* montre des changements de la dynamique des populations au Kenya d'ici 2055, conduisant à des dégâts plus importants, du fait notamment d'une augmentation du nombre de générations (Mwalusepo et al., 2015). Les modèles de taux de développement peuvent a priori permettre de prédire les temps de développement en conditions naturelles, en intégrant les fluctuations quotidiennes des températures (Schmalensee et al., 2021), mais le suivi des populations est nécessaire afin de vérifier les prédictions des modèles, et de déterminer les changements de la dynamique des populations associés au réchauffement climatique (Yamamura et al., 2006). Le suivi mis en place ici permettra ainsi dans les années à venir de clarifier l'influence des fluctuations naturelles de température sur le développement des foreurs de tige, et de vérifier si les taux de développement prédits par les modèles augmenteront comme suggéré par les courbes de performance thermique.

3. Les impacts du réchauffement climatique sur les insectes ravageurs des cultures et leur gestion

3.1. Réponses des insectes ravageurs à l'augmentation des températures

Intégrer les relations entre des processus physiologiques comme le développement et la température constitue un apport important pour la compréhension de la dynamique des populations d'insectes ravageurs et la protection des cultures (Chuine & Régnière, 2017). Ce domaine de recherche, dans lequel s'inscrit cette thèse, permet de fournir des éléments pour la prévision des dynamiques de populations de ravageurs dans le cadre du réchauffement climatique (Kingsolver,

1989 ; Bale & Hayward, 2010). Il est attendu que les dégâts aux cultures augmentent du fait du réchauffement climatique, via les effets directs des températures plus élevées sur le métabolisme des insectes (Deutsch et al., 2018). Les insectes sont des animaux poïkilothermes et ont donc une capacité limitée pour maintenir leur métabolisme en réponse aux variations de la température ambiante. Différentes stratégies pour survivre dans des conditions thermiques stressantes ont évolué, de la résistance et la tolérance à la chaleur (González-Tokman et al., 2020) à la résistance et la tolérance au froid (Sinclair et al., 2003). Notamment, la diapause est une condition essentielle à la survie de nombreuses espèces pendant l'hiver dans les climats tempérés (Bale & Hayward, 2010). Pour les espèces multivoltines, la diapause est généralement facultative et déclenchée par des signaux environnementaux comme la photopériode (Tauber et al., 1986). Il est attendu que des températures plus élevées au moment de l'induction de la diapause par la photopériode réduisent l'induction et la durée de la diapause (Skendžić et al., 2021). Par exemple, pour *O. nubilalis*, la diapause est empêchée par les températures supérieures à 24°C, et par une durée de la journée supérieure à 14,5 heures (Mutchmor & Beckel, 1959). Ces deux facteurs induisant la diapause sont en interaction, et pour *O. nubilalis*, des températures supérieures à 17,5°C pendant 12h de nuit pourraient également empêcher l'induction de la diapause (Beck, 1982). Du fait de l'interaction entre la température et la photopériode et de l'augmentation des températures, l'induction et la terminaison de la diapause pourraient être perturbées. Bien que notre étude n'inclut pas ces mécanismes, les simulations pour *O. nubilalis* montrent que la période où les températures sont favorables au développement de l'espèce va augmenter, notamment en automne. Le rôle de la réponse saisonnière au photopériodisme est d'arrêter le développement et la reproduction et de préparer le métabolisme à la dormance hivernale, même si les conditions environnementales sont encore favorables (Bradshaw & Holzapfel, 2010 ; Skendžić et al., 2021). Néanmoins, étant donné l'interaction entre la température et la photopériode pour l'induction de la diapause, il est possible que la diapause soit perturbée et que le développement continue, ce qui influencerait la dynamique des populations. De la même façon chez *S. nonagrioides*, l'interaction entre la température et la photopériode contrôle l'induction de la diapause (Eizaguirre et al., 1994), de sorte que les mêmes conclusions peuvent être tirées. Pour cette espèce, l'induction de la diapause serait également liée à la périodicité des fluctuations quotidiennes des températures (Eizaguirre et al., 1994). Une expérience en laboratoire montre que dans l'obscurité continue, la diapause est induite pour 50% des larves lorsqu'elles sont élevées dans un régime fluctuant (30°C pendant 13h

et 18°C pendant 11h), alors qu'à une température constante de 25°C, la diapause n'est induite chez aucun individu (Eizaguirre et al., 1994). Les modifications à venir des fluctuations quotidiennes, avec par exemple des températures plus chaudes la nuit (GIEC, 2021), pourraient ainsi également perturber l'induction de la diapause chez cette espèce. Les perturbations de l'induction et de la terminaison de la diapause pourraient augmenter le risque de s'exposer à des températures froides stressantes en dehors de la diapause, conduisant à une augmentation de la mortalité (Bradshaw & Holzapfel, 2010). Néanmoins, des hivers plus chauds et une réduction de la fréquence des vagues de froid peuvent améliorer la survie de ces espèces, si elles ne sont pas exposées à des températures extrêmes létales (Bale & Hayward, 2010). Une survie plus élevée pendant l'hiver pourrait conduire à une augmentation de la population hivernale et donc à une plus grande abondance d'insectes sur les plantes lorsque les températures se réchauffent au printemps (Skendžić et al., 2021). L'augmentation des taux de développement au printemps prédite dans cette thèse indique que les individus sortant de diapause pourraient finir leur développement plus rapidement, de sorte que les premiers vols et la première génération arriveraient plus tôt dans l'année, ce qui pourrait conduire à une augmentation du nombre de générations. Ceci associé à une plus grande survie pendant l'hiver pourrait de fait conduire à de plus importants dégâts sur les cultures de maïs.

Les dégâts causés par les ravageurs peuvent également augmenter du fait de l'expansion de leurs aires de répartition en lien avec l'augmentation des températures (Harvey et al., 2022), souvent exacerbée par le commerce international et l'introduction d'espèces exotiques envahissantes (Skendžić et al., 2021), comme c'est le cas pour *O. nubilalis* en Amérique du Nord et *C. partellus* en Afrique subsaharienne, étudiées ici. En utilisant les latitudes et les dates de la première observation de 612 ravageurs et pathogènes des cultures, Bebber et al. (2013) ont observé un déplacement moyen de 2,7 kilomètres par an vers les pôles depuis 1960 des distributions des ravageurs des cultures. L'expansion des distributions spatiales des ravageurs vers le Nord est un indicateur des effets du réchauffement climatique, et par exemple, le front d'expansion de la chenille processionnaire du pin est un indicateur utilisé par l'Observatoire National sur les Effets du Réchauffement Climatique (ONERC) en France. Concernant les foreurs de tige du maïs, les mêmes expansions sont attendues, notamment la présence de *S. nonagrioides* en France est aujourd'hui observée jusqu'en Bretagne, même si l'espèce y fait encore peu de dégâts (d'agriculture de Bretagne, 2021). Pour *O. nubilalis*, une étude de modélisation prédisait dès 1991 une expansion vers le Nord (Porter et al., 1991), et un

suivi en Pologne montre une expansion vers le Nord des populations entre 1950 et 2008 (Bereś & Konefał, 2010). Les aires de répartition des espèces pourraient être estimées à l'aide de modèles décrivant la relation entre le taux de développement et la température, comme cela a par exemple été réalisé pour *Choristoneura fumiferana* (Lepidoptera : Tortricidae), un ravageur des forêts de conifères (Régnière et al., 2012b). Notre étude se concentre sur les effets de l'augmentation des températures sur les temps de développement au cours de la saison de culture du maïs, mais nos résultats pourraient également indiquer des modifications à venir des distributions des espèces, à travers les effets négatifs de l'augmentation des températures sur les temps de développement. Notamment, le temps de développement de *S. nonagrioides* pourrait être négativement impacté dans la région méditerranéenne, suggérant que les conditions de température ne seraient plus favorables au développement de l'espèce dans cette région. En plus des déplacements vers les latitudes plus hautes, des déplacements en altitude des aires de répartition sont observés et attendus (p. ex., Battisti et al., 2005). Bien que le déplacement en altitude des populations de *B. fusca* en Afrique de l'ouest serait lié à la compétition avec *C. partellus* (Kfir, 1997), l'augmentation des températures en altitude pourrait permettre la présence des populations de *C. partellus* à des altitudes où l'espèce n'est pas présente à ce jour (Mwalusepo et al., 2015). Étant donné la résolution spatiale élevée des températures utilisée dans notre étude, nos résultats ne permettent pas de montrer des changements à venir dans la répartition des espèces le long des gradients altitudinaux. Néanmoins, nos résultats montrent que le temps de développement de *B. fusca* pourrait être moins accéléré du fait de l'augmentation des températures que le temps de développement de *C. partellus*. Ce résultat suggère que l'avantage compétitif de *C. partellus* sur *B. fusca* pourrait augmenter, via un développement plus rapide réduisant les risques de prédation pendant le développement et permettant d'atteindre plus rapidement le stade reproducteur, de sorte que l'expansion de l'espèce en altitude pourrait mener à une réduction de l'aire de répartition de *B. fusca*.

Bien que des effets positifs du réchauffement climatique soient attendus sur la performance et le métabolisme des insectes, induisant une augmentation des dégâts aux cultures (Deutsch et al., 2018), on peut souligner que ces effets positifs du réchauffement peuvent être transitoires (Harvey et al., 2022). L'augmentation des températures au-delà des optimums thermiques des espèces peut entraîner un ralentissement du temps de développement, comme le montrent nos résultats. Par exemple, alors qu'il est attendu que le nombre de générations de *B. fusca* augmente d'ici 2055 (Mwalusepo et al., 2015), nos résultats pour la période 2080-2100

montrent que les temps de développement de cette espèce pourraient augmenter. Cela suggère qu'à court et moyen terme, le réchauffement climatique pourrait avoir des effets positifs sur les populations, mais qu'à long terme, des effets négatifs pourraient être observés si les températures augmentent au-delà de la température optimale de développement. De plus, les extrêmes climatiques pourraient générer des stress thermiques supplémentaires à court terme aux populations d'insectes (Harvey et al., 2022). Notamment, la fréquence des températures supérieures au seuil thermique maximal devrait augmenter, du fait de l'augmentation de la variance des températures (Ma et al., 2021). Les températures élevées ont un impact sur la physiologie des insectes, via une augmentation des pertes d'eau menant à la dessiccation (Chown et al., 2011), la dénaturation des protéines (King & MacRae, 2015), une capacité réduite à fournir de l'oxygène (Ern, 2019), ou encore une perturbation de l'équilibre ionique cellulaire conduisant à une détérioration des fonctions musculaires (O'Sullivan et al., 2017). Ces évènements thermiques extrêmes peuvent influencer les insectes tout au long de leur cycle de vie, avec des dégâts permanents sur les stades exposés dont les effets sont différés à des stades ultérieurs (Klockmann et al., 2017), et des effets transgénérationnels via les parents (Ma et al., 2021). Même si des mécanismes physiologiques permettent aux insectes de résister à ces températures (p. ex., via la production de molécules qui empêchent la dénaturation des protéines ou l'inactivation des cellules ; Ma et al., 2021), ces températures extrêmes ont un effet négatif sur la performance des individus, même lorsque la température moyenne reste proche de la température optimale (Ma et al., 2015). Nos résultats ne reflètent pas les impacts de l'augmentation de la fréquence des évènements thermiques extrêmes, mais ils suggèrent qu'il est probable que les températures moyennes dépassent la température optimale pour le développement de *S. nonagrioides* et *B. fusca*. Les impacts négatifs du réchauffement climatique sur le développement de ces deux espèces pourraient alors être plus importants que ceux estimés dans cette étude. Également, même si nos résultats reflètent une augmentation des taux de développement de *C. partellus* et *O. nubilalis* en lien avec l'augmentation de la température moyenne, les évènements de températures hautes extrêmes pourraient affecter négativement ces espèces, mitigeant les impacts positifs sur le temps de développement.

Nos résultats montrent que toutes les espèces ne seront pas impactées de la même façon par l'augmentation des températures, et que l'amplitude des modifications à venir dépend du scénario de réchauffement climatique. Étant donné l'étroite relation entre la température et le temps de développement, on peut s'attendre dans tous les cas à une modification des temps de développement, avec

des conséquences sur les populations de ravageurs. Notamment, les modifications des temps de développement pourraient conduire à des modifications de la phénologie des espèces. L'augmentation des températures pourraient également permettre à des espèces de se développer dans des régions où les conditions thermiques ne le permettent pas actuellement, ou à l'inverse, mener à des conditions thermiques défavorables au développement, de sorte que des changements des aires de répartition des espèces sont attendus. Ces changements des distributions spatio-temporelles des espèces vont influencer les communautés au sein des agro-écosystèmes, comme discuté dans la partie suivante.

3.2. Impacts sur les interactions entre espèces

Les insectes sont au cœur de réseaux trophiques complexes, et leur dynamique dépend des interactions avec d'autres espèces. En particulier pour les ravageurs de culture, les interactions avec leurs plantes hôtes (Bale et al., 2002), ainsi qu'avec leurs ennemis naturels (Thomson et al., 2010), ou leurs compétiteurs (Sokame et al., 2021), sont des éléments clés pour mieux comprendre les dynamiques de population. Le réchauffement climatique peut impacter différemment chaque espèce au sein de ces réseaux trophiques (Harvey et al., 2022). Le réchauffement climatique va modifier les temps de développement des ravageurs de culture, comme le montrent les résultats de cette thèse, ainsi que les signaux contrôlant l'induction et la terminaison de diapause (Marshall et al., 2020), ce qui entraînera des conséquences complexes sur le cycle de vie et la phénologie des insectes. Il est attendu pour de nombreuses espèces que ces modifications conduiront à une désynchronisation entre la phénologie des insectes et de leurs plantes hôtes (Skendžić et al., 2021). La synchronisation de l'activité des ravageurs par rapport à la croissance de la culture détermine la sévérité des dommages causés par les ravageurs (Porter et al., 1991). Des ravageurs peuvent être présents en grand nombre dans une culture sans causer de pertes importantes s'ils ne sont pas en abondance pendant les stades vulnérables de la croissance de la culture (Porter et al., 1991), et l'augmentation des taux de développement peut conduire à une émergence précoce des individus alors que les plantes sont à des stades de croissance jeunes et plus sensibles (Porter et al., 1991). De plus, la phénologie des foreurs pourrait être influencée par la phénologie du maïs, comme le suggère une étude sur *S. nonagrioides* montrant un délai dans l'induction de la diapause chez les individus collectés sur du maïs semé tardivement (Eizaguirre et al., 2002). L'accélération des temps de développement attendue pour les foreurs de tige du maïs

pourrait conduire à un plus grand nombre de générations et une croissance des populations plus élevée, conduisant à de plus importants dégâts sur les cultures et de plus grandes pertes de rendement. Néanmoins, cela pourrait également conduire à une désynchronisation de la phénologie des foreurs et du calendrier de culture du maïs. Dans cette situation, l'augmentation des températures n'aurait pas un impact négatif sur la culture du maïs et pourrait au contraire ralentir la croissance des populations de foreurs de tige.

L'impact négatif sur les cultures des augmentations de température peut être double lorsque celles-ci favorisent les populations de ravageurs, tout en étant néfastes pour les défenses de la plante hôte (Wang et al., 2021), ou les ennemis naturels Thomson et al. (2010). Le taux de parasitisme des parasitoïdes dépend généralement de la température. Par exemple, une étude sur *Habrobracon hebetor* (Hymenoptera : Braconidae), parasitoïde de la noctuelle de la tomate, *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera : Noctuidae), montre que la température maximisant le parasitisme est égale à 25°C, et qu'au delà le parasitisme réduit progressivement (Noor-ul Ane et al., 2018). Bien que le parasitisme soit positif jusqu'à 40°C, ce résultat suggère que le taux de parasitisme pourrait réduire du fait de l'augmentation des températures, réduisant la pression de prédation sur les populations d'*H. armigera*. Aussi, une étude de terrain en Slovaquie sur *O. nubilalis* et son parasitoïde *Trichogramma evanescens* a observé un parasitisme nul durant l'année 1993 en conséquence du temps extrêmement sec et chaud qui a marqué le mois de mai 1993 (Cagán et al., 1998). Ainsi, la variabilité climatique pourrait influencer l'efficacité des parasitoïdes à contrôler les ravageurs Thomson et al. (2010). Dans certains cas, une augmentation du nombre de proies consommées par les prédateurs est attendue, ce qui conduirait à une amélioration du contrôle des ravageurs (Sharma & Prabhakar, 2014). Par exemple, une étude a montré que *Leis axyridis* (Coleoptera : Coccinellidae), un prédateur des pucerons, consommait plus de proies dans des conditions de CO2 élevé (Chen et al., 2005). La synchronisation des populations d'hôtes et des parasitoïdes est une condition essentielle pour l'efficacité des parasitoïdes comme agent de lutte biologique (Skendžić et al., 2021). Étant donné que les parasitoïdes sont des insectes également, leur performance dépend aussi de la température de l'environnement, et la phénologie est également déterminée en partie par la température Thomson et al. (2010). Une méta-analyse montre notamment que les températures optimales pour le développement seraient généralement plus faibles pour les parasitoïdes que pour leurs hôtes (Furlong & Zalucki, 2017). Ceci suggère que le réchauffement climatique pourrait impacter négativement les populations de parasitoïdes mais pas

les populations d'hôtes. Néanmoins, le réchauffement climatique pourrait être bénéfique aux populations de parasitoïdes, puisque par exemple l'allongement de la période où les conditions thermiques sont favorables au développement des insectes ravageurs, comme observé dans notre étude pour *O. nubilalis*, signifie que les parasitoïdes pourraient parasiter leurs hôtes sur une période plus longue (Tougeron et al., 2020). Aussi, si le réchauffement climatique conduit à une augmentation de la croissance des populations de ravageurs, entre autres à travers l'accélération des temps de développement, une abondance plus importante des populations d'hôtes pourrait favoriser les populations de parasitoïdes (Tougeron et al., 2020).

Le réchauffement climatique pourrait également influencer les interactions de compétition entre foreurs de tige du maïs. Alors qu'en Europe, les deux principaux foreurs de tige sont *S. nonagrioides* et *O. nubilalis*, près de 21 espèces de foreurs sont présentes en Afrique subsaharienne (Kfir et al., 2002). A l'échelle de la plante, les infestations d'une seule espèce observées sur le terrain sont les plus communes (Ntiri et al., 2019). Néanmoins, à l'échelle du champ, les infestations multi-espèces sont majoritaires (Ntiri et al., 2019). Les dégâts causés par les larves de foreurs à l'échelle d'un champ sont répartis en clusters, avec une propagation à partir d'une plante infestée vers les plantes voisines non infestées (Overholt et al., 1994 ; Ndjomatchoua et al., 2016). Les infestations multi-espèces sur une plante seraient donc dues aux déplacements des larves d'une plante vers une plante voisine déjà infestée par une autre espèce. Une étude en laboratoire sur quatre espèces montre qu'il y a de la compétition intra et interspécifique entre les individus élevés sur le même milieu (Sokame et al., 2022). Notamment, une étude sur trois foreurs de tige, dont *C. partellus* et *B. fusca*, montre que les taux de survie et de croissance de *C. partellus* sont les plus élevés en situation de compétition (c-à-d. deux ou trois espèces sur le même milieu), à toutes les températures testées (Ntiri et al., 2016). Néanmoins, lorsque les espèces sont élevées seules, *B. fusca* a les plus hauts taux de survie et de croissance à la température la plus élevée (30°C). Comme déjà évoqué, le déplacement de l'aire de répartition de *B. fusca* vers les altitudes plus élevées serait dû à la compétition avec *C. partellus* (Kfir, 1997). Nos résultats, bien qu'ils ne prennent pas en compte l'influence de la compétition sur les temps de développement, suggèrent que l'augmentation des températures pourrait mener à une plus forte réduction du temps de développement de *C. partellus* par rapport à *B. fusca*, dont le temps de développement pourrait même être ralenti par rapport aux conditions actuelles. Étant donné l'influence de la température sur la performance des insectes, différente selon les

espèces, le réchauffement climatique pourrait mener à des changements dans la structure des communautés de foreurs au sein des parcelles. En particulier en Afrique de l'ouest, étant donné les plus hauts seuils de tolérance à la température de *C. partellus* par rapport aux autres foreurs (Mutamiswa et al., 2017), et les impacts différenciés du réchauffement climatique sur les temps de développement de *C. partellus* et *B. fusca*, *C. partellus* pourrait étendre son aire de répartition dans les hautes altitudes du fait du réchauffement des températures, et pourrait supplanter *B. fusca* en tant qu'espèce dominante dans ces régions.

3.3. Impacts sur les stratégies de lutte

L'augmentation des niveaux de CO2 et des températures, ainsi que les changements des précipitations, des aires de répartition des ravageurs, et des interactions ravageurs - plantes, et ravageurs - ennemis naturels entraîneront des conséquences sur les stratégies de lutte et les pratiques agricoles. Pour de nombreuses cultures, les produits phytosanitaires insecticides sont encore la principale méthode de contrôle des ravageurs. Cependant, les modifications du cycle de vie des ravageurs en lien avec l'augmentation des températures pourraient mener à des modifications des pratiques de contrôle. Par exemple, l'allongement de la période où les températures sont favorables au développement pourrait conduire à des modifications du calendrier pour l'épandage d'insecticides, comme cela est attendu pour *O. nubilalis* en Amérique du Nord (Gagnon et al., 2019). Nos résultats vont dans ce sens, et montrent que la plage temporelle où les températures sont favorables au développement va augmenter. Ces modifications pourraient contraindre à étendre l'usage d'insecticides dans le temps, représentant un coût direct pour les agriculteurs, et un coût écologique important étant donné les effets néfastes de ces composés chimiques (Bernhardt et al., 2017). Dans le cadre de la lutte biologique, comme évoqué dans la partie précédente, ces modifications du cycle de vie des ravageurs pourraient mener à une désynchronisation avec les dynamiques temporelles des populations d'ennemis naturels, diminuant la pression de prédation sur les populations de ravageurs (Coll & Wajnberg, 2017). De plus, les températures influencent la distribution des espèces, et le réchauffement climatique peut mener à des modifications des aires de répartition, ce qui n'est pas intégré dans notre analyse. Dans certains cas, ces modifications peuvent influencer l'efficacité de la lutte biologique. Par exemple, au Kenya, une étude de modélisation montre que le réchauffement des températures pourrait conduire à une modification de l'aire de répartition des parasitoïdes des foreurs de tige le long d'un

gradient altitudinal, menant à une augmentation de l'efficacité de la lutte biologique sous 1200m d'altitude, mais une détérioration au-dessus de 1200m (Mwalusepo et al., 2015). Aussi, étant donné l'influence de la synchronisation entre la phénologie des foreurs et celle du maïs, adapter le calendrier de culture en fonction de la phénologie des foreurs de tige pourrait être un levier d'action pour la lutte contre les foreurs. Nos résultats montrent à travers les modifications des temps de développement en lien avec l'augmentation des températures que les cycles de vie des foreurs de tige seront altérés autant dans les climats tempérés que tropicaux, ce qui suggère de nouvelles contraintes temporelles nécessitant dès lors une adaptation des pratiques culturales. Des adaptations des stratégies de gestion agricole seront nécessaires pour réduire l'impact des ravageurs sur les cultures, par exemple en cultivant d'autres variétés de plantes, en modifiant le calendrier de culture pour minimiser l'exposition aux ravageurs, ou en augmentant la diversité des habitats à proximité des parcelles afin de favoriser les ennemis naturels des ravageurs (Coll & Wajnberg, 2017).

4. Le taux de développement comme mesure de la performance

4.1. Liens entre le taux de développement et d'autres mesures de la performance

La performance peut être définie comme toute mesure pouvant être utilisée comme proxy de la fitness (Sinclair et al., 2016), et plus généralement comme toute mesure de la capacité d'un organisme à fonctionner (Angilletta, 2009). Les courbes de performance thermique, représentant une mesure de la performance en fonction de la température, permettent de caractériser les réponses à la température des organismes ectothermes, et d'évaluer les impacts des changements de température sur leur performance (Sinclair et al., 2016). Ici, les courbes de performance thermique utilisées représentent le taux de développement en fonction de la température. Cependant, d'autres mesures sont également étudiées dans la littérature, comme la locomotion (p. ex., Clusella-Trullas et al., 2010), le taux de croissance (p. ex., Kingsolver et al., 2004), le taux de survie (p. ex., Liu et al., 2015), ou la fécondité (p. ex., Ma et al., 2017). Ces traits d'histoire de vie peuvent refléter, au moins partiellement, la fitness. Par exemple, un taux de croissance

élevé peut permettre aux stades larvaires d'atteindre la pupaison plus rapidement quand elle est déclenchée à partir d'un poids critique, réduisant le risque de prédation (Nijhout & Williams, 1974 ; Sinclair et al., 2012). Aussi, une meilleure qualité des aliments augmente le taux de croissance générant des individus plus grands, dont le taux de fécondité est généralement meilleur, conduisant à une plus grande fitness (Kindlmann et al., 2001). Les mesures de la capacité à se mouvoir, comme la vitesse de déplacement, sont régulièrement utilisées car elles sont synonymes de la capacité à trouver des partenaires sexuels, fuir des prédateurs, ou encore rechercher efficacement de la nourriture (Clusella-Trullas et al., 2010 ; Sinclair et al., 2012). Le taux de développement mesure la progression du développement d'un stade donné par unité de temps à une température donnée (Shi et al., 2017b). Un développement rapide peut être synonyme d'une fitness élevée (Sinclair et al., 2012), par exemple parce que le stade reproducteur est atteint plus rapidement, ce qui limite les risques de prédation au cours du développement. Les augmentations des taux de développement observées pour *C. partellus* et *O. nubilalis* suggèrent ainsi des impacts positifs du réchauffement climatique sur les individus. Cependant, les traits permettant de mesurer la performance peuvent faire l'objet de compromis (Sinclair et al., 2012). Par exemple, le taux de croissance et le taux de développement sont soumis à une sélection positive (Sinclair et al., 2012), mais un développement rapide produit généralement des individus plus petits (Kingsolver & Pfennig, 2004), ce qui suggère que le lien entre la fitness et le taux de développement est complexe et peut être influencé par d'autres facteurs. De la même façon, un temps de développement court, généralement associé à des températures élevées, peut produire des individus moins féconds du fait de dommages causés par les températures élevées sur les organes reproducteurs (Colinet et al., 2015). Ainsi, nos résultats montrent que certaines espèces verront leur taux de développement augmenter en lien avec l'augmentation des températures, mais cet impact n'est pas nécessairement positif au regard d'autres mesures de la performance. Par exemple, pour *O. nubilalis*, une étude montre que le nombre d'œufs pondus par femelle, ainsi que la proportion d'individus émergeant des œufs, diminuent à 32°C par rapport à 28°C (Atapour & Osouli, 2021). Alors que nos résultats sur le taux de développement montre une température optimale de développement aux alentours de 34°C, suggérant que l'augmentation des températures conduira à de plus hauts taux de développement, ce résultat sur la fécondité suggère que la reproduction de *O. nubilalis* pourrait être négativement impactée par le réchauffement climatique mais pas le taux de développement. Dans d'autres cas, les impacts négatifs du réchauffement pourraient être

multiples, en affectant différentes mesures de la performance. Par exemple, une étude sur *S. nonagrioides* montre que le nombre d'œufs pondus par femelle diminue considérablement lorsque la température est supérieure à 27,5°C (Fantinou et al., 2004). Nos résultats montrent que la température optimale de développement de cette espèce se situe aux alentours de 30°C, et que les températures moyennes pour la période 2080-2100 pourraient dépasser cette valeur, suggérant un impact négatif à la fois sur le taux de développement, mais aussi sur la fécondité. Pour comprendre entièrement les impacts du réchauffement climatique sur la dynamique de populations de ravageurs, l'étude de plusieurs mesures de la performance est de fait nécessaire (Kellermann et al., 2019).

4.2. Mécanismes tampons des effets négatifs du réchauffement climatique

Nos résultats montrent que la gamme de températures compatible avec un taux de développement positif est limitée. Dans certains cas, cette gamme de température pourrait ne pas suffire pour permettre le développement des espèces dans les conditions de températures telles que celles définies dans les scénarios du GIEC. Cependant, nous avons fait plusieurs hypothèses omettant certains mécanismes qui pourraient compenser les effets négatifs du réchauffement climatique sur le développement des insectes. L'acclimatation, l'adaptation, la dispersion et le comportement contribueront à atténuer les effets négatifs du changement climatique.

En faisant l'hypothèse que la réponse des espèces ne change pas selon l'expérience thermique antérieure, nous ignorons le rôle de l'acclimatation qui pourrait pourtant améliorer la résistance des individus aux températures élevées (Hoffmann & Hewa-Kapuge, 2000). Cependant, l'acclimatation représente un coût (González-Tokman et al., 2020). Par exemple, une étude sur *Drosophila melanogaster* montre que l'acclimatation à des températures élevées ou froides durant le développement favorise la tolérance à la chaleur ou au froid, mais qu'un compromis entre les deux traits existe (Kristensen et al., 2016). En effet, les individus acclimatés à une température élevée montrent une amélioration de la résistance à la chaleur, mais une détérioration de la résistance au froid, et inversement (Kristensen et al., 2016). En conséquence, l'acclimatation pourrait mitiger nos résultats, notamment pour *S. nonagrioides* et *B. fusca*, pour lesquels nous avons observé que l'augmentation des températures pourrait conduire à un ralentissement du temps de développement. Néanmoins, une étude sur *C. partellus* et *B. fusca* montre qu'une

acclimatation pendant 3 jours à une température élevée permet d'améliorer la résistance aux hautes températures de *C. partellus*, mais pas de *B. fusca* (Mutamiswa et al., 2018). De fait, la possibilité que l'acclimatation puisse contribuer à maintenir le taux de développement des espèces à des niveaux élevés n'est pas établie, et certaines espèces pourraient avoir de meilleures capacités d'acclimatation que d'autres, suggérant qu'elles seraient moins vulnérables au réchauffement climatique (Stillman, 2003).

Aussi, les réponses évolutives adaptatives devraient également compenser les effets du réchauffement (González-Tokman et al., 2020). Des expérimentations en laboratoire suggèrent que l'adaptation génétique aux températures élevées pourrait résulter d'une évolution rapide (González-Tokman et al., 2020). Par exemple, une expérimentation de sélection artificielle sur *Chironomus riparius* (Diptera : Chironomidae) montre que des adaptations pour résister aux températures hautes apparaissent après seulement trois générations (Foucault et al., 2018). Également, une étude sur *D. melanogaster* a montré que les individus élevés à des températures élevées pendant plus de cent générations avaient une meilleure capacité de résistance aux températures élevées, que les individus élevées à des températures froides (Gilchrist et al., 1997). Néanmoins, l'évolution rapide de la résistance aux températures hautes semble être rare sous l'effet de la sélection naturelle (Kellermann & van Heerwaarden, 2019 ; Ma et al., 2021). Une étude comparative sur le genre *Drosophila* suggère que l'évolution de la résistance aux températures élevées serait lente (Sørensen et al., 2016). De plus, une étude sur 94 espèces de drosophiles montre que les seuils thermiques maximaux sont fortement liés à la phylogénie, et peu corrélés à la température de l'environnement des espèces, suggérant que les adaptations locales seraient contraintes phylogénétiquement (Kellermann et al., 2012). L'évolution sous une augmentation progressive des températures est plus lente que lorsque les individus sont élevés à une température constante élevée (Mitchell & Hoffmann, 2010), ce qui pourrait expliquer les différences observées entre les conditions naturelles et les expérimentations de sélection artificielle. Il est possible que l'évolution atténue les impacts négatifs du réchauffement climatique sur les insectes, néanmoins de plus amples investigations restent à effectuer pour quantifier son impact (González-Tokman et al., 2020). De plus, il existe peu d'information sur les capacités d'adaptation des espèces en dehors du genre *Drosophila* (Kellermann & van Heerwaarden, 2019), de sorte qu'il est encore difficile de prendre en compte ces mécanismes dans l'évaluation des impacts du réchauffement climatique. La forme, l'optimum, et la gamme des courbes de performance thermique pourraient néanmoins varier du fait de l'évo-

lution (Sinclair et al., 2016). Ici, ces modifications dues à l'évolution n'ont pas été intégrées, et à ce stade des connaissances, il est incertain d'évaluer si des modifications génétiques pourraient permettre aux foreurs de tige de s'adapter à l'augmentation des températures, et de se développer dans les conditions thermiques projetées par les modèles climatiques. Par exemple, nous ignorons la mesure de la variation intra-spécifique des seuils thermiques ou de la température optimale chez les foreurs de tige, qui pourraient pourtant varier entre populations du fait d'adaptations locales (Sinclair et al., 2012).

Aussi, notre approche n'a pas permis de prendre en compte la mosaïque de microclimats que peut représenter un environnement (Duffy et al., 2015), ni la capacité des individus à rechercher activement des environnements thermiques favorables (Abram et al., 2017). Si les comportements de thermorégulation et d'évitement des températures élevées peuvent permettre aux individus de se trouver dans des conditions thermiques favorables (Sunday et al., 2014), cela demande néanmoins du temps et des ressources qui pourraient compromettre le développement et la croissance, ainsi que la reproduction et la survie (Ma & Ma, 2012). De plus, nous ignorons si les foreurs de tige montrent des comportements de thermorégulation. Cependant, ce type de comportement est observé chez d'autres papillons de nuit. Par exemple, une étude sur *Cydia pomonella* (Lepidoptera : Tortricidae) montre que les cavités creusées par les larves dans les pommes sont généralement plus grandes dans la partie exposée au soleil, la plus chaude du fruit (Kührt et al., 2005). Similairement, la température pourrait varier à l'échelle d'un plant de maïs, mais a priori aucune étude ne rapporte l'observation de larves de foreurs recherchant activement des conditions thermiques favorables. Néanmoins, la température ressentie par les larves au sein des plants de maïs pourrait être différente de la température de l'air, sachant que la température peut varier considérablement à l'échelle d'une feuille (Pincebourde & Woods, 2012). Ceci pourrait mitiger nos résultats, par exemple si les tiges de maïs jouent le rôle d'isolant, la température à l'intérieur des tiges pourrait être tamponnée par rapport à l'extérieur, de sorte qu'une augmentation de la température de l'air aurait un impact moins important sur les larves. Aussi, la capacité de dispersion des espèces pourrait leur permettre de se développer dans des nouveaux environnements où les conditions thermiques sont plus favorables (Thomas et al., 2004). Les impacts du réchauffement sur les foreurs de tige pourraient être à réévaluer au regard des changements des aires de répartition attendus pour *S. nonagrioides* (Maiorano et al., 2012), *O. nubilalis* (Porter et al., 1991), et *C. partellus* (Khadioli et al., 2014). En prenant en considération ces différents mécanismes-tampons, nous pouvons

néanmoins conclure que le temps de développement des foreurs du maïs pourrait être accéléré dans certaines régions, et ralenti dans d'autres, suggérant des modifications des dynamiques temporelles des populations.

4.3. Les modèles de taux de développement comme outil de prédiction des impacts du réchauffement climatique sur les insectes

Le taux de développement occupe une place particulière au sein des mesures de la performance, car s'il peut refléter dans une certaine mesure la fitness des organismes, il est aussi un élément clé pour comprendre les dynamiques temporelles des populations, puisqu'il traduit la vitesse de progression du développement dans un environnement donné. Etant donné les apports de la relation entre le développement et la température pour prédire les dynamiques temporelles des insectes, celle-ci a été caractérisée pour de nombreuses espèces, notamment parmi les insectes d'intérêt économique comme les ravageurs des cultures ou les vecteurs de maladie (Rebaudo & Rabhi, 2018). Ces données permettent de construire des modèles utilisés pour prédire la phénologie, le voltinisme, et plus généralement les dynamiques spatio-temporelles des espèces (Nielsen et al., 2016). Ici, la relation entre le taux de développement et la température a été utilisée dans le but de prédire les impacts du réchauffement climatique sur le développement. Si notre approche omet certains éléments clés des modèles plus complexes de dynamique de population, comme la survie et la fécondité (Nielsen et al., 2016), elle nous a néanmoins permis d'interpréter les conséquences possibles de l'augmentation des températures sur le cycle de vie et la dynamique temporelle des espèces considérées, en quantifiant les changements de taux de développement associés aux changements de température. Cependant, les résultats de cette approche doivent être interprétés au regard des mécanismes qui peuvent compenser les effets négatifs de l'augmentation des températures. De plus, la réponse des espèces à la température peut varier entre les populations d'une même espèce (Sinclair et al., 2012), et au sein même des populations, nécessitant des connaissances sur la variabilité inter et intra-populationnelle des temps de développement, qui pourraient permettre de préciser les prédictions des modèles de taux de développement (p. ex.,Pollard et al., 2020). Les relations ont été caractérisées pour chaque stade de développement, permettant d'intégrer les différentes réponses possibles au cours du développement, mais nous avons cepen-

dant fait l'hypothèse qu'une courbe permet de décrire la réponse d'une espèce à la température, limite déjà identifiée des courbes de performance thermique (Sinclair et al., 2016). Alors que nos résultats se concentrent sur quatre foreurs de tige et ne permettent pas de tirer des généralités sur la réponse des insectes à la température et au réchauffement climatique, l'approche développée ici pourrait être étendue autant que possible à de nombreuses autres espèces, à partir de données extraites de la littérature, riche en données expérimentales (Rebaudo et al., 2018). Dans le cadre de la lutte contre les ravageurs des cultures, cette approche pourrait permettre de caractériser les réponses d'un grand nombre d'espèces nuisibles, permettant de clarifier les changements à venir dans les dynamiques des populations de ravageurs, afin de pouvoir anticiper et adapter au besoin les pratiques agricoles.

5. Conclusion générale

Dans le contexte de réchauffement climatique, l'impact de l'augmentation des températures sur les populations de ravageurs est un questionnement essentiel afin de mieux comprendre les déterminants de la dynamique des populations, et afin d'anticiper autant que possible les changements à venir pour adapter les pratiques agricoles et les stratégies de lutte contre les ravageurs. Nos travaux se sont concentrés sur les foreurs de tige du maïs, étant donné les pertes importantes causées par ces différents papillons de nuit à travers le monde. Tout au long de cette thèse, les impacts du réchauffement climatique sur quatre espèces de foreur de tige ont été quantifiés à travers l'analyse de la relation entre le temps de développement des stades de vie des insectes et la température, puisque cette relation permet d'expliquer en partie les dynamiques spatio-temporelles des insectes.

Afin de contribuer à une standardisation et une transparence des méthodes de modélisation de la relation entre le taux de développement et la température, nous avons mené une étude sur l'influence du protocole expérimental sur la précision d'estimation des paramètres d'un modèle, à travers des simulations. Nos résultats ont permis de proposer des lignes directrices pour la mise en place de protocoles expérimentaux. En particulier, nos travaux montrent qu'une connaissance préalable de la variance inter-interindividuelle des temps de développement pourrait permettre d'optimiser l'effort d'élevage et d'obtenir des estimations précises des paramètres d'un modèle. Également, nos résultats révèlent que ré-

partir les températures testées de sorte à obtenir plus de données expérimentales près des seuils thermiques permet d'améliorer considérablement la précision d'estimation des paramètres. Néanmoins, nos résultats révèlent qu'il peut exister des biais d'estimations des paramètres en cas d'erreur de spécification du modèle, de sorte que la sélection de modèle est une étape essentielle et devrait être systématique. En conséquence, nous avons proposé différentes méthodes reconnues de sélection de modèles à travers des outils statistiques et des critères biologiques au regard des connaissances antérieures sur l'espèce considérée. Ces méthodes sont mises à disposition via un package R librement accessible, contribuant ainsi à une science ouverte et reproductible.

Par ailleurs, les augmentations de température attendues dans le contexte de réchauffement climatique devraient avoir un impact sur le temps de développement des foreurs de tige du maïs. A travers la modélisation de cette relation pour quatre espèces présentes dans les tropiques ou les zones tempérées, nous avons quantifié l'impact de l'augmentation de températures sur les temps de développement de ces espèces, sous différents scénarios de réchauffement climatique. Nos résultats ont révélé des différences entre les espèces et les scénarios. Alors qu'un temps de développement généralement plus court est attendu, certaines espèces pourraient néanmoins voir leur temps de développement allongé du fait de l'augmentation des températures au-delà de leur température optimale de développement. Notamment, nos résultats montrent qu'*O. nubilalis* pourrait voir ses temps de développement réduits d'ici la période 2080-2100, même dans le scénario de réchauffement le plus intense. En Afrique de l'Ouest, le temps de développement de *C. partellus* pourrait être réduit dans une plus grande proportion que celui de *B. fusca*. Les températures dans la région méditerranéenne pourraient conduire à un allongement du temps de développement de *S. nonagrioides* en été, conduisant à des changements de la dynamique temporelle de l'espèce. Nous avons fait l'hypothèse que les changements des taux de développement en lien avec les changements de température permettent de quantifier les impacts sur la dynamique temporelle des foreurs de tige du maïs, néanmoins les changements de températures pourraient influencer d'autres processus physiologiques, comme la diapause, la croissance, ou la reproduction, qui pourraient également induire des changements de la dynamique spatio-temporelle. De plus, les changements à venir de la variance des températures de l'environnement, et de l'intensité et la fréquence des évènements extrêmes comme les vagues de chaleur, pourraient mitiger nos résultats. Enfin, le réchauffement climatique se traduit également par des modifications des précipitations et de l'humidité relative, qui pourraient éga-

lement influencer la dynamique spatio-temporelle des populations de foreurs de tige (p. ex., une phase de diapause pour *C. partellus* et *B. fusca* est parfois observée en Afrique subsaharienne lors des saisons sèches, dont la durée et l'intensité augmentent en lien avec le réchauffement global ; Padrón et al., 2020).

En l'absence de la prise en compte de potentiels facteurs d'atténuation tels que l'acclimatation ou l'adaptation évolutive, nos résultats révèlent que les temps de développement seront affectés, conduisant à des changements dans la dynamique de populations des foreurs de tige du maïs. La culture du maïs sera affectée à toutes les latitudes du fait de ces changements, et les stratégies de lutte devront être adaptées, par exemple en ajustant le calendrier de culture afin de minimiser l'exposition aux ravageurs. Malgré l'augmentation globale des dégâts des ravageurs de culture attendue du fait du réchauffement climatique, tous les foreurs de tige ne seront pas favorisés par l'augmentation des températures à long terme au regard de la relation entre le taux de développement et la température, même si à court et moyen terme l'augmentation de la température pourrait conduire à une réduction globale des temps de développement des espèces.

Bibliographie

Abram, P. K., Boivin, G., Moiroux, J., & Brodeur, J. (2017). Behavioural effects of temperature on ectothermic animals : unifying thermal physiology and behavioural plasticity : Effects of temperature on animal behaviour. *Biological Reviews*, 92(4), 1859–1876. https://doi.org/10.1111/brv.12312

Addo-Bediako, A., Chown, S. L., & Gaston, K. J. (2000). Thermal tolerance, climatic variability and latitude. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B : Biological Sciences*, 267(1445), 739–745. https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1065

Aghdam, H. R., Fathipour, Y., Radjabi, G., & Rezapanah, M. (2009). Temperature-dependent development and temperature thresholds of Codling Moth (Lepidoptera : Tortricidae) in Iran. *Environmental Entomology*, 38(3), 885–895. https://doi.org/10.1603/022.038.0343

Agnolucci, P. & De Lipsis, V. (2020). Long-run trend in agricultural yield and climatic factors in Europe. *Climatic Change*, 159(3), 385–405. https://doi.org/10.1007/s10584-019-02622-3

Agnolucci, P., Rapti, C., Alexander, P., De Lipsis, V., Holland, R. A., Eigenbrod, F., & Ekins, P. (2020). Impacts of rising temperatures and farm management practices on global yields of 18 crops. *Nature Food*, 1, 562–571. https://doi.org/10.1038/s43016-020-00148-x

Agreste (2022). *Statistique agricole annuelle 2021 (Version corrigée) - Chiffres définitifs*.

Akaike, H. (1974). A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control*, 19(6), 716–723. https://doi.org/10.1109/TAC.1974.1100705

Altermatt, F. (2010). Climatic warming increases voltinism in European butterflies and moths. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 277(1685), 1281–1287. https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1910

Altieri, M. A. (2001). Agriculture, Traditional. *Encyclopedia of Biodiversity*, 109–118. Elsevier. https://doi.org/10.1016/B0-12-226865-2/00009-2

Amarasekare, P. & Sifuentes, R. (2012). Elucidating the temperature response of survivorship in insects. *Functional Ecology*, 26(4), 959–968. https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2012.02000.x

Analytis, S. (1977). Über die Relation zwischen biologischer Entwicklung und Temperatur bei phytopathogenen Pilzen. *Journal of Phytopathology*, 90(1), 64–76. https://doi.org/10.1111/j.1439-0434.1977.tb02886.x

Angilletta, M. J. (2009). *Thermal Adaptation*. Oxford University Press. https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198570875.001.1

Araujo, M. & New, M. (2007). Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(1), 42–47. https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.09.010

Arlot, S. & Celisse, A. (2010). A survey of cross-validation procedures for model selection. *Statistics Surveys*, 4, 40–79. https://doi.org/10.1214/09-SS054

Atapour, M. & Osouli, S. (2021). Effect of different temperatures and hosts on biology of the European Corn Borer, *Ostrinia nubilalis* (Hübner), in laboratory conditions. *mdrsjrns*, 23(4), 865–876. http://jast.modares.ac.ir/article-23-41252-en.html

Bachmetjew, P. (1900). Freezing of body fluids in insects. *Zeitschrift für Wissenschaftlichen Zoologie*, 67, 529–550.

Bale, J. S. & Hayward, S. A. L. (2010). Insect overwintering in a changing climate. *Journal of Experimental Biology*, 213(6), 980–994. https://doi.org/10.1242/jeb.037911

Bale, J. S., Masters, G. J., Hodkinson, I. D., Awmack, C., Bezemer, T. M., Brown, V. K., Butterfield, J., Buse, A., Coulson, J. C., Farrar, J., Good, J. E. G., Harrington, R., Hartley, S., Jones, T. H., Lindroth, R. L., Press, M. C., Symrnioudis, I., Watt, A. D., & Whittaker, J. B. (2002). Herbivory in global climate change research : direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology*, 8(1), 1–16. https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2002.00451.x

Battisti, A., Stastny, M., Netherer, S., Robinet, C., Schopf, A., Roques, A., & Larsson, S. (2005). Expansion of geographic range in the pine processionary moth caused by increased winter temperatures. *Ecological Applications*, 15(6), 2084–2096. https://doi.org/10.1890/04-1903

Bebber, D. P., Ramotowski, M. A. T., & Gurr, S. J. (2013). Crop pests and pathogens move polewards in a warming world. *Nature Climate Change*, 3(11), 985–988. https://doi.org/10.1038/nclimate1990

Beck, S. D. (1982). Thermoperiodic induction of larval diapause in the European corn borer, *Ostrinia nubilalis*. *Journal of Insect Physiology*, 28(3), 273–277. https://doi.org/10.1016/0022-1910(82)90087-7

Bentz, B. J., Régnière, J., Fettig, C. J., Hansen, E. M., Hayes, J. L., Hicke, J. A., Kelsey, R. G., Negrón, J. F., & Seybold, S. J. (2010). Climate change and bark beetles of the Western United States and Canada : Direct and indirect effects. *BioScience*, 60(8), 602–613. https://doi.org/10.1525/bio.2010.60.8.6

Bereś, P. & Konefał, T. (2010). Distribution range of the European Corn Borer (*Ostrinia Nubilalis* Hbn.) on maize in 2004-2008 in Poland. *Journal of Plant Protection Research*, 50(3), 327–334. https://doi.org/10.2478/v10045-010-0056-7

Bernhardt, E. S., Rosi, E. J., & Gessner, M. O. (2017). Synthetic chemicals as agents of global change. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 15(2), 84–90. https://doi.org/10.1002/fee.1450

Bolker, J. A. (2009). Exemplary and surrogate models : Two modes of representation in biology. *Perspectives in Biology and Medicine*, 52(4), 485–499. https://doi.org/10.1353/pbm.0.0125

Bourke, P. M. A. (1959). The extent of the potato crop in Ireland at at the time of the famine. *Journal of the Statistical and Social Inquiry Society of Ireland*.

Box, G. (1979). Robustness in the strategy of scientific model building. *Robustness in Statistics*, 201–236. Elsevier. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-438150-6.50018-2

Boxall, R. (2001). Post-harvest losses to insects—a world overview. *International Biodeterioration & Biodegradation*, 48(1-4), 137–152. https://doi.org/10.1016/S0964-8305(01)00076-2

Bradshaw, W. E. & Holzapfel, C. M. (2010). Light, time, and the physiology of biotic response to rapid climate change in animals. *Annual Review of Physiology*, 72(1), 147–166. https://doi.org/10.1146/annurev-physiol-021909-135837

Brent, C. S. (2010). Reproduction of the western tarnished plant bug, *Lygus hesperus*, in relation to age, gonadal activity and mating status. *Journal of Insect Physiology*, 56(1), 28–34. https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2009.08.021

Briere, J.-F., Pracros, P., Le Roux, A.-Y., & Pierre, J.-S. (1999). A novel rate model of temperature-dependent development for arthropods. *Environmental Entomology*, 28(1), 22–29. https://doi.org/10.1093/ee/28.1.22

Bryant, S. R., Thomas, C. D., & Bale, J. S. (2000). Thermal ecology of gregarious and solitary nettle-feeding nymphalid butterfly larvae. *Oecologia*, 122(1), 1–10. https://doi.org/10.1007/PL00008825

Brás, T. A., Seixas, J., Carvalhais, N., & Jägermeyr, J. (2021). Severity of drought and heatwave crop losses tripled over the last five decades in Europe. *Environmental Research Letters*, 16(6), 065012. https://doi.org/10.1088/1748-9326/abf004

Burgin, C. J., Colella, J. P., Kahn, P. L., & Upham, N. S. (2018). How many species of mammals are there? *Journal of Mammalogy*, 99(1), 1–14. https://doi.org/10.1093/jmammal/gyx147

Burnham, K. P., Anderson, D. R., & Burnham, K. P. (2002). *Model selection and multimodel inference : a practical information-theoretic approach* (2nd ed ed.). Springer.

Cagán, L., Tancik, J., & Hassan, S. (1998). Natural parasitism of the European corn borer eggs *Ostrinia nubilalis* Hbn. (Lep., Pyralidae) by *Trichogramma* in Slovakia-need for field releases of the natural enemy. *Journal of Applied Entomology*, 122(1-5), 315–318. https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1998.tb01504.x

Calvin, D. D., Higgins, R. A., Knapp, M. C., Poston, F. L., Welch, S. M., Showers, W. B., Witkowski, J. F., Mason, C. E., Chiang, H. C., & Keaster, A. J. (1991). Similarities in developmental rates of geographically separate European corn borer (Lepidoptera : Pyralidae) populations. *Environmental Entomology*, 20(2), 441–449. https://doi.org/10.1093/ee/20.2.441

Campbell, A., Frazer, B. D., Gilbert, N., Gutierrez, A. P., & Mackauer, M. (1974). Temperature requirements of some aphids and their parasites. *The Journal of Applied Ecology*, 11(2), 431. https://doi.org/10.2307/2402197

Candolle, A. d. (1855). *Géographie botanique raisonnée ou exposition des faits principaux et des lois concernant la distribution géographique des plantes de l'époque actuelle*.

Cardoso, P., Barton, P. S., Birkhofer, K., Chichorro, F., Deacon, C., Fartmann, T., Fukushima, C. S., Gaigher, R., Habel, J. C., Hallmann, C. A., Hill, M. J., Hochkirch, A., Kwak, M. L., Mammola, S., Ari Noriega, J., Orfinger, A. B., Pedraza, F., Pryke, J. S., Roque, F. O., Settele, J., Simaika, J. P., Stork, N. E., Suhling, F., Vorster, C., & Samways, M. J. (2020). Scientists' warning to humanity on insect extinctions. *Biological Conservation*, 242, 108426. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108426

Carrington, D. (2017). Warning of 'ecological Armageddon' after dramatic plunge in insect numbers. *The Guardian*. https://www.theguardian.com/environment/2017/oct/18/warning-of-ecological-armageddon-after-dramatic-plunge-in-insect-numbers

Ceballos, G. & Ehrlich, P. R. (2018). The misunderstood sixth mass extinction. *Science*, 360(6393), 1080–1081. https://doi.org/10.1126/science.aau0191

Chen, F., Ge, F., & Parajulee, M. N. (2005). Impact of elevated Co $_2$ on tri-trophic interaction of *Gossypium hirsutum* , *Aphis gossypii* , and *Leis axyridis*. *Environmental Entomology*, 34(1), 37–46. https://doi.org/10.1603/0046-225X-34.1.37

Chong, J.-H., Oetting, R. D., & Osborne, L. S. (2005). Development of *Diomus austrinus* Gordon (Coleoptera : Coccinellidae) on two mealybug prey species at five constant temperatures. *Biological Control*, 33(1), 39–48. https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2005.01.005

Chown, S. L., Sørensen, J. G., & Terblanche, J. S. (2011). Water loss in insects : An environmental change perspective. *Journal of Insect Physiology*, 57(8), 1070–1084. https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2011.05.004

Chuine, I., de Cortazar-Atauri, I. G., Kramer, K., & Hänninen, H. (2013). Plant development models. *Phenology : An Integrative Environmental Science*, 275–293. Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-007-6925-0_15

Chuine, I. & Régnière, J. (2017). Process-based models of phenology for plants and animals. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48(1), 159–182. https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-022706

Clusella-Trullas, S., Terblanche, J. S., & Chown, S. L. (2010). Phenotypic plasticity of locomotion performance in the seed harvester *Messor capensis* (Formicidae). *Physiological and Biochemical Zoology*, 83(3), 519–530. https://doi.org/10.1086/651387

CNRTL (2022). *Modèle*. https://www.cnrtl.fr/etymologie/mod%C3%A8le.

Cohen, J. M., Lajeunesse, M. J., & Rohr, J. R. (2018). A global synthesis of animal phenological responses to climate change. *Nature Climate Change*, 8(3), 224–228. https://doi.org/10.1038/s41558-018-0067-3

Colinet, H., Sinclair, B. J., Vernon, P., & Renault, D. (2015). Insects in fluctuating thermal environments. *Annual Review of Entomology*, 60(1), 123–140. https://doi.org/10.1146/annurev-ento-010814-021017

Coll, M. & Wajnberg, E., editors (2017). *Environmental Pest Management : Challenges for Agronomists, Ecologists, Economists and Policymakers*. John Wiley & Sons, Ltd. https://doi.org/10.1002/9781119255574

Conrad, K. F., Warren, M. S., Fox, R., Parsons, M. S., & Woiwod, I. P. (2006). Rapid declines of common, widespread British moths provide evidence of an insect biodiversity crisis. *Biological Conservation*, 132(3), 279–291. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.04.020

Cowie, R. H., Bouchet, P., & Fontaine, B. (2022). The Sixth Mass Extinction : fact, fiction or speculation? *Biological Reviews*, 97(2), 640–663. https://doi.org/10.1111/brv.12816

Crespo-Pérez, V., Rebaudo, F., Silvain, J.-F., & Dangles, O. (2011). Modeling invasive species spread in complex landscapes : the case of potato moth in Ecuador. *Landscape Ecology*, 26(10), 1447–1461. https://doi.org/10.1007/s10980-011-9649-4

Culliney, T. W. (2014). Crop Losses to Arthropods. *Integrated Pest Management : Pesticide Problems, Vol.3*, 201–225. Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-007-7796-5_8

Culumber, Z. W., Anaya-Rojas, J. M., Booker, W. W., Hooks, A. P., Lange, E. C., Pluer, B., Ramírez-Bullón, N., & Travis, J. (2019). Widespread biases in ecological and evolutionary studies. *BioScience*, 69(8), 631–640. https://doi.org/10.1093/biosci/biz063

Currano, E. D., Wilf, P., Wing, S. L., Labandeira, C. C., Lovelock, E. C., & Royer, D. L. (2008). Sharply increased insect herbivory during the Paleocene–Eocene Thermal Maximum. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(6), 1960–1964. https://doi.org/10.1073/pnas.0708646105

d'agriculture de Bretagne, C. (2021). *Bulletin de Santé du Végétal Grandes cultures - Bilan Maïs*.

Daily, G. C., editor (1997). *Nature's services : societal dependence on natural ecosystems*. Island Press.

Damos, P. & Savopoulou-Soultani, M. (2012). Temperature-driven models for insect development and vital thermal requirements. *Psyche : A Journal of Entomology*, 1–13. https://doi.org/10.1155/2012/123405

Damos, P. T. & Savopoulou-Soultani, M. (2008). Temperature-dependent bionomics and modeling of *Anarsia lineatella* (Lepidoptera : Gelechiidae) in the laboratory. *Journal of Economic Entomology*, 101(5), 12.

Danks, H. (2006). Insect adaptations to cold and changing environments. *The Canadian Entomologist*, 138(1), 1–23. https://doi.org/10.4039/n05-802

Davy, R., Esau, I., Chernokulsky, A., Outten, S., & Zilitinkevich, S. (2017). Diurnal asymmetry to the observed global warming. *International Journal of Climatology*, 37(1), 79–93. https://doi.org/10.1002/joc.4688

de Latil, P. (1953). *Introduction à la cybernétique : La Pensée artificielle*. Number 34 in L'avenir de la science. Gallimard.

Dent, D. (2000). *Insect pest management* (2nd ed ed.). CABI Pub.

Desquilbet, M., Gaume, L., Grippa, M., Céréghino, R., Humbert, J.-F., Bonmatin, J.-M., Cornillon, P.-A., Maes, D., Van Dyck, H., & Goulson, D. (2020). Comment on "Meta-analysis reveals declines in terrestrial but increases in freshwater insect abundances". *Science*, 370(6523), eabd8947. https://doi.org/10.1126/science.abd8947

Deutsch, C. A., Tewksbury, J. J., Huey, R. B., Sheldon, K. S., Ghalambor, C. K., Haak, D. C., & Martin, P. R. (2008). Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(18), 6668–6672. https://doi.org/10.1073/pnas.0709472105

Deutsch, C. A., Tewksbury, J. J., Tigchelaar, M., Battisti, D. S., Merrill, S. C., Huey, R. B., & Naylor, R. L. (2018). Increase in crop losses to insect pests in a warming climate. *Science*, 361(6405), 916–919. https://doi.org/10.1126/science.aat3466

Didham, R. K., Basset, Y., Collins, C. M., Leather, S. R., Littlewood, N. A., Menz, M. H. M., Müller, J., Packer, L., Saunders, M. E., Schönrogge, K., Stewart, A. J. A., Yanoviak, S. P., & Hassall, C. (2020). Interpreting insect declines : seven challenges and a way forward. *Insect Conservation and Diversity*, 13(2), 103–114. https://doi.org/10.1111/icad.12408

Dirzo, R., Young, H. S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N. J. B., & Collen, B. (2014). Defaunation in the Anthropocene. *Science*, 345(6195), 401–406. https://doi.org/10.1126/science.1251817

Dudley, N. & Alexander, S. (2017). Agriculture and biodiversity : a review. *Biodiversity*, 18(2-3), 45–49. https://doi.org/10.1080/14888386.2017.1351892

Duffy, G. A., Coetzee, B. W., Janion-Scheepers, C., & Chown, S. L. (2015). Microclimate-based macrophysiology : implications for insects in a warming world. *Current Opinion in Insect Science*, 11, 84–89. https://doi.org/10.1016/j.cois.2015.09.013

Ehler, L. E. (2006). Integrated pest management (IPM) : definition, historical development and implementation, and the other IPM. *Pest Management Science*, 62(9), 787–789. https://doi.org/10.1002/ps.1247

Eizaguirre, M., López, C., Asín, L., & Albajes, R. (1994). Thermoperiodism, photoperiodism and sensitive stage in the diapause induction of *Sesamia nonagrioides* (Lepidoptera : Noctuidae). *Journal of Insect Physiology*, 40(2), 113–119. https://doi.org/10.1016/0022-1910(94)90082-5

Eizaguirre, M., López, C., & Sans, A. (2002). Maize phenology influences field diapause induction of *Sesamia nonagrioides* (Lepidoptera : Noctuidae). *Bulletin of Entomological Research*, 92(5), 439–443. https://doi.org/10.1079/BER2002183

Epstein, J. (2008). Why model? *Journal of Artificial Societies and Social Simulation*, 11(4), 12. https://www.jasss.org/11/4/12.html

Ern, R. (2019). A mechanistic oxygen- and temperature-limited metabolic niche framework. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 374(1778), 20180540. https://doi.org/10.1098/rstb.2018.0540

Estay, S. A., Lima, M., & Bozinovic, F. (2014). The role of temperature variability on insect performance and population dynamics in a warming world. *Oikos*, 123(2), 131–140. https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00607.x

Eyring, V., Bony, S., Meehl, G. A., Senior, C. A., Stevens, B., Stouffer, R. J., & Taylor, K. E. (2016). Overview of the Coupled Model Intercomparison Project Phase 6 (CMIP6) experimental design and organization. *Geoscientific Model Development*, 9(5), 1937–1958. https://doi.org/10.5194/gmd-9-1937-2016

Fantinou, A. A., Perdikis, D. C., & Chatzoglou, C. S. (2003). Development of immature stages of *Sesamia nonagrioides* (Lepidoptera : Noctuidae) under alternating and constant temperatures. *Environmental Entomology*, 32(6), 1337–1342. https://doi.org/10.1603/0046-225X-32.6.1337

Fantinou, A. A., Perdikis, D. C., & Zota, K. F. (2004). Reproductive responses to photoperiod and temperature by diapausing and nondiapausing populations of *Sesamia nonagrioides* Lef. (Lepidoptera - Noctuidae). *Physiological Entomology*, 29(2), 169–175. https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.2004.00381.x

FAO (2017). *The future of food and agriculture : trends and challenges*. Food and Agriculture Organization of the United Nations.

FAO (2022). *World Food and Agriculture – Statistical Yearbook 2022*. FAO. https://doi.org/10.4060/cc2211en

FAO, FIDA, OMS, PAM, & UNICEF (2021). *L'État de la sécurité alimentaire et de la nutrition dans le monde 2021. Transformer les systèmes alimentaires pour que la sécurité alimentaire, une meilleure nutrition et une alimentation saine et abordable soient une réalité pour tous.* FAO. https://doi.org/10.4060/cb4474fr

Feeley, K. J., Stroud, J. T., & Perez, T. M. (2017). Most 'global' reviews of species' responses to climate change are not truly global. *Diversity and Distributions*, 23(3), 231–234. https://doi.org/10.1111/ddi.12517

Fischer, K., Kölzow, N., Höltje, H., & Karl, I. (2011). Assay conditions in laboratory experiments : is the use of constant rather than fluctuating temperatures justified when investigating temperature-induced plasticity? *Oecologia*, 166(1), 23–33. https://doi.org/10.1007/s00442-011-1917-0

Foucart, S. (2017). En trente ans, près de 80 % des insectes auraient disparu en Europe. *Le Monde.fr*. https://www.lemonde.fr/biodiversite/article/2017/10/18/en-trente-ans-pres-de-80-des-insectes-auraient-disparu-en-europe_5202939_1652692.html

Foucault, Q., Wieser, A., Waldvogel, A.-M., Feldmeyer, B., & Pfenninger, M. (2018). Rapid adaptation to high temperatures in *Chironomus riparius*. *Ecology and Evolution*, 8(24), 12780–12789. https://doi.org/10.1002/ece3.4706

Fox, R., Oliver, T. H., Harrower, C., Parsons, M. S., Thomas, C. D., & Roy, D. B. (2014). Long-term changes to the frequency of occurrence of British moths are consistent with opposing and synergistic effects of climate and land-use changes. *Journal of Applied Ecology*, 51(4), 949–957. https://doi.org/10.1111/1365-2664.12256

Furlong, M. J. & Zalucki, M. P. (2017). Climate change and biological control : the consequences of increasing temperatures on host–parasitoid interactions. *Current Opinion in Insect Science*, 20, 39–44. https://doi.org/10.1016/j.cois.2017.03.006

Gagnon, A.-E., Bourgeois, G., Bourdages, L., Grenier, P., & Blondlot, A. (2019). Impact of climate change on *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera : Crambidae) phenology and its implications on pest management : Impact of climate change on *O. nubilalis* phenology. *Agricultural and Forest Entomology*, 21(3), 253–264. https://doi.org/10.1111/afe.12327

García-Ruiz, E., Marco, V., & Pérez-Moreno, I. (2011). Effects of variable and constant temperatures on the embryonic development and survival of a new grape pest, *Xylotrechus arvicola* (Coleoptera : Cerambycidae). *Environmental Entomology*, 40(4), 939–947. https://doi.org/10.1603/EN11080

Ghalambor, C. K. (2006). Are mountain passes higher in the tropics? janzen's hypothesis revisited. *Integrative and Comparative Biology*, 46(1), 5–17. https://doi.org/10.1093/icb/icj003

Gibbs, A. G., Perkins, M. C., & Markow, T. A. (2003). No place to hide : microclimates of Sonoran Desert Drosophila. *Journal of Thermal Biology*, 28(5), 353–362. https://doi.org/10.1016/S0306-4565(03)00011-1

GIEC (2021). *Climate Change 2021 : The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press. https://doi.org/10.1017/9781009157896

GIEC (2022a). *Climate Change 2022 : Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press. https://doi.org/10.1017/9781009325844

GIEC (2022b). *Climate Change 2022 : Mitigation of Climate Change. Contribution of Working Group III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press. https://doi.org/10.1017/9781009157926

Gilchrist, G. W. (1995). Specialists and generalists in changing environments. I. Fitness landscapes of thermal sensitivity. *The American Naturalist*, 146(2), 252–270. http://www.jstor.org/stable/2463060

Gilchrist, G. W., Huey, R. B., & Partridge, L. (1997). Thermal sensitivity of *Drosophila melanogaster :* Evolutionary responses of adults and eggs to laboratory natural selection at different temperatures. *Physiological Zoology*, 70(4), 403–414. https://doi.org/10.1086/515853

Gomi, T., Nagasaka, M., Fukuda, T., & Hagihara, H. (2007). Shifting of the life cycle and life-history traits of the fall webworm in relation to climate change. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 125(2), 179–184. https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2007.00616.x

González-Tokman, D., Córdoba-Aguilar, A., Dáttilo, W., Lira-Noriega, A., Sánchez-Guillén, R. A., & Villalobos, F. (2020). Insect responses to heat : physiological mechanisms, evolution and ecological implications in a warming world. *Biological Reviews*, 95(3), 802–821. https://doi.org/10.1111/brv.12588

Got, B., Piry, S., Migeon, A., & Labatte, J. M. (1997). Comparison of different models for predicting development rime of the European Corn Borer (Lepidoptera : Pyralidae). *Environmental Entomology*, 26(1), 46–60. https://doi.org/10.1093/ee/26.1.46

Goulson, D., Nicholls, E., Botías, C., & Rotheray, E. L. (2015). Bee declines driven by combined stress from parasites, pesticides, and lack of flowers. *Science*, 347(6229), 1255957. https://doi.org/10.1126/science.1255957

Grames, E. M., Montgomery, G. A., Boyes, D. H., Dicks, L. V., Forister, M. L., Matson, T. A., Nakagawa, S., Prendergast, K. S., Taylor, N. G., Tingley, M. W., Wagner, D. L., White, T. E., Woodcock, P., & Elphick, C. S. (2022). A framework and case study to systematically identify long-term insect abundance and diversity datasets. *Conservation Science and Practice*, 4(6). https://doi.org/10.1111/csp2.12687

Gray, D. R. (2008). The relationship between climate and outbreak characteristics of the spruce budworm in eastern Canada. *Climatic Change*, 87(3-4), 361–383. https://doi.org/10.1007/s10584-007-9317-5

Haddad, N. M., Crutsinger, G. M., Gross, K., Haarstad, J., & Tilman, D. (2011). Plant diversity and the stability of foodwebs. *Ecology Letters*, 14(1), 42–46. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01548.x

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

Harcourt, D. G. & Yee, J. M. (1982). Polynomial algorithm for predicting the duration of insect life stages. *Environmental Entomology*, 11(3), 581–584. https://doi.org/10.1093/ee/11.3.581

Harvey, J. A., Tougeron, K., Gols, R., Heinen, R., Abarca, M., Abram, P. K., Basset, Y., Berg, M., Boggs, C., Brodeur, J., Cardoso, P., de Boer, J. G., De Snoo, G. R., Deacon, C., Dell, J. E., Desneux, N., Dillon, M. E., Duffy, G. A., Dyer, L. A., Ellers, J., Espíndola, A., Fordyce, J., Forister, M. L., Fukushima, C., Gage, M. J. G., García-Robledo, C., Gely, C., Gobbi, M., Hallmann, C., Hance, T., Harte, J., Hochkirch, A., Hof, C., Hoffmann, A. A., Kingsolver, J. G., Lamarre, G. P. A., Laurance, W. F., Lavandero, B., Leather, S. R., Lehmann, P., Le Lann, C., López-Uribe, M. M., Ma, C., Ma, G., Moiroux, J., Monticelli, L., Nice, C., Ode, P. J., Pincebourde, S., Ripple, W. J., Rowe, M., Samways, M. J., Sentis, A., Shah, A. A., Stork, N., Terblanche, J. S., Thakur, M. P., Thomas, M. B., Tylianakis, J. M., Van Baaren, J., Van de Pol, M., Van der Putten, W. H., Van Dyck, H., Verberk, W. C. E. P., Wagner, D. L., Weisser, W. W., Wetzel, W. C., Woods, H. A., Wyckhuys, K. A. G., & Chown, S. L. (2022). Scientists' warning on climate change and insects. *Ecological Monographs*, e1553. https://doi.org/10.1002/ecm.1553

Hilbert, D. W. & Logan, A. (1983). Empirical model of nymphal development for the migratory grasshopper, *Melanoplus sanguinipes* (Orthoptera : Acrididae)l. *ENVIRONMENTAL ENTOMOLOGY*, 5. https://doi.org/10.1093/ee/12.1.1

Hochman, Z., Gobbett, D. L., & Horan, H. (2017). Climate trends account for stalled wheat yields in Australia since 1990. *Global Change Biology*, 23(5), 2071–2081. https://doi.org/10.1111/gcb.13604

Hodgson, J. A., Thomas, C. D., Oliver, T. H., Anderson, B. J., Brereton, T. M., & Crone, E. E. (2011). Predicting insect phenology across space and time : Predicting insect phenology. *Global Change Biology*, 17(3), 1289–1300. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02308.x

Hoffmann, A. A. & Hewa-Kapuge, S. (2000). Acclimation for heat resistance in *Trichogramma* nr. *brassicae* : can it occur without costs ? : *Acclimation without costs*. *Functional Ecology*, 14(1), 55–60. https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2000.00388.x

Homburg, K., Drees, C., Boutaud, E., Nolte, D., Schuett, W., Zumstein, P., Ruschkowski, E., & Assmann, T. (2019). Where have all the beetles gone? Long-term study reveals carabid species decline in a nature reserve in Northern Germany. *Insect Conservation and Diversity*, icad.12348. https://doi.org/10.1111/icad.12348

Huey, R. B. & Kingsolver, J. G. (1989). Evolution of thermal sensitivity of ectotherm performance. *Trends in Ecology & Evolution*, 4(5), 131–135. https://doi.org/10.1016/0169-5347(89)90211-5

Hunt, D. (2009). Pine wilt disease : a worldwide threat to forest ecosystems. *Nematology*, 11(2), 315–316. https://doi.org/10.1163/156854109X404553

Ikemoto, T. (2005). Intrinsic optimum temperature for development of insects and mites. *Environmental Entomology*, 34(6), 1377–1387. https://doi.org/10.1603/0046-225X-34.6.1377

Ikemoto, T. & Kiritani, K. (2019). Novel method of specifying low and high threshold temperatures using thermodynamic SSI model of insect development. *Environmental Entomology*, 48(3), 479–488. https://doi.org/10.1093/ee/nvz031

IPBES (2019). *Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services*. https://doi.org/10.5281/ZENODO.3831673

Ito, Y., Miyashita, K., & Yamada, H. (1968). Biology of *Hyphantria cunea* Drury (Lepidoptera : Arctiidae) in Japan : VI. Effect of temperature on development of immature stages. *Applied Entomology and Zoology*, 3(4), 163–175. https://doi.org/10.1303/aez.3.163

IUCN (2022). *The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2022-2.* https://www.iucnredlist.org.

Janisch, E. (1932). The influence of temperature on the life-history of insects. *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 80(2), 137–168. https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1932.tb03305.x

Janzen, D. H. (1967). Why mountain passes are higher in the tropics. *The American Naturalist*, 101(919), 233–249. https://doi.org/10.1086/282487

Janzen, D. H. & Hallwachs, W. (2019). Perspective : Where might be many tropical insects? *Biological Conservation*, 233, 102–108. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.02.030

Jarošík, V., Honěk, A., Magarey, R. D., & Skuhrovec, J. (2011). Developmental database for phenology models : Related insect and mite species have similar thermal requirements. *Journal of Economic Entomology*, 104(6), 1870–1876. https://doi.org/10.1603/EC11247

Jarvis, B. (2018). The insect Apocalypse is here. *The New York Times*. https://www.nytimes.com/2018/11/27/magazine/insect-apocalypse.html

Johansson, F., Orizaola, G., & Nilsson-Örtman, V. (2020). Temperate insects with narrow seasonal activity periods can be as vulnerable to climate change as tropical insect species. *Scientific Reports*, 10(1), 8822. https://doi.org/10.1038/s41598-020-65608-7

Jähnig, S. C., Baranov, V., Altermatt, F., Cranston, P., Friedrichs-Manthey, M., Geist, J., He, F., Heino, J., Hering, D., Hölker, F., Jourdan, J., Kalinkat, G., Kiesel, J., Leese, F., Maasri, A., Monaghan, M. T., Schäfer, R. B., Tockner, K., Tonkin, J. D., & Domisch, S. (2021). Revisiting global trends in freshwater insect biodiversity. *WIREs Water*, 8, e1506. https://doi.org/10.1002/wat2.1506

Jönsson, A. M., Appelberg, G., Harding, S., & Bärring, L. (2009). Spatio-temporal impact of climate change on the activity and voltinism of the spruce bark beetle, *Ips typographus*. *Global Change Biology*, 15(2), 486–499. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01742.x

Kabir, M. J., Alauddin, M., & Crimp, S. (2017). Farm-level adaptation to climate change in Western Bangladesh : An analysis of adaptation dynamics, profitability and risks. *Land Use Policy*, 64, 212–224. https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2017.02.026

Kellermann, V., Chown, S. L., Schou, M. F., Aitkenhead, I., Janion-Scheepers, C., Clemson, A., Scott, M. T., & Sgrò, C. M. (2019). Comparing thermal performance curves across traits : how consistent are they? *Journal of Experimental Biology*, 222(11), jeb193433. https://doi.org/10.1242/jeb.193433

Kellermann, V., Overgaard, J., Hoffmann, A. A., Flojgaard, C., Svenning, J.-C., & Loeschcke, V. (2012). Upper thermal limits of *Drosophila* are linked to species distributions and strongly constrained phylogenetically. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(40), 16228–16233. https://doi.org/10.1073/pnas.1207553109

Kellermann, V. & van Heerwaarden, B. (2019). Terrestrial insects and climate change : adaptive responses in key traits. *Physiological Entomology*, 44(2), 99–115. https://doi.org/10.1111/phen.12282

Kenis, M., Auger-Rozenberg, M.-A., Roques, A., Timms, L., Péré, C., Cock, M. J. W., Settele, J., Augustin, S., & Lopez-Vaamonde, C. (2009). Ecological effects of invasive alien insects. *Biological Invasions*, 11(1), 21–45. https://doi.org/10.1007/s10530-008-9318-y

Kfir, R. (1997). Competitive displacement of *Busseola fusca* (Lepidoptera : Noctuidae) by *Chilo partellus* (Lepidoptera : Pyralidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 90(5), 619–624. https://doi.org/10.1093/aesa/90.5.619

Kfir, R., Overholt, W. A., Khan, Z. R., & Polaszek, A. (2002). Biology and management of economically important lepidopteran cereal stem borers in Africa. *Annual Review of Entomology*, 47(1), 701–731. https://doi.org/10.1146/annurev.ento.47.091201.145254

Khadioli, N., Tonnang, Z., Muchugu, E., Ong'amo, G., Achia, T., Kipchirchir, I., Kroschel, J., & Le Ru, B. (2014). Effect of temperature on the phenology of *Chilo partellus* (Swinhoe) (Lepidoptera, Crambidae) ; simulation and visualization of the potential future distribution of *C. partellus* in Africa under warmer temperatures through the development of life-table parameters. *Bulletin of Entomological Research*, 104(6), 809–822. https://doi.org/10.1017/S0007485314000601

Kim, D.-S. & Lee, J.-H. (2003). Oviposition model of *Carposina sasakii* (Lepidoptera : Carposinidae). *Ecological Modelling*, 162(1-2), 145–153. https://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00402-7

Kindlmann, P., Dixon, A. F. G., & Dostálková, I. (2001). Role of ageing and temperature in shaping reaction norms and fecundity functions in insects : Insect energy partitioning model. *Journal of Evolutionary Biology*, 14(5), 835–840. https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2001.00323.x

King, A. M. & MacRae, T. H. (2015). Insect heat shock proteins during stress and diapause. *Annual Review of Entomology*, 60(1), 59–75. https://doi.org/10.1146/annurev-ento-011613-162107

Kingsolver, J. G. (1989). Weather and the population dynamics of insects : Integrating physiological and population ecology. *Physiological Zoology*, 62(2), 314–334. https://doi.org/10.1086/physzool.62.2.30156173

Kingsolver, J. G. & Buckley, L. B. (2020). Ontogenetic variation in thermal sensitivity shapes insect ecological responses to climate change. *Current Opinion in Insect Science*, 41, 17–24. https://doi.org/10.1016/j.cois.2020.05.005

Kingsolver, J. G., Izem, R., & Ragland, G. J. (2004). Plasticity of size and growth in fluctuating thermal environments : Comparing reaction norms and performance curves. *Integrative and Comparative Biology*, 44(6), 450–460. https://doi.org/10.1093/icb/44.6.450

Kingsolver, J. G. & Pfennig, D. W. (2004). Individual-level selection as a cause of Cope's rule of phyletic size increase. *Evolution*, 58(7), 1608–1612. https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2004.tb01740.x

Kingsolver, J. G., Ragland, G. J., & Diamond, S. E. (2009). Evolution in a constant environment : Thermal fluctuations and thermal sensitivity of laboratory and field populations of *Manduca sexta*. *Evolution*, 63(2), 537–541. https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00568.x

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

Klockmann, M., Günter, F., & Fischer, K. (2017). Heat resistance throughout ontogeny : body size constrains thermal tolerance. *Global Change Biology*, 23(2), 686–696. https://doi.org/10.1111/gcb.13407

Kontodimas, D. C., Eliopoulos, P. A., Stathas, G. J., & Economou, L. P. (2004). Comparative temperature-dependent development of *Nephus includens* (Kirsch) and *Nephus bisignatus* (Boheman) (Coleoptera : Coccinellidae) preying on *Planococcus citri* (Risso) (Homoptera : Pseudococcidae) : Evaluation of a linear and various nonlinear models using specific criteria. *Environmental Entomology*, 33(1), 1–11. https://doi.org/10.1603/0046-225X-33.1.1

Koštál, V. (2006). Eco-physiological phases of insect diapause. *Journal of Insect Physiology*, 52(2), 113–127. https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2005.09.008

Kristensen, T. N., Kjeldal, H., Schou, M. F., & Nielsen, J. L. (2016). Proteomic data reveals a physiological basis for costs and benefits associated with thermal acclimation. *Journal of Experimental Biology*, jeb.132696. https://doi.org/10.1242/jeb.132696

Kührt, U., Samietz, J., & Dorn, S. (2005). Thermoregulation behaviour in codling moth larvae. *Physiological Entomology*, 30(1), 54–61. https://doi.org/10.1111/j.0307-6962.2005.00431.x

Lacey, L. A. & Unruh, T. R. (2005). Biological control of codling moth. *Vedalia*, 12(1), 33–60.

Lactin, D. J., Holliday, N. J., Johnson, D. L., & Craigen, R. (1995). Improved rate model of temperature-dependent development by arthropods. *Environmental Entomology*, 24(1), 68–75. https://doi.org/10.1093/ee/24.1.68

Lawani, S. M. (1982). A review of the effects of various agronomic practices on cereal stem borer populations. *Tropical Pest Management*, 28(3), 266–276. https://doi.org/10.1080/09670878209370720

Leather, S. (2018). "Ecological Armageddon" - more evidence for the drastic decline in insect numbers : Insect declines. *Annals of Applied Biology*, 172(1), 1–3. https://doi.org/10.1111/aab.12410

Lehmann, P., Ammunét, T., Barton, M., Battisti, A., Eigenbrode, S. D., Jepsen, J. U., Kalinkat, G., Neuvonen, S., Niemelä, P., Terblanche, J. S., Økland, B., & Björkman, C. (2020). Complex responses of global insect pests to climate warming. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 18(3), 141–150. https://doi.org/10.1002/fee.2160

Lehmann, P., Van Der Bijl, W., Nylin, S., Wheat, C. W., & Gotthard, K. (2017). Timing of diapause termination in relation to variation in winter climate : *Pieris napi* diapause termination. *Physiological Entomology*, 42(3), 232–238. https://doi.org/10.1111/phen.12188

Leniaud, L., Audiot, P., Bourguet, D., Frerot, B., Genestier, G., Lee, S. F., Malausa, T., Le Pallec, A.-H., Souqual, M.-C., & Ponsard, S. (2006). Genetic structure of European and Mediterranean maize borer populations on several wild and cultivated host plants. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 120(1), 51–62. https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2006.00427.x

Lister, B. C. & Garcia, A. (2018). Climate-driven declines in arthropod abundance restructure a rainforest food web. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(44), E10397–E10406. https://doi.org/10.1073/pnas.1722477115

Liu, J.-F., Yang, M.-F., Hu, J.-F., & Han, C. (2015). Effects of temperature on development and survival of *Orthopygia glaucinalis* (Lepidoptera : Pyralidae) reared on *Platycarya strobilacea*. *Journal of Economic Entomology*, 108(2), 504–514. https://doi.org/10.1093/jee/tov003

Llandres, A. L., Marques, G. M., Maino, J. L., Kooijman, S. A. L. M., Kearney, M. R., & Casas, J. (2015). A dynamic energy budget for the whole life-cycle of holometabolous insects. *Ecological Monographs*, 85(3), 353–371. https://doi.org/10.1890/14-0976.1

Logan, J. A., Wollkind, D. J., Hoyt, S. C., & Tanigoshi, L. K. (1976). An analytic model for description of temperature dependent rate phenomena in arthropods. *Environmental Entomology*, 5(6), 1133–1140. https://doi.org/10.1093/ee/5.6.1133

Losey, J. E. & Vaughan, M. (2006). The economic value of ecological services provided by insects. *BioScience*, 56(4), 311. https://doi.org/10.1641/0006-3568(2006)56[311:TEVOES]2.0.CO;2

Lowder, S. K., Sánchez, M. V., & Bertini, R. (2019). *Farms, family farms, farmland distribution and farm labour what do we know today?* Food and Agriculture Organization of the United Nations.

Ma, C.-S., Ma, G., & Pincebourde, S. (2021). Survive a warming climate : Insect responses to extreme high temperatures. *Annual Review of Entomology*, 66(1), 163–184. https://doi.org/10.1146/annurev-ento-041520-074454

Ma, G., Hoffmann, A. A., & Ma, C.-S. (2015). Daily temperature extremes play an important role in predicting thermal effects. *Journal of Experimental Biology*, jeb.122127. https://doi.org/10.1242/jeb.122127

Ma, G. & Ma, C.-S. (2012). Effect of acclimation on heat-escape temperatures of two aphid species : Implications for estimating behavioral response of insects to climate warming. *Journal of Insect Physiology*, 58(3), 303–309. https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2011.09.003

Ma, L., Wang, X., Liu, Y., Su, M.-Z., & Huang, G.-H. (2017). Temperature effects on development and fecundity of *Brachmia macroscopa* (Lepidoptera : Gelechiidae). *PLOS ONE*, 12(3), e0173065. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0173065

Mailafiya, D. M., Le Ru, B. P., Kairu, E. W., Calatayud, P.-A., & Dupas, S. (2009). Species diversity of lepidopteran stem borer parasitoids in cultivated and natural habitats in Kenya. *Journal of Applied Entomology*, 133(6), 416–429. https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.2009.01381.x

Maiorano, A., Donatelli, M., & Fumagalli, D. (2012). Potential distribution and phenological development of the Mediterranean Corn Borer (*Sesamia nonagrioides*) under warming climate in Europe. *6th International Congress on Environmental Modelling and Software*, volume 324.

Marshall, K. E., Gotthard, K., & Williams, C. M. (2020). Evolutionary impacts of winter climate change on insects. *Current Opinion in Insect Science*, 41, 54–62. https://doi.org/10.1016/j.cois.2020.06.003

Martin, T. & Huey, R. (2008). Why “suboptimal” is optimal : Jensen’s inequality and ectotherm thermal preferences. *The American Naturalist*, 171(3), E102–E118. https://doi.org/10.1086/527502

McGrath, M. (2019). Global insect decline may see ’plague of pests’. *BBC News*. https://www.bbc.com/news/science-environment-47198576

Meissle, M., Mouron, P., Musa, T., Bigler, F., Pons, X., Vasileiadis, V. P., Otto, S., Antichi, D., Kiss, J., Pálinkás, Z., Dorner, Z., Van Der Weide, R., Groten, J., Czembor, E., Adamczyk, J., Thibord, J.-B., Melander, B., Nielsen, G. C., Poulsen, R. T., Zimmermann, O., Verschwele, A., & Oldenburg, E. (2009). Pests, pesticide use and alternative options in European maize production : current status and future prospects : Pest management in European maize production. *Journal of Applied Entomology*, 134(5), 357–375. https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.2009.01491.x

Messenger, P. S. & Flitters, N. E. (1958). Effect of constant temperature environments on the egg stage of three species of Hawaiian fruit flies. *Annals of the Entomological Society of America*, 51(2), 109–119. https://doi.org/10.1093/aesa/51.2.109

Misof, B., Liu, S., Meusemann, K., Peters, R. S., Donath, A., Mayer, C., Frandsen, P. B., Ware, J., Flouri, T., Beutel, R. G., Niehuis, O., Petersen, M., Izquierdo-Carrasco, F., Wappler, T., Rust, J., Aberer, A. J., Aspöck, U., Aspöck, H., Bartel, D., Blanke, A., Berger, S., Böhm, A., Buckley, T. R., Calcott, B., Chen, J., Friedrich, F., Fukui, M., Fujita, M., Greve, C., Grobe, P., Gu, S., Huang, Y., Jermiin, L. S., Kawahara, A. Y., Krogmann, L., Kubiak, M., Lanfear, R., Letsch, H., Li, Y., Li, Z., Li, J., Lu, H., Machida, R., Mashimo, Y., Kapli, P., McKenna, D. D., Meng, G., Nakagaki, Y., Navarrete-Heredia, J. L., Ott, M., Ou, Y., Pass, G., Podsiadlowski, L., Pohl, H., von Reumont, B. M., Schütte, K., Sekiya, K., Shimizu, S., Slipinski, A., Stamatakis, A., Song, W., Su, X., Szucsich, N. U., Tan, M., Tan, X., Tang, M., Tang, J., Timelthaler, G., Tomizuka, S., Trautwein, M., Tong, X., Uchifune, T., Walzl, M. G., Wiegmann, B. M., Wilbrandt, J., Wipfler, B., Wong, T. K. F., Wu, Q., Wu, G., Xie, Y., Yang, S., Yang, Q., Yeates, D. K., Yoshizawa, K., Zhang, Q., Zhang, R., Zhang, W., Zhang, Y., Zhao, J., Zhou, C., Zhou, L., Ziesmann, T., Zou, S., Li, Y., Xu, X., Zhang, Y., Yang, H., Wang, J., Wang, J., Kjer, K. M., & Zhou, X. (2014). Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution. *Science*, 346(6210), 763–767. https://doi.org/10.1126/science.1257570

Mitchell, K. A. & Hoffmann, A. A. (2010). Thermal ramping rate influences evolutionary potential and species differences for upper thermal limits in *Drosophila* : *Limited h* ^{2} *and reduced thermal limits in Drosophila*. *Functional Ecology*, 24(3), 694–700. https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01666.x

Moyal, P., Tokro, P., Bayram, A., Savopoulou-Soultani, M., Conti, E., Eizaguirre, M., Le Rü, B., Avand-Faghih, A., Frérot, B., & Andreadis, S. (2011). Origin and taxonomic status of the Palearctic population of the stem borer *Sesamia nonagrioides* (Lefèbvre) (Lepidoptera : Noctuidae) : *Sesamia nonagrioides* out of AfricaSESAMIA NONAGRIOIDES OUT OF AFRICA. *Biological Journal of the Linnean Society*, 103(4), 904–922. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2011.01666.x

Mutamiswa, R., Chidawanyika, F., & Nyamukondiwa, C. (2017). Dominance of spotted stemborer *Chilo partellus* Swinhoe (Lepidoptera : Crambidae) over indigenous stemborer species in Africa’s changing climates : ecological and thermal biology perspectives. *Agricultural and Forest Entomology*, 19(4), 344–356. https://doi.org/10.1111/afe.12217

Mutamiswa, R., Chidawanyika, F., & Nyamukondiwa, C. (2018). Superior basal and plastic thermal responses to environmental heterogeneity in invasive exotic stemborer *Chilo partellus* Swinhoe over indigenous *Busseola fusca* (Fuller) and *Sesamia calamistis* Hampson : Thermal sensitivity aid *C. partellus* invasiveness. *Physiological Entomology*, 43(2), 108–119. https://doi.org/10.1111/phen.12235

Mutchmor, J. A. & Beckel, W. E. (1959). Some factors affecting diapause in the European Corn Borer, *Ostrinia nubilalis* (Hbn.) (Lepidoptera : Pyralidae). *Canadian Journal of Zoology*, 37(2), 161–168. https://doi.org/10.1139/z59-019

Mwalusepo, S., Tonnang, H. E. Z., Massawe, E. S., Okuku, G. O., Khadioli, N., Johansson, T., Calatayud, P.-A., & Le Ru, B. P. (2015). Predicting the impact of temperature change on the future distribution of maize stem borers and their natural enemies along East African mountain gradients using phenology models. *PLOS ONE*, 10(6), e0130427. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0130427

Ndjomatchoua, F. T., Tonnang, H. E., Plantamp, C., Campagne, P., Tchawoua, C., & Le Ru, B. P. (2016). Spatial and temporal spread of maize stem borer *Busseola fusca* (Fuller) (Lepidoptera : Noctuidae) damage in smallholder farms. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 235, 105–118. https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.10.013

Nichols, E., Spector, S., Louzada, J., Larsen, T., Amezquita, S., & Favila, M. E. (2008). Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation*, 141(6), 1461–1474. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.04.011

Nielsen, A. L., Chen, S., & Fleischer, S. J. (2016). Coupling developmental physiology, photoperiod, and temperature to model phenology and dynamics of an invasive heteropteran, *Halyomorpha halys*. *Frontiers in Physiology*, 7(165). https://doi.org/10.3389/fphys.2016.00165

Nielsen, M. E., Lehmann, P., & Gotthard, K. (2022). Longer and warmer prewinter periods reduce post-winter fitness in a diapausing insect. *Functional Ecology*, 36(5), 1151–1162. https://doi.org/10.1111/1365-2435.14037

Nijhout, H. F. & Williams, C. M. (1974). Control of moulting and metamorphosis in the tobacco hornworm, *Manduca Sexta* (L.) : Growth of the last-instar larva and the decision to pupate. *Journal of Experimental Biology*, 61(2), 481–491. https://doi.org/10.1242/jeb.61.2.481

Noor-ul Ane, M., Ali Mirhosseini, M., Crickmore, N., Saeed, S., Noor, I., & Zalucki, M. (2018). Temperature-dependent development of *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera : Noctuidae) and its larval parasitoid, *Habrobracon hebetor* (Say) (Hymenoptera : Braconidae) : implications for species interactions. *Bulletin of Entomological Research*, 108(3), 295–304. https://doi.org/10.1017/S0007485317000724

Ntiri, E. S., Calatayud, P.-A., Van den Berg, J., & Le Ru, B. P. (2019). Spatio-temporal interactions between maize lepidopteran stemborer communities and possible implications from the recent invasion of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera : Noctuidae) in Sub-Saharan Africa. *Environmental Entomology*, 48(3), 573–582. https://doi.org/10.1093/ee/nvz024

Ntiri, E. S., Calatayud, P.-A., Van Den Berg, J., Schulthess, F., & Le Ru, B. P. (2016). Influence of temperature on intra- and interspecific resource utilization within a community of lepidopteran maize stemborers. *PLOS ONE*, 11(2), e0148735. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0148735

Oerke, E.-C. (2006). Crop losses to pests. *The Journal of Agricultural Science*, 144(1), 31–43. https://doi.org/10.1017/S0021859605005708

O'Neill, B. C., Tebaldi, C., van Vuuren, D. P., Eyring, V., Friedlingstein, P., Hurtt, G., Knutti, R., Kriegler, E., Lamarque, J.-F., Lowe, J., Meehl, G. A., Moss, R., Riahi, K., & Sanderson, B. M. (2016). The Scenario Model Intercomparison Project (ScenarioMIP) for CMIP6. *Geoscientific Model Development*, 9(9), 3461–3482. https://doi.org/10.5194/gmd-9-3461-2016

Ong'amo, G. O., Le Rü, B. P., Dupas, S., Moyal, P., Calatayud, P.-A., & Silvain, J.-F. (2006). Distribution, pest status and agro-climatic preferences of lepidopteran stem borers of maize in Kenya. *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)*, 42(2), 171–177. https://doi.org/10.1080/00379271.2006.10700620

ONU (2022). *World population prospects 2022 : summary of results*. United Nations.

O'Sullivan, J. D., MacMillan, H. A., & Overgaard, J. (2017). Heat stress is associated with disruption of ion balance in the migratory locust, *Locusta migratoria*. *Journal of Thermal Biology*, 68, 177–185. https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2016.04.001

Overholt, W. A., Ochieng, J. O., Lammers, P., & Ogedah, K. (1994). Rearing and field release methods for *Cotesia Flavipes* Cameron (Hymenoptera : Braconidae), a parasitoid of tropical gramineous stem borers. *International Journal of Tropical Insect Science*, 15(03), 253–259. https://doi.org/10.1017/S1742758400017549

Padrón, R. S., Gudmundsson, L., Decharme, B., Ducharne, A., Lawrence, D. M., Mao, J., Peano, D., Krinner, G., Kim, H., & Seneviratne, S. I. (2020). Observed changes in dry-season water availability attributed to human-induced climate change. *Nature Geoscience*, 13(7), 477–481. https://doi.org/10.1038/s41561-020-0594-1

Payne, N. M. (1929). Absolute humidity as a factor in insect cold hardiness with a note on the effect of nutrition on cold hardiness. *Annals of the Entomological Society of America*, 22(4), 601–620. https://doi.org/10.1093/aesa/22.4.601

Pimentel, D. (2009). Pesticides and Pest Control. *Integrated Pest Management : Innovation-Development Process : Volume 1*, 83–87. Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8992-3_3

Pincebourde, S. & Woods, H. A. (2012). Climate uncertainty on leaf surfaces : the biophysics of leaf microclimates and their consequences for leaf-dwelling organisms. *Functional Ecology*, 26(4), 844–853. https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2012.02013.x

Pingali, P. L. (2012). Green Revolution : Impacts, limits, and the path ahead. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(31), 12302–12308. https://doi.org/10.1073/pnas.0912953109

Pollard, C. P., Griffin, C. T., Andrade Moral, R. d., Duffy, C., Chuche, J., Gaffney, M. T., Fealy, R. M., & Fealy, R. (2020). phenModel : A temperature-dependent phenology/voltinism model for a herbivorous insect incorporating facultative diapause and budburst. *Ecological Modelling*, 416, 108910. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.108910

Porter, J., Parry, M., & Carter, T. (1991). The potential effects of climatic change on agricultural insect pests. *Agricultural and Forest Meteorology*, 57(1-3), 221–240. https://doi.org/10.1016/0168-1923(91)90088-8

Quinn, B. K. (2017). A critical review of the use and performance of different function types for modeling temperature-dependent development of arthropod larvae. *Journal of Thermal Biology*, 63, 65–77. https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2016.11.013

Ratkowsky, D. A., Lowry, R. K., McMeekin, T. A., Stokes, A. N., & Chandler, R. E. (1983). Model for bacterial culture growth rate throughout the entire biokinetic temperature range. *Journal of Bacteriology*, 154(3), 1222. http://jb.asm.org/content/154/3/1222.abstract

Razinger, J., Vasileiadis, V. P., Giraud, M., van Dijk, W., Modic, S., Sattin, M., & Urek, G. (2016). On-farm evaluation of inundative biological control of *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera : Crambidae) by *Trichogramma brassicae* (Hymenoptera : Trichogrammatidae) in three European maize-producing regions : Inundative biological control of *Ostrinia nubilalis* by *Trichogramma brassicae*. *Pest Management Science*, 72(2), 246–254. https://doi.org/10.1002/ps.4054

Rebaudo, F. & Rabhi, V.-B. (2018). Modeling temperature-dependent development rate and phenology in insects : review of major developments, challenges, and future directions. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 166(8), 607–617. https://doi.org/10.1111/eea.12693

Rebaudo, F. & Régnier, B. (2022). devRate : Quantify the relationship between development rate and temperature in ectotherms. *R package version 0.2.3*. https://CRAN.R-project.org/package=devRate

Rebaudo, F., Struelens, Q., Callizaya Condori, F., & Quispe, R. (2017). Relationship between temperature and development rate of *Copitarsia incommoda* (Lepidoptera : Noctuidae) in the Bolivian Andes. *Applied Entomology and Zoology*, 52(2), 313–320. https://doi.org/10.1007/s13355-017-0480-5

Rebaudo, F., Struelens, Q., & Dangles, O. (2018). Modelling temperature-dependent development rate and phenology in arthropods : The devRate package for R. *Methods in Ecology and Evolution*, 9(4), 1144–1150. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12935

Renault, D. (2011). Long-term after-effects of cold exposure in adult *Alphitobius diaperinus* (Tenebrionidae) : the need to link survival ability with subsequent reproductive success. *Ecological Entomology*, 36(1), 36–42. https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2010.01243.x

Resh, V. H. & Cardé, R. T. (2009). *Encyclopedia of insects* (2nd ed ed.). Elsevier/Academic Press.

Rinehart, J. P., Yocum, G. D., & Denlinger, D. L. (2008). Thermotolerance and rapid cold hardening ameliorate the negative effects of brief exposures to high or low temperatures on fecundity in the flesh fly, *Sarcophaga crassipalpis* : Thermotolerance in *Sarcophaga crassipalpis*. *Physiological Entomology*, 25(4), 330–336. https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.2000.00201.x

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

Rodrigues, A., Pilgrim, J., Lamoreux, J., Hoffmann, M., & Brooks, T. (2006). The value of the IUCN Red List for conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(2), 71–76. https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.10.010

Réaumur, R. d. (1735). Observation du thermometer, faites à Paris pendant l'année 1735, compares avec celles qui ont été faites sous la ligne, à l'Isle de France, à Alger et en quelques-unes de nos isles de l'Amérique. *Paris : Mémoires de l'Académie des Sciences*.

Réaumur, R. d. (1740). *Mémoires pour servir à l'histoire des insectes*, volume 5. Imprimerie Royale.

Régnière, J. (1984). A method of describing and using variability in development rates for the simulation of insect phenology. *The Canadian Entomologist*, 116(10), 1367–1376. https://doi.org/10.4039/Ent1161367-10

Régnière, J., Powell, J., Bentz, B., & Nealis, V. (2012a). Effects of temperature on development, survival and reproduction of insects : Experimental design, data analysis and modeling. *Journal of Insect Physiology*, 58(5), 634–647. https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2012.01.010

Régnière, J., St-Amant, R., & Duval, P. (2012b). Predicting insect distributions under climate change from physiological responses : spruce budworm as an example. *Biological Invasions*, 14(8), 1571–1586. https://doi.org/10.1007/s10530-010-9918-1

Salih, A. A. M., Baraibar, M., Mwangi, K. K., & Artan, G. (2020). Climate change and locust outbreak in East Africa. *Nature Climate Change*, 10(7), 584–585. https://doi.org/10.1038/s41558-020-0835-8

Saunders, M. E., Janes, J. K., & O'Hanlon, J. C. (2020). Moving on from the insect apocalypse narrative : engaging with evidence-based insect conservation. *BioScience*, 70(1), 80–89. https://doi.org/10.1093/biosci/biz143

Schmalensee, L., Hulda Gunnarsdóttir, K., Näslund, J., Gotthard, K., & Lehmann, P. (2021). Thermal performance under constant temperatures can accurately predict insect development times across naturally variable microclimates. *Ecology Letters*, ele.13779. https://doi.org/10.1111/ele.13779

Schoolfield, R., Sharpe, P., & Magnuson, C. (1981). Non-linear regression of biological temperature-dependent rate models based on absolute reaction-rate theory. *Journal of Theoretical Biology*, 88(4), 719–731. https://doi.org/10.1016/0022-5193(81)90246-0

Schowalter, T. D., Pandey, M., Presley, S. J., Willig, M. R., & Zimmerman, J. K. (2021). Arthropods are not declining but are responsive to disturbance in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(2), e2002556117. https://doi.org/10.1073/pnas.2002556117

Schwarz, G. (1978). Estimating the dimension of a model. *The Annals of Statistics*, 6(2), 461–464. https://doi.org/10.1214/aos/1176344136

Sgolastra, F., Kemp, W. P., Buckner, J. S., Pitts-Singer, T. L., Maini, S., & Bosch, J. (2011). The long summer : Pre-wintering temperatures affect metabolic expenditure and winter survival in a solitary bee. *Journal of Insect Physiology*, 57(12), 1651–1659. https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2011.08.017

Shaffril, H. A. M., Krauss, S. E., & Samsuddin, S. F. (2018). A systematic review on Asian's farmers' adaptation practices towards climate change. *Science of The Total Environment*, 644, 683–695. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.06.349

Sharma, H. C. & Prabhakar, C. S. (2014). Impact of Climate Change on Pest Management and Food Security. *Integrated Pest Management*, 23–36. Elsevier. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-398529-3.00003-8

Sharpe, P. J., Curry, G. L., DeMichele, D. W., & Cole, C. L. (1977). Distribution model of organism development times. *Journal of Theoretical Biology*, 66(1), 21–38. https://doi.org/10.1016/0022-5193(77)90309-5

Sharpe, P. J. & DeMichele, D. W. (1977). Reaction kinetics of poikilotherm development. *Journal of Theoretical Biology*, 64(4), 649–670. https://doi.org/10.1016/0022-5193(77)90265-X

Shi, P. & Ge, F. (2010). A comparison of different thermal performance functions describing temperature-dependent development rates. *Journal of Thermal Biology*, 35(5), 225–231. https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2010.05.005

Shi, P., Ge, F., Sun, Y., & Chen, C. (2011). A simple model for describing the effect of temperature on insect developmental rate. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 14(1), 15–20. https://doi.org/10.1016/j.aspen.2010.11.008

Shi, P., Ratkowsky, D. A., Wang, N., Li, Y., Zhao, L., Reddy, G. V., & Li, B.-L. (2017a). Comparison of five methods for parameter estimation under Taylor's power law. *Ecological Complexity*, 32, 121–130. https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2017.10.006

Shi, P.-J., Chen, L., Hui, C., & Grissino-Mayer, H. D. (2016a). Capture the time when plants reach their maximum body size by using the beta sigmoid growth equation. *Ecological Modelling*, 320, 177–181. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.09.012

Shi, P.-J., Fan, M.-L., & Reddy, G. V. P. (2017b). Comparison of thermal performance equations in describing temperature-dependent developmental rates of insects : (III) Phenological applications. *Annals of the Entomological Society of America*, 110(6), 558–564. https://doi.org/10.1093/aesa/sax063

Shi, P.-J., Reddy, G. V. P., Chen, L., & Ge, F. (2015). Comparison of thermal performance equations in describing temperature-dependent developmental rates of insects : (I) Empirical models. *Annals of the Entomological Society of America*, 109(2), 211–215. https://doi.org/10.1093/aesa/sav121

Shi, P.-J., Reddy, G. V. P., Chen, L., & Ge, F. (2016b). Comparison of thermal performance equations in describing temperature-dependent developmental rates of insects : (II) Two thermodynamic models. *Annals of the Entomological Society of America*, 110(1), 113–120. https://doi.org/10.1093/aesa/saw067

Sinclair, B. J., Marshall, K. E., Sewell, M. A., Levesque, D. L., Willett, C. S., Slotsbo, S., Dong, Y., Harley, C. D. G., Marshall, D. J., Helmuth, B. S., & Huey, R. B. (2016). Can we predict ectotherm responses to climate change using thermal performance curves and body temperatures? *Ecology Letters*, 19(11), 1372–1385. https://doi.org/10.1111/ele.12686

Sinclair, B. J., Vernon, P., Jaco Klok, C., & Chown, S. L. (2003). Insects at low temperatures : an ecological perspective. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(5), 257–262. https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00014-4

Sinclair, B. J., Williams, C. M., & Terblanche, J. S. (2012). Variation in thermal performance among insect populations. *Physiological and Biochemical Zoology*, 85(6), 594–606. https://doi.org/10.1086/665388

Skendžić, S., Zovko, M., Živković, I. P., Lešić, V., & Lemić, D. (2021). The impact of climate change on agricultural insect pests. *Insects*, 12(5), 440. https://doi.org/10.3390/insects12050440

Sokame, B. M., Malusi, P., Subramanian, S., Kilalo, D. C., Juma, G., & Calatayud, P.-A. (2022). Do the invasive Fall Armyworm, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera : Noctuidae), and the maize lepidopteran stemborers compete when sharing the same food? *Phytoparasitica*, 50(1), 21–34. https://doi.org/10.1007/s12600-021-00952-6

Sokame, B. M., Tonnang, H. E. Z., Subramanian, S., Bruce, A. Y., Dubois, T., Ekesi, S., & Calatayud, P.-A. (2021). A system dynamics model for pests and natural enemies interactions. *Scientific Reports*, 11(1), 1401. https://doi.org/10.1038/s41598-020-79553-y

Song, H., Kemp, D. B., Tian, L., Chu, D., Song, H., & Dai, X. (2021). Thresholds of temperature change for mass extinctions. *Nature Communications*, 12(1), 4694. https://doi.org/10.1038/s41467-021-25019-2

Steffen, W., Broadgate, W., Deutsch, L., Gaffney, O., & Ludwig, C. (2015). The trajectory of the Anthropocene : The Great Acceleration. *The Anthropocene Review*, 2(1), 81–98. https://doi.org/10.1177/2053019614564785

Stillman, J. H. (2003). Acclimation capacity underlies susceptibility to climate change. *Science*, 301(5629), 65–65. https://doi.org/10.1126/science.1083073

Stinner, R., Gutierrez, A., & Butler, G. (1974). An algorithm for temperature-dependent growth rate simulation. *The Canadian Entomologist*, 106(05), 519–524.

Stinner, R. E., Butler, G. D., Bacheler, J. S., & Tuttle, C. (1975). Simulation of temperature-dependent development in population dynamics models. *The Canadian Entomologist*, 107(11), 1167–1174. https://doi.org/10.4039/Ent1071167-11

Stork, N. E. (2018). How many species of insects and other terrestrial arthropods are there on earth? *Annual Review of Entomology*, 63(1), 31–45. https://doi.org/10.1146/annurev-ento-020117-043348

Sultan, B., Defrance, D., & Iizumi, T. (2019). Evidence of crop production losses in West Africa due to historical global warming in two crop models. *Scientific Reports*, 9(1), 12834. https://doi.org/10.1038/s41598-019-49167-0

Sunday, J. M., Bates, A. E., Kearney, M. R., Colwell, R. K., Dulvy, N. K., Longino, J. T., & Huey, R. B. (2014). Thermal-safety margins and the necessity of thermoregulatory behavior across latitude and elevation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(15), 5610–5615. https://doi.org/10.1073/pnas.1316145111

Sutherst, R. W., Constable, F., Finlay, K. J., Harrington, R., Luck, J., & Zalucki, M. P. (2011). Adapting to crop pest and pathogen risks under a changing climate. *WIREs Climate Change*, 2(2), 220–237. https://doi.org/10.1002/wcc.102

Sánchez-Bayo, F. (2011). Impacts of agricultural pesticides on terrestrial ecosystems. *Ecological impacts of toxic chemicals*, 63–87. Bentham Science Publishers.

Sánchez-Bayo, F. & Wyckhuys, K. A. (2019). Worldwide decline of the entomofauna : A review of its drivers. *Biological Conservation*, 232, 8–27. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.01.020

Sørensen, J. G., Kristensen, T. N., & Overgaard, J. (2016). Evolutionary and ecological patterns of thermal acclimation capacity in *Drosophila* : is it important for keeping up with climate change? *Current Opinion in Insect Science*, 17, 98–104. https://doi.org/10.1016/j.cois.2016.08.003

Tauber, M. J., Tauber, C. A., & Masaki, S. (1986). *Seasonal adaptations of insects*. Oxford University Press.

Taylor, F. (1981). Ecology and evolution of physiological iime in insects. *The American Naturalist*, 117(1), 1–23. https://doi.org/10.1086/283683

Thackeray, S. J., Sparks, T. H., Frederiksen, M., Burthe, S., Bacon, P. J., Bell, J. R., Botham, M. S., Brereton, T. M., Bright, P. W., Carvalho, L., Clutton-Brock, T., Dawson, A., Edwards, M., Elliott, J. M., Harrington, R., Johns, D., Jones, I. D., Jones, J. T., Leech, D. I., Roy, D. B., Scott, W. A., Smith, M., Smithers, R. J., Winfield, I. J., & Wanless, S. (2010). Trophic level asynchrony in rates of phenological change for marine, freshwater and terrestrial environments : Phenological change across major environments. *Global Change Biology*, 16(12), 3304–3313. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02165.x

Thomas, C. D., Cameron, A., Green, R. E., Bakkenes, M., Beaumont, L. J., Collingham, Y. C., Erasmus, B. F. N., de Siqueira, M. F., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., van Jaarsveld, A. S., Midgley, G. F., Miles, L., Ortega-Huerta, M. A., Townsend Peterson, A., Phillips, O. L., & Williams, S. E. (2004). Extinction risk from climate change. *Nature*, 427(6970), 145–148. https://doi.org/10.1038/nature02121

Thompson, N. S. & Derr, P. (2009). Contra Epstein, good explanations predict. *Journal of Artificial Societies and Social Simulation*, 12(1), 9. http://jasss.soc.surrey.ac.uk/12/1/9.html

Thomson, L. J., Macfadyen, S., & Hoffmann, A. A. (2010). Predicting the effects of climate change on natural enemies of agricultural pests. *Biological Control*, 52(3), 296–306. https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.01.022

Tolk, A., Ihrig, M., Page, E. H., Szabo, C., Heath, B. L., Padilla, J. J., Dante Suarez, E., Weirich, P., & Yilmaz, L. (2013). Epistemology of modeling and simulation. *2013 Winter Simulations Conference (WSC)*, 1152–1166. https://doi.org/10.1109/WSC.2013.6721504

Tougeron, K., Brodeur, J., Le Lann, C., & Baaren, J. (2020). How climate change affects the seasonal ecology of insect parasitoids. *Ecological Entomology*, 45(2), 167–181. https://doi.org/10.1111/een.12792

Turnock, W. J. & Fields, P. G. (2005). Winter climates and coldhardiness in terrestrial insects. *European Journal of Entomology*, 102(4), 561–576. https://doi.org/10.14411/eje.2005.081

Uvarov, B. P. (1931). Insects and climate. *Ecological Entomology*, 79(1), 1–232.

Van Dyck, H., Bonte, D., Puls, R., Gotthard, K., & Maes, D. (2015). The lost generation hypothesis : could climate change drive ectotherms into a developmental trap? *Oikos*, 124(1), 54–61. https://doi.org/10.1111/oik.02066

van Klink, R., Bowler, D. E., Gongalsky, K. B., Swengel, A. B., Gentile, A., & Chase, J. M. (2020). Meta-analysis reveals declines in terrestrial but increases in freshwater insect abundances. *Science*, 368(6489), 417–420. https://doi.org/10.1126/science.aax9931

van Vuuren, D. P., Edmonds, J., Kainuma, M., Riahi, K., Thomson, A., Hibbard, K., Hurtt, G. C., Kram, T., Krey, V., Lamarque, J.-F., Masui, T., Meinshausen, M., Nakicenovic, N., Smith, S. J., & Rose, S. K. (2011). The representative concentration pathways : an overview. *Climatic Change*, 109(1), 5. https://doi.org/10.1007/s10584-011-0148-z

Vasseur, D. A., DeLong, J. P., Gilbert, B., Greig, H. S., Harley, C. D. G., McCann, K. S., Savage, V., Tunney, T. D., & O'Connor, M. I. (2014). Increased temperature variation poses a greater risk to species than climate warming. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 281(1779). https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2612

Vreysen, M. J. B., Robinson, A. S., Hendrichs, J., & Kenmore, P. (2007). *Area-Wide Integrated Pest Management (AW-IPM) : Principles, Practice and Prospects*. Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6059-5_1

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

Wagner, D. L., Fox, R., Salcido, D. M., & Dyer, L. A. (2021a). A window to the world of global insect declines : Moth biodiversity trends are complex and heterogeneous. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(2), e2002549117. https://doi.org/10.1073/pnas.2002549117

Wagner, D. L., Grames, E. M., Forister, M. L., Berenbaum, M. R., & Stopak, D. (2021b). Insect decline in the Anthropocene : Death by a thousand cuts. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(2), e2023989118. https://doi.org/10.1073/pnas.2023989118

Wagner, T. L., Wu, H.-I., Sharpe, P. J. H., & Coulson, R. N. (1984). Modeling distributions of insect development time : a literature review and application of the Weibull function. *Annals of the Entomological Society of America*, 77(5), 475–483. https://doi.org/10.1093/aesa/77.5.475

Wake, D. B. & Vredenburg, V. T. (2008). Are we in the midst of the sixth mass extinction? A view from the world of amphibians. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(supplement_1), 11466–11473. https://doi.org/10.1073/pnas.0801921105

Wang, R., Lan, Z., & Ding, Y. (1982). Studies on mathematical models of the relationship between insect development and temperature. *Acta Ecol. Sin*, 2(1), 47–57.

Wang, Y., Yan, J., Sun, J., Shi, W., Harwood, J. D., Monticelli, L. S., Tan, X., & Chen, J. (2021). Effects of field simulated warming on feeding behavior of *Sitobion avenae* (Fabricius) and host defense systems. *Entomologia Generalis*, 41(6), 567–578. https://doi.org/10.1127/entomologia/2021/1271

Warren, R., Price, J., Graham, E., Forstenhaeusler, N., & VanDerWal, J. (2018). The projected effect on insects, vertebrates, and plants of limiting global warming to 1.5°C rather than 2°C. *Science*, 360(6390), 791–795. https://doi.org/10.1126/science.aar3646

Westman, W. E. (1977). How much are nature's services worth? : Measuring the social benefits of ecosystem functioning is both controversial and illuminating. *Science*, 197(4307), 960–964. https://doi.org/10.1126/science.197.4307.960

Wilson, E. O. & Blanc, M. (1993). *La diversité de la vie*. O. Jacob.

Yamamura, K., Yokozawa, M., Nishimori, M., Ueda, Y., & Yokosuka, T. (2006). How to analyze long-term insect population dynamics under climate change : 50-year data of three insect pests in paddy fields. *Population Ecology*, 48(1), 31–48. https://doi.org/10.1007/s10144-005-0239-7

Yin, X. (1995). A nonlinear model for crop development as a function of temperature. *Agricultural and Forest Meteorology*, 77(1-2), 1–16. https://doi.org/10.1016/0168-1923(95)02236-Q

Zahiri, B., Fathipour, Y., Khanjani, M., Moharramipour, S., & Zalucki, M. P. (2010). Preimaginal development response to constant temperatures in *Hypera postica* (Coleoptera : Curculionidae) : Picking the best model. *Environmental Entomology*, 39(1), 177–189. https://doi.org/10.1603/EN08239