



Faculté des Lettres et Sciences Humaines

Institut de Géographie

Impacts des changements climatiques sur les insectes ravageurs en Suisse : étude des paramètres climatiques déterminants

Thèse présentée pour l'obtention du grade de docteur ès sciences humaines,
spécialité climatologie appliquée

Léonard Schneider

Membres du jury :

Prof. Martine Rebetez, directrice de thèse (Université de Neuchâtel et WSL)

Prof. Sonia Seneviratne (EPFZ)

Dr Pierluigi Calanca (Agroscope)

Dr Yann Vitasse (WSL)

Soutenue le 12 mai 2023

IMPRIMATUR

La Faculté des lettres et sciences humaines de l'Université de Neuchâtel, sur les rapports de Mme Martine Rebetez, directrice de thèse, professeure, Université de Neuchâtel ; Mme Sonia Seneviratne, professeure, ETHZ, Zürich ; M. Pierluigi Calanca, Agroscope Zurich et UNIBE, Oeschger Center ; M. Yann Vitasse, Swiss Federal Research Institute WSL, Birmensdorf autorise l'impression de la thèse présentée par M. Léonard Schneider en laissant à l'auteur la responsabilité des opinions énoncées.

Le doyen
Louis de Saussure

Neuchâtel, le 12 mai 2023

Pierluigi Calanca

Remerciements

J'ai eu la chance de bénéficier d'excellentes conditions de travail durant mes années de thèse, au sein de l'Université de Neuchâtel, de l'Institut fédéral de recherches sur la forêt, la neige et le paysage WSL, ainsi qu'à l'Université d'Édimbourg. Je tiens à remercier les personnes qui m'ont entouré dans ces différentes institutions, et en particulier :

Ma directrice de thèse, Martine Rebetez.

Mon collègue de bureau, Valentin Comte.

Mon jury de thèse : Sonia Seneviratne, Pierluigi Calanca et Yann Vitasse.

Mes collègues de l'institut de géographie de l'Université de Neuchâtel : Ola Söderström, Etienne Piguet, Francisco Klausner, Yvonne Riano, Jean Ruegg, Jennifer Barella, Loïc Bruening, Marc Winz, Suzy Blondin, Luca Gnaedinger, Chiara Bernasconi, Jonas Aegerter, Aurora Ruggeri, Laura Innocenti, André Ourednik, Geoffrey Klein, François-Florimond Fluck, Laure Sandoz, Christina Mittmasser, Zoé Codeluppi, Raoul Kaenzig, Luc Tripet, ...

Les équipes de l'*Evolutionary Biology Department* de l'Université d'Édimbourg qui m'ont accueilli, et la commission Doc.Mobility de l'Université de Neuchâtel qui m'a permis de financer mon séjour à Édimbourg. Un remerciement particulier à Ally Phillimore, Graham Stone et Isla Myers-Smith, ainsi qu'à mes collègues : Silvia Shen, Rebecca Lovell, Megan Stamp, Ilaria Lonero, Jamie Weir, Richard Turner, Kynan Delaney, Caelinn James, Michelle Bastian, Frazer Sinclair, Alex Reiss, Alix Prybyla, Chang-Ti Tang, Susan Eshelman...

L'équipe de « Ma thèse en 180 secondes » et les autres personnes ayant contribué à ma formation au cours de mes années de thèse : Silvia Dingwall, Susanna Zink, l'équipe du programme doctoral de géographie de la CUSO.

Les personnes rencontrées dans la phase exploratoire de ma recherche, et dont les conseils m'ont permis de préciser mon sujet de thèse : Pascal Vittoz, Yves Gonseth, Beat Wermelinger, Marc Kennis, Lukas Seehausen, Thibault Lachat, Martin Gössner.

Les autres collègues avec qui j'ai collaboré durant ces années : Baptiste Sneiders, Sergio Rasmann, Valentine Python, Melissa Dawes.

Mes proches.

Résumé

Cette thèse de climatologie appliquée s'intéresse aux impacts potentiels des changements climatiques sur les insectes ravageurs en Suisse. Il s'agit d'un enjeu majeur pour la gestion des forêts et de l'agriculture, et pour leur adaptation aux évolutions climatiques attendues au cours du XXI^e siècle. Les ravageurs dépendent fortement des températures pour leur développement, avec des sensibilités différentes selon les espèces. Ce travail cible les paramètres climatiques les plus pertinents dans le contexte suisse. Il s'agit d'une part des températures minimales hivernales, qui jouent un rôle-clé pour la survie des espèces sensibles au froid ; d'autre part, des températures moyennes pendant la période de développement, qui influencent la dynamique des populations, en particulier pour les espèces polyvoltines.

Nous présentons ici l'évolution de ces paramètres en Suisse, dans une approche qui associe des données mesurées sur les 40 dernières années (1980-2021) et des données simulées issues de scénarios climatiques pour les prochaines décennies (2022-2099). Nous avons fixé des seuils de sensibilité climatique pour différentes espèces de ravageurs sur la base de la littérature scientifique. Nous avons ensuite procédé à une analyse qui inclut les principales régions géographiques de la Suisse, ainsi que des classes d'altitude allant du Plateau jusqu'à la limite supérieure de la forêt (~2400 m), incluant ainsi toutes les zones forestières et agricoles du pays. Les données mesurées proviennent de stations du réseau de MétéoSuisse, tandis que les données simulées sont issues du programme CH2018, et se basent sur les scénarios d'émissions de gaz à effet de serre RCP8.5 et RCP2.6. Le premier prévoit une augmentation continue des émissions annuelles de gaz à effet de serre au niveau mondial durant les prochaines décennies (scénario dit « business as usual »), tandis que le second postule un maximum des émissions durant les années 2020, avant une réduction importante dans les décennies suivantes (scénario qui implique des actions rapides et efficaces pour réduire les émissions de gaz à effet de serre au niveau mondial).

Nos résultats montrent une diminution du nombre de jours froids ($T_{min} < -8^{\circ}\text{C}$ et $T_{min} < -12^{\circ}\text{C}$) pendant l'hiver, même si les températures minimales ont moins augmenté pendant l'hiver qu'en moyenne annuelle sur les 40 dernières années. Toutes altitudes confondues, le nombre de jours avec $T_{min} < -8^{\circ}\text{C}$ a diminué de 2.36 jours par décennie ($p=0.02$), tandis que le nombre de jours avec $T_{min} < -12^{\circ}\text{C}$ a diminué de 1.02 jours par décennie ($p=0.06$), bien que de façon non-significative. D'ici la fin du siècle, le seuil de -8°C pourrait n'être atteint plus qu'un hiver sur

quatre au-dessous de 500 m, et un hiver sur deux entre 500 et 800 m (scénario RCP8.5). Dans le même temps, le seuil de -12°C pourrait devenir rare au-dessous de 800 m (moins d'un hiver sur six) et être atteint moins d'un hiver sur deux entre 800 et 1700 m.

Concernant les températures moyennes, nos résultats montrent une augmentation légèrement supérieure pendant la saison de développement (avril-septembre) qu'en moyenne annuelle. Le nombre de *growing degree days* (GDD) au-dessus de 10°C (seuil de développement pour les ravageurs ciblés dans notre étude) a augmenté de 60 par décennie en moyenne, avec des tendances plus fortes à basse altitude (+128 GDD par décennie à basse altitude au sud des Alpes). D'ici la fin du siècle, le nombre de GDD sur le Plateau pourrait correspondre à ce qui est observé actuellement au sud des Alpes, et le nombre de GDD à moyenne altitude (800-1400 m) pourrait atteindre les valeurs actuelles sur le Plateau, selon le scénario RCP8.5. Avec le scénario RCP2.6, la situation reste beaucoup plus stable au cours du XXI^e siècle, tant pour les températures minimales hivernales que pour les températures moyennes pendant la saison de développement ; mais les valeurs sont manifestement sous-estimées, en tout cas pour la décennie 2020.

Sur la base de ces résultats, on peut s'attendre à une installation plus facile sur le Plateau pour des ravageurs invasifs sensibles au froid, et à une élévation de l'aire de répartition pour certains ravageurs indigènes, notamment en forêt. Les ravageurs polyvoltins devraient bénéficier des saisons de développement plus chaudes pour produire davantage de générations annuelles. Ainsi, les changements climatiques en cours sont susceptibles d'entraîner une augmentation des dégâts causés par ces espèces dans les prochaines décennies. Pour en déterminer l'ampleur, il faut prendre en considération la complexité des effets des changements climatiques sur les écosystèmes agricoles et forestiers, avec des impacts multiples sur les différentes espèces et sur leurs interactions ; ainsi que les moyens de lutte développés pour lutter contre ces ravageurs. La compréhension de ces mécanismes est fondamentale afin de développer des plans d'adaptation efficaces pour les forêts et l'agriculture face aux changements climatiques attendus pour les prochaines décennies.

Mots-clés : changements climatiques, insectes ravageurs, forêt, agriculture, impacts des changements climatiques, adaptation, températures, minimas hivernaux, saison de développement, phénologie, espèces invasives.

Publications

Les trois articles listés ci-dessous constituent des chapitres de la thèse de doctorat, conformément au règlement des thèses par article de l'Université de Neuchâtel (Art. 3, Procédure à suivre pour l'inscription et la soutenance de thèses par articles, Directive décanale, Faculté des Lettres et sciences humaines, Université de Neuchâtel, 2022).

Schneider, L., Rebetez, M. and Rasmann, S., (2022) The effect of climate change on invasive crop pests across biomes. *Current Opinion in Insect Science*, Vol. 50:100895. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2022.100895>.

Schneider, L., Comte, V. and Rebetez, M., (2021) Increasingly favourable winter temperature conditions for major crop and forest insect pest species in Switzerland. *Agricultural and Forest Meteorology*, Vol. 298-299:108315. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2020.108315>.

Schneider, L., Comte, V. and Rebetez, M., (2023) Temperatures during the development season are increasingly favourable for polyvoltine pest species in Switzerland. *Agricultural and Forest Meteorology*, Vol. 338:109503. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2023.109503>.

Les autres publications traitant des impacts des changements climatiques auxquelles j'ai contribué durant mes années de thèse sont listés ci-dessous.

Comte, V*., Schneider, L.*., Sneider, B. and Rebetez, M. (à paraître), Climate change in the vineyard: potential impacts for pest species. Case study in the region of Neuchatel.

*co-premier auteur

Comte, V., Schneider, L., Calanca, P., Zufferey, V. and Rebetez, M. (2023), Future climatic conditions may threaten adaptation capacities for vineyards along Lake Neuchatel, Switzerland. *OENO One*, Vol. 57, n°2. <https://doi.org/10.20870/oeno-one.2023.57.2.7194>.

Schneider, L., (2022) Book review : Le climat au prisme des sciences sociales. *Geographica Helvetica*, Vol. 77, pp.323-325. <https://doi.org/10.5194/gh-77-323-2022>.

Comte, V., Schneider, L., Calanca, P. and Rebetez, M., (2022) Effects of climate change on bioclimatic indices in vineyards along Lake Neuchatel, Switzerland. *Theoretical and Applied Climatology*, Vol. 147, pp.423-436. <https://doi.org/10.1007/s00704-021-03836-1>.

Muffler, L., Schmeddes, J., Weigel, R., Barbeta, A., Beil, I., Bolte, A., Buhk, C., Holm, S., Klein, G., Klisz, M., Löf, M., Peñuelas, J., Schneider, L., Vitasse, Y., and Kreyling, J., (2021) High plasticity in germination and establishment success in the dominant forest tree *Fagus sylvatica* across Europe. *Global Ecology and Biogeography*, Vol. 30, Issue 8, pp.1583-1596. <https://doi.org/10.1111/geb.13320>.

Vitasse, Y., Schneider, L., Rixen, C., Christen, D. and Rebetez, M., (2018) Increase in the risk of exposure of forest and fruit trees to spring frosts at higher elevations in Switzerland over the last four decades. *Agricultural and Forest Meteorology*, Vol. 248, pp.60-69. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.09.005>.

Table des matières

1. Introduction générale.....	17
1.1 Contexte.....	17
1.2 Les insectes ravageurs	19
1.3 Changements climatiques au niveau global.....	20
1.4 Situation climatique en Suisse	24
1.5 Impacts des changements climatiques sur les insectes ravageurs	25
1.6 Impacts observés en Suisse & question de recherche.....	28
1.7 Objectifs de la thèse.....	28
1.8 Méthodologie générale	29
2. Impacts des changements climatiques sur les ravageurs invasifs dans les différents biomes	33
3. Évolution des températures hivernales et leurs impacts sur les ravageurs forestiers et agricoles en Suisse	49
4. Évolution des températures pendant la saison de développement et leurs impacts sur les ravageurs polyvoltins en Suisse	71
5. Discussion générale	91
5.1 Interprétation des résultats & perspectives de recherches	91
5.2 Enjeux d'adaptation.....	95
5.3 Conclusions générales & implications des résultats.....	98
6. Bibliographie.....	99
7. Annexes	113
7.1 Annexe 1.A : nombre de stations par classe d'altitude.....	113
7.2 Annexe 1.B : nombre de jours froids par station entre 1980 et 2019	114
7.3 Annexe 1.C : carte de l'usage des sols en Suisse	116
7.4 Annexe 1.D : description des simulations climatiques utilisées (scénarios RCP2.6 et RCP8.5).....	117
7.5 Annexe 2.A : nombre de stations par classe d'altitude.....	118
7.6 Annexe 2.B : nombre moyen de growing degree days (tb=10°C) par station entre 1980 et 2021	119

Liste des figures

Figure 1.1. Scénarios d'émissions annuelles de gaz à effet de serre à l'échelle mondiale en gigatonnes d'équivalent-CO ₂	22
Figure 1.2. Évolution de la température moyenne mondiale par rapport à l'ère préindustrielle en fonction des scénarios d'émissions de gaz à effet de serre.	23
Figure 1.3. Impacts des changements climatiques sur les écosystèmes terrestres.	24
Figure 1.4. Impacts des ravageurs sur la production de blé, de riz et de maïs en fonction du réchauffement global.	27
Figure 1.5. Scénarios d'émissions de gaz à effet de serre RCP2.6 et RCP8.5.	31
Figure 2.1. Graphical abstract	34
Figure 3.1. Locations, codes and elevations of the 67 MeteoSwiss meteorological stations. .	53
Figure 3.2. Trends in daily Tmin averaged over winter (start of December to end of February) and over the entire year (1 September to 31 August), averaged across the 67 meteorological stations during the periods 1980–2019 (thin solid lines) and 2020–2099 (dashed lines). Eleven-year moving averages are shown as thick solid lines, and slopes (\pm SE) of the linear regressions are displayed.	56
Figure 3.3. Trends in the number of cold days ($T_{min} < -8^{\circ}\text{C}$ and $T_{min} < -12^{\circ}\text{C}$) per year for meteorological stations in different elevation classes during the periods 1980–2019 (thin solid lines) and 2020–2099 (dashed lines). Eleven-year moving averages are shown as thick solid lines.	58
Figure 4.1. Locations, codes and elevations of the 67 MeteoSwiss meteorological stations used in this study.	76
Figure 4.2. Trends in daily mean temperature (Tmean) averaged over development season (DS, start of April to end of September) and over the entire year, averaged across the 67 meteorological stations during the periods 1980–2021 (thin solid lines) and 2022–2099 (dashed lines). Eleven-year moving averages are shown as thick solid lines, and slopes (\pm SE) of the linear regressions are displayed.	78
Figure 4.3. Trend in the annual number of growing degree days (GDDs, for base development temperature [tb] = 10°C) per year, averaged across 67 meteorological stations during the periods 1980–2021 (thin solid lines) and 2022–2099 (dashed lines). Eleven-year moving averages are shown as thick solid lines, and slopes (\pm SE) of the linear regressions are displayed.	79

Figure 4.4. Trend in the annual number of growing degree days (GDDs, for base development temperature [tb] = 10°C) per year for meteorological stations in different elevation classes during the periods 1980–2021 (thin solid lines) and 2022–2099 (dashed lines). Eleven-year moving averages are shown as thick solid lines. Results based on (a) climatic scenario RCP2.6 and (b) RCP8.5.....	80
Figure 4.5. Mean number of growing degree days (GDDs, for base development temperature [tb] = 10°C) per station as a function of altitude, calculated for the past four decades (1980–2021) and projected for the end of 21 st Century (2070–2099). Results based on (a) climatic scenario RCP2.6 and (b) RCP8.5.....	83
Figure 5.1. Nombre moyen de GDD (tb=10°C) en fonction de l’altitude de chacune des 67 stations sur la période 1980-2021.	92
Figure 5.2. Tendence linéaire des GDD (tb=10°C) en fonction de l’altitude de chacune des 67 stations sur la période 1980-2021.	92

Liste des tableaux

Table 2.1. Summary table highlighting the principal findings of this review relating climate change effects on insect pest-crop interaction across major biomes (tropical versus temperate).....	42
Table 3.1. Trends in the number of cold days per decade during the periods 1980–2019 and 2020–2099 (under scenarios RCP2.6 and RCP8.5) for various elevation classes. * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$	57
Table 3.2. Mean number of cold days per year ($T_{min} < -8^{\circ}\text{C}$ and $T_{min} < -12^{\circ}\text{C}$). Minimum and maximum values among the stations are indicated in brackets.....	60
Table 3.3. Frequency of years with at least one cold day ($T_{min} < -8^{\circ}\text{C}$ and $T_{min} < -12^{\circ}\text{C}$).....	61
Table 4.1. Change in the annual number of growing degree days (GDDs, for base development temperature [tb] = 10°C) per decade during the periods 1980–2021 and 2022–2099 (under scenarios RCP2.6 and RCP8.5) for various elevation classes. * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$	81
Table 4.2. Mean number of growing degree days (GDDs, for base development temperature [tb] = 10°C) per year, calculated for the past four decades (1980–2021) and projected for two future periods (2035–2064 and 2070–2099) based on climatic scenarios RCP8.5 and RCP2.6. Minimum and maximum values among the meteorological stations are indicated in brackets.	82

1. Introduction générale

1.1 Contexte

Les changements climatiques constituent l'un des enjeux environnementaux majeurs du XXI^e siècle. En réaction à l'augmentation de la concentration en gaz à effet de serre dans l'atmosphère, les températures ont augmenté à l'échelle mondiale, en particulier depuis la fin des années 1970 ; et les différents scénarios climatiques régulièrement mis à jour par le GIEC (Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat) indiquent que la tendance devrait se poursuivre, voire se renforcer dans les scénarios les plus élevés (IPCC 2021). On peut ainsi s'attendre à une augmentation importante des températures d'ici le milieu et la fin du XXI^e siècle. Outre les températures, différents paramètres climatiques sont affectés, notamment les précipitations. Certaines régions voient leurs précipitations annuelles augmenter, notamment dans les hautes latitudes de l'hémisphère nord, tandis que d'autres tendent à s'assécher, par exemple dans le pourtour méditerranéen. De manière générale, une augmentation des phénomènes extrêmes est constatée (sécheresses, précipitations intenses, vagues de chaleur...), tant en intensité qu'en fréquence (Seneviratne et al. 2021). Cette tendance va selon toute vraisemblance se prolonger dans les prochaines décennies.

Dans ce contexte, l'adaptation des forêts (Pluess, Augustin and Brang 2016) et des zones agricoles (Parry 2019) constitue une préoccupation fondamentale. Le climat joue un rôle majeur dans le fonctionnement des écosystèmes ; par conséquent, une modification des paramètres climatiques va affecter les différentes espèces animales et végétales, ainsi que leurs interactions. La sensibilité et les capacités d'adaptation face aux changements climatiques varient fortement selon les espèces, ce qui peut engendrer des perturbations importantes dans les équilibres écosystémiques. Le cas des insectes ravageurs constitue un exemple particulièrement frappant, avec des impacts considérables pour les forêts et les zones agricoles (Deutsch et al. 2018). Grâce à leur mobilité et à leur cycle de vie court, les insectes peuvent potentiellement s'adapter plus rapidement que les plantes aux changements climatiques (Candau 2008). Certains ravageurs profitent ainsi de l'augmentation des températures pour accroître leur aire de répartition, et pour se multiplier davantage que par le passé. Ce phénomène concerne particulièrement les régions au climat tempéré, dans lesquelles le froid constitue un obstacle au développement de certaines espèces. Plusieurs cas d'expansion de ravageurs en lien avec les changements climatiques ont été observés en Europe ces dernières années, tant pour des espèces indigènes que pour des

espèces invasives (Bjorkman and Niemela 2015). En Suisse, le cas du bostryche typographe *Ips typographus*, dont les dégâts sur les forêts d'épicéa ont considérablement augmenté depuis le début des années 2000, constitue l'un des exemples les plus frappants (Jakoby et al. 2016). On peut s'attendre à ce que la tendance se renforce dans les prochaines décennies, avec des impacts accrus sur les forêts et les zones agricoles ; mais la situation varie considérablement selon les régions et les espèces considérées, et nécessite une compréhension fine des mécanismes à l'œuvre (Lehmann et al. 2018).

Au vu de l'importance des insectes ravageurs pour la production agricole et pour l'équilibre des écosystèmes forestiers, il est essentiel de comprendre comment les changements climatiques peuvent les impacter, et potentiellement augmenter leurs dégâts. Dans cette thèse de doctorat, nous analysons l'évolution des paramètres climatiques déterminants pour les insectes ravageurs en Suisse. Nous poserons tout d'abord le contexte général autour de nos deux objets d'étude centraux, à savoir les ravageurs et les changements climatiques en cours. Le premier article de thèse vise à comprendre les liens entre ces deux objets, en distinguant les différents paramètres climatiques qui entrent en jeu, selon les régions et les espèces. Nous discuterons de leur importance respective, et nous caractériserons la situation en Suisse en comparaison avec les différents biomes terrestres. Dans les deux autres articles, nous analyserons l'évolution des deux paramètres les plus pertinents dans le contexte suisse, à savoir les températures minimales pendant l'hiver, et les températures moyennes pendant la période de développement des insectes. Partant d'un jeu de données de 67 stations météorologiques représentatives des différentes régions de Suisse, de la plaine jusqu'à la limite supérieure de la forêt, nous combinerons des données mesurées sur les 40 dernières années avec des données simulées provenant de scénarios climatiques et portant jusqu'à la fin du XXI^e siècle. Sur cette base, nous discuterons des tendances en cours et de leurs évolutions possibles, ainsi que de l'impact attendu sur une série d'espèces de ravageurs. Nous conclurons en replaçant la question des ravageurs dans les enjeux d'adaptation des forêts et de l'agriculture aux changements climatiques durant le XXI^e siècle.

1.2 Les insectes ravageurs

Le terme de « ravageur » désigne différentes espèces d'insectes susceptibles de réduire les récoltes de nourriture pour les sociétés humaines (céréales, fruits, légumes...), de réduire la quantité et/ou la qualité du bois disponible, et de manière plus générale, de porter atteinte à la santé de végétaux sains (Van Huis et al. 2013). Seule une petite proportion des espèces d'insectes que l'on trouve à la surface de la Terre est considérée comme ravageuse. On trouve des ravageurs xylophages, défoliateurs, ravageurs de fruits et de graines, et suceurs de sève (Candau 2008). En Suisse, il s'agit notamment de chenilles, de pucerons, de punaises, ou encore de scolytes. Ces insectes jouent un rôle important dans les écosystèmes agricoles et forestiers ; par conséquent, on peut discuter de la pertinence de l'appellation « ravageur », en raison de sa connotation négative. Dans le cadre de cette thèse, nous garderons ce terme, puisqu'il est largement utilisé dans les domaines de l'agronomie et de la foresterie. Il faut toutefois garder à l'esprit qu'il renvoie à un point de vue anthropocentrique des écosystèmes.

Les dégâts aux récoltes dus aux insectes ravageurs constituent un défi majeur pour l'agriculture. Ils peuvent provoquer des pertes économiques importantes, et limiter l'accès à la nourriture dans les régions qui ne peuvent compenser par des importations. On estime que 5 à 20% de la production mondiale de céréales est consommée par les ravageurs chaque année (Deutsch et al. 2018). Les dégâts causés aux écosystèmes forestiers sont plus difficiles à quantifier, mais jouent également un rôle essentiel. Les arbres attaqués peuvent être affectés dans leur croissance et dans leurs capacités reproductives (Candau 2008). La combinaison entre les attaques de ravageurs et d'autres facteurs de pression – notamment les sécheresses – peut entraîner la mort de l'arbre. Les scolytes, notamment, ont généré des dépérissements de grande ampleur au cours des dernières décennies, tant en Europe (Hlásny et al. 2021) qu'en Amérique du Nord (Bentz et al. 2010). Compte tenu du temps nécessaire à la régénération d'une forêt, ces attaques peuvent entraîner des perturbations majeures au sein des écosystèmes forestiers.

Au cours du temps, différentes stratégies ont été élaborées pour limiter les pertes liées aux insectes ravageurs. Le concept de lutte intégrée consiste à combiner ces différentes stratégies, allant de la prévention jusqu'à l'usage de produits chimiques (OFEV 2022). En Suisse, les produits chimiques sont interdits en forêt. Face à des dégâts considérés comme trop importants (notamment, ceux dus au bostryche typographe), la stratégie ordinaire consiste à retirer le bois infesté pour limiter la propagation des ravageurs. En zone agricole, outre les produits

chimiques, différents moyens sont utilisés, notamment la confusion sexuelle par diffusion de phéromones (utilisée notamment contre la tordeuse eudémis *Lobesia botrana* dans les vignobles (Kehrli and Linder 2019)). La lutte biologique vise à éviter le recours aux produits chimiques, et repose sur des espèces dites *auxiliaires*, dont la présence va réduire les dégâts dus aux ravageurs. Concrètement, il s'agit de favoriser le développement des prédateurs, des parasitoïdes ou encore des agents pathogènes qui s'en prennent aux insectes considérés comme problématiques (Cock et al. 2016).

Au XXI^e siècle, la lutte contre les ravageurs s'inscrit dans un contexte marqué par l'expansion d'espèces invasives provenant d'autres continents, en lien avec le développement du système commercial globalisé (David et al. 2017). Autre élément incontournable, l'évolution rapide du climat depuis les années 1970 modifie les conditions de vie des insectes et de leurs écosystèmes.

1.3 Changements climatiques au niveau global

Le climat mondial s'est modifié de façon considérable au cours des dernières décennies. La vitesse et l'ampleur de ces changements dépassent ce que les sociétés humaines ont connu par le passé (IPCC 2021). Essentiellement dus à l'augmentation de la concentration en gaz à effet de serre dans l'atmosphère depuis le début de l'ère industrielle, ces changements concernent aujourd'hui toutes les régions du globe, avec des impacts spécifiques selon les caractéristiques géographiques, écosystémiques et sociales des régions. A l'échelle mondiale, l'augmentation de la température moyenne dépasse 1.1°C par rapport à l'ère préindustrielle (IPCC 2021), avec une augmentation marquée depuis la fin des années 1970. Elle se poursuit actuellement à un rythme d'environ 0.2°C par décennie en moyenne mondiale. Le réchauffement est particulièrement important en Arctique et dans les zones continentales. Les régions de montagne sont également plus touchées que la moyenne, notamment en raison de la diminution de la cryosphère. Quant aux zones côtières, elles sont impactées par la hausse du niveau des mers et des océans, causée par la fonte des calottes glaciaires et par la dilatation thermique des eaux océaniques dont la température augmente.

Alors que les températures augmentent de façon généralisée, les précipitations évoluent de façon contrastée. En Europe, par exemple, elles diminuent dans le pourtour méditerranéen, mais augmentent dans le nord du continent (Bednar-Friedl et al. 2022). La répartition annuelle des

précipitations est également affectée, avec une augmentation des phénomènes extrêmes (en particulier, les sécheresses et les précipitations intenses), tant en intensité qu'en fréquence (Seneviratne et al. 2021). Dans les prochaines décennies, les extrêmes devraient encore se renforcer, y compris pour d'autres phénomènes tels que les vagues de chaleur et les tempêtes. La combinaison de ces extrêmes représente un défi majeur pour les sociétés humaines, la faune et la flore. Les capacités d'adaptation d'écosystèmes tels que les forêts dépendent de l'ampleur des changements et de leur vitesse ; et les valeurs jouent un rôle essentiel, souvent davantage que les valeurs moyennes.

Pour se préparer à la situation climatique future, des scénarios sont élaborés et régulièrement mis à jour par les scientifiques qui contribuent aux rapports du GIEC. Ces scénarios reposent sur des hypothèses concernant les émissions de gaz à effet de serre au niveau mondial durant les prochaines décennies. Dans le rapport du GIEC le plus récent, publié en 2021, cinq scénarios principaux sont exposés (figure 1.1). Le plus élevé (SSP5-8.5) table sur une augmentation continue des émissions annuelles de gaz à effet de serre dans les prochaines décennies, jusqu'à une stabilisation à la fin du XXI^e siècle. Les scénarios les plus bas (SSP1-1.9, SSP1-2.6) postulent un maximum des émissions durant les années 2020, suivi d'une réduction dans les décennies suivantes jusqu'à atteindre la neutralité carbone dans la deuxième moitié du siècle. L'évolution effective des émissions dépend principalement de la consommation d'énergies fossiles (pétrole, charbon, gaz) des sociétés humaines, ainsi que de la déforestation et des pratiques agricoles (IPCC 2021). Les scénarios se basent sur un ensemble d'hypothèses socio-économiques et technologiques : démographie mondiale, modes de production et de consommation, développements et choix technologiques (notamment en matière énergétique), etc. A l'heure actuelle, le scénario SSP5-8.5 est considéré comme le scénario du « business as usual », puisque les émissions globales ont effectivement augmenté d'année en année jusqu'à présent (hors crise économique internationale). Si l'on souhaite respecter les objectifs de l'Accord de Paris, signé en 2015 dans le cadre de la 21^e Conférence des Nations Unies sur le climat (c'est-à-dire limiter le réchauffement global clairement au-dessous de +2°C par rapport à l'ère préindustrielle), la courbe des émissions ne devrait pas dépasser le scénario SSP1-2.6 (UNFCCC 2023). Ceci implique une forte volonté politique, concrétisée par des actions rapides et efficaces à l'échelle internationale, afin de réduire la consommation d'énergies fossiles et la déforestation.

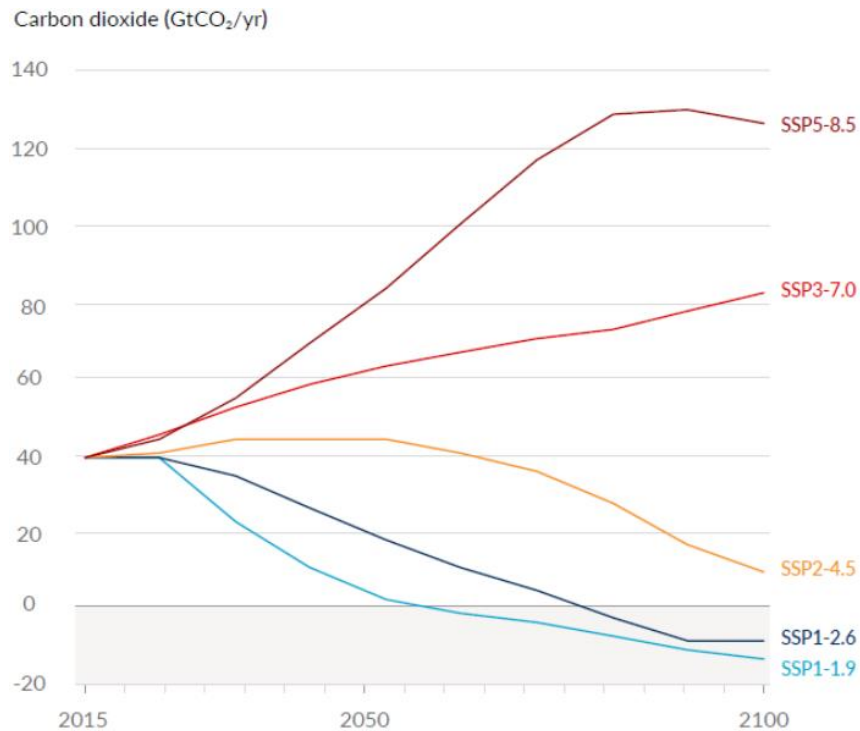


Figure 1.1. Scénarios d'émissions annuelles de gaz à effet de serre à l'échelle mondiale en gigatonnes d'équivalent-CO₂. Source : IPCC (2021)

En fonction de l'évolution des émissions de gaz à effet de serre, on s'attend à un réchauffement plus ou moins important d'ici la fin du XXI^e siècle (figure 1.2), dans une fourchette comprise entre +1.5 et +5°C par rapport à l'ère préindustrielle. Dans tous les cas, on s'attend à une augmentation de la température moyenne mondiale durant les prochaines décennies, en raison de l'inertie du système climatique et de la durée de vie des gaz à effet de serre dans l'atmosphère (de l'ordre d'un siècle pour une molécule de CO₂). En suivant les scénarios SSP1-1.9 et SSP1-2.6, la température moyenne mondiale devrait se stabiliser dans la deuxième moitié du XXI^e siècle, et rester au-dessous de +2°C par rapport à l'ère préindustrielle. Le scénario SSP5-8.5 mènerait à un réchauffement continu tout au long du siècle, jusqu'à près de +5°C par rapport à l'ère préindustrielle.

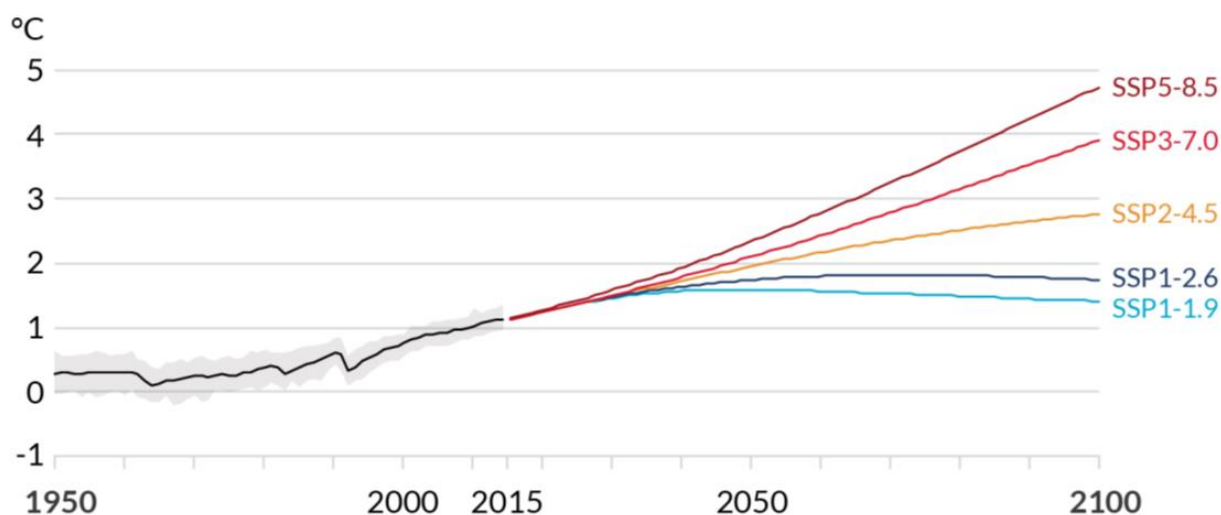


Figure 1.2. Évolution de la température moyenne mondiale par rapport à l'ère préindustrielle en fonction des scénarios d'émissions de gaz à effet de serre. Source : IPCC (2021)

L'objectif affiché par la Convention-cadre des Nations Unies sur les changements climatiques de limiter le réchauffement global au-dessous de +2°C vise à éviter des dégâts trop importants et irréversibles, tant pour les sociétés humaines que pour les écosystèmes (UNFCCC 2023). De multiples impacts liés aux changements climatiques sont déjà observés à l'heure actuelle, mais sont susceptibles de s'amplifier : réduction de la cryosphère, incendies, assèchement de certaines régions, érosion côtière, inondations à la suite de précipitations extrêmes, destruction des récifs coralliens, acidification des océans, etc. (Hoegh-Guldberg et al. 2018). On craint de graves conséquences en particulier pour les populations les plus pauvres, en termes de santé, d'accès à l'eau et à la nourriture, ou encore de sécurité face aux extrêmes climatiques. En ce qui concerne les écosystèmes, les impacts sont restés relativement modérés jusqu'à présent, mais risquent d'augmenter fortement si le réchauffement global atteint plusieurs degrés (figure 1.3). On craint en particulier que certaines espèces ne puissent pas s'adapter, ce qui entraînerait une perte de biodiversité globale ; ainsi qu'une déstabilisation des écosystèmes les plus sensibles, par exemple en zones arctique et alpine, ainsi que certains écosystèmes forestiers. Étant donné l'inertie du système climatique, toutes ces conséquences sont largement irréversibles.

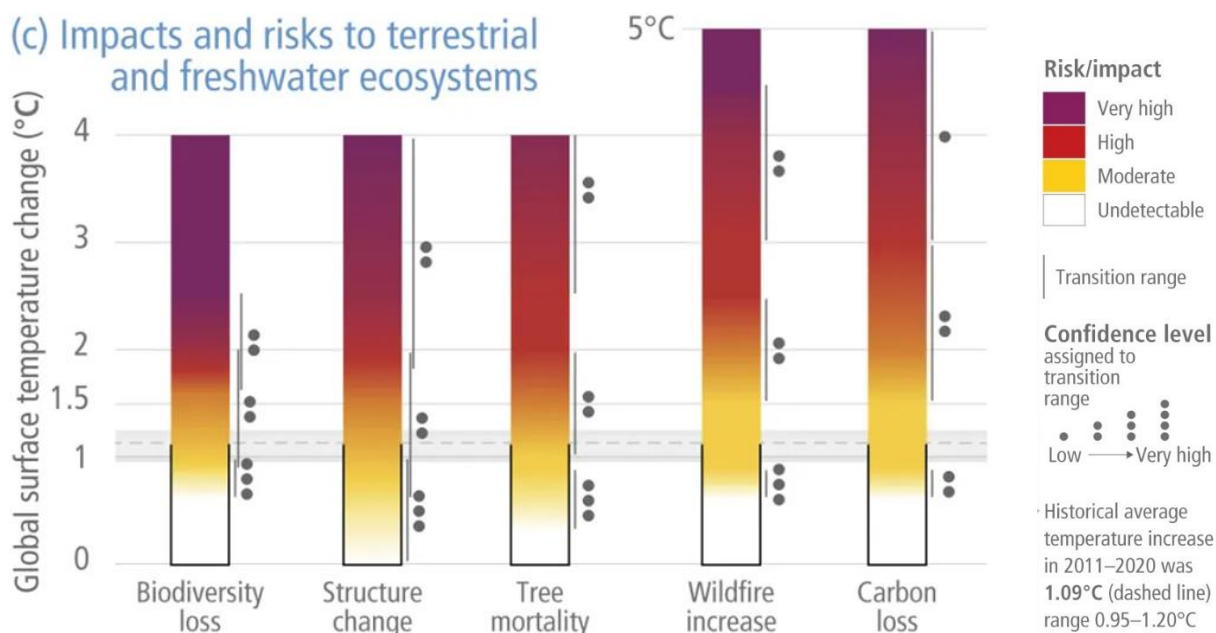


Figure 1.3. Impacts des changements climatiques sur les écosystèmes terrestres. Source : Pörtner et al. (2022)

1.4 Situation climatique en Suisse

Au cours du XXe siècle, la température moyenne en Suisse a augmenté à un rythme deux fois supérieur à la moyenne mondiale (Rebetez and Reinhard 2008), dépassant actuellement +2°C par rapport à l'ère préindustrielle. Cet écart s'explique par la situation géographique du pays, à la fois montagneuse et continentale. En tant que pays alpin, la Suisse compte d'importantes surfaces recouvertes de neige et de glace ; mais elles se réduisent depuis plusieurs décennies sous l'effet du réchauffement, ce qui fait baisser l'albédo. Les sols captent ainsi de plus en plus de chaleur, ce qui accroît l'augmentation des températures. Par ailleurs, la Suisse se trouve éloignée des océans, qui absorbent une partie de l'excédent d'énergie de l'atmosphère en profondeur. A l'instar d'autres régions continentales, la Suisse se réchauffe donc davantage que les régions côtières. Parmi les autres impacts des changements climatiques observés, l'enneigement s'est réduit à toutes les altitudes (Klein et al. 2016), la part des précipitations neigeuse pendant l'hiver a diminué (Serquet et al. 2011), les ratios pluie/neige hivernaux se décalent de plus en plus haut en altitude (Serquet, Marty and Rebetez 2013), l'intensité des journées de fortes précipitations a augmenté (Scherrer et al. 2016), et les canicules se produisent plus souvent et avec plus d'ampleur que par le passé (Scherrer et al. 2016). Les tendances concernant les sécheresses restent délicates à établir sur le long terme ; mais on observe d'ores et déjà des impacts sur les forêts lors d'étés chauds et secs. On a ainsi relevé une mortalité

importante du pin sylvestre *Pinus sylvestris* L. dans la vallée du Rhône à partir des années 1990 (Rebetez and Dobbertin 2004), et plus récemment du hêtre *Fagus sylvatica* L. dans l'arc jurassien et le nord de la Suisse après l'été 2018 (Frei et al. 2022). Dans le futur, on attend un retrait de l'épicéa *Picea abies* L. à basse et à moyenne altitude (Bugmann et al. 2015). Les étés chauds et secs l'affaiblissent, et favorisent dans le même temps la prolifération du bostryche typographe (Jakoby et al. 2016). Les attaques de ce ravageur combinées à la sécheresse entraînent une mortalité importante dans les forêts d'épicéas (Jaime et al. 2022).

1.5 Impacts des changements climatiques sur les insectes ravageurs

A l'instar des autres insectes, les ravageurs font partie des organismes ectothermes, et dépendent ainsi fortement des températures pour leurs différents stades de développement. En comparaison avec leurs plantes-hôtes, ils ont un cycle de vie plus courts, et sont également plus mobiles. De manière générale, les ravageurs sont susceptibles de réagir plus rapidement aux changements climatiques que leurs hôtes (Candau 2008). On peut ainsi s'attendre à ce que l'augmentation des températures favorise un certain nombre d'espèces, en particulier dans les climats tempérés où le froid constituait jusque-là une limite à leur développement (Bjorkman and Niemela 2015).

Plusieurs effets des changements climatiques sur des ravageurs ont déjà observés. La processionnaire du pin *Thaumetopoea pityocampa* a étendu son aire de répartition tant en altitude qu'en latitude (Battisti et al. 2005, Hódar, Castro and Zamora 2003), suite à l'augmentation des températures hivernales. Il en va de même pour l'épirrite automnale *Epirrita autumnata* et la phalène brumeuse *Operophtera brumata* en Scandinavie (Jepsen et al. 2008). D'autres ravageurs profitent de l'augmentation des températures estivales et printanières pour produire davantage de générations par an, à l'instar du bostryche typographe (Jakoby et al. 2016) ou de la pyrale du buis *Cydalima perspectalis* (Nacambo et al. 2014). De manière générale, l'augmentation des températures influence la phénologie des insectes, avec des stades de développement toujours plus précoces au printemps (Forrest 2016). Ces décalages peuvent générer des désynchronisations avec la plante-hôte, phénomène observé entre le débourrement du chêne pédonculé *Quercus robur* L. et l'éclosion des œufs de la phalène brumeuse aux Pays-Bas (Visser and Holleman 2001), mais qui ne semble pas s'être généralisé à beaucoup d'espèces jusqu'à présent (Kharouba and Wolkovich 2023). Des températures trop élevées peuvent aussi

freiner le développement de certains ravageurs pendant l'été, à l'instar de la mouche de la carotte *Psila rosae* (Sauer 2019).

L'impact global des changements climatiques sur les ravageurs reste difficile à évaluer, d'autant plus que les effets varient selon les espèces et les zones géographiques (Lehmann et al. 2018). En général, on s'attend à une augmentation du nombre d'espèces pour les régions tempérées (Yan et al. 2017). Les pertes en termes de rendement agricole pourraient être considérables en cas de réchauffement important ; Deutsch et al. (2018) estiment que l'augmentation des dégâts dus aux ravageurs pourrait atteindre 10 à 25% par degré de réchauffement global supplémentaire pour les productions de blé, de maïs et de riz (figure 1.4). D'autres facteurs entrent en interaction avec le facteur climatique, en particulier l'introduction d'espèces invasives, due à l'augmentation des flux de personnes et de marchandises à travers le monde (David et al. 2017). Certaines de ces espèces profitent de l'augmentation des températures pour s'installer dans de nouvelles zones. Il faut aussi prendre en compte les impacts des changements climatiques sur les espèces avec lesquelles les ravageurs interagissent, notamment leurs prédateurs et parasitoïdes (Jactel, Koricheva and Castagnérol 2019, Chidawanyika, Mudavanhu and Nyamukondiwa 2019). Quelques études ont montré une réduction du parasitisme en raison d'événements extrêmes tels que les sécheresses et les vagues de chaleur, mais le phénomène reste encore peu étudié (Chen et al. 2019a, Romo and Tylianakis 2013).

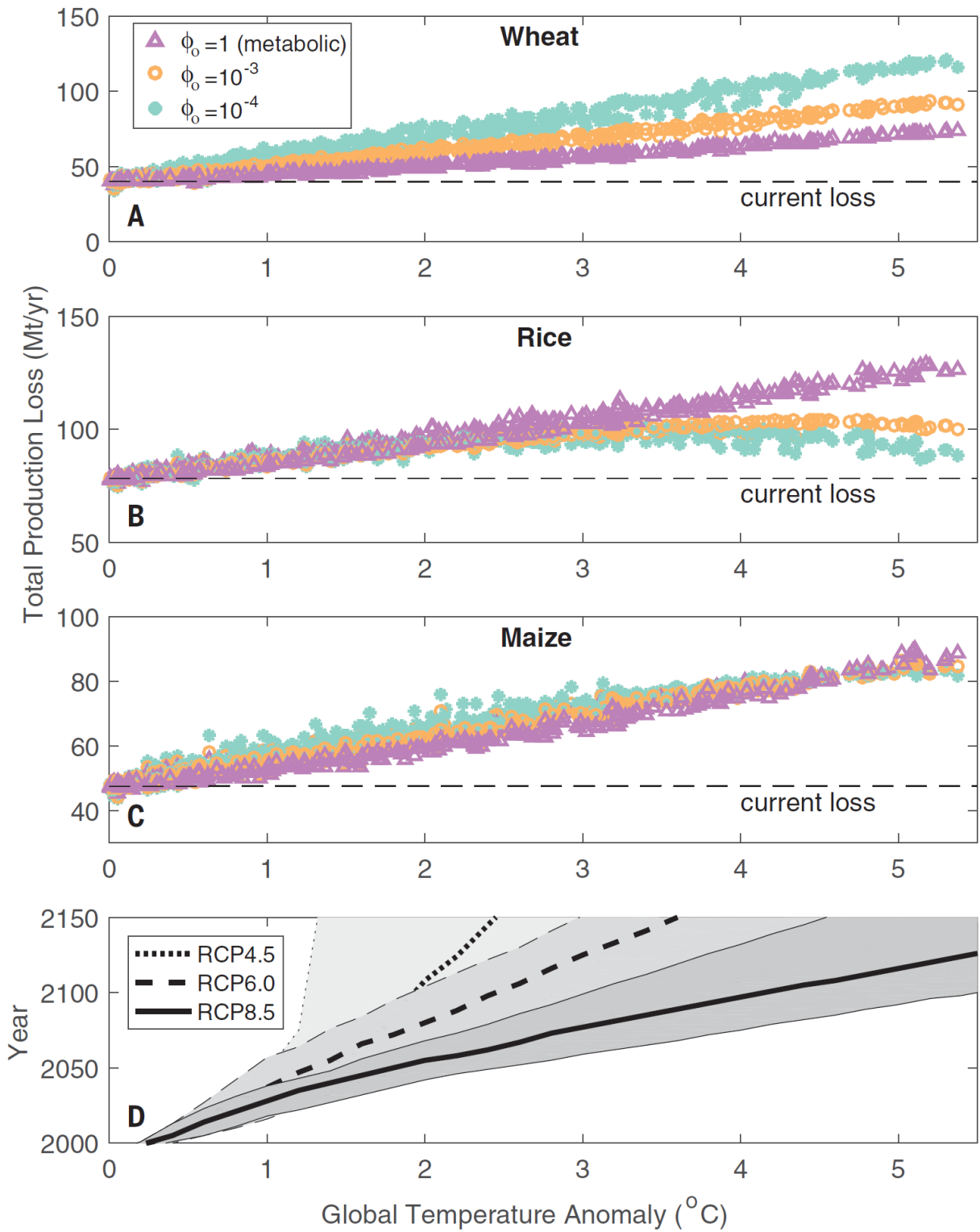


Figure 1.4. Impacts des ravageurs sur la production de blé, de riz et de maïs en fonction du réchauffement global. Source : Deutsch et al. (2018)

1.6 Impacts observés en Suisse & question de recherche

En Suisse, le bostryche typographe constitue sans doute le cas le mieux étudié dans lequel les changements climatiques entraînent la prolifération d'un ravageur (Jakoby et al. 2016). En raison de l'augmentation des températures pendant la période de développement, on observe actuellement jusqu'à 3 générations annuelles de bostryches, contre 2 jusqu'au début des années 2000. Les tempêtes hivernales telles que Lothar en 1999 ou Éléanor en 2018 favorisent également son expansion, en augmentant la quantité de bois mort dans les forêts. Les attaques de bostryches contre les épicéas sont devenues une préoccupation majeure pour la gestion forestière en Suisse, compte tenu de l'importance de cette essence dans les forêts du pays (Pluess et al. 2016). Sur la base de modèles bioclimatiques, on s'attend à ce que d'autres espèces produisent des générations supplémentaires à l'avenir, à l'instar du carpocapse du pommier *Cydia pomonella* (Stoekli et al. 2012) et de la punaise marbrée *Halyomorpha halys* (Stoekli, Felber and Haye 2020).

Si le cas du bostryche est désormais bien connu, on manque encore d'une vision globale de l'impact des changements climatiques sur les ravageurs en Suisse. Cette recherche vise à contribuer à cette vision, en répondant à la question de recherche suivante : dans quelle mesure les changements climatiques impactent-ils le développement des insectes ravageurs en Suisse ? Nous y répondrons avec une perspective climatologique, en analysant l'évolution passée et future des paramètres climatiques déterminants dans le contexte suisse. Nous détaillerons les résultats d'un point de vue spatial en fonction des spécificités bioclimatiques de la Suisse, à savoir d'importants gradients altitudinaux, ainsi qu'un contraste fort entre les versants nord et sud des Alpes.

1.7 Objectifs de la thèse

Cette thèse vise à mieux comprendre l'impact des changements climatiques sur les insectes ravageurs en Suisse. Elle se structure en trois parties. La première consiste en une revue de littérature sur les effets de changements climatiques sur les ravageurs à l'échelle mondiale, en comparant les différents biomes terrestres. Dans les deux parties suivantes, nous analysons l'évolution des deux paramètres climatiques les plus importants pour les ravageurs dans le contexte suisse. Il s'agit d'une part des températures minimales hivernales, qui impactent le

taux de survie de certains ravageurs pendant la phase de diapause. D'autre part, il s'agit des températures moyennes pendant la saison de développement, qui vont déterminer le nombre potentiel de générations pour les espèces polyvoltines. Nous étudions comment ces paramètres ont évolué au cours des 40 dernières années en utilisant des données réelles, avant de faire des projections pour le futur en utilisant des données simulées basées sur des scénarios climatiques. Nous discutons ensuite des impacts potentiels de ces résultats sur les populations de ravageurs dans les prochaines décennies, dans un contexte où les écosystèmes forestiers et agricoles doivent s'adapter à des changements climatiques rapides.

1.8 Méthodologie générale

Nous avons débuté notre étude par une revue de littérature approfondie traitant de l'impact des changements climatiques sur les insectes ravageurs à l'échelle mondiale. Les résultats sont présentés dans le premier article de thèse (chapitre 2), et permettent notamment de distinguer les paramètres climatiques les plus importants, et leurs impacts respectifs. Nous avons comparé la situation entre les différents biomes terrestres, en particulier entre les climats tropicaux et les climats tempérés.

Sur la base de notre revue de littérature, nous avons retenu les deux paramètres climatiques qui nous semblent les plus pertinents en raison de leur impact potentiel sur les ravageurs en Suisse. Il s'agit (1) des températures minimales pendant l'hiver et (2) des températures moyennes pendant la saison de développement des insectes. Nous avons ensuite sélectionné une série d'espèces de ravageurs, sur la base de deux critères. Il s'agit (1) d'espèces présentes en Suisse, et qui causent des dégâts importants ; (2) d'espèces dont la sensibilité au climat, et en particulier aux températures, est suffisamment bien établie dans la littérature scientifique. Nous avons compilé des études de terrain et des expériences en laboratoires, afin de déterminer aussi précisément que possible les besoins thermiques de chaque espèce. Sur cette base, nous avons défini des indicateurs climatiques, avec des seuils de températures correspondant aux espèces sélectionnées.

Pour les 40 dernières années, nous utilisons des données mesurées provenant du réseau de stations de MétéoSuisse, sur la période 1980-2021. Nous travaillons ainsi avec des données réelles, et dont la qualité a été vérifiée. Nous avons sélectionné toutes les stations qui disposent

de mesures en continu sur la période (10% de données manquantes au maximum) pour les températures journalières minimales et maximales. Il en résulte 67 stations représentant les différentes régions de Suisse, à savoir : le Jura, le Plateau, les Préalpes et les Alpes, ainsi que le sud des Alpes. Elles vont de 203 à 2283 mètres d'altitude, ce qui correspond aux zones les plus basses de Suisse jusqu'à la limite supérieure des forêts (~2400 mètres en Suisse). Nos stations sont ainsi représentatives des diverses régions agricoles et forestières du pays.

Pour le climat du futur, nous utilisons les scénarios publiés par l'EPFZ et MétéoSuisse dans le cadre du programme CH2018 (Crocchi-Maspoli et al. 2018). Il s'agit de données simulées sur la période 1981-2099, et qui fournissent notamment les températures journalières minimales et maximales pour les stations de MétéoSuisse. Nous avons gardé le même ensemble de 67 stations pour ce jeu de données. Plusieurs scénarios sont disponibles, basés sur des hypothèses d'émissions de gaz à effet de serre au niveau global dans les prochaines décennies. Ces scénarios se basent sur ceux présentés dans le cinquième rapport du GIEC, datant de 2013. Le jeu de données inclut les scénarios RCP2.6 (forte réduction des émissions de gaz à effet de serre), RCP4.5 (réduction modérée des émissions de gaz à effet de serre) et RCP8.5 (« business as usual », sans politique de réduction des émissions de gaz à effet de serre efficace). Ces scénarios ont été mis à jour dans le sixième rapport du GIEC paru en 2021, et correspondent aux scénarios SSP1-2.6, SSP2-4.5 et SSP5-8.5 présentés dans la figure 1.1 (les données de ces scénarios mis à jour n'étaient pas encore disponibles à l'échelle régionale au moment de notre étude). Nous avons retenu les scénarios RCP2.6 et RCP8.5, afin de pouvoir comparer les résultats entre un scénario d'émissions élevées et un scénario d'émissions basses (figure 1.5). Nous avons ensuite sélectionné des simulations de températures correspondant à ces deux scénarios.

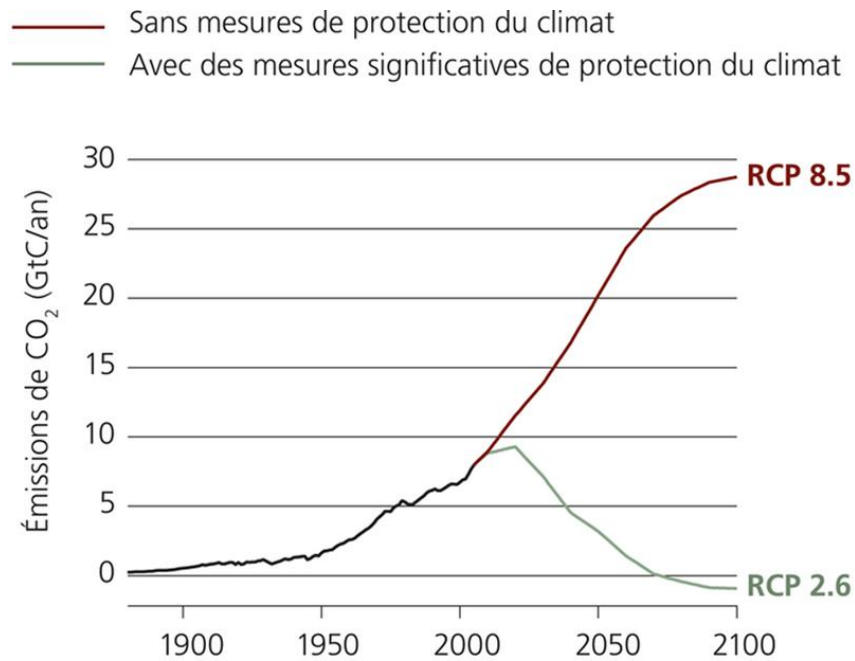


Figure 1.5. Scénarios d'émissions de gaz à effet de serre RCP2.6 et RCP8.5. Source : IPCC (2013)

Pour caractériser l'évolution de nos paramètres climatiques, nous utilisons plusieurs indicateurs. Dans le cas des minimas hivernaux, il s'agit de la moyenne des températures journalières minimales sur l'ensemble de l'hiver (décembre-février), ainsi que le nombre de jours durant lesquels la température minimale descend au-dessous de seuils critiques pour certains ravageurs (-8°C , -12°C). Pour la saison de développement des insectes, nous avons utilisé la moyenne des températures journalières moyennes entre avril et septembre, ainsi que des *growing degree days* (GDD) tenant compte du seuil de développement pour plusieurs ravageurs ($t_b=10^{\circ}\text{C}$). L'évolution des températures hivernales est présentée dans le deuxième article de thèse (chapitre 3), tandis que celle des températures moyennes de la saison de développement est traitée dans le troisième article (chapitre 4).

2. Impacts des changements climatiques sur les ravageurs invasifs dans les différents biomes

Titre original de l'article : The effect of climate change on invasive crop pests across biomes

Léonard Schneider^{1,2}, Martine Rebetez^{1,2}, Sergio Rasmann³

¹ Institute of Geography, University of Neuchâtel, Espace Tilo-Frey 1, 2000 Neuchâtel, Switzerland

² Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research (WSL), Neuchâtel, Switzerland

³ Institute of Biology, University of Neuchâtel, Rue Emile-Argand 11, 2000 Neuchâtel, Switzerland

Short title: climate change and insect pests across biomes

Highlights

- Climate change has global and complex impacts on agricultural ecosystems
- Climate change can affect crop–pest interactions through various routes
- Pest responses to climate change are biome and/or habitat specific
- Climate change favours pest proliferation worldwide, especially in temperate zones

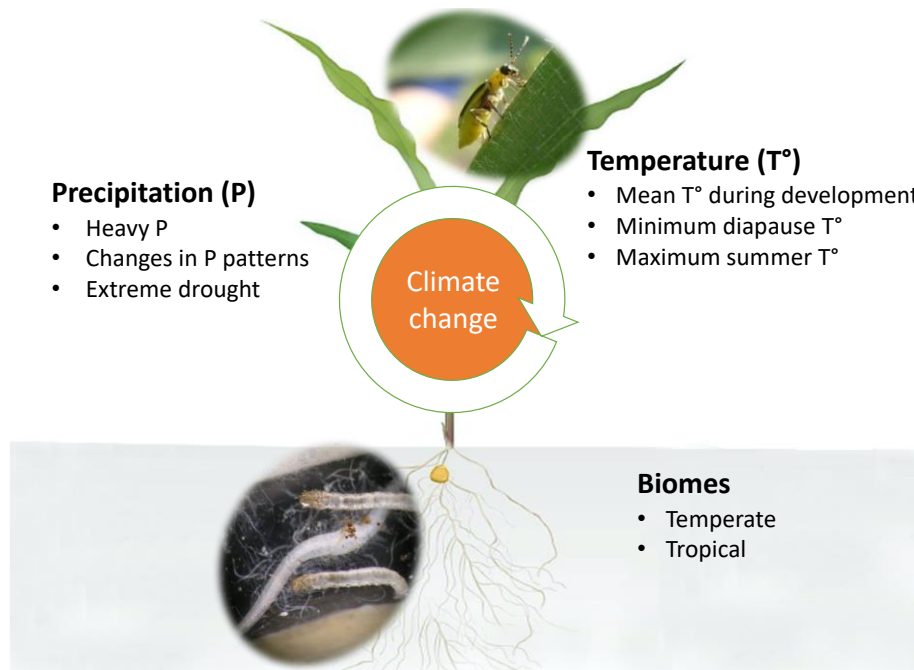


Figure 2.1. Graphical abstract

The effect of climate change on interactions between insect pests and crops, as shown here between *Diabrotica virgifera* beetles and *Zea mays* plants, depends on the specific climate change variable, as well as the geographical region in which the interaction occurs. The interaction between insect pests and crops needs to be considered within their ecological context. Plant drawing by Thomas Degen; insect photographs by Sergio Rasmann.

Abstract

Climate change has various and complex effects on crop pests worldwide. In this review, we detail the role of the main climatic parameters related to temperature and precipitation changes that might have direct or indirect impacts on pest species. Changes in these parameters are likely to favour or to limit pest species, depending on their ecological context. On a global scale, crop pests are expected to benefit from current and future climate change. However, substantial differences appear across biomes and species. Temperate regions are generally more likely to face an increase in pest attacks compared with tropical regions. Therefore, climate change effects should be studied in the context of local climate and local ecological interactions across biomes.

Keywords: asynchronous migration, climate warming; extreme weather; insect herbivores

Introduction

Human-induced climate change is now affecting all regions of the world (IPCC 2021) and has various impacts on most ecosystems, including the cultivated lands (Parry 2019). By affecting both plants and insects in various ways, climate change is predicted to be one of the major drivers of change in crop–pest interactions worldwide, along with agricultural intensification. While climate change can impact plant physiology in multiple ways, therefore, though changes in plant defences, directly or indirectly impact insect herbivores or their predators (Johnson and Züst 2018), this review will focus on the direct link between climate change and insects, and not the interaction between insect herbivores and plant responses. Insects are ectothermic, tend to generally have a short life cycle, and are more mobile than plants. As a consequence, insect species can potentially react faster to climatic variations than plants (Pellissier and Rasmann 2018, Vitasse et al. 2021). In particular, insects are well known to be very sensitive to temperature. A warmer and changing climate is thus likely to stimulate plant consumption by pest species, in turn reducing crop yields in the future (Bjorkman and Niemela 2015). However, climate change is a complex process that, in addition to the overall increase in mean temperature, can involve a wide variety of other climate parameters. Among other shifts, potentially disproportionate changes in extreme temperature and in annual, seasonal and extreme precipitation are likely to occur. In addition, changes are

expected in a whole suite of climate-related parameters, which can act on one another and have different impacts on pest species. Furthermore, climate change affects the entire ecosystem in which a pest species lives, therefore affecting not only the herbivore insect pest, but also the host plants, the predators and parasitoids of the herbivores, and the interactions between all organisms (Jactel et al. 2019, Harvey et al. 2020, Tylianakis et al. 2008), therefore affecting species via top-down and bottom-up effects (Chidawanyika et al. 2019).

When averaged across the globe, climate change is characterised by an increase in mean global temperature, which is currently reaching 1.1°C average positive deviation compared with the preindustrial era (IPCC 2021). However, higher latitudes and continental areas are warming faster than this average. Extreme events such as droughts, heavy precipitation and heat waves are also increasing in terms of both frequency and intensity in most regions of the world. According to all available scenarios, these climatic trends are predicted to amplify during the next decades, with important impacts on ecosystems, including cultivated ones. Climate change has already impacted insect pest species in many ways, including driving shifts in distribution poleward and towards higher elevations (Battisti et al. 2005, Descombes et al. 2020), causing shifts in spring phenology (Vitasse et al. 2021, Forrest 2016), and increasing the number of annual generations by accelerating their development and lengthening their developmental season (Altermatt 2010). In several systems, climate change can favour the build-up of insect pest populations: for instance, milder temperatures compared with preindustrial times may enhance rates of winter survival, therefore favouring the overwintering of species, including invasive ones, in temperate regions (Bale and Hayward 2010). On the other hand, climate change can also be detrimental to insect pests: for instance, heat waves may be a limiting factor for some species that are already living close to their thermal limits (Robinet et al. 2013), and heavy precipitation may also inhibit flying or mating success (Cilas et al. 2016). In sum, all crop–insect-pest interactions rely on specific climatic parameters, with either positive or negative impacts for pest species and in turn for crops, depending on the context and magnitude of the changing climate parameters.

In this review, we present the multiple and complex impacts of climate change on crop pests in light of the most recent publications. Specifically, we highlight the impact of key climatic parameters, namely temperature and precipitation, on insect pests and pest–crop interactions. Due to space constraints, we only here briefly touch on the effect of climate change on higher trophic levels (e.g., predators and parasitoids), although we acknowledge that climate change,

by impacting carnivore insects, can indirectly impact the herbivores in unexpected, and to date, still largely unexplored ways (Castex et al. 2018, Chidawanyika et al. 2019). Because climate change patterns differ depending on the local macro- and meso-climate (IPCC 2021), we also describe differences between temperate and tropical regions (Table 2.1). Finally, we discuss the results of the impact models used to predict trends in pest damage under future climates, and the ways to understand the impacts of climate change on the ecological interactions involving pest species in agricultural ecosystems.

Impacts of temperature

Temperature plays a key role in insect development. The correlation follows an asymmetric curve ranging from a cold lethal threshold to a hot one, with an optimum temperature in between (Rebaudo and Rabhi 2018). Therefore, mean temperature during the development season is a major determinant of population dynamics for many pest species, although with a high degree of context dependency (Halsch et al. 2021). In contrast, the minimum and maximum temperature extremes determine the potential geographical range and species distribution, in addition to influencing population dynamics.

a) Mean temperature during the development season

An increase in mean temperature leads to accelerated insect consumption, development, and movement, fecundity, survival, generation time, population size, and geographic range distribution, and these effects depend on the species' ecology, feeding mode and degree of specialization (Skendžić et al. 2021). For example, polyvoltine pest species (i.e., those capable of producing more than one generation per year) are likely to produce additional generations during warmer years (Stoeckli et al. 2012, Gutierrez et al. 2017), and thus, producing multiple attacks per season. A second major impact on insect pests occurs when mean annual temperatures are close to the species' thermal optimum. In this case, the growth rate increases, which leads to greater food consumption (Jamieson et al. 2017). Finally, an increase in mean temperature above the thermal optimum is expected to reduce pest populations and, if not detrimental to the plants, enhance crop yield (Jones et al. 2017).

b) Minimum diapause temperature

Resistance to low temperature during diapause differs among species. In temperate regions, minimum winter temperature is a key factor determining the potential extent of the population range and the population dynamics of less resistant pest species (Schneider, Comte and Rebetez 2021, Grünig et al. 2020). An increase in minimum temperature can thus lead to an expansion in terms of latitude and/or elevation (Bale and Hayward 2010). Colder winters may delay and reduce the outbreaks of some pest species. For example, a negative impact of cold winter days ($T_{\min} < -5^{\circ}\text{C}$) on spotted wing drosophila (*Drosophila suzukii*) outbreaks was observed in north-western America (Thistlewood et al. 2018). Likewise, Gu et al. (Gu et al. 2018) identified late-spring cold events ($T_{\min} < 10^{\circ}\text{C}$), which also tend to increase in light of the current inflated climate variability (Vitasse and Rebetez 2018) as a limiting factor for the cotton bollworm (*Helicoverpa armigera*) in north-western China. Increasing winter and spring minimum temperatures thus usually favours pest outbreaks, particularly in temperate regions.

c) Maximum summer temperature

As insects have upper lethal temperature thresholds, the increase in frequency and intensity of heat waves is likely to increase the mortality of sensitive pest species (Sauer 2019, Mech et al. 2018). Higher maximum temperatures may also limit adult dispersion. Still, the lethal impact of high temperatures strongly depends on the life stage of the insects, and on their phenotypic plasticity (Sgrò, Terblanche and Hoffmann 2016). In a laboratory experiment using green peach aphids (*Myzus persicae*), nymphs and reproductive adults were more severely impacted than late-reproductive adults (Chiu, Kuo and Kuo 2015). Along these lines, another major challenge is to predict the impact of heat pulses across trophic levels (Chen et al. 2019a, Franken et al. 2018). For instance, the growth and developmental responses differed significantly between diamondback moth (*Plutella xylostella*) and its specialist endoparasitoid *Diadegma semiclausum* when exposed to daily heat pulses (Chen et al. 2019a). The parasitoid was more sensitive than its host, suggesting that extreme temperature fluctuations may disrupt host–parasitoid synchrony, and ultimately have cascading effects on host plants. On the other hand, heat waves might likely affect host plant nutritional quality and defences, therefore affect insect pests through bottom-up effects, but these effects need to be studied more thoroughly across a range of systems (Pincebourde et al. 2017).

Impacts of precipitation

Compared with temperature, the overall impact of precipitation changes on pest species and on their host crop plants is much more difficult to assess, mostly due to a more limited number of studies, particularly in temperate regions. Impacts of extreme events, such as heavy precipitations or droughts, on insects have been observed in tropical regions. In southern China, heavy precipitation during the pre-flood season has been observed to be a limiting factor for the eastward summer migration of the white-backed planthopper (*Sogatella furcifera*) (Chen et al. 2019b). On the other hand, very dry seasons can indirectly impact insect herbivores by limiting the availability of food during their development period. For instance, it has been postulated that cotton infestation by the cotton bollworm (*Helicoverpa armigera*) in northern Benin depends on the extent of heterogeneity of host plants (cotton, corn, tomato, sorghum) in the landscape, which in turn depends on the variability in drought and flooding patterns (Cilas et al. 2016). Similarly, changes in rainfall patterns could induce changes in coffee berry ripening time, and in turn negatively impact the development period of the coffee berry borer (*Hypothenemus hampei*). The present magnitude of precipitation changes in temperate regions (e.g., extreme summer droughts along the US west coast and very humid summers in Central Europe) thus likely impacts crop plants and their insect pests, but further assessments and the occurrence of similar events over time and across species are necessary to explain the processes in detail. For instance, drought might affect sap-feeding insects, such as whiteflies or spider-mites, differently than it would affect lepidopteran stem-borers, but such comparative studies are to our knowledge largely lacking.

Impact of temperature and precipitation on migratory pest species

Several insect pest species' geographic distribution is tropical, but climate change can drive to expand their ranges in poleward waves during the favourable season, or migrate en masse to temporary locations where they can do enormous damage, such as the migratory locusts (Zhang et al. 2019). Climate change is likely to have a major impact on these migrations, and both temperature and precipitation can be critical parameters driving the impact of migratory pests on crop plants (Peng et al. 2020). Meynard et al. (Meynard et al. 2020) highlight the role of change in precipitation patterns on desert locust outbreak in East Africa. While droughts and desertification are expected to reduce the outbreaks, the predicted increase in extreme events,

including rainfalls, is likely to produce massive outbreaks reaching unusual places. This phenomenon was observed in 2018 after two tropical storms in the Arabian Peninsula. In China, Zeng et al. (Zeng et al. 2020) related the increase in temperature with an expansion of the migration range of the noctuid *Agrotis ipsilon*. This is associated with an advancement of the phenology of the species, and with an expansion of the potential overwintering areas, as a response of the increase in winter temperature.

Impact models

While strong context dependency remains, some generalities about climate-change-mediated impacts on insect pests can be modelled. Based on climatic models, Deutsch et al. (Deutsch et al. 2018) predicted a global increase in crop pest damage to wheat, rice and maize production of 10–25% per degree of global warming. Such losses will likely concern every biome, but temperate regions are expected to be more affected than tropical ones. This is also true for the presence of insect pests at a given site. Indeed, according to Yan et al. (Yan et al. 2017), the mean probability of invasive pest presence should increase at the global scale under future climate conditions. Specifically, an increase in insect pest species richness is predicted to occur mainly in areas with a current mean temperature below 21°C, and in areas with current annual precipitation below 1100 mm. However, responses to climate change differ strongly among pest species and among regions (Lehmann et al. 2018, Macfadyen, McDonald and Hill 2018). The damage created by a single pest species may simultaneously increase in some regions and decrease in others (Gutierrez et al. 2017).

Conclusions

The impacts of climate change on crop insect pest species are multiple and complex. They depend mainly on temperature, with specific impacts of both mean and extreme temperatures, but they likely also depend on other climatic factors such as heavy precipitation or drought. While consequences can be both positive and negative for pest species, most climate change scenarios tend to favour pest proliferation worldwide (Deutsch et al. 2018). This is particularly valid in temperate regions, where the cold season currently remains a limiting factor for pest development. Further, invasive species are predicted to proliferate and expand more easily in

temperate than in tropical regions (Bradshaw et al. 2016). Overall, the increasing impact of climate change on insect pests is expected to extend into the future, especially as mean global temperature is predicted to increase during the next decades according to all available climatic scenarios (IPCC 2021).

The impact of climate change on crop pest damage at different scales of organisation of life, from biomes to local agroecosystems, remains difficult to model, as it involves complex ecological relationships between plants, insect herbivores and their natural enemies (Castex et al. 2018). From a top-down view, the effects of higher temperatures and more severe droughts are likely to reduce the pressure parasitoids impose on pests (Romo and Tylianakis 2013). Further, phenological mismatches can occur between pest species and their host plants or predators, although their impacts remain difficult to evaluate (Visser and Gienapp 2019, Renner and Zohner 2018). This phenomenon threatens specialist predators more than polyphagous ones (Damien and Tougeron 2019), and could have an impact on the effectiveness of biological pest control. From a bottom-up perspective, severe droughts, for instance, are likely to increase plant vulnerability, leading to more damage in the case of a pest attack (Netherer et al. 2019), thus potentially synergistically exacerbating the negative impact of insect pests on crop yield.

Based on our review of recent literature, we recommend that future models of pest damage consider: (1) the multiple dimensions of climate change, (2) the direct impacts of climate change on different crop species, (3) the direct impact of climate change on various pest species, (4) the impacts of climate change on higher trophic levels, (5) the broader farming context, (6) the core determinants of ecological resilience, and (7) the combined effect of all these impacts. While such a complex task might seem overwhelming at first, agroecosystems can in fact be broken down into their constituting parts more easily than natural ecosystems (Nowogrodzki 2019, Ziska et al. 2018, Macfadyen et al. 2018), and in this sense they could actually be used as case studies for modelling the impacts of climate change across entire biomes. Such novel modelling approach will be important in term of selecting novel plant varieties that will be more resistant to the interactive effect of climate variables' change and insect pest responses to these changes.

Table 2.1. Summary table highlighting the principal findings of this review relating climate change effects on insect pest-crop interaction across major biomes (tropical versus temperate).

Climatic parameter	Region	Impact of climate change on pests
Mean temperature during the development season	Temperate, tropical	Mostly expanding (Stoeckli et al. 2012, Altermatt 2010, Gutierrez et al. 2017)
Minimum temperature during winter	Temperate	Expanding (Bale and Hayward 2010, Schneider et al. 2021)
Maximum temperature during summer	Temperate, tropical	Reducing (Robinet et al. 2013, Sauer 2019, Mech et al. 2018)
Precipitation	Tropical	Mixed (Cilas et al. 2016, Chen et al. 2019b)
Extreme weather events	Temperate, tropical	Mixed

Acknowledgements

This project was financed by a Swiss National Science Foundation grant (31003A_179481) to SR. We thank Melissa Dawes for useful comments and suggestions on previous versions of the manuscript.

References

- Altermatt, F. (2010) Climatic warming increases voltinism in European butterflies and moths. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277, 1281-1287. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1910>.
- Bale, J. & S. Hayward (2010) Insect overwintering in a changing climate. *Journal of Experimental Biology*, 213, 980-994. <https://doi.org/10.1242/jeb.037911>.

- Battisti, A., M. Stastny, S. Netherer, C. Robinet, A. Schopf, A. Roques & S. Larsson (2005) Expansion of geographic range in the pine processionary moth caused by increased winter temperatures. *Ecological Applications*, 15, 2084-2096. <https://doi.org/10.1890/04-1903>.
- Bjorkman, C. & P. Niemela (2015) *Climate Change and Insect Pests*. Wallingford, Oxfordshire, United Kingdom: Centre for Agriculture and Bioscience International, 279 p.
- Bradshaw, C. J., B. Leroy, C. Bellard, D. Roiz, C. Albert, A. Fournier, M. Barbet-Massin, J.-M. Salles, F. Simard & F. Courchamp (2016) Massive yet grossly underestimated global costs of invasive insects. *Nature communications*, 7, 1-8. <https://doi.org/10.1038/ncomms12986>.
- Castex, V., M. Beniston, P. Calanca, D. Fleury & J. Moreau (2018) Pest management under climate change: the importance of understanding tritrophic relations. *Science of The Total Environment*, 616, 397-407. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.11.027>.
- Chen, C., R. Gols, A. Biere & J. A. Harvey (2019a) Differential effects of climate warming on reproduction and functional responses on insects in the fourth trophic level. *Functional Ecology*, 33, 693-702. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13277>.
- Chen, H., X.-L. Chang, Y.-P. Wang, M.-H. Lu, W.-C. Liu, B.-P. Zhai & G. Hu (2019b) The early northward migration of the white-backed planthopper (*Sogatella furcifera*) is often hindered by heavy precipitation in southern China during the pre-flood season in May and June. *Insects*, 10, 158. <https://doi.org/10.3390/insects10060158>.
- Chidawanyika, F., P. Mudavanhu & C. Nyamukondiwa (2019) Global Climate Change as a Driver of Bottom-Up and Top-Down Factors in Agricultural Landscapes and the Fate of Host-Parasitoid Interactions. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00080>.
- Chiu, M., J. Kuo & M. Kuo (2015) Life stage-dependent effects of experimental heat waves on an insect herbivore. *Ecological Entomology*, 40, 175-181. <https://doi.org/10.1111/een.12173>.

- Cilas, C., F.-R. Goebel, R. Babin & J. Avelino (2016) Tropical crop pests and diseases in a climate change setting—a few examples. In *Climate change and agriculture worldwide*, 73-82. Springer. https://doi.org/10.1007/978-94-017-7462-8_6.
- Damien, M. & K. Tougeron (2019) Prey–predator phenological mismatch under climate change. *Current opinion in insect science*, 35, 60-68. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2019.07.002>.
- Descombes, P., C. Pitteloud, G. Glauser, E. Defossez, A. Kergunteuil, P.-M. Allard, S. Rasmann & L. Pellissier (2020) Novel trophic interactions under climate change promote alpine plant coexistence. *Science*, 370, 1469-1473. <https://doi.org/10.1126/science.abd7015>.
- Deutsch, C. A., J. J. Tewksbury, M. Tigchelaar, D. S. Battisti, S. C. Merrill, R. B. Huey & R. L. Naylor (2018) Increase in crop losses to insect pests in a warming climate. *Science*, 361, 916-919. <https://doi.org/10.1126/science.aat3466>.
- Forrest, J. R. (2016) Complex responses of insect phenology to climate change. *Current Opinion in Insect Science*, 17, 49-54. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2016.07.002>.
- Franken, O., M. Huizinga, J. Ellers & M. P. Berg (2018) Heated communities: large inter-and intraspecific variation in heat tolerance across trophic levels of a soil arthropod community. *Oecologia*, 186, 311-322. <https://doi.org/10.1007/s00442-017-4032-z>.
- Grünig, M., P. Calanca, D. Mazzi & L. Pellissier (2020) Inflection point in climatic suitability of insect pest species in Europe suggests non-linear responses to climate change. *Global Change Biology*, 26, 6338-6349. <https://doi.org/10.1111/gcb.15313>.
- Gu, S., P. Han, Z. Ye, L. E. Perkins, J. Li, H. Wang, M. P. Zalucki & Z. Lu (2018) Climate change favours a destructive agricultural pest in temperate regions: late spring cold matters. *Journal of Pest Science*, 91, 1191-1198. <https://doi.org/10.1007/s10340-018-1011-z>.
- Gutierrez, A. P., L. Ponti, G. Gilioli & J. Baumgärtner (2017) *Climate warming effects on grape and grapevine moth (Lobesia botrana) in the Palearctic region: Climate warming effect on grape and grapevine moth*. <https://doi.org/10.1111/afe.12256>.

- Harvey, J. A., R. Heinen, R. Gols & M. P. Thakur (2020) Climate change-mediated temperature extremes and insects: From outbreaks to breakdowns. *Global change biology*, 26, 6685-6701. <https://doi.org/10.1111/gcb.15377>.
- IPCC. 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. eds. V. Masson-Delmotte, P. Zhai, A. Pirani, S., C. P. L. Connors, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M. I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J. B. & T. K. M. R. Matthews, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu and B. Zhou. Cambridge University Press.
- Jactel, H., J. Koricheva & B. Castagneyrol (2019) Responses of forest insect pests to climate change: not so simple. *Current opinion in insect science*, 35, 103-108. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2019.07.010>.
- Jamieson, M. A., L. A. Burkle, J. S. Manson, J. B. Runyon, A. M. Trowbridge & J. Zientek (2017) Global change effects on plant–insect interactions: the role of phytochemistry. *Current opinion in insect science*, 23, 70-80. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2017.07.009>.
- Jones, L. M., A.-K. Koehler, M. Trnka, J. Balek, A. J. Challinor, H. J. Atkinson & P. E. Urwin (2017) Climate change is predicted to alter the current pest status of *Globodera pallida* and *G. rostochiensis* in the United Kingdom. *Global Change Biology*, 23, 4497-4507. <https://doi.org/10.1111/gcb.13676>.
- Lehmann, P., T. Ammunt, M. Barton, A. Battisti, S. D. Eigenbrode, J. U. Jepsen, G. Kalinkat, S. Neuvonen, P. Niemela & B. Okland (2018) Complex responses of global insect pests to climate change. *bioRxiv*, 425488. <https://doi.org/10.1101/425488>.
- Macfadyen, S., G. McDonald & M. P. Hill (2018) From species distributions to climate change adaptation: knowledge gaps in managing invertebrate pests in broad-acre grain crops. *Agriculture, ecosystems & environment*, 253, 208-219. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.08.029>.
- Mech, A. M., P. C. Tobin, R. O. Teskey, J. R. Rhea & K. J. Gandhi (2018) Increases in summer temperatures decrease the survival of an invasive forest insect. *Biological Invasions*, 20, 365-374. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1537-7>.

- Meynard, C. N., M. Lecoq, M.-P. Chapuis & C. Piou (2020) On the relative role of climate change and management in the current desert locust outbreak in East Africa. *Global Change Biology*, 26, 3753-3755. <https://doi.org/10.1111/gcb.15137>.
- Netherer, S., B. Panassiti, J. Pennerstorfer & B. Matthews (2019) Acute drought is an important driver of bark beetle infestation in Austrian Norway spruce stands. *Frontiers in Forests and Global Change*, 2, 39. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2019.00039>.
- Nowogrodzki, A. (2019) How climate change might affect tea. *Nature*, 566, S10-S10. <http://dx.doi.org/10.1038/d41586-019-00399-0>.
- Parry, M. L. (2019) *Climate change and world agriculture*. Routledge.
- Pellissier, L. & S. Rasmann (2018) The functional decoupling of processes in alpine ecosystems under climate change. *Current opinion in insect science*, 29, 126-132. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2018.07.005>.
- Peng, W., N. L. Ma, D. Zhang, Q. Zhou, X. Yue, S. C. Khoo, H. Yang, R. Guan, H. Chen & X. Zhang (2020) A review of historical and recent locust outbreaks: Links to global warming, food security and mitigation strategies. *Environmental research*, 191, 110046. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2020.110046>.
- Pincebourde, S., J. van Baaren, S. Rasmann, P. Rasmont, G. Rodet, B. Martinet & P.-A. Calatayud (2017) Plant–insect interactions in a changing world. *Advances in botanical research*, 81, 289-332. <https://doi.org/10.1016/bs.abr.2016.09.009>.
- Rebaudo, F. & V.-B. Rabhi (2018) Modeling temperature-dependent development rate and phenology in insects: review of major developments, challenges, and future directions. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 166, 607-617. <https://doi.org/10.1111/eea.12693>.
- Renner, S. S. & C. M. Zohner (2018) Climate change and phenological mismatch in trophic interactions among plants, insects, and vertebrates. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110617-062535>.

- Robinet, C., J. Rousselet, P. Pineau, F. Miard & A. Roques (2013) Are heat waves susceptible to mitigate the expansion of a species progressing with global warming? *Ecology and Evolution*, 3, 2947-2957. <https://doi.org/10.1002/ece3.690>.
- Romo, C. M. & J. M. Tylianakis (2013) Elevated temperature and drought interact to reduce parasitoid effectiveness in suppressing hosts. *PloS one*, 8, e58136. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0058136>.
- Sauer, C. (2019) Possible impacts of climate change on carrot fly's population dynamics in Switzerland. *IOBC/WPRS Bulletin*, 142, 31-41.
- Schneider, L., V. Comte & M. Rebetez (2021) Increasingly favourable winter temperature conditions for major crop and forest insect pest species in Switzerland. *Agricultural and Forest Meteorology*, 298, 108315. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2020.108315>
- Sgrò, C. M., J. S. Terblanche & A. A. Hoffmann (2016) What Can Plasticity Contribute to Insect Responses to Climate Change? *Annual Review of Entomology*, 61, 433-451. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-010715-023859>.
- Stoeckli, S., M. Hirschi, C. Spirig, P. Calanca, M. W. Rotach & J. Samietz (2012) Impact of climate change on voltinism and prospective diapause induction of a global pest insect—*Cydia pomonella* (L.). *PloS one*, 7, e35723. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0035723>.
- Thistlewood, H. M., P. Gill, E. H. Beers, P. W. Shearer, D. B. Walsh, B. M. Rozema, S. Acheampong, S. Castagnoli, W. L. Yee & P. Smytheman (2018) Spatial analysis of seasonal dynamics and overwintering of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in the Okanagan-Columbia Basin, 2010–2014. *Environmental Entomology*, 47, 221-232. <https://doi.org/10.1093/ee/nvx178>.
- Tylianakis, J. M., R. K. Didham, J. Bascompte & D. A. Wardle (2008) Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology letters*, 11, 1351-1363. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01250.x>.
- Visser, M. E. & P. Gienapp (2019) Evolutionary and demographic consequences of phenological mismatches. *Nature ecology & evolution*, 3, 879-885. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0880-8>.

- Vitasse, Y., S. Ursenbacher, G. Klein, T. Bohnenstengel, Y. Chittaro, A. Delestrade, C. Monnerat, M. Rebetez, C. Rixen & N. Strebel (2021) Phenological and elevational shifts of plants, animals and fungi under climate change in the European Alps. *Biological Reviews*. <https://doi.org/10.1111/brv.12727>.
- Yan, Y., Y.-C. Wang, C.-C. Feng, P.-H. M. Wan & K. T.-T. Chang (2017) Potential distributional changes of invasive crop pest species associated with global climate change. *Applied geography*, 82, 83-92. <https://doi.org/10.1016/j.apgeog.2017.03.011>.
- Zeng, J., Y. Liu, H. Zhang, J. Liu, Y. Jiang, K. A. Wyckhuys & K. Wu (2020) Global warming modifies long-distance migration of an agricultural insect pest. *Journal of Pest Science*, 93, 569-581. <https://doi.org/10.1007/s10340-019-01187-5>.
- Zhang, L., M. Lecoq, A. Latchininsky & D. Hunter (2019) Locust and grasshopper management. *Annual review of entomology*, 64, 15-34. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-011118-112500>.
- Ziska, L. H., B. A. Bradley, R. D. Wallace, C. T. Barger, J. H. LaForest, R. A. Choudhury, K. A. Garrett & F. E. Vega (2018) Climate change, carbon dioxide, and pest biology, managing the future: coffee as a case study. *Agronomy*, 8, 152. <https://doi.org/10.3390/agronomy8080152>.

3. Évolution des températures hivernales et leurs impacts sur les ravageurs forestiers et agricoles en Suisse

Titre original de l'article : Increasingly favourable winter temperature conditions for major crop and forest insect pest species in Switzerland

Léonard Schneider, Valentin Comte and Martine Rebetez

University of Neuchatel, Institute of Geography, Neuchatel, Switzerland

Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research (WSL), Neuchatel, Switzerland

Abstract

With global warming, recent winters in Switzerland have been milder than in previous decades, and this trend is predicted to continue. Survival during the cold season could increase for insect species sensitive to winter cold events. Forest pests, such as the pine processionary moth (*Thaumetopoea pityocampa*) and green spruce aphid (*Elatobium abietinum*), as well as some crop pests, such as the southern green stink bug (*Nezara viridula*), could overwinter more easily. These species are affected by temperatures below -12°C or below -8°C . In this study, we examined whether changes in winter minimum temperatures (T_{min}) could potentially favour the winter survival of these pest species in various places in Switzerland. We analysed long-term daily T_{min} data from the period 1980–2019 at 67 locations. We then used two climatic scenarios (RCP2.6 and RCP8.5) to analyse daily T_{min} in 2020–2099. We determined the number of days with T_{min} below -8°C or -12°C and the frequency of years with at least one day below these thresholds. Our results show that the frequency of cold days has decreased over the last 40 years, even though winter T_{min} has increased less than yearly T_{min} . However, the -8°C threshold was still reached in most years, except on the Southern side of the Alps. The -12°C threshold was reached almost every year above 800 m, but infrequently at lower elevations. Our results indicate that, by the end of the 21st century, temperatures below -12°C will occur only infrequently up to 1700 m in Switzerland, and years with occurrences of temperatures below -8°C will become rare at lower elevations. Future temperature conditions

can thus be expected to favour some crop pests, by enabling them to overwinter more easily on the Swiss Plateau, as well as some forest pests, which will likely reach higher elevations.

Keywords: climate change, climatic threshold, cold hardiness, crop pest, forest pest, winter minimum temperature

1. Introduction

Insect pests are a major issue in the context of global warming, for both agriculture (Deutsch et al. 2018) and forestry (Netherer and Schopf 2010). Climate change has an impact on both plants and pests, as well as their interactions. Due to their short life cycle, insect species can often react faster to climatic variations than plant species (Candau 2008). Thus, it is likely that some pest species will cause more damage to forests and crops in the future (Bjorkman and Niemela 2015). In temperate climates, higher temperatures can also facilitate the arrival of new thermophile exotic species. Therefore, it is crucial to understand the changes in determining climatic parameters driving pest population dynamics.

Some expansions in pest species due to climate change have been documented in Central Europe. For example, the pine processionary moth (*Thaumetopoea pityocampa*) has extended its geographical range to northern areas in France and to higher elevations in the Italian Alps (Battisti et al. 2005). In Switzerland, the spruce bark beetle (*Ips typographus*) is now able to produce three generations per year on the Swiss Plateau (Jakoby et al. 2016). In general, global warming is likely to affect population dynamics of insect species in three main ways: shifts in spring phenology (Forrest 2016), longer development seasons (Altermatt 2010), and increased winter survival rates due to milder temperatures (Bale and Hayward 2010). Concerning the pine processionary moth, the expansion was caused by an increase in winter temperatures (Battisti et al. 2005). Daily minimum temperature (Tmin), in particular, plays a key role in the distribution of many species (Bale 2002, Bale et al. 2002).

In temperate climates, resistance to low temperatures in winter differs between insect species. While some insects are highly chill tolerant and can survive at temperatures below -25°C , other species are already affected by milder temperatures (Bale 1993). Winter Tmin is a key factor determining their possible range and population dynamics. In Switzerland, some invasive species are affected by Tmin, as are some native ones. As winters become milder under climate change, invasive species could overwinter more easily on the Swiss Plateau, and some native forest pests could reach higher elevations in mountain areas. For the purposes of this study, we identified three pest species spread throughout Western Europe that are sensitive to low temperatures.

a) Pine processionary moth

The pine processionary moth is sensitive to mean January daily T_{min} and to cold events in winter (Huchon and Démolin 1970). It overwinters in the larval stage, and remains active during winter (Battisti et al. 2005). An isolated larva is usually killed by temperatures below -7°C (Hoch et al. 2009). However, when they are grouped into a nest, larvae can endure temperatures of -10 to -12°C (Huchon and Démolin 1970). The pine processionary moth is a native species in Switzerland and occurs mainly on the Southern side of the Alps, in the Valais and in the basin of Lake Geneva (Roques et al. 2014).

b) Green spruce aphid

Winter temperatures are critical for the population dynamics of the green spruce aphid (*Elatobium abietinum*). Cold winters lead to low survival rates and therefore cause less damage to plants during the following spring (Day and Kidd 1998). When they are detached from their host plants, aphids can survive in temperatures down to -18°C (Powell 1974). However, when they are on their host plants, most of the aphids are killed by temperatures below -10 or -12°C (Powell 1974, Halldórsson et al. 2001). In Great Britain, it has been observed that aphid populations reduce during winters with lowest temperatures of -7 to -8°C (Carter 1972, Powell and Parry 1976). In Switzerland, the green spruce aphid is a native species. Its most severe outbreaks are known to occur after mild winters (Carter and Halldórsson 1998).

c) Southern green stink bug

Southern green stink bugs overwinter in the adult stage (Todd 1989). This crop pest probably originates from Ethiopia or from the Mediterranean region (Jones 1988) and is now widespread in tropical, subtropical and temperate regions, including Western Europe (Rabitsch 2008). Winter mortality is one of the major limiting factors for their population size (Todd 1989). Laboratory experiments have shown that the lethal temperature is -8°C , i.e. after two hours exposed to -8°C only 20% of the bugs survive (Chanthy et al. 2012). The southern green stink bug has been noticed since 2005 in Switzerland and causes damages to vegetable, cereal and fruit crops (Pétremand, Vonlanthen and Rochefort 2017).

The aim of this study was to determine to what extent the evolution of winter T_{min} could increase the winter survival rate of pest species such as the pine processionary moth, green spruce aphid and southern green stink bug in various places in Switzerland. We first analysed trends in daily T_{min} averaged over the winter months and over the entire year. We then focused

on events below two temperature thresholds (-8°C and -12°C) relevant for the three species mentioned above. A decrease in the frequency of these events would mean a higher potential for the overwintering of the three species in Switzerland.

2. Material and Methods

2.1 Meteorological stations

We selected all meteorological stations managed by MeteoSwiss that are located below the treeline, i.e. around 2400 m in Switzerland (Gehrig-Fasel, Guisan and Zimmermann 2007), and that have collected daily Tmin data since 1980 or earlier. We chose to start our analysis in 1980 in order to keep a sufficient number of stations. We included data series with up to 10% missing values. Missing values were not gapfilled. This selection resulted in 67 stations covering elevations between 203 and 2283 m and located in all climatic regions of Switzerland (Figure 3.1; see Appendix 1.A for a summary of their elevation distribution and Appendix 1.B for a complete list of the stations. See also Appendix 1.C for a map of forest and cropland in Switzerland).



Figure 3.1. Locations, codes and elevations of the 67 MeteoSwiss meteorological stations.

We then selected the same 67 stations in the CH2018 dataset provided by the National Centre for Climate Services (NCCS) to model trends for the future decades (Croci-Maspoli et al. 2018). This dataset is based on the EURO-CORDEX climate projections and provides data at the local scale. The data were produced using a downscaling method (Quantile Mapping). Daily T_{min} data are available until 2099. As the dataset is calibrated on the period 1981-2010, it is likely that the modelled data do not exactly match the observed data for the recent years. We selected two climatic scenarios corresponding to two different Representative Concentration Pathways (RCP), namely RCP2.6 and RCP8.5 (IPCC 2013). RCP2.6 corresponds to the lowest greenhouse gas emissions scenario considered by the IPCC, with a peak around 2020 followed by a substantial reduction thereafter. RCP8.5 corresponds to the highest greenhouse gas emissions scenario considered by the IPCC, with a continuous rise throughout the 21st century. The EURO-CORDEX climate models we used have a spatial resolution of 12 km before downscaling. The simulations we used are DMI-HIRHAM_ECEARTH_EUR11_RCP26 (for RCP2.6) and CLMCOM-CCLM4_ECEARTH_EUR11_RCP85 (for RCP8.5). They were both extracted from the CH2018 dataset and provide daily T_{min} for each of the 67 stations. They both predict relatively moderate annual and winter warming compared to other simulations of the CH2018 dataset, with temperature deviations below the multi-model median (see Appendix 1.D for more details).

2.2 Analysis and threshold definition

We first analysed trends over time in daily T_{min} averaged over the winter (start of December to end of February) and over the entire year. We determined linear trends for past and future periods (1980-2019 and 2020-2099). We also used 11-year moving averages to better visualize the trends. We then defined two thresholds as proxies for the critical temperatures for the three selected pest species described in the introduction. Based on literature, we chose -8°C for the southern green stink bug (Chanthy et al. 2012) and -12°C for the green spruce aphid (Powell 1974, Halldórsson et al. 2001) and pine processionary moth (Huchon and Démolin 1970). Temperature-induced mortality of the green spruce aphid also occurs at the -8°C threshold but at a lower rate. We analysed the trends in the number of days with T_{min} below each threshold. As cold events can occur in late autumn or early spring, we counted these days during the whole year. We started each count on 1 September of the year before, which means that the count for 1980 started on 1 September 1979 and ended on 31 August 1980. As elevation is a crucial factor

determining low temperatures (Hufty 2001, Joly, Bois and Zaksek 2012), we grouped our stations into six elevation classes (<500, 500–800, 800–1100, 1100–1400, 1400–1700, and >1700 m). We added a seventh class for the stations located below 500 m on the Southern side of the Alps, as Tmin values are known to be higher in this region, especially in winter (Walther 2002). We calculated the frequency of the years with at least one day below each threshold over three periods, i.e. the last 40 years (1980–2019), the middle 30 years of the 21st century (2035–2064) and the final 30 years of the 21st century (2070–2099).

All data analyses, including linear regression models and eleven-year moving averages, were performed using R version 3.0.2 (R Core Team 2019).

3. Results

3.1 Trends in winter and annual Tmin

Winter Tmin increased during the period 1980–2019 (by $0.25^{\circ}\text{C decade}^{-1}$), though not significantly ($p=0.14$ according to the linear model) and less than annual Tmin ($0.35^{\circ}\text{C decade}^{-1}$, $p<0.05$; Figure 3.2). Under both future scenarios, there was a significant increase in winter and annual Tmin for the period 2020–2099. Trends differed substantially between the two scenarios, with $0.46^{\circ}\text{C decade}^{-1}$ (winter Tmin) and $0.49^{\circ}\text{C decade}^{-1}$ (annual Tmin) for scenario RCP8.5 compared with $0.14^{\circ}\text{C decade}^{-1}$ (winter Tmin) and $0.08^{\circ}\text{C decade}^{-1}$ (annual Tmin) for scenario RCP2.6. The transition between historical data and the projections suggests that temperatures are underestimated in the scenario RCP2.6, at least for the present period.

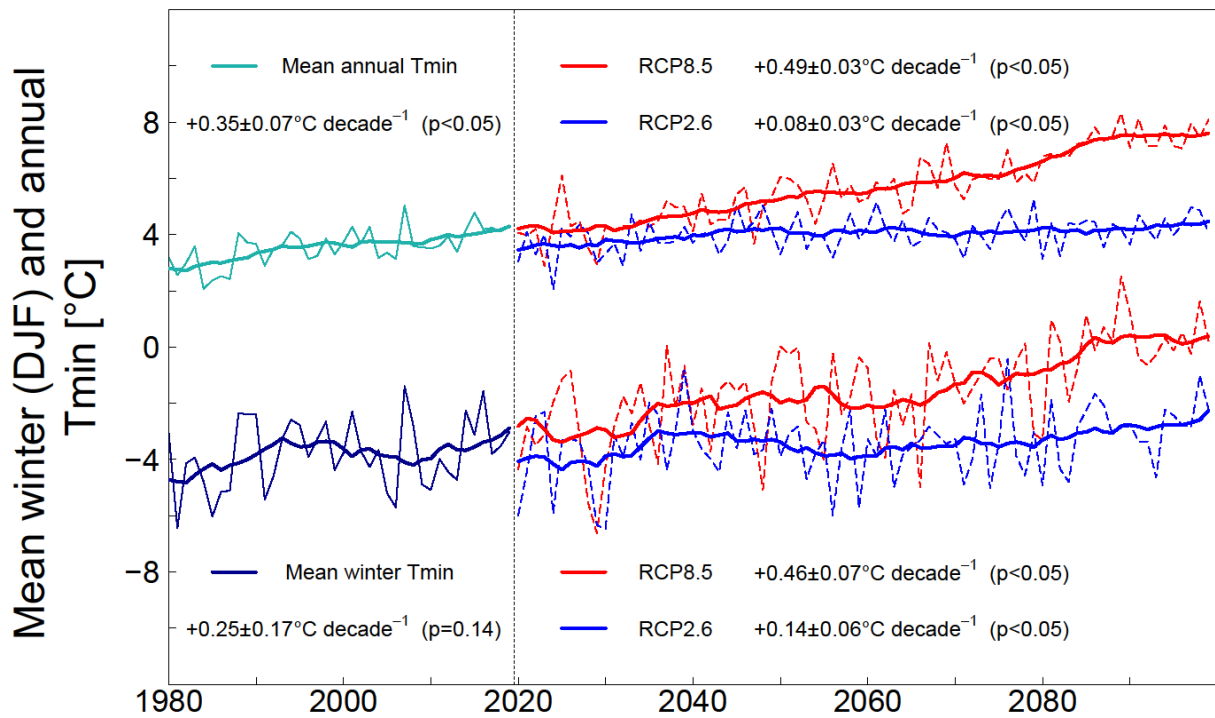


Figure 3.2. Trends in daily Tmin averaged over winter (start of December to end of February) and over the entire year (1 September to 31 August), averaged across the 67 meteorological stations during the periods 1980–2019 (thin solid lines) and 2020–2099 (dashed lines). Eleven-year moving averages are shown as thick solid lines, and slopes (\pm SE) of the linear regressions are displayed.

3.2 Trends in the frequency of cold days ($T_{min} < -8^{\circ}\text{C}$ and $T_{min} < -12^{\circ}\text{C}$)

Overall, the number of days with daily Tmin below -8°C decreased significantly over the period 1980–2019 (Table 3.1), at a rate of -2.36 days decade⁻¹ ($p=0.02$). Under both future scenarios, there was a significant decrease for the period 2020–2099, by -0.79 (RCP2.6) to -1.96 (RCP8.5) days decade⁻¹. The number of days with Tmin below -12°C also decreased slightly over the last 40 years (Table 3.1), but not significantly (-1.02 days decade⁻¹, $p=0.06$). During 2020–2099, the decrease reached -0.35 days decade⁻¹ under scenario RCP2.6 and -0.76 days decade⁻¹ under RCP8.5.

Table 3.1. Trends in the number of cold days per decade during the periods 1980–2019 and 2020–2099 (under scenarios RCP2.6 and RCP8.5) for various elevation classes. *p<0.05; **p<0.01; ***p<0.001.

Trend in number of cold days < –8°C			
Elevation range (m a.s.l.)	1980–2019	2020–2099	
		RCP2.6	RCP8.5
<500, Southern side of the Alps	-0.80	-0.33**	-0.30***
<500	-1.48*	-0.36	-0.61***
500–800	-1.89*	-0.72*	-1.18***
800–1100	-2.51	-1.15*	-2.76***
1100–1400	-1.96	-1.15*	-2.88***
1400–1700	-3.34	-1.11*	-3.08***
>1700	-6.18**	-1.39*	-5.09***
All stations	-2.36*	-0.79*	-1.96***

Trend in number of cold days < –12°C			
Elevation range (m a.s.l.)	1980–2019	2020–2099	
		RCP2.6	RCP8.5
<500, Southern side of the Alps	-0.08	-0.05*	-0.04*
<500	-0.56	-0.09	-0.14**
500–800	-0.77	-0.21	-0.31***
800–1100	-1.12	-0.59*	-0.91***
1100–1400	-0.74	-0.55*	-1.23***
1400–1700	-0.95	-0.50*	-0.98***
>1700	-3.54**	-0.92*	-2.71***
All stations	-1.02	-0.35*	-0.76***

For both thresholds, the largest decrease was observed in the highest elevation class (>1700 m; Figure 3.3 and Table 3.1). At stations located below 500 m, trends were small, especially on the Southern side of the Alps. Note that the number of cold days was often greater between 1100 and 1400 m than between 1400 and 1700 m (Figure 3.3). The transition between historical data and projections clearly suggests that the number of cold days is overestimated in the scenario RCP2.6, at least for the 2020s.

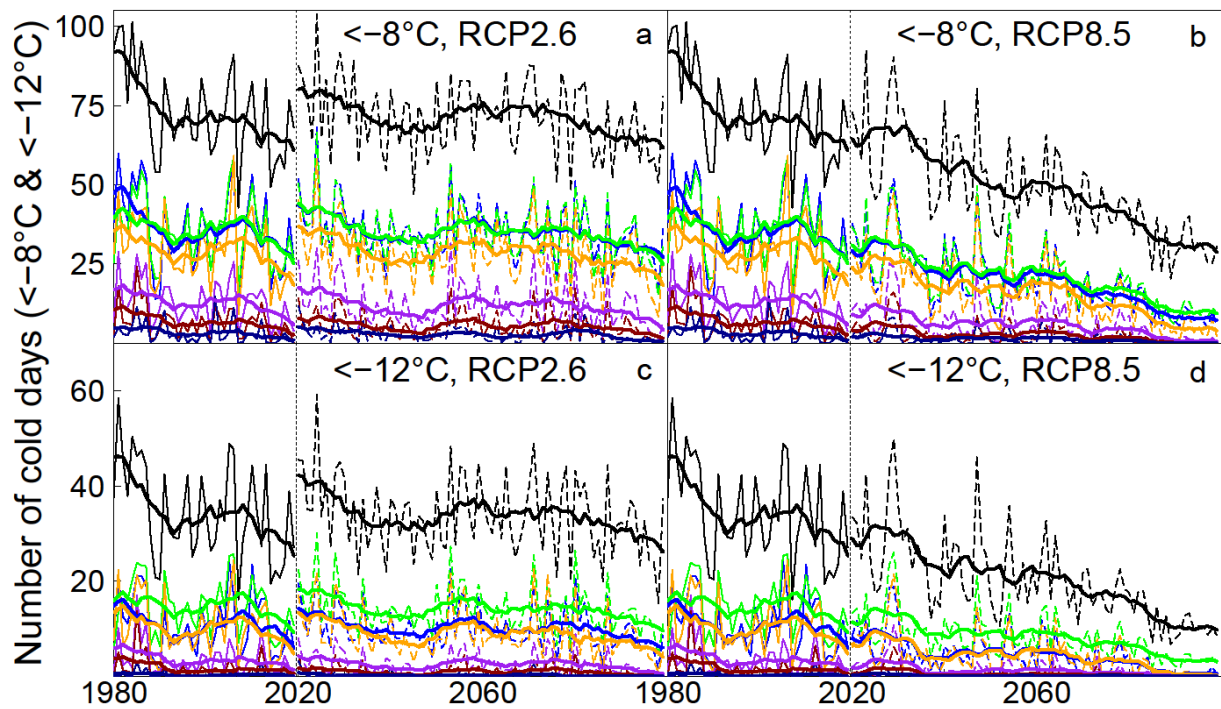
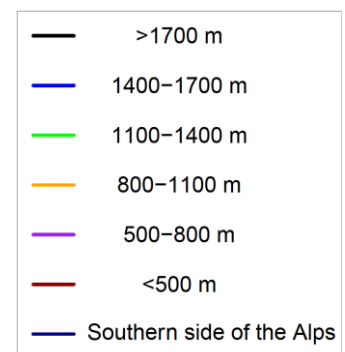


Figure 3.3. Trends in the number of cold days ($T_{min} < -8^{\circ}\text{C}$ and $T_{min} < -12^{\circ}\text{C}$) per year for meteorological stations in different elevation classes during the periods 1980–2019 (thin solid lines) and 2020–2099 (dashed lines). Eleven-year moving averages are shown as thick solid lines.

- a. Number of days with $T_{min} < -8^{\circ}\text{C}$, scenario RCP2.6
- b. Number of days with $T_{min} < -8^{\circ}\text{C}$, scenario RCP8.5
- c. Number of days with $T_{min} < -12^{\circ}\text{C}$, scenario RCP2.6
- d. Number of days with $T_{min} < -12^{\circ}\text{C}$, scenario RCP8.5



3.3 Mean number of cold days per year ($T_{min} < -8^{\circ}\text{C}$ and $T_{min} < -12^{\circ}\text{C}$)

The mean number of days with T_{min} below -8°C was very small below 500 m on the Southern side of the Alps during the period 1980–2019, with 3 days per year on average (Table 3.2). Under scenario RCP8.5, similar values were reached by the middle of the 21st century at stations below 500 m on the Northern side of the Alps and by the end of the 21st century at stations between 500 and 800 m in this region. Under scenario RCP2.6 there was only a slight decrease in the mean values at all elevations during the next decades compared with the period 1980–2019.

The number of days with T_{min} below -12°C was very small at stations below 800 m during the period 1980–2019, with 2 to 3 days per year on average (Table 3.2). Small values were also reached by the end of the 21st century between 800 and 1700 m under scenario RCP8.5 (2 to 5 days per year). Above 1700 m, the decrease between 1980–2019 and the end of the 21st century exceeded 50% under this more severe scenario (from 34 to 14 days per year). The decrease remained very slight at all elevations under scenario RCP2.6.

Substantial discrepancies occurred among the stations in each elevation class, especially those above 1100 m (Appendix 1.B). Numbers observed during the period 1980–2019 were very large in Ulrichen (1345 m), with 85 days per year with $T_{min} < -8^{\circ}\text{C}$ and 55 days with $T_{min} < -12^{\circ}\text{C}$ on average. In comparison, there were only 41 days per year with $T_{min} < -8^{\circ}\text{C}$ and 12 days with $T_{min} < -12^{\circ}\text{C}$ on average in Le Moléson (1974 m). Stations located on valley floors like Ulrichen, Scuol, Davos and Samedan usually recorded larger numbers compared with stations located on summits (Le Moléson, Chaumont) or passes (Grimsel), independent from elevation (Appendix 1.B).

Table 3.2. Mean number of cold days per year ($T_{min} < -8^{\circ}\text{C}$ and $T_{min} < -12^{\circ}\text{C}$). Minimum and maximum values among the stations are indicated in brackets.

Mean number of cold days ($< -8^{\circ}\text{C}$) per year					
Elevation range (m a.s.l.)	1980–2019	2035–2064		2070–2099	
		RCP2.6	RCP8.5	RCP2.6	RCP8.5
<500, Southern side of the Alps	3 (0–8)	3 (0–7)	2 (0–5)	2 (0–6)	0 (0–1)
<500	7 (2–12)	5 (1–11)	3 (0–6)	5 (1–10)	1 (0–3)
500–800	13 (5–24)	11 (3–22)	6 (2–14)	11 (3–23)	3 (1–6)
800–1100	29 (24–33)	28 (22–33)	18 (13–21)	27 (21–30)	8 (6–10)
1100–1400	36 (19–85)	35 (18–86)	23 (9–65)	33 (15–83)	14 (3–49)
1400–1700	35 (16–62)	35 (15–63)	22 (8–45)	33 (13–61)	12 (3–31)
>1700	73 (41–121)	70 (35–118)	52 (22–98)	68 (32–119)	36 (10–77)

Mean number of cold days ($< -12^{\circ}\text{C}$) per year					
Elevation range (m a.s.l.)	1980–2019	2035–2064		2070–2099	
		RCP2.6	RCP8.5	RCP2.6	RCP8.5
<500, Southern side of the Alps	0 (0–1)	0 (0–1)	0 (0–0)	0 (0–0)	0 (0–0)
<500	2 (0–4)	1 (0–2)	0 (0–1)	1 (0–2)	0 (0–0)
500–800	3 (1–9)	2 (0–7)	1 (0–4)	2 (0–7)	0 (0–1)
800–1100	10 (7–14)	9 (5–13)	5 (2–6)	8 (5–10)	2 (1–3)
1100–1400	15 (4–55)	14 (3–58)	9 (1–40)	13 (2–55)	5 (0–27)
1400–1700	11 (2–26)	10 (1–26)	5 (1–14)	9 (1–25)	2 (0–6)
>1700	34 (12–86)	33 (9–87)	22 (5–67)	32 (8–86)	14 (2–52)

3.4 Frequency of years with at least one cold day ($T_{min} < -8^{\circ}\text{C}$ and $T_{min} < -12^{\circ}\text{C}$)

The -8°C threshold was reached in most years on the Northern side of the Alps during the period 1980–2019 (Table 3.3), with a frequency between 80% (<500 m) and 100% (>800 m), whereas these cold conditions were much less frequent below 500 m on the Southern side of the Alps (42%). Under scenario RCP8.5, the frequency was found to drop to 27% below 500 m and to 52% between 500 and 800 m on the Northern side of the Alps by the end of the 21st century. Results from both scenarios indicated that the frequency is likely to remain high above 800 m at the end of the 21st century (at least 86%).

The -12°C threshold was reached above 800 m in most years during the period 1980–2019 (Table 3.3), with a frequency between 89% (1100–1400 m) and 100% (>1700 m). The threshold was rarely reached below 500 m on the Southern side of the Alps (10%) and more often at lower elevations on the Northern side of the Alps (41% for stations below 500 m, 63% for stations between 500 and 800 m). Under scenario RCP8.5 the frequency was found to drop to 6–15%

below 800 m by the end of the 21st century and to 40–49% at elevations between 800 and 1700 m. Findings from both scenarios indicated that the frequency is likely to remain high above 1700 m at the end of the 21st century (at least 83%).

Table 3.3. Frequency of years with at least one cold day ($T_{min} < -8^{\circ}\text{C}$ and $T_{min} < -12^{\circ}\text{C}$).

Frequency of years with at least one cold day ($< -8^{\circ}\text{C}$)					
Elevation range (m a.s.l.)	1980–2019	2035–2064		2070–2099	
		RCP2.6	RCP8.5	RCP2.6	RCP8.5
<500, Southern side of the Alps	42%	47%	29%	36%	13%
<500	80%	83%	57%	68%	27%
500–800	95%	96%	81%	87%	52%
800–1100	100%	100%	99%	100%	98%
1100–1400	100%	100%	97%	100%	86%
1400–1700	100%	100%	99%	100%	88%
>1700	100%	100%	100%	100%	100%

Frequency of years with at least one cold day ($< -12^{\circ}\text{C}$)					
Elevation range (m a.s.l.)	1980–2019	2035–2064		2070–2099	
		RCP2.6	RCP8.5	RCP2.6	RCP8.5
<500, Southern side of the Alps	10%	7%	5%	5%	3%
<500	41%	29%	17%	25%	6%
500–800	63%	54%	33%	44%	15%
800–1100	93%	99%	82%	89%	49%
1100–1400	89%	93%	71%	80%	45%
1400–1700	91%	90%	69%	80%	40%
>1700	100%	100%	97%	97%	83%

4. Discussion

Our results show that winter T_{min} increased less than annual T_{min} during the period 1980–2019 (Figure 3.2). This is consistent with findings from previous studies showing that temperatures in Switzerland have been increasing more in spring and summer than in autumn and winter since the mid-1970s (Rebetez and Reinhard 2008, Matiu, Ankerst and Menzel 2016). This is valid for daily minimum and maximum temperatures (Rebetez and Reinhard 2008). In contrast, the future climatic scenarios suggest similar trends for winter and annual T_{min} by the end of the 21st century. Under scenario RCP2.6, the increase is even higher for winter temperatures.

Even though winter T_{min} values only increased slightly during the period 1980–2019, the number of days per year with T_{min} below -8°C and below -12°C decreased significantly (Table 3.1). Our results are in accordance with those from previous studies showing that the number of frost days (daily T_{min} below 0°C) decreased in Central Europe from 1946 to 1999 by about 4–6 days per decade (Klein Tank and Können 2003) and that the number of frost days is likely to reduce by at least 50 days by the end of the century in Switzerland, especially at higher elevations (Zubler et al. 2014). Our results show that this decrease is likely to occur at colder thresholds as well, with additional possible impacts on the biosphere.

The frequency of years with at least one cold day represents the risk that specific pest species are exposed to critical temperatures. Our results show that the -8°C threshold is presently still frequently reached at all elevations on the Northern side of the Alps, but that this situation is likely to change by the end of the century (Table 3.3). Based on results from scenario RCP8.5, the frequency could fall to about one year out of four (27%) below 500 m and to one year out of two (52%) from 500 to 800 m. As most crop areas are located at lower elevations in Switzerland, the winter survival rate of pest species such as the southern green stink bug may increase if conditions follow this scenario. This process may become increasingly important in the context of conditions where many invasive species can enter Europe. Most of these species originate from warmer regions and are therefore naturally limited by the low winter temperatures in temperate and alpine regions like Switzerland (Vittoz et al. 2013). The occurrence of milder winters with higher T_{min} values is likely to increase the survival rate and population size of new pest species in Switzerland over the next decades. In contrast, our

findings demonstrate that the frequency of temperatures below -8°C will probably remain quite high at all elevations if conditions correspond to scenario RCP2.6 (68% below 500 m).

Years with temperatures below -12°C are already very rare below 500 m on the Southern side of the Alps (10%) and infrequent on the Northern side of the Alps at lower elevations (Table 3.3). These years are likely to become very rare in all areas below 800 m by the end of the 21st century if conditions reflect scenario RCP8.5. Furthermore, the frequency could drop below one year out of two (40–49%) at elevations between 800 and 1700 m. In this case, the green spruce aphid might overwinter more easily and cause more damage in mountain areas. The pine processionary moth could also reach higher elevations. This phenomenon was already observed in the Italian Alps, with an upwards shift of 110–230 m between 1975 and 2004 (Battisti et al. 2005).

Finally, our results highlight the importance of topography influencing the frequency of cold events. Even though elevation remains the main driving factor, topography plays a key role, especially at locations exposed to cold air pools. This phenomenon occurs on valley floors and can strongly reduce T_{min} (Vitasse et al. 2017). Consequently, at Alpine valley floor stations such as Ulrichen, Scuol, Davos, Samedan and Segl-Maria, the number of cold days was larger than expected based on elevation class (Appendix 1.B). The large number of cold days at stations like Ulrichen and Scuol help explain why, on average, more cold days occurred between 1100 and 1400 m than between 1400 and 1700 m in our dataset (Figure 3.3). Our results also show substantial differences below 500 m on the Southern side of the Alps, in Magadino and Stabio (valley floors) compared with Lugano and Locarno-Monti (lakeside, hillside). At the local scale, topography should therefore be considered when evaluating the potential overwintering of pest species.

4.1 Limitations of the study

As this study was based on the analysis of daily T_{min} , we did not take into account the length of the cold events. The longer the cold event, the lower the survival rate of insects should be (Sinclair, Alvarado and Ferguson 2015). The impact of cold events on pest survival rate could be predicted more precisely from hourly temperature data. However, such high resolution data are generally not available over long periods.

Temperature conditions can differ at the micro-scale, especially in crop areas. Farm buildings and installations can be used as a refuge by pest species to avoid low temperatures. Variation in microclimatic conditions also exists in forest areas. In particular, T_{min} has been found to remain higher in winter under a forest cover than in open landscapes (Renaud et al. 2011, Ferrez, Davison and Rebetez 2011). Thus, temperatures experienced by forest insects can differ from temperatures measured at standard meteorological stations, which are by definition situated in open sites (WMO 2018).

Even though T_{min} is critical for some pest species, other factors need to be considered to determine the potential distribution and population size of the species. As this study focused only on T_{min} , its results pertain only to winter survival rate and cannot be used to predict pest species distributions.

5. Conclusions

Our analyses of trends in T_{min} and of the frequency of occurrences below cold thresholds (-8°C and -12°C) in Switzerland show that the number of cold events per year has been decreasing in Switzerland over the last 40 years, even though winter T_{min} values have been increasing less than yearly T_{min} values. The decrease has been particularly large at higher elevations. Days with T_{min} below -8°C still occur in most years on the Northern side of the Swiss Alps (80% of the years at lower elevations). According to scenario RCP8.5, with the continuation of high greenhouse gas emissions during the next decades, by the end of the 21st century such cold events can be expected to become rare at lower elevations (27% of the years below 500 m, 52% of the years between 500 and 800 m) and exceptional below 500 m on the Southern side of the Alps (13% of the years). At the same time, temperatures below -12°C will likely occur in less than 50% of the years up to 1700 m if conditions follow scenario RCP8.5. The decrease in cold events is predicted to be much slighter if there is a strong reduction of greenhouse gas emissions due to human activity, i.e. following scenario RCP2.6. These results suggest that forest pests such as the green spruce aphid and pine processionary moth, are likely to reach higher elevations during the next decades, with the shift size depending on the extent to which greenhouse gas emissions are curbed. In crop areas on the Swiss Plateau, pests such as the southern green stink bug may overwinter more easily.

Acknowledgements

Long-term series of temperature data were provided by MeteoSwiss, the Swiss Federal Office of Meteorology and Climatology. Temperature data from climatic scenarios CH2018 were provided by the Swiss National Centre for Climate Services (NCCS). We are grateful to Beat Wermelinger and Martin Gossner for sharing their experience with forest insects, to Pierluigi Calanca for sharing his knowledge about crop pests and climate, and to Melissa Dawes for useful comments and suggestions.

References

- Alternatt, F. (2010) Climatic warming increases voltinism in European butterflies and moths. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277, 1281-1287. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1910>.
- Bale, J. (1993) Classes of insect cold hardiness. *Functional Ecology*, 7, 751-753.
- Bale, J. & S. Hayward (2010) Insect overwintering in a changing climate. *Journal of Experimental Biology*, 213, 980-994. <https://doi.org/10.1242/jeb.037911>.
- Bale, J. S. (2002) Insects and low temperatures: from molecular biology to distributions and abundance. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 357, 849-862. <http://10.1098/rstb.2002.1074>.
- Bale, J. S., G. J. Masters, I. D. Hodkinson, C. Awmack, T. M. Bezemer, V. K. Brown, J. Butterfield, A. Buse, J. C. Coulson & J. Farrar (2002) Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global change biology*, 8, 1-16. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2002.00451.x>.
- Battisti, A., M. Stastny, S. Netherer, C. Robinet, A. Schopf, A. Roques & S. Larsson (2005) Expansion of geographic range in the pine processionary moth caused by increased winter temperatures. *Ecological Applications*, 15, 2084-2096. <https://doi.org/10.1890/04-1903>.
- Bjorkman, C. & P. Niemela (2015) *Climate Change and Insect Pests*. Wallingford, Oxfordshire, United Kingdom: Centre for Agriculture and Bioscience International, 279 p.

- Candau, J.-N. (2008) Impacts du changement climatique sur les insectes ravageurs des forêts méditerranéennes. *Forêt Méditerranéenne*, 29, 145-154.
- Carter, C. (1972) Winter temperatures and survival of the green spruce aphid *Elatobium abietinum* (Walker). *Forestry Commission Forest record*, 84, 9 p.
- Carter, C. & G. Halldórsson (1998) Origins and background to the green spruce aphid in Europe. *The Green Spruce Aphid in Western Europe*, 1-14.
- Chanthy, P., R. J. Martin, R. V. Gunning & N. Andrew (2012) The effects of thermal acclimation on lethal temperatures and critical thermal limits in the green vegetable bug, *Nezara viridula* (L.)(Hemiptera: Pentatomidae). *Frontiers in Physiology*, 3, 465. <https://doi.org/10.3389/fphys.2012.00465>.
- Croci-Maspoli, M., C. Schär, A. Fischer, K. Strassmann, S. Scherrer, C. Schwierz, R. Knutti, S. Kotlarski, J. Rajczak & E. Fischer (2018) *CH2018-Climate Scenarios for Switzerland-Technical Report*. 271 p.
- Day, K. R. & N. A. Kidd (1998) Green spruce aphid population dynamics: effects of climate, weather and regulation. In *The Green Spruce Aphid in Western Europe: Ecology, Status, Impacts and Prospects for Management*, 41-52. Edinburgh, UK: Forestry Commission.
- Deutsch, C. A., J. J. Tewksbury, M. Tigchelaar, D. S. Battisti, S. C. Merrill, R. B. Huey & R. L. Naylor (2018) Increase in crop losses to insect pests in a warming climate. *Science*, 361, 916-919. <https://doi.org/10.1126/science.aat3466>.
- Ferrez, J., A. Davison & M. Rebetez (2011) Extreme temperature analysis under forest cover compared to an open field. *Agricultural and Forest Meteorology*, 151, 992-1001. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2011.03.005>.
- Forrest, J. R. (2016) Complex responses of insect phenology to climate change. *Current Opinion in Insect Science*, 17, 49-54. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2016.07.002>.
- Gehrig-Fasel, J., A. Guisan & N. E. Zimmermann (2007) Tree line shifts in the Swiss Alps: climate change or land abandonment? *Journal of Vegetation Science*, 18, 571-582. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2007.tb02571.x>.

- Halldórsson, G., M. Docherty, E. S. Oddsdóttir & K. R. Day (2001) The performance of different populations of the green spruce aphid (*Elatobium abietinum* Walker) at different temperatures. *Icelandic Agricultural Sciences*, 14, 75-84.
- Hoch, G., E. P. Toffolo, S. Netherer, A. Battisti & A. Schopf (2009) Survival at low temperature of larvae of the pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa* from an area of range expansion. *Agricultural and Forest Entomology*, 11, 313-320. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2009.00431.x>.
- Huchon, H. & G. Démolin (1970) La bioécologie de la Processionnaire du pin: dispersion potentielle, dispersion actuelle. *Revue Forestière Française*, 1970, 5, fascicule thématique "La lutte biologique en forêt". <https://doi.org/10.4267/2042/20421>.
- Huft, A. (2001) *Introduction à la climatologie: le rayonnement et la température, l'atmosphère, l'eau, le climat et l'activité humaine*. Presses Université Laval.
- IPCC (2013) *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA: Cambridge University Press, 1552 p. 10.1017/CBO9781107415324.
- Jakoby, O., G. Stadelmann, H. Lischke & B. Wermelinger (2016) Borkenkäfer und Befallsdisposition der Fichte im Klimawandel. *Wald im Klimawandel. Grundlagen für Aaptionsstrategien. Bundesamt für Umwelt BAFU Bern*, 247-264.
- Joly, D., B. Bois & K. Zaksek (2012) Rank-ordering of topographic variables correlated with temperature. *Atmospheric and Climate Sciences*, 2, 139-147. <https://doi.org/10.4236/acs.2012.22015>.
- Jones, W. A. (1988) World review of the parasitoids of the southern green stink bug, *Nezara viridula* (L.) (Heteroptera: Pentatomidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 81, 262-273. <https://doi.org/10.1093/aesa/81.2.262>.
- Klein Tank, A. & G. Können (2003) Trends in indices of daily temperature and precipitation extremes in Europe, 1946-99. *Journal of Climate*, 16, 3665-3680. [https://doi.org/10.1175/1520-0442\(2003\)016<3665:TIODT>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0442(2003)016<3665:TIODT>2.0.CO;2).

- Matiu, M., D. P. Ankerst & A. Menzel (2016) Asymmetric trends in seasonal temperature variability in instrumental records from ten stations in Switzerland, Germany and the UK from 1864 to 2012. *International Journal of Climatology*, 36, 13-27. <https://doi.org/10.1002/joc.4326>.
- Netherer, S. & A. Schopf (2010) Potential effects of climate change on insect herbivores in European forests—general aspects and the pine processionary moth as specific example. *Forest Ecology and Management*, 259, 831-838. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.07.034>.
- Pétremand, G., O. Vonlanthen & S. Rochefort (2017) *La punaise verte du soja, Nezara viridula (Linnaeus, 1758), une nouvelle punaise nuisible à surveiller en Suisse*. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.10317.23522>.
- Powell, W. (1974) Supercooling and the low-temperature survival of the green spruce aphid *Elatobium abietinum*. *Annals of Applied Biology*, 78, 27-37. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1974.tb01482.x>.
- Powell, W. & W. Parry (1976) Effects of temperature on overwintering populations of the green spruce aphid *Elatobium abietinum*. *Annals of Applied Biology*, 82, 209-219. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1976.tb00555.x>.
- R Core Team (2019) *R: a language and environment for statistical computing, version 3.0. 2*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. <http://R-project.org/>.
- Rabitsch, W. (2008) Alien true bugs of Europe (Insecta: Hemiptera: Heteroptera). *Zootaxa*, 1827, 1-44. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.1827.1.1>.
- Rebetez, M. & M. Reinhard (2008) Monthly air temperature trends in Switzerland 1901–2000 and 1975–2004. *Theoretical and Applied Climatology*, 91, 27-34. <https://doi.org/10.1007/s00704-007-0296-2>.
- Renaud, V., J. Innes, M. Dobbertin & M. Rebetez (2011) Comparison between open-site and below-canopy climatic conditions in Switzerland for different types of forests over 10 years (1998–2007). *Theoretical and Applied Climatology*, 105, 119-127. <https://doi.org/10.1007/s00704-010-0361-0>.

- Roques, A., J. Rousselet, M. Avci, D. Avtzis, A. Basso, A. Battisti, B. J. Mohamed Lahbib, A. Bensidi, L. Berardi, B. Wahiba, M. Branco, G. Chakali, E. Çota, D. Mirza, H. Delb, M. A. El Alaoui El Fels, S. Mercht, M. El Mokhefi, B. Forster & C. Robinet (2014) Climate Warming and Past and Present Distribution of the Processionary Moths (*Thaumetopoea* spp.) in Europe, Asia Minor and North Africa. 81-163. https://doi.org/10.1007/978-94-017-9340-7_3.
- Sinclair, B. J., L. E. C. Alvarado & L. V. Ferguson (2015) An invitation to measure insect cold tolerance: methods, approaches, and workflow. *Journal of Thermal Biology*, 53, 180-197. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2015.11.003>.
- Todd, J. (1989) Ecology and behavior of *Nezara viridula*. *Annual Review of Entomology*, 34, 273-292. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.34.010189.001421>.
- Vitasse, Y., G. Klein, J. W. Kirchner & M. Rebetez (2017) Intensity, frequency and spatial configuration of winter temperature inversions in the closed La Brevine valley, Switzerland. *Theoretical and Applied Climatology*, 130, 1073-1083. <https://doi.org/10.1007/s00704-016-1944-1>.
- Vittoz, P., D. Cherix, Y. Gonseth, V. Lubini, R. Maggini, N. Zbinden & S. Zumbach (2013) Climate change impacts on biodiversity in Switzerland: A review. *Journal for Nature Conservation*, 21, 154-162. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2012.12.002>.
- Walther, G.-R. (2002) Weakening of climatic constraints with global warming and its consequences for evergreen broad-leaved species. *Folia Geobotanica*, 37, 129-139. <https://doi.org/10.1007/BF02803195>.
- WMO (2018) *Guide to Meteorological Instruments and Methods of Observation*. Geneva, Switzerland: World Meteorological Organisation, 1177 p.
- Zubler, E. M., S. C. Scherrer, M. Croci-Maspoli, M. A. Liniger & C. Appenzeller (2014) Key climate indices in Switzerland; expected changes in a future climate. *Climatic Change*, 123, 255-271. <https://doi.org/10.1007/s10584-013-1041-8>.

4. Évolution des températures pendant la saison de développement et leurs impacts sur les ravageurs polyvoltins en Suisse

Titre original de l'article : Temperatures during the development season are increasingly favourable for polyvoltine pest species in Switzerland

Léonard Schneider, Valentin Comte and Martine Rebetez

University of Neuchâtel, Institute of Geography, Neuchâtel, Switzerland

Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research (WSL), Neuchâtel, Switzerland

Abstract

With global warming, the mean temperature during the insect development season has been increasing in Switzerland over the last decades, and this trend is predicted to continue. As a result, the annual number of generations could increase for polyvoltine insect species. Some pest species, such as the box tree moth (*Cydalima perspectalis*), the grapevine moth (*Lobesia botrana*), the codling moth (*Cydia pomonella*), and the Comstock mealybug (*Pseudococcus comstocki*), are therefore likely to produce more generations in the future, leading to more damage to forests, vineyards and crops. These species all have a base development temperature (t_b) of around 10°C. In this study, we examined the extent to which changes in daily mean temperature (T_{mean}) averaged over the development season (April through September) could potentially increase the voltinism of these species in various regions of Switzerland. We analysed long-term daily T_{mean} data from the period 1980–2021 at 67 meteorological stations covering an elevation range from 203 to 2283 m a.s.l. We then used two climate scenarios (RCP2.6 and RCP8.5) to analyse daily T_{mean} during the period 2022–2099. We computed growing degree days (GDDs) above $t_b = 10^\circ\text{C}$ and looked at the trends across elevation. Our results show that daily T_{mean} averaged across the development season increased more than the daily T_{mean} averaged over the entire year over the last 40 years. There was an average increase of 60 GDDs per decade during this period, with larger increases occurring at lower elevations. Our results indicate that by the end of the 21st century there could be more GDDs on the Swiss Plateau than currently occur at lower elevations on the southern side of the Alps and that the

number of GDDs currently occurring on the Swiss Plateau could be found at middle elevations (800–1400 m a.s.l.). Future temperature conditions can thus be expected to favour additional generations of pests annually at lower elevations and to allow them to complete a full single cycle per year at higher elevations.

Keywords: climate change, crop pest, development season, growing degree day, mean temperature, voltinism

1. Introduction

Climate change is expected to have a major influence on the outbreaks of pest species during the next decades. Insect pests are therefore a major issue for the adaptation of both crops and forests to future climatic conditions (Deutsch et al. 2018, Netherer and Schopf 2010). As insects are ectothermic organisms, their demography is strongly sensitive to ambient temperature during period of development from egg to adult. In a temperate climate, it is likely that thermophile pest species will benefit from the higher temperatures during the development period occurring as part of global warming (Schneider, Rebetz and Rasmann 2022). In particular, some polyvoltine species (i.e. species which are able to produce more than one generation per year) may be able to produce more generations annually than in the past (Altermatt 2010). A warmer development season can also favour new exotic thermophile species (Yan et al. 2017). These trends could lead to more damage to forests and crops in the future (Bjorkman and Niemela 2015). It is thus crucial to study how temperature conditions during the development season are changing and to understand their potential impacts on the population dynamics of polyvoltine insects.

An increase in voltinism has already been observed for some butterfly species across Europe, especially since the 1980s (Altermatt 2010). Concerning pest species, some cases have been detected in Central Europe. For example, the spruce bark beetle (*Ips typographus*) has been able to produce three generations, instead of two, on the Swiss Plateau since 2003 (Jakoby et al. 2016). Likewise, a second generation has recently been observed for the marmorated stink bug (*Halyomorpha halys*; (Stoekli, Felber and Haye 2020). In a temperate climate, the increase in voltinism is associated with both a warmer and a longer development season. Warmer springs induce an earlier start of the first generation and of other phenological events (Forrest 2016). At the same time, the mean temperature during the development season (T_{mean}) plays a key role in the voltinism of many pest species, with the warmer conditions allowing them to complete additional cycles.

In Central Europe, the mean temperature during the development season can be characterized by the mean temperature from April through September (Potopová et al. 2016). The life cycle of polyvoltine species depends on the amount of heat accumulated annually, mostly during this period. Voltinism can be modelled using growing degree days (GDDs), which involves determining a base development temperature (t_b) threshold, i.e. the lowest temperature at which

a species can complete a generation. The number of GDDs tends to increase as the development season becomes warmer under climate change, which could allow polyvoltine species to complete more generations during the year. In this study, we identified four major polyvoltine pest species spread across Switzerland for which specific GDD requirements are known.

a) Box tree moth

Native of East Asia, the box tree moth was first observed in Switzerland in 2007 (Leuthardt, Glauser and Baur 2013). This pest is now widespread in Swiss gardens and forests (Kenis et al. 2013). Based on European populations, Nacambo et al. (2014) set the tb for this species at 9.5°C, with 540 GDDs necessary to complete a generation. Studying populations in Japan, Maruyama and Shinkaji (1987) set the tb at 10.5°C, with 615 GDDs necessary to complete a generation. Two generations per year have been observed in northwestern Switzerland (Nacambo et al. 2014).

b) Grapevine moth

The grapevine moth originates from Southeastern Europe and is now widespread in European vineyards, including in Switzerland (Castex et al. 2020). This pest generally produces two generations per year in Northern Europe, and up to five generations per year in Spain (Gutierrez et al. 2017). Gutierrez et al. (2017) set the tb of this species at 10°C, while Briere and Pracros (1998) estimate it at between 8°C and 12°C. The number of GDDs per generation has been estimated at 458 GDDs for tb = 10°C (Touzeau 1981).

c) Codling moth

The codling moth attacks apple orchards throughout most of the world. In California, its tb was set at 10°C by Pitcairn, Zalom and Rice (1992), with the number of GDDs per generation ranging from 595 (first generation) to 685 (third generation). Pickel, Bethell and Coates (1986) set the tb at 11.1°C, with 575 GDDs per generation. In Switzerland, the codling moth produces two generations per year at lower elevations (Stoeckli et al. 2012).

d) Comstock mealybug

The Comstock mealybug originates from Eastern Asia and was first observed in the South of France and in Italy in 2004. In Switzerland, this species has been reported since 2016 in the Rhone Valley, where it causes damage to fruit crops (Terrettaz et al. 2020). Its tb has been estimated at around 10°C, with 840 GDDs needed to complete a generation in Korea (Jeon et

al. 2003). In Southern Europe, the Comstock mealybug produces two to three generations per year.

The aim of this study was to determine the extent to which changes in the daily mean temperature (T_{mean}) during the development season could impact the voltinism of pest species across a wide elevation range in Switzerland. We first analysed trends in daily T_{mean} averaged over the development season (April through September) and over the entire year. We then computed GDDs above $t_b = 10^{\circ}\text{C}$ and analysed trends across elevation. An increase in the number of GDDs would mean a greater potential for additional generations per year of the four species in Switzerland.

2. Materials and Methods

2.1 Meteorological stations

We selected all meteorological stations managed by MeteoSwiss that are located below the treeline, i.e. around 2400 m a.s.l. in Switzerland (Gehrig-Fasel, Guisan and Zimmermann 2007). Each station has collected daily minimum (T_{min}) and maximum (T_{max}) temperature data since 1980 or longer. We chose to start our analysis in 1980 to include a sufficient number of stations. We included data series with up to 10% missing values. Missing values were not gap-filled. This selection resulted in 67 stations covering elevations between 203 and 2283 m a.s.l. and located in all climatic regions of Switzerland (Figure 4.1; see Appendix 2.A in the Supplementary Material for a summary of their elevation distribution and Appendix 2.B for a complete list of the stations).



Figure 4.1. Locations, codes and elevations of the 67 MeteoSwiss meteorological stations used in this study.

We then selected the same 67 stations in the CH2018 dataset provided by the National Centre for Climate Services (NCCS) to model trends for the future decades (Croci-Maspoli et al. 2018). This dataset is based on the EURO-CORDEX climate projections and provides data at the local scale. The data were produced using a downscaling method (quantile mapping). Daily Tmin and Tmax data are available until 2099. As the dataset is calibrated based on the period 1981–2010, it is likely that the modelled data do not exactly match the observed data for recent years. We selected two climatic scenarios corresponding to two different Representative Concentration Pathways (RCPs), namely RCP2.6 and RCP8.5 (IPCC 2013). RCP2.6 corresponds to the lowest greenhouse gas emissions scenario considered by the IPCC, with a peak around 2020 followed by a substantial reduction thereafter. RCP8.5 corresponds to the highest greenhouse gas emissions scenario considered by the IPCC, with a continuous rise throughout the 21st century. The EURO-CORDEX climate models we used have a spatial resolution of 12 km before downscaling. The simulations we used are DMI-HIRHAM_ECEARTH_EUR11_RCP26 (for RCP2.6) and CLMCOM-CCLM4_ECEARTH_EUR11_RCP85 (for RCP8.5). They were both extracted from the CH2018 dataset and provide daily Tmin and Tmax for each of the 67 stations.

2.2 Analysis and threshold definition

We first analysed trends over time in daily T_{mean} averaged over the development period (start of April to end of September) and over the entire year. Daily T_{mean} was computed as the mean of daily T_{min} and T_{max} . We determined linear trends for past and future periods (1980–2021 and 2022–2099). We also used 11-year moving averages to better visualize the trends. We then computed growing degree days (GDDs) using a threshold that is relevant for the development of the four target pest species described in the introduction. GDD is defined as daily T_{mean} minus t_b (in °C), where $\text{GDD} = 0$ when $T_{\text{mean}} \leq t_b$. GDD values are summed over the year to calculate annual GDDs (Tschurr et al. 2020). We chose $t_b = 10^\circ\text{C}$ based on the literature, as it approximatively corresponds to the t_b of all four species. We started each count on the first day of the year. As elevation is a crucial factor determining temperature in the Swiss context (Hufty 2001, Joly, Bois and Zaksek 2012), we grouped our stations into six elevation classes (<500, 500–800, 800–1100, 1100–1400, 1400–1700, and >1700 m). We added a seventh class for the stations located <500 m on the southern side of the Alps, as bioclimatic conditions are known to be specific in this region, with higher temperatures (Zubler et al. 2014, Tschurr et al. 2020). We calculated the number of GDDs over three periods, i.e. the last 40 years (1980–2021), the middle 30 years of the 21st century (2035–2064) and the final 30 years of the 21st century (2070–2099).

All data analyses, including linear regression models and 11-year moving averages, were performed using R version 3.0.2 (R Core Team 2019).

3. Results

3.1 Trends in daily Tmean averaged over the development season and over the entire year

Daily Tmean averaged over the development season (DS Tmean) increased significantly during the period 1980–2021 ($0.44^{\circ}\text{C decade}^{-1}$, $p<0.05$; Figure 4.2), slightly more than daily Tmean averaged over the entire year (annual Tmean; $0.39^{\circ}\text{C decade}^{-1}$, $p<0.05$; Figure 4.2). Both future scenarios showed a significant increase in DS Tmean and annual Tmean for the period 2022–2099. Trends differed substantially between the two scenarios, with $0.59^{\circ}\text{C decade}^{-1}$ (DS Tmean) and $0.54^{\circ}\text{C decade}^{-1}$ (annual Tmean) for scenario RCP8.5 compared with $0.10^{\circ}\text{C decade}^{-1}$ (DS Tmean) and $0.08^{\circ}\text{C decade}^{-1}$ (annual Tmean) for scenario RCP2.6. The transition between the historical data and the projections suggests that temperatures are underestimated in scenario RCP2.6, at least for the current period.

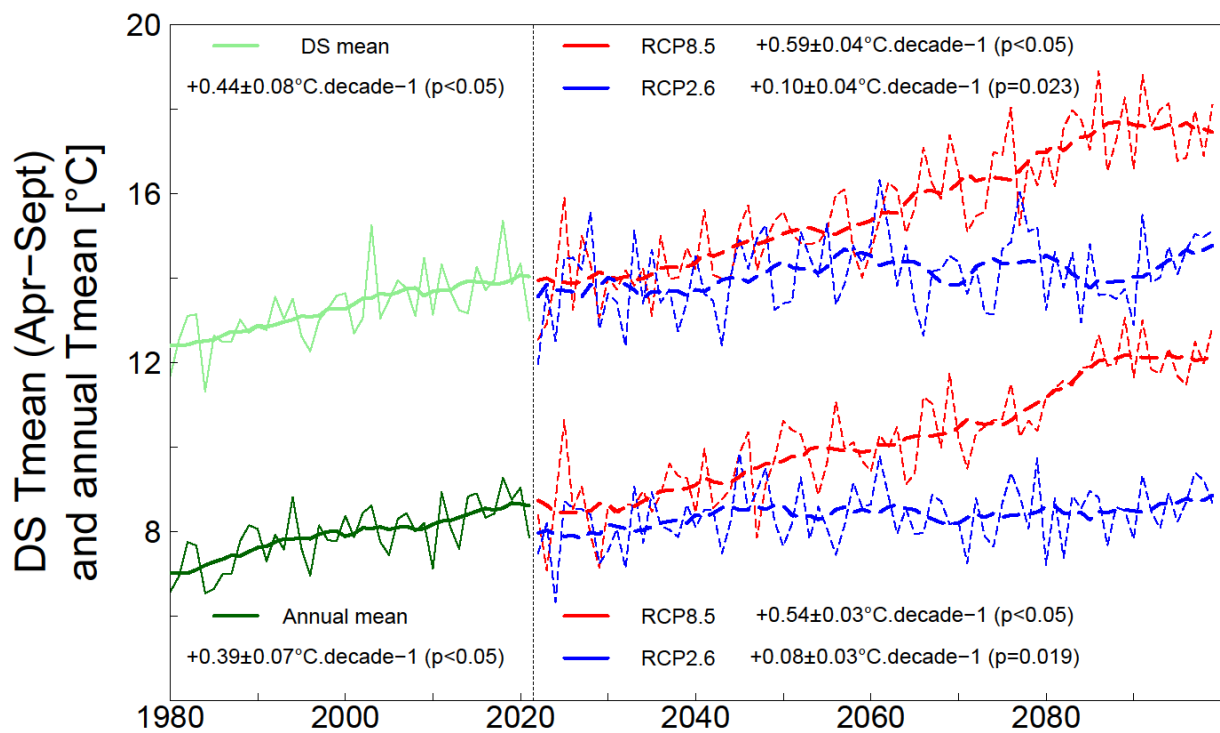


Figure 4.2. Trends in daily mean temperature (Tmean) averaged over development season (DS, start of April to end of September) and over the entire year, averaged across the 67 meteorological stations during the periods 1980–2021 (thin solid lines) and 2022–2099 (dashed lines). Eleven-year moving averages are shown as thick solid lines, and slopes (\pm SE) of the linear regressions are displayed.

3.2 Trends in growing degree days

Overall, the number of GDDs (with $t_b = 10^\circ\text{C}$) increased significantly over the period 1980–2021, at a rate of $60.34 \text{ GDDs decade}^{-1}$ ($p < 0.05$; Figure 4.3). Under both future scenarios, there was a significant increase for the period 2022–2099, by 14.53 (RCP2.6) to 105.20 (RCP8.5) GDDs decade^{-1} . The largest increase was observed in the lower elevation classes, with a clear maximum on the southern side of the Alps ($107.17 \text{ GDDs decade}^{-1}$; Figure 4.4 and Table 4.1). Trends were quite similar in the two elevation classes below 800 m a.s.l. on the northern side of the Alps (70.66 to $77.36 \text{ GDDs decade}^{-1}$) and in the three classes between 800 and 1700 m a.s.l. (46.33 to $49.80 \text{ GDDs decade}^{-1}$). The smallest increase was found above 1700 m a.s.l. ($20.42 \text{ GDDs decade}^{-1}$). The transition between historical data and projections clearly indicates that the number of GDDs is underestimated in scenario RCP2.6, at least for the 2020s.

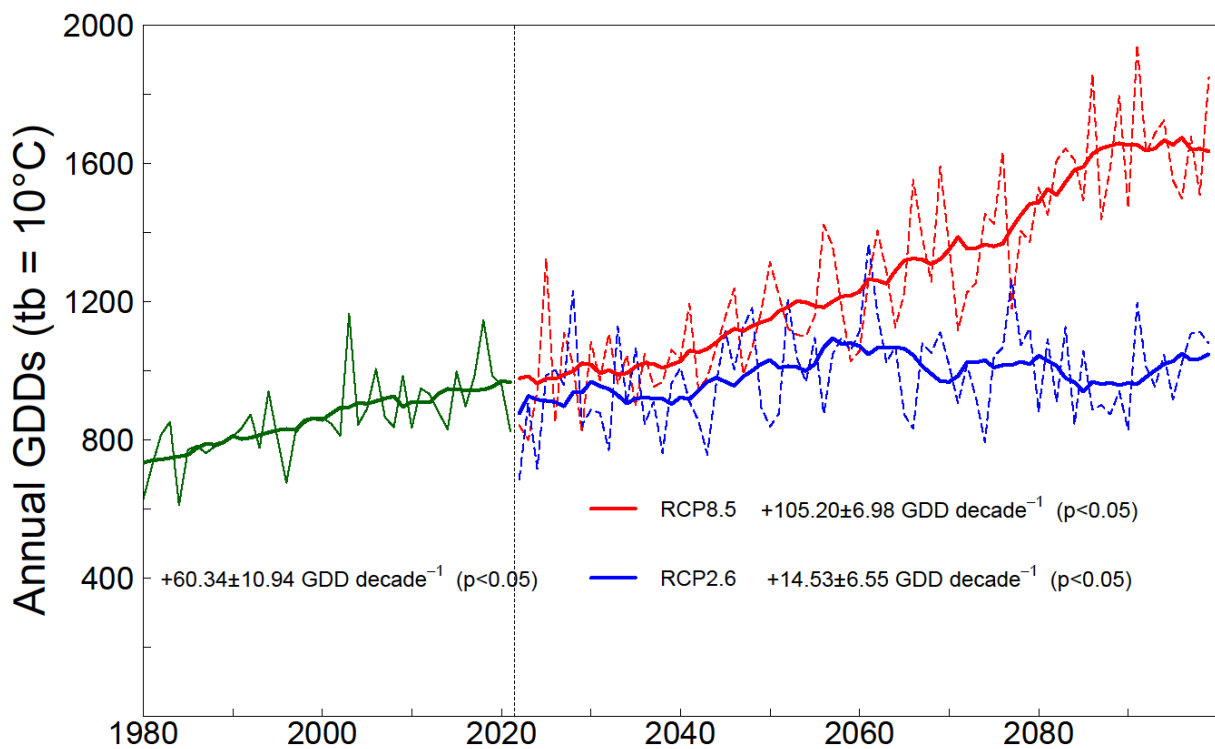


Figure 4.3. Trend in the annual number of growing degree days (GDDs, for base development temperature [t_b] = 10°C) per year, averaged across 67 meteorological stations during the periods 1980–2021 (thin solid lines) and 2022–2099 (dashed lines). Eleven-year moving averages are shown as thick solid lines, and slopes (\pm SE) of the linear regressions are displayed.

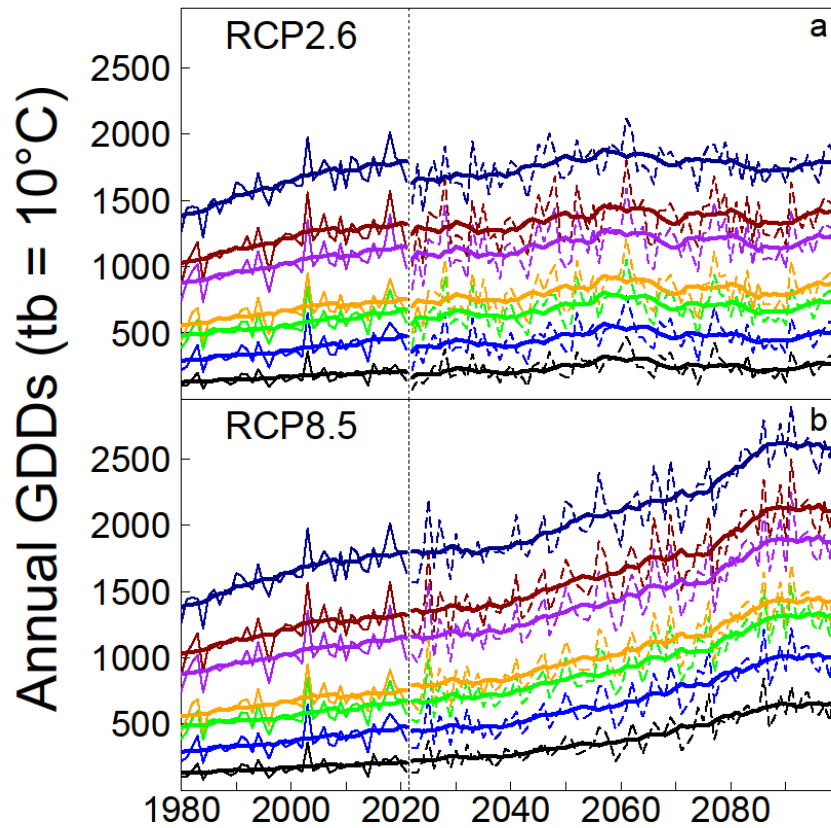


Figure 4.4. Trend in the annual number of growing degree days (GDDs, for base development temperature [tb] = 10°C) per year for meteorological stations in different elevation classes during the periods 1980–2021 (thin solid lines) and 2022–2099 (dashed lines). Eleven-year moving averages are shown as thick solid lines. Results based on (a) climatic scenario RCP2.6 and (b) RCP8.5.

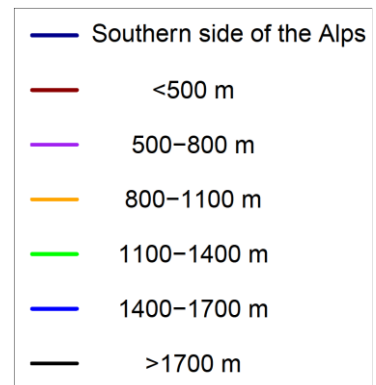


Table 4.1. Change in the annual number of growing degree days (GDDs, for base development temperature [tb] = 10°C) per decade during the periods 1980–2021 and 2022–2099 (under scenarios RCP2.6 and RCP8.5) for various elevation classes. * p<0.05; ** p<0.01; *** p<0.001.

Change in GDDs (tb = 10°C) per decade			
Elevation class (m a.s.l.)	1980–2021	2020–2099	
		RCP8.5	RCP2.6
<500, southern side of the Alps	+107.17***	+128.1***	+14.55*
<500	+77.36***	+120.6***	+16.65*
500–800	+70.66***	+114.1***	+16.73*
800–1100	+49.80***	+99.97***	+15.35*
1100–1400	+49.16***	+99.66***	+13.65*
1400–1700	+46.33***	+87.01***	+12.00*
>1700	+20.42**	+65.95***	+8.07*
All stations	+60.34***	+105.20***	+14.53*

3.3 Mean number of growing degree days per year

During the period 1980–2021, the largest annual number of GDDs with $tb = 10^{\circ}\text{C}$ was observed below 500 m a.s.l. on the southern side of the Alps, with 1627 GDDs per year on average (Table 4.2, Figure 4.5). Under scenario RCP8.5, this value was exceeded by the end of the 21st century at stations up to 800 m a.s.l. on the northern side of the Alps. Similarly, by the end of the 21st century under scenario RCP8.5, the number of GDDs at stations between 800 and 1400 m a.s.l. exceeded the values during the period 1980–2021 below 800 m a.s.l. on the northern side of the Alps. Under scenario RCP2.6 there was only a slight increase in the mean values at all elevations during the next decades compared with 1980–2021, and values were stable between the middle and the end of the 21st century.

At lower elevations, a particularly large number of GDDs were observed at stations near large lakes during the period 1980–2021 (Appendix 2.B). On the southern side of the Alps, this concerned Lugano (1729.82 GDDs) and Locarno (1732.28 GDDs, highest values across all stations). On the northern side of the Alps, stations located around lake Geneva (Genève, Pully, Nyon) and around lake Neuchâtel (Neuchâtel) also recorded a large number of GDDs in comparison with other stations at similar elevations.

Table 4.2. Mean number of growing degree days (GDDs, for base development temperature [tb] = 10°C) per year, calculated for the past four decades (1980–2021) and projected for two future periods (2035–2064 and 2070–2099) based on climatic scenarios RCP8.5 and RCP2.6. Minimum and maximum values among the meteorological stations are indicated in brackets.

Mean number of GDDs (tb = 10°C)					
Elevation class (m a.s.l.)	1980–2021	2035–2064		2070–2099	
		RCP8.5	RCP2.6	RCP8.5	RCP2.6
<500, southern side of the Alps	1627 (1484–1732)	1974 (1799–2088)	1792 (1647–1881)	2459 (2107–2595)	1770 (1621–1859)
<500	1204 (1102–1389)	1532 (1402–1753)	1387 (1237–1526)	1985 (1826–2240)	1375 (1260–1522)
500–800	1025 (889–1236)	1327 (1134–1568)	1192 (1021–1409)	1757 (1538–2047)	1190 (1036–1384)
800–1100	667 (573–732)	936 (811–1037)	837 (701–930)	1322 (1192–1435)	828 (711–919)
1100–1400	570 (419–684)	818 (675–960)	708 (545–822)	1205 (1040–1385)	697 (538–810)
1400–1700	376 (283–568)	570 (420–863)	478 (340–753)	917 (727–1286)	472 (353–730)
>1700	171 (96–290)	313 (194–461)	252 (143–413)	581 (412–774)	242 (134–388)

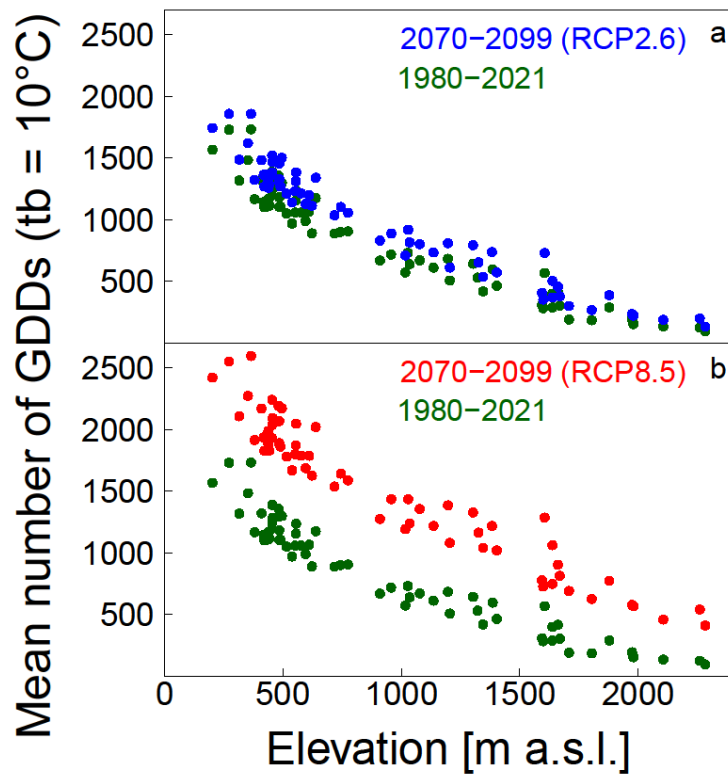


Figure 4.5. Mean number of growing degree days (GDDs, for base development temperature [t_b] = 10°C) per station as a function of altitude, calculated for the past four decades (1980–2021) and projected for the end of 21st Century (2070–2099). Results based on (a) climatic scenario RCP2.6 and (b) RCP8.5.

4. Discussion

Our results show that DS T_{mean} increased slightly more than annual T_{mean} during the period 1980–2021 in Switzerland (Figure 4.2). Previous studies have indicated that daily T_{mean} has been increasing more in summer and spring than in autumn and winter since the mid-1970s in Central Europe (Matiu, Ankerst and Menzel 2016, Rebetez and Reinhard 2008). Thus, we had expected a larger difference between the development season and the whole year. Our analysis based on climatic scenarios indicates that DS T_{mean} will increase slightly more than annual T_{mean} in the future.

The number of GDDs ($t_b = 10^\circ\text{C}$) increased significantly over time across all elevations, but at a substantially higher rate at lower elevations (Table 4.1). This can be explained by the fact that the part of the year in which daily T_{mean} is $>10^\circ\text{C}$ is shorter at higher elevations. The expected increase in the number of GDDs is consistent with the findings of Tschurr et al. (2020), who

projected an increase in the number of GDDs ($tb = 5^{\circ}\text{C}$) in Switzerland, especially at lower elevations.

Our results based on RCP8.5 suggest that by the end of the 21st century the development season on the Swiss Plateau could be similar, in terms of GDDs, to what is currently observed on the southern side of the Alps (Table 4.2). This could favour the spread of invasive species from warmer regions into the northern side of the Alps (Vittoz et al. 2013). At the same time, the development season at middle elevations (800–1400 m a.s.l.) could become similar to what is currently observed on the Swiss Plateau. Some pest species could complete a single generation at higher elevations where this is currently not possible. At lower elevations, the trends observed (above +100 GDDs per decade) suggest that the four pest species mentioned in the introduction are likely to produce at least one more generation per year by the end of the century. Their GDDs requirements range from 450 (grapevine moth) to 840 (comestock mealybug) GDDs per generation, while GDDs are expected to increase by approximately 1000 by the end of the century at lower elevations (figure 4.5b).

The results we obtain with RCP2.6 clearly suggest that this scenario underestimates the temperatures for the present period. This can be explained by the fact that the scenarios were fitted using data over the period 1981-2010, and because this scenario relies on a strong reduction of greenhouse gas emissions, which has not been occurring yet. Our results suggest that this scenario looks increasingly more unrealistic, and that it should be corrected or abandoned in the future.

Finally, our results highlight contrasts between the northern and southern sides of the Alps, and the role of the large lakes on the Swiss Plateau. The use of standard meteorological stations does not allow exploration of other microclimatic contrasts, as temperatures are measured in open sites in a standardized way (WMO 2018). For example, differences between urban and forest climates can affect species such as the box tree moth, as they exist in both ecosystem types.

4.1 Limitations of the study

While this study was mainly based on daily mean temperatures during the development season, other climatic factors have an impact on pest populations in temperate climates, especially minimum temperatures during winter (Schneider, Comte and Rebetez 2021). During the development season, climatic factors such as precipitation could be considered, even though their impact on pest development is more difficult to assess in temperate climates (Schneider et al. 2022).

Finally, the population dynamics of pest species are complex to model. While T_{mean} during the development season has a major impact on voltinism, the population size of a species is also driven by various non-climatic factors, such as predators, parasitoids, and pest control activities by humans.

5. Conclusions

Our analyses show that mean T_{mean} averaged over the development season has been increasing slightly more than T_{mean} averaged over the entire year over the last 40 years in Switzerland. In this context, the number of GDDs ($t_b = 10^{\circ}\text{C}$) has also been increasing, especially at lower elevations. The maximum increase has occurred at lower elevations on the southern side of the Alps.

By the end of the 21st century, according to scenario RCP8.5 (high greenhouse gas emissions), the number of GDDs on the northern side of the Alps, up to 800 m a.s.l., could exceed what is currently observed on the southern side of the Alps. At the same time, the number of GDDs between 800 and 1400 m a.s.l. are expected to exceed what is currently observed on the Swiss Plateau below 800 m a.s.l.

Under scenario RCP2.6 (strong reduction of greenhouse gas emissions during the next decades), the number of GDDs is predicted to increase much less, with a maximum reached already by the middle of the 21st century.

These results suggest that polyvoltine species such as the box tree moth, the grapevine moth, the codling moth and the Comstock mealybug are likely to produce additional generations

during the next decades, and to reach higher elevations. The likelihood of the occurrence of additional generations largely depends on the climatic scenario, i.e. on the greenhouse gas emissions during the next decades.

Acknowledgements

Long-term series of temperature data were provided by MeteoSwiss (Swiss Federal Office of Meteorology and Climatology). Temperature data from climatic scenarios CH2018 were provided by the Swiss National Centre for Climate Services (NCCS). We are grateful to Pierluigi Calanca for sharing his knowledge about crop pests and climate, and to Melissa Dawes for help editing the manuscript.

References

- Altermatt, F. (2010) Climatic warming increases voltinism in European butterflies and moths. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277, 1281-1287. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1910>.
- Bjorkman, C. & P. Niemela (2015) *Climate Change and Insect Pests*. Wallingford, Oxfordshire, United Kingdom: Centre for Agriculture and Bioscience International, 279 p.
- Briere, J.-F. & P. Pracros (1998) Comparison of temperature-dependent growth models with the development of *Lobesia botrana* (Lepidoptera: Tortricidae). *Environmental Entomology*, 27, 94-101.
- Castex, V., I. G. de Cortázar-Atauri, P. Calanca, M. Beniston & J. Moreau (2020) Assembling and testing a generic phenological model to predict *Lobesia botrana* voltinism for impact studies. *Ecological Modelling*, 420, 108946.
- Croci-Maspoli, M., C. Schär, A. Fischer, K. Strassmann, S. Scherrer, C. Schwierz, R. Knutti, S. Kotlarski, J. Rajczak & E. Fischer (2018) *CH2018-Climate Scenarios for Switzerland-Technical Report*. 271 p.
- Deutsch, C. A., J. J. Tewksbury, M. Tigchelaar, D. S. Battisti, S. C. Merrill, R. B. Huey & R. L. Naylor (2018) Increase in crop losses to insect pests in a warming climate. *Science*, 361, 916-919. <https://doi.org/10.1126/science.aat3466>.
- Forrest, J. R. (2016) Complex responses of insect phenology to climate change. *Current Opinion in Insect Science*, 17, 49-54. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2016.07.002>.
- Gehrig-Fasel, J., A. Guisan & N. E. Zimmermann (2007) Tree line shifts in the Swiss Alps: climate change or land abandonment? *Journal of Vegetation Science*, 18, 571-582. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2007.tb02571.x>.
- Gutierrez, A. P., L. Ponti, G. Gilioli & J. Baumgärtner (2017) *Climate warming effects on grape and grapevine moth (Lobesia botrana) in the Palearctic region: Climate warming effect on grape and grapevine moth*.
- Hufty, A. (2001) *Introduction à la climatologie: le rayonnement et la température, l'atmosphère, l'eau, le climat et l'activité humaine*. Presses Université Laval.

- IPCC (2013) *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA: Cambridge University Press, 1552 p.
- Jakoby, O., G. Stadelmann, H. Lischke & B. Wermelinger (2016) Borkenkäfer und Befallsdisposition der Fichte im Klimawandel. *Wald im Klimawandel. Grundlagen für Aaptionsstrategien. Bundesamt für Umwelt BAFU Bern*, 247-264.
- Jeon, H., D. Kim, M. Cho, Y. Chang & M. Yiem (2003) Temperature-dependent Development of *Pseudococcus comstocki*. *Korean Journal of Applied Entomology*, 42, 43–51.
- Joly, D., B. Bois & K. Zaksek (2012) Rank-ordering of topographic variables correlated with temperature. *Atmospheric and Climate Sciences*, 2, 139–147. <https://doi.org/10.4236/acs.2012.22015>.
- Kenis, M., S. Nacambo, F. Leuthardt, F. d. Domenico & T. Haye (2013) The box tree moth, *Cydalima perspectalis*, in Europe: horticultural pest or environmental disaster? *Aliens: The Invasive Species Bulletin*, 38-41.
- Leuthardt, F. L., G. Glauser & B. Baur (2013) Composition of alkaloids in different box tree varieties and their uptake by the box tree moth *Cydalima perspectalis*. *Chemoecology*, 23, 203-212.
- Maruyama, T. & N. Shinkaji (1987) Studies on the life cycle of the box-tree pyralid, *Glyphodes perspectalis* (Walker)(Lepidoptera: Pyralidae). I. Seasonal adult emergence and developmental velocity. *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology*, 31, 226-232.
- Matiu, M., D. P. Ankerst & A. Menzel (2016) Asymmetric trends in seasonal temperature variability in instrumental records from ten stations in Switzerland, Germany and the UK from 1864 to 2012. *International Journal of Climatology*, 36, 13-27. <https://doi.org/10.1002/joc.4326>.
- Nacambo, S., F. L. Leuthardt, H. Wan, H. Li, T. Haye, B. Baur, R. M. Weiss & M. Kenis (2014) Development characteristics of the box-tree moth *C ydalima perspectalis* and its potential distribution in E urope. *Journal of Applied Entomology*, 138, 14-26.

- Netherer, S. & A. Schopf (2010) Potential effects of climate change on insect herbivores in European forests—general aspects and the pine processionary moth as specific example. *Forest Ecology and Management*, 259, 831-838. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.07.034>.
- Pickel, C., R. S. Bethell & W. W. Coates (1986) *Codling moth management using degree days*. IPM Manual Group.
- Pitcairn, M. J., F. G. Zalom & R. E. Rice (1992) Degree-day forecasting of generation time of *Cydia pomonella* (Lepidoptera: Tortricidae) populations in California. *Environmental Entomology*, 21, 441-446.
- Potopová, V., C. Boroneanț, M. Možný & J. Soukup (2016) Driving role of snow cover on soil moisture and drought development during the growing season in the Czech Republic. *International Journal of Climatology*, 36, 3741-3758.
- R Core Team (2019) *R: a language and environment for statistical computing, version 3.0. 2*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. <http://R-project.org/>.
- Rebetez, M. & M. Reinhard (2008) Monthly air temperature trends in Switzerland 1901–2000 and 1975–2004. *Theoretical and Applied Climatology*, 91, 27-34. <https://doi.org/10.1007/s00704-007-0296-2>.
- Schneider, L., V. Comte & M. Rebetez (2021) Increasingly favourable winter temperature conditions for major crop and forest insect pest species in Switzerland. *Agricultural and Forest Meteorology*, 298, 108315. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2020.108315>
- Schneider, L., M. Rebetez & S. Rasmann (2022) The effect of climate change on invasive crop pests across biomes. *Current Opinion in Insect Science*, 100895.
- Stoeckli, S., R. Felber & T. Haye (2020) Current distribution and voltinism of the brown marmorated stink bug, *Halyomorpha halys*, in Switzerland and its response to climate change using a high-resolution CLIMEX model. *International Journal of Biometeorology*, 64, 2019-2032.

- Stoeckli, S., M. Hirschi, C. Spirig, P. Calanca, M. W. Rotach & J. Samietz (2012) Impact of climate change on voltinism and prospective diapause induction of a global pest insect—*Cydia pomonella* (L.). *PloS one*, 7, e35723.
- Terrettaz, M., C. Sarrasin, M. Genini, P. Stoebener, B. Egger, D. Christen, S. Fischer, P. Kehrli & D. Gilli (2020) The Comstock mealybug, a new pest of Valais orchards. *Revue Suisse de Viticulture, Arboriculture et Horticulture*, 52, 80-84.
- Touzeau, J. (1981) Etude des principaux paramètres biotiques et abiotiques nécessaires à l'établissement d'un modèle d'évolution de l'Eudémis pour la région Midi-Pyrénées. *Avertissements et lutte intégrée*, 8, 1-23.
- Tschurr, F., I. Feigenwinter, A. M. Fischer & S. Kotlarski (2020) Climate scenarios and agricultural indices: a case study for Switzerland. *Atmosphere*, 11, 535.
- Vittoz, P., D. Cherix, Y. Gonthier, V. Lubini, R. Maggini, N. Zbinden & S. Zumbach (2013) Climate change impacts on biodiversity in Switzerland: A review. *Journal for Nature Conservation*, 21, 154-162. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2012.12.002>.
- WMO (2018) *Guide to Meteorological Instruments and Methods of Observation*. Geneva, Switzerland: World Meteorological Organisation, 1177 p.
- Yan, Y., Y.-C. Wang, C.-C. Feng, P.-H. M. Wan & K. T.-T. Chang (2017) Potential distributional changes of invasive crop pest species associated with global climate change. *Applied geography*, 82, 83-92.
- Zubler, E. M., S. C. Scherrer, M. Croci-Maspoli, M. A. Liniger & C. Appenzeller (2014) Key climate indices in Switzerland; expected changes in a future climate. *Climatic Change*, 123, 255-271. <https://doi.org/10.1007/s10584-013-1041-8>.

5. Discussion générale

5.1 Interprétation des résultats & perspectives de recherches

Nos résultats montrent une évolution des températures favorable pour les ravageurs en Suisse, du moins pour les espèces sensibles au froid durant la diapause et pour les espèces polyvoltines. Ce constat illustre bien la situation des régions au climat tempéré, dans lesquelles le froid constituait jusqu'à présent une limite pour certaines espèces. Dans le cas de la Suisse, on peut s'attendre à l'installation de nouvelles espèces invasives, y compris au nord des Alpes, et à des extensions des aires de répartition en altitude, notamment pour des espèces forestières. A l'inverse, l'augmentation des jours de fortes chaleurs pourrait limiter le développement de certaines espèces sur le Plateau à l'avenir. Le phénomène reste peu étudié, mais l'impact négatif des étés chauds a récemment été observé en Suisse pour la mouche de la carotte (Sauer 2019). Ce paramètre pourrait être inclus dans des études ultérieures.

Plusieurs espèces de ravageurs sont susceptibles d'accroître leur nombre de générations annuelles en Suisse dans les prochaines décennies grâce à l'augmentation des températures pendant la saison de développement. Les stations de basse altitude sont particulièrement concernées, puisque nos résultats y montrent des valeurs plus élevées tant pour le nombre moyen de GDD (figure 5.1) que pour la tendance linéaire sur les 40 dernières années (figure 5.2). Les stations du sud des Alpes (Lugano, Locarno-Monti, Stabio) ont connu la plus forte augmentation, derrière celle de Sion (+147 GDD par décennie). Comme nous l'avons vu, les besoins thermiques pour une génération varient selon les espèces ; d'environ 450 GDD pour l'eudémis jusqu'à 840 GDD pour la cochenille farineuse, et autour de 600 GDD pour le carpocapse du pommier et la pyrale du buis. Au sud des Alpes, l'augmentation des GDD constatée sur les 40 dernières équivalait à peu près à une génération d'eudémis (+107 GDD par décennie). Les tendances calculées selon le scénario RCP8.5 montrent que les besoins thermiques pour une génération supplémentaire complète seront dépassés pour toutes les espèces d'ici la fin du siècle, avec des tendances de l'ordre de +100 GDD par décennie jusqu'en moyenne altitude. En revanche, les tendances calculées selon le scénario RCP2.6 montrent des valeurs faibles en regard des besoins thermiques par génération (de l'ordre de +15 GDD par décennie), avec par conséquent peu de probabilité de voir le nombre de générations augmenter.

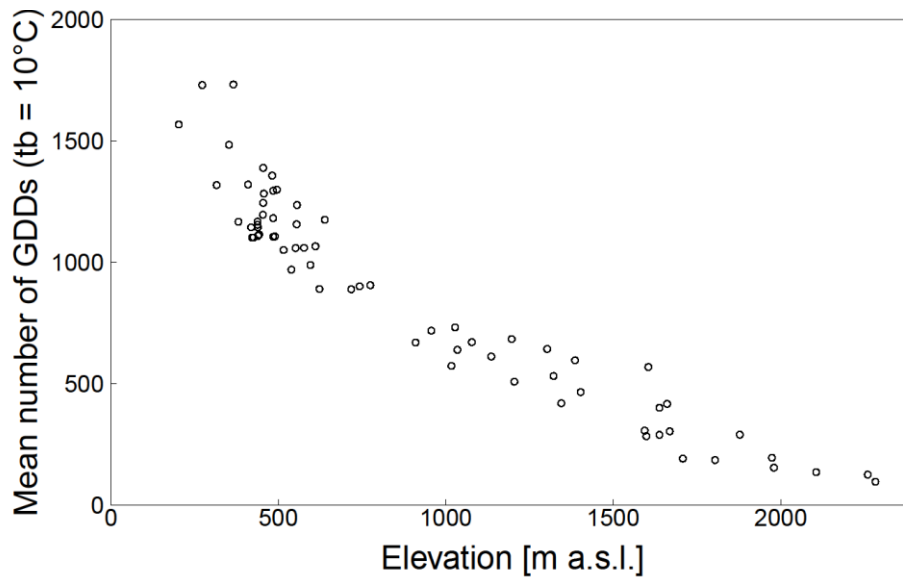


Figure 5.1. Nombre moyen de GDD (tb=10°C) en fonction de l'altitude de chacune des 67 stations sur la période 1980-2021.

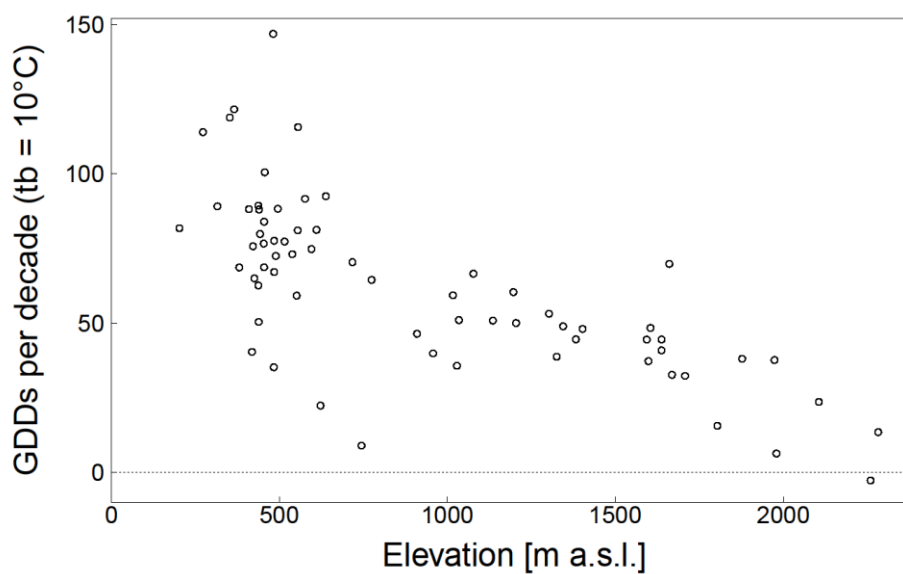


Figure 5.2. Tendence linéaire des GDD (tb=10°C) en fonction de l'altitude de chacune des 67 stations sur la période 1980-2021.

L'impact potentiellement positif des changements climatiques sur les insectes met en lumière la complexité des effets des changements climatiques sur la biodiversité. De manière générale, la faune et la flore ont subi d'importantes pressions au cours des dernières décennies (chasse, destruction d'habitats, pollution, introduction d'espèces exotiques), et les changements climatiques viennent actuellement s'y ajouter avec un poids grandissant (IPCC 2021). De fait, la capacité d'adaptation aux changements climatiques varie selon les espèces, y compris parmi

les insectes. Neff et al. (2022) ont montré que le facteur climatique a joué un rôle prépondérant dans l'évolution des aires de répartition d'insectes en Suisse sur les 40 dernières années. Les espèces les plus spécialisées et les plus sensibles au froid ont globalement décliné, tandis que les espèces généralistes ont globalement augmenté leur aire de répartition. Ce constat est également valable pour les plantes ; il a été établi notamment pour la flore alpine (Kulonen et al. 2018). Parmi les ravageurs, on trouve des espèces particulièrement adaptables. Le carpocapse du pommier, par exemple, est répandu sur tous les continents. Ces espèces ont davantage de potentiel pour s'adapter aux climats futurs, et pour en tirer profit.

Notre étude utilise les scénarios RCP2.6 et RCP8.5 pour le climat futur. Nos résultats montrent un décrochage entre les données mesurées et le scénario RCP2.6. Ceci suggère que les températures de la période actuelle sont sous-estimées avec ce scénario. A l'avenir, il pourrait être judicieux de prendre le scénario RCP4.5 comme scénario bas en termes d'émissions de gaz à effet de serre – d'autant plus que la trajectoire actuelle des émissions globales ne s'oriente pas vers une baisse rapide. Par ailleurs, notre étude pourrait être reproduite avec d'autres simulations issues du jeu de données CH2018, afin de comparer les tendances.

Au niveau méthodologique, nous avons pris l'option de travailler avec des données issues des stations météorologiques du réseau de MétéoSuisse, plutôt qu'avec des données en mailles calculées par interpolation. Nous avons ainsi pu profiter de données réelles, avec de bonnes garanties sur la qualité et la précision des données. Nos analyses pourraient être complétées par un travail sur des données en mailles, ce qui permettrait en particulier de produire des cartes montrant l'évolution des températures, et d'obtenir ainsi une meilleure spatialisation de nos résultats.

Si nos résultats montrent un potentiel d'expansion pour plusieurs espèces de ravageurs dans les prochaines décennies, il ne s'agit pas de modèles de prédiction. En effet, cette étude ne porte que sur des paramètres climatiques. La dynamique d'une population d'insecte repose également sur d'autres paramètres, à la fois biotiques et abiotiques. Dans le cas des ravageurs, les actions humaines jouent un rôle important via les moyens de lutte évoqués dans la partie introductive de ce travail. Par ailleurs, il faut replacer chaque espèce dans ses relations trophiques au sein de son écosystème, en incluant notamment ses prédateurs et ses parasitoïdes (Castex et al. 2018). La modélisation complète de l'impact des changements climatiques sur une espèce devrait prendre en compte les impacts distincts sur chacun des niveaux trophiques, ainsi que sur les

interactions entre espèces. Celles-ci peuvent être altérées, notamment par des décalages phénologiques (Visser and Gienapp 2019), même si ces décalages ont été peu observés sur le terrain jusqu'à présent (Kharouba and Wolkovich 2020). Il s'agit de modèles très complexes, et qui impliquent des simplifications pour être réalisables, au risque de ne plus correspondre à la réalité du terrain. Notre étude privilégie une analyse dissociée des paramètres climatiques, afin de montrer leur évolution de façon explicite.

Les prédateurs, parasitoïdes et agents pathogènes des ravageurs forment un groupe d'espèces dites auxiliaires (Kehrli and Linder 2019). Ces espèces mériteraient d'être étudiées davantage, y compris dans leur sensibilité au climat, afin d'établir comment évolue leur efficacité en tant que régulateur des ravageurs dans le contexte actuel (Jactel et al. 2019). Romo and Tylianakis (2013) et Chen et al. (2019a) ont montré l'impact négatif d'événements extrêmes tels que les vagues de chaleur et les sécheresses sur le parasitisme – ce qui pourrait aboutir à une augmentation des dégâts pour les plantes. Le phénomène reste toutefois peu étudié jusqu'à présent. Par conséquent, une étude des impacts des changements climatiques sur les auxiliaires formerait un contrepoint utile à notre recherche sur les ravageurs.

Si le taux de survie hivernal d'un ravageur augmente, ou si le ravageur produit une génération supplémentaire dans l'année, on peut s'attendre à une augmentation des dégâts sur les plantes. Cette conséquence ne se produit pas de manière automatique, puisque des moyens de lutte appropriés peuvent réduire significativement les dégâts. C'est le cas pour la tordeuse eudémis, pour laquelle la confusion sexuelle fonctionne bien (Kehrli and Linder 2019). De manière générale, il serait intéressant d'analyser la corrélation entre les dégâts observés et les paramètres climatiques. A notre connaissance, il n'existe pas de base de données à long terme sur les dégâts des ravageurs en Suisse. Une analyse portant sur ce type de données permettrait d'affiner la compréhension des mécanismes qui lient le climat aux ravageurs.

Nos résultats mettent en valeur l'importance de l'échelle microclimatique. Nous avons fait ressortir certains éléments topographiques, notamment l'influence des grands lacs qui hausse les températures minimales, et les fonds de vallée qui favorisent les phénomènes de lacs d'air froid. D'autres éléments nous sont restés inaccessibles en raison du type de station météorologique utilisée. Par définition, les stations de mesures standards se trouvent dans des espaces ouverts, éloignés de toute construction. Les ravageurs vont quant à eux se retrouver en forêt, en milieu urbain, dans les bâtiments agricoles, etc. Ces milieux présentent des spécificités

microclimatiques : îlots de chaleur dans les villes, amplitude thermique réduite sous couvert forestier, bâtiments abrités du froid en zone agricole, etc. Les milieux fréquentés par les ravageurs vont aussi dépendre de leur stade de développement ; en particulier pour la diapause. Celle-ci peut avoir lieu dans le sol, dans un bâtiment, ou encore sous l'écorce d'un arbre, et se faire sous forme d'œuf, de larve ou d'adulte, selon les espèces. On pourrait donc affiner les analyses pour étudier l'impact des changements climatiques sur les microclimats, en fonction des cycles de vie spécifiques des différentes espèces de ravageurs. Par exemple, la réduction de l'enneigement peut produire un refroidissement temporaire des sols dans certaines conditions. En effet, une épaisse couche de neige garantit une isolation thermique du sol, avec une température qui reste proche de 0°C (Bender, Lehning and Fiddes 2020). Un enneigement réduit au cours de l'hiver, phénomène qui se produit de plus en plus fréquemment en Suisse, peut donc amener le sol à des températures plus basses lors de vagues de froid. Les insectes qui hivernent dans le sol pourraient en subir des conséquences négatives.

5.2 Enjeux d'adaptation

Les autres articles rédigés durant la thèse et mentionnés en pages 9 et 10 permettent de donner une vision plus large des effets des changements climatiques sur les écosystèmes, et de revenir à une question fondamentale qui sous-tend ce travail : comment adapter les forêts, les systèmes agricoles ou encore la viticulture face à des changements climatiques dont l'ampleur future reste incertaine, mais dont le rythme tend à s'accélérer ?

Les changements climatiques impactent plusieurs des risques principaux qui pèsent sur l'agriculture. Les insectes ravageurs en font partie, avec des risques de dégâts qui devraient augmenter en Suisse dans le contexte du réchauffement, au vu de nos résultats. Le gel printanier constitue une autre menace importante. Si les épisodes de gel tardif ont tendance à se produire de plus en plus tôt au printemps, Vitasse et al. (2018) montrent que le risque de dégâts n'a pas diminué pour autant durant la période 1975-2016 en Suisse. Il a même augmenté au-dessus de 800 m pour les quatre espèces d'arbre étudiées (hêtre, épicéa, pommier *Malus domestica* Borkh., cerisier *Prunus avium* L.). Ce phénomène est dû à l'ampleur du décalage phénologique printanier. En débourrant plus tôt, les arbres s'exposent au gel. Parmi les autres facteurs de risque, on peut citer les sécheresses, la grêle et les maladies (virus, bactéries, champignons...). Dans le cas des sécheresses, on s'attend à une augmentation du risque, d'autant plus que les

épisodes secs se combineront probablement de plus en plus avec des périodes caniculaires, asséchant ainsi davantage les sols (Frei et al. 2022, Rebetez et al. 2006). Les tendances restent plus incertaines en ce qui concerne la grêle et les maladies.

En conséquence de l'augmentation des températures, la répartition des biomes devrait évoluer et se décaler vers le nord en Europe dans les prochaines décennies (Bednar-Friedl et al. 2022). La végétation est déjà en train d'évoluer, et la tendance devrait se poursuivre. Dans le cas de la viticulture dans la région de Neuchâtel, Comte et al. (2022) montrent que l'augmentation des indices bioclimatiques de la vigne, tels que l'indice de Huglin, permettrait l'installation de nouveaux cépages, tandis que le traditionnel pinot noir se trouve petit à petit en-dehors de ses conditions idéales. D'un point de vue climatique, il serait par conséquent logique de décaler les cépages en altitude et/ou en latitude. En forêt, on s'attend également à un décalage des niches climatiques, de telle sorte qu'une essence telle que l'épicéa devrait se retirer du Plateau suisse au profit d'autres essences, telles que le chêne sessile *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. (Pluess et al. 2016). Ces transitions s'inscrivent dans un contexte climatique perpétuellement instable. Face aux incertitudes qui en découlent, la diversification des essences constitue un des axes stratégiques majeurs. Il faut prendre en compte l'augmentation de la température moyenne, mais également l'augmentation des phénomènes extrêmes, notamment en termes de précipitations (sécheresses, précipitations intenses). Par ailleurs, différents paramètres non-climatiques entrent en jeu, de la qualité des sols jusqu'aux envies de la clientèle, dans le cas de la viticulture. Les insectes ravageurs s'inscrivent également parmi les facteurs déterminants.

Si l'adaptation des écosystèmes peut se faire par un décalage de la végétation, il ne s'agit pas de la seule option possible. Muffler et al. (2021) constatent une plasticité importante chez les jeunes pousses de hêtre, par le biais d'une expérience de transplantation réciproque à travers l'Europe, de l'Espagne à la Suède. Ces résultats suggèrent des possibilités d'adaptation aux conditions climatiques futures ; sauf en cas d'une combinaison de sécheresse et de chaleur. Cette essence pourrait donc se maintenir dans une bonne part de son aire de répartition actuelle, à l'exception de certaines régions méridionales, qui risquent de trop s'assécher à l'avenir. Ainsi, il est difficile de définir des stratégies d'adaptation universelles ; tant le contexte climatique local et les besoins spécifiques des espèces restent déterminants.

Quelle que soit la trajectoire climatique suivie dans les prochaines décennies, les forêts et l'agriculture vont faire face à des défis d'adaptation considérables. Nous l'avons vu, les

changements climatiques peuvent accroître certains risques pour la végétation, comme les dégâts dus aux ravageurs ou au gel printanier. Ces dégâts ont des répercussions concrètes immédiates ; dans le cas de l'agriculture, il s'agit de pertes économiques. Mais ils n'entraînent généralement pas la destruction des écosystèmes, grâce à la résilience de ceux-ci. Diverses recherches sont aujourd'hui menées pour tenter d'identifier des points de bascule, c'est-à-dire des dommages aux conséquences irréversibles pour les écosystèmes (Dakos et al. 2019). Ces recherches partent du constat que les impacts des changements climatiques ne se produisent pas de façon linéaire en fonction du réchauffement global (Grünig et al. 2020). Les effets de seuils jouent un rôle important. A l'échelle globale, certains écosystèmes sont aujourd'hui particulièrement menacés par les dégradations environnementales, y compris climatiques ; par exemple, les récifs coralliens, qui sont affectés par la pollution, la pêche industrielle et la hausse de la température des océans, au point que l'on craint la disparition de ces écosystèmes à terme (Hoegh-Guldberg et al. 2018). Concernant les insectes ravageurs, des impacts écosystémiques de grande ampleur ont été observés en Amérique du Nord dans les années 1990 et 2000, lorsque le dendroctone du pin *Dendroctonus ponderosae* a franchi la barrière biogéoclimatique formée par les montagnes Rocheuses pour étendre son aire de répartition vers le nord et vers l'est (de la Giroday, Carroll and Aukema 2012). Favorisé par des étés plus chauds, il a ravagé des millions d'hectares de pinèdes, principalement en Colombie-Britannique. Si des impacts de cette ampleur n'ont pas été observés en Europe centrale, il est intéressant de réfléchir aux facteurs qui peuvent rendre un ravageur déstabilisateur pour un écosystème, dans le contexte des changements climatiques en cours. Sur la base de notre recherche, dans une situation de climat tempéré, nous pouvons proposer la description suivante : il s'agit d'un ravageur (1) thermophile et polyvoltin, qui bénéficie ainsi de l'augmentation des températures pendant la saison de développement pour accroître sa population ; (2) ses plantes-hôtes sont affaiblies par les changements climatiques – typiquement, par des étés chauds et secs – et sont par conséquent plus vulnérables aux attaques de ravageurs ; (3) les prédateurs et parasitoïdes du ravageur ne profitent pas des changements climatiques, et ne parviennent ainsi pas à réguler la population du ravageur de façon efficace. La probabilité de ce dernier point augmente s'il s'agit d'un ravageur invasif, puisque ses prédateurs et parasitoïdes seront potentiellement absents ou peu nombreux dans le nouvel écosystème.

5.3 Conclusions générales & implications des résultats

L'évolution des paramètres climatiques analysés dans ce travail montre un adoucissement des hivers, avec une diminution de la fréquence de jours froids, et une augmentation de la quantité de chaleur accumulée pendant la saison de développement des insectes. Sur la base de ces résultats, on peut s'attendre à une installation plus facile sur le Plateau pour des ravageurs invasifs sensibles au froid. En montagne, certains ravageurs forestiers pourraient élever leur aire de répartition et augmenter leur population, grâce à un taux de survie hivernal plus important. Les ravageurs polyvoltins devraient bénéficier de saisons de développement plus chaudes pour produire davantage de générations annuelles. Ces projections doivent s'intégrer dans l'élaboration des plans d'adaptation des forêts et de l'agriculture aux changements climatiques. Il faut en particulier tenir compte du fait que certaines variétés de plante seront affaiblies par les conditions climatiques futures (notamment par la combinaison de sécheresses et de vagues de chaleur), et verront leurs capacités de résistance diminuer face aux ravageurs. Ce phénomène est déjà observé dans les forêts de Suisse, notamment pour le hêtre et l'épicéa. Les stratégies d'adaptation des forêts et de l'agriculture face aux changements climatiques reposent sur plusieurs axes, notamment la favorisation d'essences capables de supporter la sécheresse et la chaleur, ainsi que la diversification des espèces. Les ravageurs doivent être inclus parmi les facteurs de risque, en sachant que leur pression augmentera probablement à l'avenir sous l'effet des changements climatiques et de l'arrivée de nouvelles espèces invasives. En conséquence, il convient de surveiller l'arrivée de ces nouvelles espèces, et de limiter leur implantation dans la mesure du possible ; d'établir un monitoring des espèces les plus problématiques ; et de développer les moyens de lutte contre les ravageurs, en tenant compte de leurs impacts environnementaux. Ces mesures doivent s'intégrer dans une vision à long terme, et qui tient compte des scénarios climatiques et de leur mise à jour régulière. Ainsi, on augmente les chances d'une adaptation réussie pour les forêts et l'agriculture, face à l'ampleur des changements climatiques attendus dans les prochaines décennies.

6. Bibliographie

- Altermatt, F. (2010) Climatic warming increases voltinism in European butterflies and moths. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277, 1281-1287. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1910>.
- Bale, J. (1993) Classes of insect cold hardiness. *Functional Ecology*, 7, 751-753.
- Bale, J. & S. Hayward (2010) Insect overwintering in a changing climate. *Journal of Experimental Biology*, 213, 980-994. <https://doi.org/10.1242/jeb.037911>.
- Bale, J. S. (2002) Insects and low temperatures: from molecular biology to distributions and abundance. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 357, 849-862. <http://10.1098/rstb.2002.1074>.
- Bale, J. S., G. J. Masters, I. D. Hodkinson, C. Awmack, T. M. Bezemer, V. K. Brown, J. Butterfield, A. Buse, J. C. Coulson & J. Farrar (2002) Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global change biology*, 8, 1-16. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2002.00451.x>.
- Battisti, A., M. Stastny, S. Netherer, C. Robinet, A. Schopf, A. Roques & S. Larsson (2005) Expansion of geographic range in the pine processionary moth caused by increased winter temperatures. *Ecological Applications*, 15, 2084-2096. <https://doi.org/10.1890/04-1903>.
- Bednar-Friedl, B., R. Biesbroek, D. Schmidt, P. Alexander, K. Børsheim, J. Carnicer, E. Georgopoulou, M. Haasnoot, G. Le Cozannet & P. Lionello (2022) Chapter 13: Europe. In *Climate Change 2022: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, ed. C. U. Press, 1817–1927. Cambridge, UK and New York, NY, USA: H.-O. Pörtner, D.C. Roberts, M. Tignor, E.S. Poloczanska, K. Mintenbeck, A. Alegría, M. Craig, S. Langsdorf, S. Löschke, V. Möller, A. Okem, B. Rama. <https://doi.org/10.1017/9781009325844.015>.
- Bender, E., M. Lehning & J. Fiddes (2020) Changes in climatology, snow cover, and ground temperatures at high alpine locations. *Frontiers in Earth Science*, 8, 100. <https://doi.org/10.3389/feart.2020.00100>.
- Bentz, B. J., J. Régnière, C. J. Fettig, E. M. Hansen, J. L. Hayes, J. A. Hicke, R. G. Kelsey, J. F. Negrón & S. J. Seybold (2010) Climate change and bark beetles of the western United States and Canada: direct and indirect effects. *BioScience*, 60, 602-613. <https://doi.org/10.1525/bio.2010.60.8.6>.

- Bjorkman, C. & P. Niemela (2015) *Climate Change and Insect Pests*. Wallingford, Oxfordshire, United Kingdom: Centre for Agriculture and Bioscience International, 279 p.
- Bradshaw, C. J., B. Leroy, C. Bellard, D. Roiz, C. Albert, A. Fournier, M. Barbet-Massin, J.-M. Salles, F. Simard & F. Courchamp (2016) Massive yet grossly underestimated global costs of invasive insects. *Nature communications*, 7, 1-8. <https://doi.org/10.1038/ncomms12986>.
- Briere, J.-F. & P. Pracros (1998) Comparison of temperature-dependent growth models with the development of *Lobesia botrana* (Lepidoptera: Tortricidae). *Environmental Entomology*, 27, 94-101. <https://doi.org/10.1093/ee/27.1.94>.
- Bugmann, H., P. Brang, C. Elkin, P. D. Henne, O. Jakoby, M. Lévesque, H. Lischke, A. Psomas, A. Rigling & B. Wermelinger (2015) Climate change impacts on tree species, forest properties, and ecosystem services. https://boris.unibe.ch/68007/1/CH2014-Impacts_79.pdf.
- Candau, J.-N. (2008) Impacts du changement climatique sur les insectes ravageurs des forêts méditerranéennes. *Forêt Méditerranéenne*, 29, 145-154.
- Carter, C. (1972) Winter temperatures and survival of the green spruce aphid *Elatobium abietinum* (Walker). *Forestry Commission Forest record*, 84, 9 p.
- Carter, C. & G. Halldórsson (1998) Origins and background to the green spruce aphid in Europe. *The Green Spruce Aphid in Western Europe*, 1-14.
- Castex, V., M. Beniston, P. Calanca, D. Fleury & J. Moreau (2018) Pest management under climate change: the importance of understanding tritrophic relations. *Science of The Total Environment*, 616, 397-407. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.11.027>.
- Castex, V., I. G. de Cortázar-Atauri, P. Calanca, M. Beniston & J. Moreau (2020) Assembling and testing a generic phenological model to predict *Lobesia botrana* voltinism for impact studies. *Ecological Modelling*, 420, 108946. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.108946>.
- Chanthy, P., R. J. Martin, R. V. Gunning & N. Andrew (2012) The effects of thermal acclimation on lethal temperatures and critical thermal limits in the green vegetable bug, *Nezara viridula* (L.) (Hemiptera: Pentatomidae). *Frontiers in Physiology*, 3, 465. <https://doi.org/10.3389/fphys.2012.00465>.
- Chen, C., R. Gols, A. Biere & J. A. Harvey (2019a) Differential effects of climate warming on reproduction and functional responses on insects in the fourth trophic level. *Functional Ecology*, 33, 693-702. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13277>.

- Chen, H., X.-L. Chang, Y.-P. Wang, M.-H. Lu, W.-C. Liu, B.-P. Zhai & G. Hu (2019b) The early northward migration of the white-backed planthopper (*Sogatella furcifera*) is often hindered by heavy precipitation in southern China during the pre-flood season in May and June. *Insects*, 10, 158. <https://doi.org/10.3390/insects10060158>.
- Chidawanyika, F., P. Mudavanhu & C. Nyamukondiwa (2019) Global Climate Change as a Driver of Bottom-Up and Top-Down Factors in Agricultural Landscapes and the Fate of Host-Parasitoid Interactions. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00080>.
- Chiu, M., J. Kuo & M. Kuo (2015) Life stage-dependent effects of experimental heat waves on an insect herbivore. *Ecological Entomology*, 40, 175-181. <https://doi.org/10.1111/een.12173>.
- Cilas, C., F.-R. Goebel, R. Babin & J. Avelino (2016) Tropical crop pests and diseases in a climate change setting—a few examples. In *Climate change and agriculture worldwide*, 73-82. Springer. https://doi.org/10.1007/978-94-017-7462-8_6.
- Cock, M., R. Day, H. L. Hinz, K. Pollard, S. Thomas, F. Williams, A. Witt & R. Shaw (2016) The impacts of some classical biological control successes. *CABI Reviews*, 1-58. <https://doi.org/10.1079/PAVSNNR201510042>.
- Comte, V., L. Schneider, P. Calanca & M. Rebetez (2022) Effects of climate change on bioclimatic indices in vineyards along Lake Neuchatel, Switzerland. *Theoretical and Applied Climatology*, 1-14. <https://doi.org/10.1007/s00704-021-03836-1>.
- Croci-Maspoli, M., C. Schär, A. Fischer, K. Strassmann, S. Scherrer, C. Schwierz, R. Knutti, S. Kotlarski, J. Rajczak & E. Fischer (2018) *CH2018-Climate Scenarios for Switzerland-Technical Report*. 271 p.
- Dakos, V., B. Matthews, A. P. Hendry, J. Levine, N. Loeuille, J. Norberg, P. Nosil, M. Scheffer & L. De Meester (2019) Ecosystem tipping points in an evolving world. *Nature Ecology & Evolution*, 3, 355-362. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0797-2>.
- Damien, M. & K. Tougeron (2019) Prey–predator phenological mismatch under climate change. *Current opinion in insect science*, 35, 60-68. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2019.07.002>.
- David, P., E. Thebault, O. Anneville, P.-F. Duyck, E. Chapuis & N. Loeuille (2017) Impacts of invasive species on food webs: a review of empirical data. *Advances in ecological research*, 56, 1-60. <https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2016.10.001>.

- Day, K. R. & N. A. Kidd (1998) Green spruce aphid population dynamics: effects of climate, weather and regulation. In *The Green Spruce Aphid in Western Europe: Ecology, Status, Impacts and Prospects for Management*, 41-52. Edinburgh, UK: Forestry Commission.
- de la Giroday, H. M. C., A. L. Carroll & B. H. Aukema (2012) Breach of the northern Rocky Mountain geoclimatic barrier: initiation of range expansion by the mountain pine beetle. *Journal of Biogeography*, 39, 1112-1123.
- Descombes, P., C. Pitteloud, G. Glauser, E. Defossez, A. Kergunteuil, P.-M. Allard, S. Rasmann & L. Pellissier (2020) Novel trophic interactions under climate change promote alpine plant coexistence. *Science*, 370, 1469-1473. <https://doi.org/10.1126/science.abd7015>.
- Deutsch, C. A., J. J. Tewksbury, M. Tigchelaar, D. S. Battisti, S. C. Merrill, R. B. Huey & R. L. Naylor (2018) Increase in crop losses to insect pests in a warming climate. *Science*, 361, 916-919. <https://doi.org/10.1126/science.aat3466>.
- Ferrez, J., A. Davison & M. Rebetez (2011) Extreme temperature analysis under forest cover compared to an open field. *Agricultural and Forest Meteorology*, 151, 992-1001. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2011.03.005>.
- Forrest, J. R. (2016) Complex responses of insect phenology to climate change. *Current Opinion in Insect Science*, 17, 49-54. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2016.07.002>.
- Franken, O., M. Huizinga, J. Ellers & M. P. Berg (2018) Heated communities: large inter-and intraspecific variation in heat tolerance across trophic levels of a soil arthropod community. *Oecologia*, 186, 311-322. <https://doi.org/10.1007/s00442-017-4032-z>.
- Frei, E. R., M. M. Gossner, Y. Vitasse, V. Queloz, V. Dubach, A. Gessler, C. Ginzler, F. Hagedorn, K. Meusburger & M. Moor (2022) European beech dieback after premature leaf senescence during the 2018 drought in northern Switzerland. *Plant Biology*. <https://doi.org/10.1111/plb.13467>.
- Gehrig-Fasel, J., A. Guisan & N. E. Zimmermann (2007) Tree line shifts in the Swiss Alps: climate change or land abandonment? *Journal of Vegetation Science*, 18, 571-582. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2007.tb02571.x>.
- Grünig, M., P. Calanca, D. Mazzi & L. Pellissier (2020) Inflection point in climatic suitability of insect pest species in Europe suggests non-linear responses to climate change. *Global Change Biology*, 26, 6338-6349. <https://doi.org/10.1111/gcb.15313>.
- Gu, S., P. Han, Z. Ye, L. E. Perkins, J. Li, H. Wang, M. P. Zalucki & Z. Lu (2018) Climate change favours a destructive agricultural pest in temperate regions: late spring cold

- matters. *Journal of Pest Science*, 91, 1191-1198. <https://doi.org/10.1007/s10340-018-1011-z>.
- Gutierrez, A. P., L. Ponti, G. Gilioli & J. Baumgärtner (2017) *Climate warming effects on grape and grapevine moth (Lobesia botrana) in the Palearctic region: Climate warming effect on grape and grapevine moth*. <https://doi.org/10.1111/afe.12256>.
- Halldórsson, G., M. Docherty, E. S. Oddsdóttir & K. R. Day (2001) The performance of different populations of the green spruce aphid (*Elatobium abietinum* Walker) at different temperatures. *Icelandic Agricultural Sciences*, 14, 75-84.
- Halsch, C. A., A. M. Shapiro, J. A. Fordyce, C. C. Nice, J. H. Thorne, D. P. Waetjen & M. L. Forister (2021) Insects and recent climate change. *Proceedings of the national academy of sciences*, 118, e2002543117. <https://doi.org/10.1073/pnas.2002543117>.
- Harvey, J. A., R. Heinen, R. Gols & M. P. Thakur (2020) Climate change-mediated temperature extremes and insects: From outbreaks to breakdowns. *Global change biology*, 26, 6685-6701. <https://doi.org/10.1111/gcb.15377>.
- Hlásny, T., L. König, P. Krokene, M. Lindner, C. Montagné-Huck, J. Müller, H. Qin, K. F. Raffa, M.-J. Schelhaas & M. Svoboda (2021) Bark beetle outbreaks in Europe: State of knowledge and ways forward for management. *Current Forestry Reports*, 7, 138-165. <https://doi.org/10.1007/s40725-021-00142-x>.
- Hoch, G., E. P. Toffolo, S. Netherer, A. Battisti & A. Schopf (2009) Survival at low temperature of larvae of the pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa* from an area of range expansion. *Agricultural and Forest Entomology*, 11, 313-320. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2009.00431.x>.
- Hóðar, J. A., J. Castro & R. Zamora (2003) Pine processionary caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* as a new threat for relict Mediterranean Scots pine forests under climatic warming. *Biological conservation*, 110, 123-129. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(02\)00183-0](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(02)00183-0).
- Hoegh-Guldberg, O., D. Jacob, M. Bindi, S. Brown, I. Camilloni, A. Diedhiou, R. Djalante, K. Ebi, F. Engelbrecht & J. Guiot (2018) Impacts of 1.5 C global warming on natural and human systems. In *Global Warming of 1.5°C. An IPCC Special Report on the impacts of global warming of 1.5°C above pre-industrial levels and related global greenhouse gas emission pathways, in the context of strengthening the global response to the threat of climate change, sustainable development, and efforts to eradicate poverty*, ed. V. Masson-Delmotte, P. Zhai, H.-O. Pörtner, D. Roberts, J. Skea, P.R. Shukla, A. Pirani, W. Moufouma-Okia, C. Péan, R. Pidcock, S. Connors, J.B.R. Matthews, Y. Chen, X.

- Zhou, M.I. Gomis, E. Lonnoy, T. Maycock, M. Tignor, and T. Waterfield, 175-312. Cambridge, UK and New York, NY, USA: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781009157940.005>.
- Huchon, H. & G. Démolin (1970) La bioécologie de la Processionnaire du pin: dispersion potentielle, dispersion actuelle. *Revue Forestière Française*, 1970, 5, fascicule thématique "La lutte biologique en forêt". <https://doi.org/10.4267/2042/20421>.
- Hufty, A. (2001) *Introduction à la climatologie: le rayonnement et la température, l'atmosphère, l'eau, le climat et l'activité humaine*. Presses Université Laval.
- IPCC (2013) *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA: Cambridge University Press, 1552 p. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324>.
- (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>.
- Jactel, H., J. Koricheva & B. Castagnéyrol (2019) Responses of forest insect pests to climate change: not so simple. *Current opinion in insect science*, 35, 103-108. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2019.07.010>.
- Jaime, L., E. Batllori, M. Ferretti & F. Lloret (2022) Climatic and stand drivers of forest resistance to recent bark beetle disturbance in European coniferous forests. *Global Change Biology*, 28, 2830-2841. <https://doi.org/10.1111/gcb.16106>.
- Jakoby, O., G. Stadelmann, H. Lischke & B. Wermelinger (2016) Borkenkäfer und Befallsdisposition der Fichte im Klimawandel. *Wald im Klimawandel. Grundlagen für Anpassungsstrategien*. Bundesamt für Umwelt BAFU Bern, 247-264.
- Jamieson, M. A., L. A. Burkle, J. S. Manson, J. B. Runyon, A. M. Trowbridge & J. Zientek (2017) Global change effects on plant–insect interactions: the role of phytochemistry. *Current opinion in insect science*, 23, 70-80. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2017.07.009>.
- Jeon, H., D. Kim, M. Cho, Y. Chang & M. Yiem (2003) Temperature-dependent Development of *Pseudococcus comstocki*. *Korean Journal of Applied Entomology*, 42, 43–51.
- Jepsen, J. U., S. B. Hagen, R. A. Ims & N. G. Yoccoz (2008) Climate change and outbreaks of the geometrids *Operophtera brumata* and *Epirrita autumnata* in subarctic birch forest: evidence of a recent outbreak range expansion. *Journal of Animal Ecology*, 77, 257-264. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01339.x>.

- Johnson, S. N. & T. Züst (2018) Climate change and insect pests: resistance is not futile? *Trends in plant science*, 23, 367-369. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2018.03.001>.
- Joly, D., B. Bois & K. Zaksek (2012) Rank-ordering of topographic variables correlated with temperature. *Atmospheric and Climate Sciences*, 2, 139–147. <https://doi.org/10.4236/acs.2012.22015>.
- Jones, L. M., A.-K. Koehler, M. Trnka, J. Balek, A. J. Challinor, H. J. Atkinson & P. E. Urwin (2017) Climate change is predicted to alter the current pest status of *Globodera pallida* and *G. rostochiensis* in the United Kingdom. *Global Change Biology*, 23, 4497-4507. <https://doi.org/10.1111/gcb.13676>.
- Jones, W. A. (1988) World review of the parasitoids of the southern green stink bug, *Nezara viridula* (L.) (Heteroptera: Pentatomidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 81, 262-273. <https://doi.org/10.1093/aesa/81.2.262>.
- Kehrli, P. & C. Linder (2019) Les ravageurs de la vigne, état des lieux et enjeux futurs. *Revue suisse de viticulture, arboriculture et horticulture*, 51, 162-163.
- Kenis, M., S. Nacambo, F. Leuthardt, F. d. Domenico & T. Haye (2013) The box tree moth, *Cydalima perspectalis*, in Europe: horticultural pest or environmental disaster? *Aliens: The Invasive Species Bulletin*, 38-41.
- Kharouba, H. M. & E. Wolkovich (2023) Lack of evidence for the match-mismatch hypothesis across terrestrial trophic interactions. *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1111/ele.14185>.
- Kharouba, H. M. & E. M. Wolkovich (2020) Disconnects between ecological theory and data in phenological mismatch research. *Nature Climate Change*, 10, 406-415. <https://doi.org/10.1038/s41558-020-0752-x>.
- Klein, G., Y. Vitasse, C. Rixen, C. Marty & M. Rebetez (2016) Shorter snow cover duration since 1970 in the Swiss Alps due to earlier snowmelt more than to later snow onset. *Climatic Change*, 139, 637-649. <https://doi.org/10.1007/s10584-016-1806-y>.
- Klein Tank, A. & G. Können (2003) Trends in indices of daily temperature and precipitation extremes in Europe, 1946–99. *Journal of Climate*, 16, 3665-3680. [https://doi.org/10.1175/1520-0442\(2003\)016<3665:TIODT>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0442(2003)016<3665:TIODT>2.0.CO;2).
- Kulonen, A., R. A. Imboden, C. Rixen, S. B. Maier & S. Wipf (2018) Enough space in a warmer world? Microhabitat diversity and small-scale distribution of alpine plants on mountain summits. *Diversity and Distributions*, 24, 252-261. <https://doi.org/10.1111/ddi.12673>.

- Lehmann, P., T. Ammuneit, M. Barton, A. Battisti, S. D. Eigenbrode, J. U. Jepsen, G. Kalinkat, S. Neuvonen, P. Niemela & B. Okland (2018) Complex responses of global insect pests to climate change. *bioRxiv*, 425488. <https://doi.org/10.1101/425488>.
- Leuthardt, F. L., G. Glauser & B. Baur (2013) Composition of alkaloids in different box tree varieties and their uptake by the box tree moth *Cydalima perspectalis*. *Chemoecology*, 23, 203-212. <https://doi.org/10.1007/s00049-013-0134-1>.
- Macfadyen, S., G. McDonald & M. P. Hill (2018) From species distributions to climate change adaptation: knowledge gaps in managing invertebrate pests in broad-acre grain crops. *Agriculture, ecosystems & environment*, 253, 208-219. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.08.029>.
- Maruyama, T. & N. Shinkaji (1987) Studies on the life cycle of the box-tree pyralid, *Glyphodes perspectalis* (Walker)(Lepidoptera: Pyralidae). I. Seasonal adult emergence and developmental velocity. *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology*, 31, 226-232. <https://doi.org/10.1303/jjaez.31.226>.
- Matiu, M., D. P. Ankerst & A. Menzel (2016) Asymmetric trends in seasonal temperature variability in instrumental records from ten stations in Switzerland, Germany and the UK from 1864 to 2012. *International Journal of Climatology*, 36, 13-27. <https://doi.org/10.1002/joc.4326>.
- Mech, A. M., P. C. Tobin, R. O. Teskey, J. R. Rhea & K. J. Gandhi (2018) Increases in summer temperatures decrease the survival of an invasive forest insect. *Biological Invasions*, 20, 365-374. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1537-7>.
- Meynard, C. N., M. Lecoq, M.-P. Chapuis & C. Piou (2020) On the relative role of climate change and management in the current desert locust outbreak in East Africa. *Global Change Biology*, 26, 3753-3755. <https://doi.org/10.1111/gcb.15137>.
- Muffler, L., J. Schmeddes, R. Weigel, A. Barbeta, I. Beil, A. Bolte, C. Buhk, S. Holm, G. Klein & M. Klisz (2021) High plasticity in germination and establishment success in the dominant forest tree *Fagus sylvatica* across Europe. *Global Ecology and Biogeography*, 30, 1583-1596. <https://doi.org/10.1111/geb.13320>.
- Nacambo, S., F. L. Leuthardt, H. Wan, H. Li, T. Haye, B. Baur, R. M. Weiss & M. Kenis (2014) Development characteristics of the box-tree moth *Cydalima perspectalis* and its potential distribution in Europe. *Journal of Applied Entomology*, 138, 14-26. <https://doi.org/10.1111/jen.12078>.
- Neff, F., F. Korner-Nievergelt, E. Rey, M. Albrecht, K. Bollmann, F. Cahenzli, Y. Chittaro, M. M. Gossner, C. Martínez-Núñez & E. S. Meier (2022) Different roles of concurring

- climate and regional land-use changes in past 40 years' insect trends. *Nature Communications*, 13, 1-12. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-35223-3>.
- Netherer, S., B. Panassiti, J. Pennerstorfer & B. Matthews (2019) Acute drought is an important driver of bark beetle infestation in Austrian Norway spruce stands. *Frontiers in Forests and Global Change*, 2, 39. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2019.00039>.
- Netherer, S. & A. Schopf (2010) Potential effects of climate change on insect herbivores in European forests—general aspects and the pine processionary moth as specific example. *Forest Ecology and Management*, 259, 831-838. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.07.034>.
- Nowogrodzki, A. (2019) How climate change might affect tea. *Nature*, 566, S10-S10. <http://dx.doi.org/10.1038/d41586-019-00399-0>.
- OFEV (2022) Lutte intégrée contre les ravageurs. 2022. <https://www.bafu.admin.ch/bafu/fr/home/themes/produits-chimiques/info-specialistes/sorgfaeltiger-umgang-mit-biozidprodukten/schaedlingsbekaempfung-v2.html> (last accessed 12.03.2023).
- Parry, M. L. (2019) *Climate change and world agriculture*. Routledge.
- Pellissier, L. & S. Rasmann (2018) The functional decoupling of processes in alpine ecosystems under climate change. *Current opinion in insect science*, 29, 126-132. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2018.07.005>.
- Peng, W., N. L. Ma, D. Zhang, Q. Zhou, X. Yue, S. C. Khoo, H. Yang, R. Guan, H. Chen & X. Zhang (2020) A review of historical and recent locust outbreaks: Links to global warming, food security and mitigation strategies. *Environmental research*, 191, 110046. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2020.110046>.
- Pétremand, G., O. Vonlanthen & S. Rochefort (2017) *La punaise verte du soja, Nezara viridula (Linnaeus, 1758), une nouvelle punaise nuisible à surveiller en Suisse*. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.10317.23522>.
- Pickel, C., R. S. Bethell & W. W. Coates (1986) *Codling moth management using degree days*. IPM Manual Group.
- Pincebourde, S., J. van Baaren, S. Rasmann, P. Rasmont, G. Rodet, B. Martinet & P.-A. Calatayud (2017) Plant–insect interactions in a changing world. *Advances in botanical research*, 81, 289-332. <https://doi.org/10.1016/bs.abr.2016.09.009>.
- Pitcairn, M. J., F. G. Zalom & R. E. Rice (1992) Degree-day forecasting of generation time of *Cydia pomonella* (Lepidoptera: Tortricidae) populations in California. *Environmental Entomology*, 21, 441-446. <https://doi.org/10.1093/ee/21.3.441>.

- Pluess, A. R., S. Augustin & P. Brang (2016) *Forêts et changements climatiques*.
- Pörtner, H.-O., D. C. Roberts, H. Adams, C. Adler, P. Aldunce, E. Ali, R. A. Begum, R. Betts, R. B. Kerr & R. Biesbroek (2022) *Climate change 2022: Impacts, adaptation and vulnerability*. IPCC Geneva, Switzerland:.
- Potopová, V., C. Boroneanț, M. Možný & J. Soukup (2016) Driving role of snow cover on soil moisture and drought development during the growing season in the Czech Republic. *International Journal of Climatology*, 36, 3741-3758. <https://doi.org/10.1002/joc.4588>.
- Powell, W. (1974) Supercooling and the low-temperature survival of the green spruce aphid *Elatobium abietinum*. *Annals of Applied Biology*, 78, 27-37. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1974.tb01482.x>.
- Powell, W. & W. Parry (1976) Effects of temperature on overwintering populations of the green spruce aphid *Elatobium abietinum*. *Annals of Applied Biology*, 82, 209-219. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1976.tb00555.x>.
- R Core Team (2019) *R: a language and environment for statistical computing, version 3.0. 2*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. <http://R-project.org/>.
- Rabitsch, W. (2008) Alien true bugs of Europe (Insecta: Hemiptera: Heteroptera). *Zootaxa*, 1827, 1-44. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.1827.1.1>.
- Rebaudo, F. & V.-B. Rabhi (2018) Modeling temperature-dependent development rate and phenology in insects: review of major developments, challenges, and future directions. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 166, 607-617. <https://doi.org/10.1111/eea.12693>.
- Rebetez, M. & M. Dobbertin (2004) Climate change may already threaten Scots pine stands in the Swiss Alps. *Theoretical and applied climatology*, 79, 1-9. <https://doi.org/10.1007/s00704-004-0058-3>.
- Rebetez, M., H. Mayer, O. Dupont, D. Schindler, K. Gartner, J. P. Kropp & A. Menzel (2006) Heat and drought 2003 in Europe: a climate synthesis. *Annals of Forest Science*, 63, 569-577. <https://doi.org/10.1051/forest:2006043>.
- Rebetez, M. & M. Reinhard (2008) Monthly air temperature trends in Switzerland 1901–2000 and 1975–2004. *Theoretical and Applied Climatology*, 91, 27-34. <https://doi.org/10.1007/s00704-007-0296-2>.
- Renaud, V., J. Innes, M. Dobbertin & M. Rebetez (2011) Comparison between open-site and below-canopy climatic conditions in Switzerland for different types of forests over 10 years (1998–2007). *Theoretical and Applied Climatology*, 105, 119-127. <https://doi.org/10.1007/s00704-010-0361-0>.

- Renner, S. S. & C. M. Zohner (2018) Climate change and phenological mismatch in trophic interactions among plants, insects, and vertebrates. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110617-062535>.
- Robinet, C., J. Rousset, P. Pineau, F. Miard & A. Roques (2013) Are heat waves susceptible to mitigate the expansion of a species progressing with global warming? *Ecology and Evolution*, 3, 2947-2957. <https://doi.org/10.1002/ece3.690>.
- Romo, C. M. & J. M. Tylianakis (2013) Elevated temperature and drought interact to reduce parasitoid effectiveness in suppressing hosts. *PloS one*, 8, e58136. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0058136>.
- Roques, A., J. Rousset, M. Avci, D. Avtzis, A. Basso, A. Battisti, B. J. Mohamed Lahbib, A. Bensidi, L. Berardi, B. Wahiba, M. Branco, G. Chakali, E. Çota, D. Mirza, H. Delb, M. A. El Alaoui El Fels, S. Mercht, M. El Mokhefi, B. Forster & C. Robinet (2014) Climate Warming and Past and Present Distribution of the Processionary Moths (*Thaumetopoea* spp.) in Europe, Asia Minor and North Africa. 81-163. https://doi.org/10.1007/978-94-017-9340-7_3.
- Sauer, C. (2019) Possible impacts of climate change on carrot fly's population dynamics in Switzerland. *IOBC/WPRS Bulletin*, 142, 31-41.
- Scherrer, S. C., E. M. Fischer, R. Posselt, M. A. Liniger, M. Croci-Maspoli & R. Knutti (2016) Emerging trends in heavy precipitation and hot temperature extremes in Switzerland. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 121, 2626-2637. <https://doi.org/10.1002/2015JD024634>.
- Schneider, L., V. Comte & M. Rebetez (2021) Increasingly favourable winter temperature conditions for major crop and forest insect pest species in Switzerland. *Agricultural and Forest Meteorology*, 298, 108315. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2020.108315>
- Schneider, L., M. Rebetez & S. Rasmann (2022) The effect of climate change on invasive crop pests across biomes. *Current Opinion in Insect Science*, 100895. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2022.100895>.
- Seneviratne, S. I., X. Zhang, M. Adnan, W. Badi, C. Dereczynski, A. Di Luca, S. M. Vicente-Serrano, M. Wehner & B. Zhou (2021) Chapter 11: Weather and climate extreme events in a changing climate. 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*, ed. C. U. Press, 1513–1766. Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA: Masson-Delmotte, V., P. Zhai, A. Pirani, S.L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M.I. Gomis, M.

- Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J.B.R. Matthews, T.K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu, and B. Zhou. <https://doi.org/10.1017/9781009157896.013>.
- Serquet, G., C. Marty, J. P. Dulex & M. Rebetez (2011) Seasonal trends and temperature dependence of the snowfall/precipitation-day ratio in Switzerland. *Geophysical research letters*, 38. <https://doi.org/10.1029/2011GL046976>.
- Serquet, G., C. Marty & M. Rebetez (2013) Monthly trends and the corresponding altitudinal shift in the snowfall/precipitation day ratio. *Theoretical and Applied Climatology*, 114, 437-444. <https://doi.org/10.1007/s00704-013-0847-7>.
- Sgrò, C. M., J. S. Terblanche & A. A. Hoffmann (2016) What Can Plasticity Contribute to Insect Responses to Climate Change? *Annual Review of Entomology*, 61, 433-451. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-010715-023859>.
- Sinclair, B. J., L. E. C. Alvarado & L. V. Ferguson (2015) An invitation to measure insect cold tolerance: methods, approaches, and workflow. *Journal of Thermal Biology*, 53, 180-197. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2015.11.003>.
- Skendžić, S., M. Zovko, I. P. Živković, V. Lešić & D. Lemić (2021) The impact of climate change on agricultural insect pests. *Insects*, 12, 440. <https://doi.org/10.3390/insects12050440>.
- Stoeckli, S., R. Felber & T. Haye (2020) Current distribution and voltinism of the brown marmorated stink bug, *Halyomorpha halys*, in Switzerland and its response to climate change using a high-resolution CLIMEX model. *International Journal of Biometeorology*, 64, 2019-2032. <https://doi.org/10.1007/s00484-020-01992-z>.
- Stoeckli, S., M. Hirschi, C. Spirig, P. Calanca, M. W. Rotach & J. Samietz (2012) Impact of climate change on voltinism and prospective diapause induction of a global pest insect—*Cydia pomonella* (L.). *PloS one*, 7, e35723. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0035723>.
- Terrettaz, M., C. Sarrasin, M. Genini, P. Stoebener, B. Egger, D. Christen, S. Fischer, P. Kehrli & D. Gilli (2020) The Comstock mealybug, a new pest of Valais orchards. *Revue Suisse de Viticulture, Arboriculture et Horticulture*, 52, 80-84.
- Thistlewood, H. M., P. Gill, E. H. Beers, P. W. Shearer, D. B. Walsh, B. M. Rozema, S. Acheampong, S. Castagnoli, W. L. Yee & P. Smytheman (2018) Spatial analysis of seasonal dynamics and overwintering of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in the Okanagan-Columbia Basin, 2010–2014. *Environmental Entomology*, 47, 221-232. <https://doi.org/10.1093/ee/nvx178>.

- Todd, J. (1989) Ecology and behavior of *Nezara viridula*. *Annual Review of Entomology*, 34, 273-292. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.34.010189.001421>.
- Touzeau, J. (1981) Etude des principaux paramètres biotiques et abiotiques nécessaires à l'établissement d'un modèle d'évolution de l'Eudémis pour la région Midi-Pyrénées. *Avertissements et lutte intégrée*, 8, 1-23.
- Tschurr, F., I. Feigenwinter, A. M. Fischer & S. Kotlarski (2020) Climate scenarios and agricultural indices: a case study for Switzerland. *Atmosphere*, 11, 535. <https://doi.org/10.3390/atmos11050535>.
- Tylianakis, J. M., R. K. Didham, J. Bascompte & D. A. Wardle (2008) Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology letters*, 11, 1351-1363. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01250.x>.
- UNFCCC (2023). <https://unfccc.int/fr> (last accessed 12.03.2023).
- Van Huis, A., J. Van Itterbeeck, H. Klunder, E. Mertens, A. Halloran, G. Muir & P. Vantomme (2013) *Edible insects: future prospects for food and feed security*. Food and agriculture organization of the United Nations. <https://library.wur.nl/WebQuery/wurpubs/fulltext/258042>.
- Visser, M. E. & P. Gienapp (2019) Evolutionary and demographic consequences of phenological mismatches. *Nature ecology & evolution*, 3, 879-885. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0880-8>.
- Visser, M. E. & L. J. Holleman (2001) Warmer springs disrupt the synchrony of oak and winter moth phenology. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 268, 289-294. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1363>.
- Vitasse, Y., G. Klein, J. W. Kirchner & M. Rebetez (2017) Intensity, frequency and spatial configuration of winter temperature inversions in the closed La Brevine valley, Switzerland. *Theoretical and Applied Climatology*, 130, 1073-1083. <https://doi.org/10.1007/s00704-016-1944-1>.
- Vitasse, Y. & M. Rebetez (2018) Unprecedented risk of spring frost damage in Switzerland and Germany in 2017. *Climatic Change*, 149, 233-246. <https://doi.org/10.1007/s10584-018-2234-y>.
- Vitasse, Y., L. Schneider, C. Rixen, D. Christen & M. Rebetez (2018) Increase in the risk of exposure of forest and fruit trees to spring frosts at higher elevations in Switzerland over the last four decades. *Agricultural and forest meteorology*, 248, 60-69. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.09.005>.

- Vitasse, Y., S. Ursenbacher, G. Klein, T. Bohnenstengel, Y. Chittaro, A. Delestrade, C. Monnerat, M. Rebetez, C. Rixen & N. Strebel (2021) Phenological and elevational shifts of plants, animals and fungi under climate change in the European Alps. *Biological Reviews*. <https://doi.org/10.1111/brv.12727>.
- Vittoz, P., D. Cherix, Y. Gonseth, V. Lubini, R. Maggini, N. Zbinden & S. Zumbach (2013) Climate change impacts on biodiversity in Switzerland: A review. *Journal for Nature Conservation*, 21, 154-162. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2012.12.002>.
- Walther, G.-R. (2002) Weakening of climatic constraints with global warming and its consequences for evergreen broad-leaved species. *Folia Geobotanica*, 37, 129-139. <https://doi.org/10.1007/BF02803195>.
- WMO (2018) *Guide to Meteorological Instruments and Methods of Observation*. Geneva, Switzerland: World Meteorological Organisation, 1177 p.
- Yan, Y., Y.-C. Wang, C.-C. Feng, P.-H. M. Wan & K. T.-T. Chang (2017) Potential distributional changes of invasive crop pest species associated with global climate change. *Applied geography*, 82, 83-92. <https://doi.org/10.1016/j.apgeog.2017.03.011>.
- Zeng, J., Y. Liu, H. Zhang, J. Liu, Y. Jiang, K. A. Wyckhuys & K. Wu (2020) Global warming modifies long-distance migration of an agricultural insect pest. *Journal of Pest Science*, 93, 569-581. <https://doi.org/10.1007/s10340-019-01187-5>.
- Zhang, L., M. Lecoq, A. Latchininsky & D. Hunter (2019) Locust and grasshopper management. *Annual review of entomology*, 64, 15-34. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-011118-112500>.
- Ziska, L. H., B. A. Bradley, R. D. Wallace, C. T. Barger, J. H. LaForest, R. A. Choudhury, K. A. Garrett & F. E. Vega (2018) Climate change, carbon dioxide, and pest biology, managing the future: coffee as a case study. *Agronomy*, 8, 152. <https://doi.org/10.3390/agronomy8080152>.
- Zubler, E. M., S. C. Scherrer, M. Croci-Maspoli, M. A. Liniger & C. Appenzeller (2014) Key climate indices in Switzerland; expected changes in a future climate. *Climatic Change*, 123, 255-271. <https://doi.org/10.1007/s10584-013-1041-8>.

7. Annexes

7.1 Annexe 1.A : nombre de stations par classe d'altitude

Number of stations by elevation range

Elevation range (m a.s.l.)	Count
<500, Southern side of the Alps	4
<500	21
500–800	13
800–1100	6
1100–1400	7
1400–1700	8
>1700	8
Total	67

7.2 Annexe 1.B : nombre de jours froids par station entre 1980 et 2019

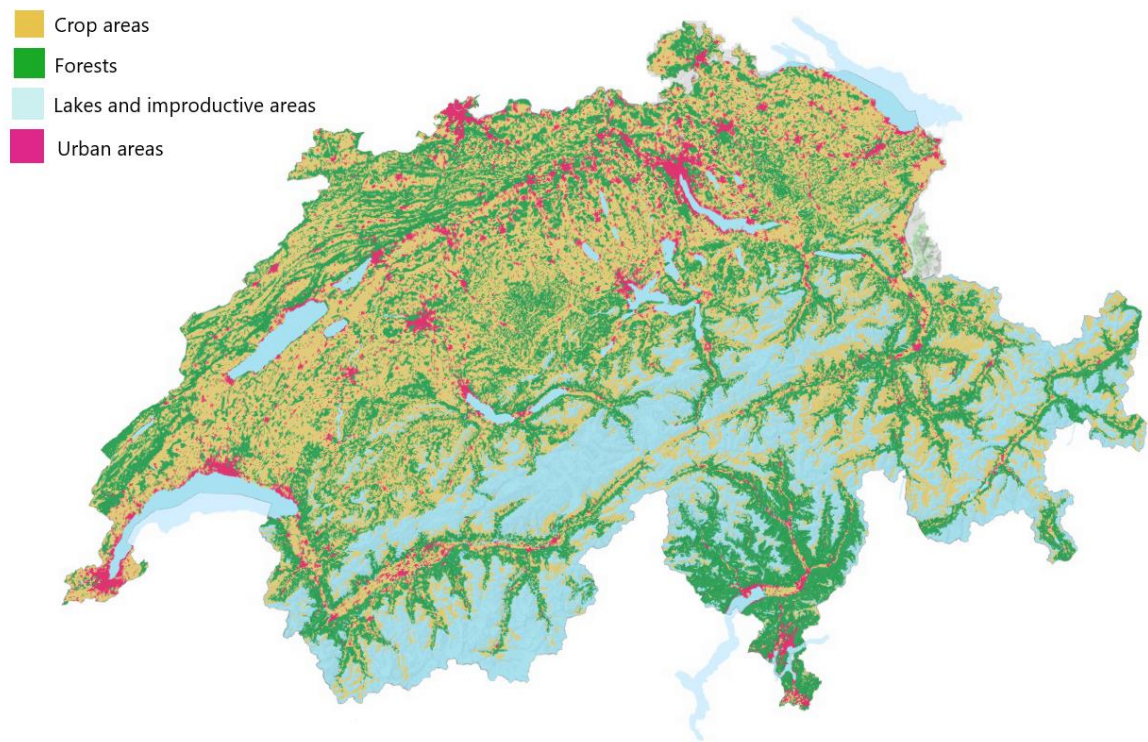
Mean number of cold days per year ($T_{\min} < -8^{\circ}\text{C}$ and $T_{\min} < -12^{\circ}\text{C}$) during the period 1980–2019 at the 67 climatological stations.

Station	Code	Elevation (m a.s.l.)	Topography	Days with $T_{\min} < -8^{\circ}\text{C}$	Days with $T_{\min} < -$
Magadino / Cadenazzo	MAG	203	Valley floor	4.40	0.28
Lugano	LUG	273	Lakeside	0.15	0.00
Basel / Binningen	BAS	316	Hillside	4.53	1.33
Stabio	SBO	353	Valley floor	8.47	1.00
Locarno / Monti	OTL	366	Hillside	0.15	0.00
Aigle	AIG	381	Valley floor	6.50	2.16
Genève / Cointrin	GVE	410	Valley floor	2.85	0.30
Hallau	HLL	419	Hillside	9.50	2.28
Wynau	WYN	422	Valley floor	8.13	2.25
Zürich / Kloten	KLO	426	Valley floor	8.88	2.43
Altdorf	ALT	438	Valley floor	4.40	0.73
Schaffhausen	SHA	438	Hillside	7.50	1.58
Delémont	DEM	439	Hillside	12.03	3.87
Güttingen	GUT	440	Hillside	5.55	0.98
Zürich / Affoltern	REH	443	Valley floor	8.73	3.00
Luzern	LUZ	454	Valley floor	4.73	0.75
Nyon / Changins	CGI	455	Hillside	2.80	0.35
Pully	PUY	455	Hillside	1.55	0.33
Vaduz	VAD	457	Valley floor	10.53	2.50
Sion	SIO	482	Valley floor	9.93	1.58
Koppigen	KOP	485	Valley floor	9.98	3.48
Neuchâtel	NEU	485	Hillside	2.23	0.35
Wädenswil	WAE	485	Hillside	4.97	0.66
Payerne	PAY	490	Hillside	6.48	1.53
Bad Ragaz	RAG	496	Valley floor	9.92	2.56
Glarus	GLA	516	Hillside	11.58	2.35
Aadorf / Tänikon	TAE	539	Valley floor	15.70	5.65
Bern / Zollikofen	BER	552	Hillside	9.75	2.15
Zürich / Fluntern	SMA	555	Hillside	5.30	1.05
Chur	CHU	556	Valley floor	9.98	2.58
Interlaken	INT	577	Valley floor	9.18	1.55
Fahy	FAH	596	Hillside	8.97	2.26

Rünenberg	RUE	611	Hillside	7.11	1.49
Ebnat-Kappel	EBK	623	Valley floor	22.98	8.90
Visp	VIS	639	Valley floor	23.50	6.92
Salen-Reutenen	HAI	718	Summit	13.68	3.38
Langnau i.E.	LAG	743	Valley floor	17.25	4.85
St. Gallen	STG	775	Hillside	11.63	2.15
Einsiedeln	EIN	910	Hillside	28.51	11.23
Elm	ELM	957	Valley floor	24.30	7.50
La Chaux-de-Fonds	CDF	1017	Valley floor	32.80	13.90
Château-d'Oex	CHD	1028	Hillside	29.45	9.73
Engelberg	ENG	1035	Valley floor	29.70	10.88
Poschiavo / Robbia	ROB	1078	Valley floor	29.60	7.40
Chaumont	CHM	1136	Summit	19.30	4.60
Disentis	DIS	1197	Hillside	20.95	5.53
Bullet / La Frétaz	FRE	1205	Hillside	18.75	4.25
Scuol	SCU	1303	Valley floor	47.10	18.93
Adelboden	ABO	1322	Hillside	28.00	8.75
Ulrichen	ULR	1345	Valley floor	84.76	54.68
Sta. Maria, Val Müstair	SMM	1386	Valley floor	30.80	7.00
Napf	NAP	1403	Summit	22.70	5.68
Davos	DAV	1594	Valley floor	61.68	25.90
Chasseral	CHA	1599	Summit	29.30	7.59
Grächen	GRC	1605	Hillside	29.78	7.33
S. Bernardino	SBE	1638	Pass	46.53	14.20
Zermatt	ZER	1638	Hillside	46.57	14.08
Cimetta	CIM	1661	Summit	15.97	2.28
La Dôle	DOL	1669	Summit	29.58	7.43
Samedan	SAM	1708	Valley floor	121.08	85.64
Segl-Maria	SIA	1804	Valley floor	94.00	52.45
Arosa	ARO	1878	Hillside	43.35	14.08
Le Moléson	MLS	1974	Summit	41.00	12.17
Grimsel Hospiz	GRH	1980	Valley floor	58.65	20.58
Pilatus	PIL	2106	Summit	55.00	17.76
Passo del Bernina	BEH	2260	Pass	92.79	41.90
Gütsch, Andermatt	GUE	2283	Hillside	77.23	30.18

7.3 Annexe 1.C : carte de l'usage des sols en Suisse

Data source: Swiss Federal Statistical Office, 2007



Map of forests and crop areas in Switzerland

7.4 Annexe 1.D : description des simulations climatiques utilisées (scénarios RCP2.6 et RCP8.5)

Projected temperature deviations at the end of the century (2070-2099) relative to the reference period (1981-2010). Simulations used are DMI-HIRHAM_ECEARTH_EUR11_RCP26 and CLMCOM-CCLM4_ECEARTH_EUR11_RCP85, at the 67 meteorological stations listed in Appendix 1.B. Values for all simulations come from Croci-Maspoli et al. (2018). Multi-model median is indicated with ensemble range in brackets.

	Deviation in annual mean temperature (°C)	Deviation in winter mean temperature (°C)
RCP2.6 - simulation used	0.75	0.82
RCP2.6 - all simulations	1.2 (0.6-1.9)	1.3 (0.5-2.1)
RCP8.5 - simulation used	3.75	3.76
RCP8.5 - all simulations	4.4 (3.3-5.4)	3.8 (3.1-5.3)

7.5 Annexe 2.A : nombre de stations par classe d'altitude

Number of meteorological stations by elevation range.

Elevation range (m a.s.l.)	Count
<500, southern side of the Alps	4
<500	21
500–800	13
800–1100	6
1100–1400	7
1400–1700	8
>1700	8
Total	67

7.6 Annexe 2.B : nombre moyen de growing degree days (tb=10°C) par station entre 1980 et 2021

Mean number of growing degree days per year (GDD) for a base development temperature (tb) of 10°C during the period 1980–2021 at the 67 meteorological stations located across Switzerland.

Station	Code	Elevation (m a.s.l.)	GDD, tb = 10°C (1980–2021)
Magadino / Cadenazzo	MAG	203	1567.52
Lugano	LUG	273	1729.82
Basel / Binningen	BAS	316	1317.82
Stabio	SBO	353	1483.66
Locarno / Monti	OTL	366	1732.28
Aigle	AIG	381	1166.82
Genève / Cointrin	GVE	410	1320.11
Hallau	HLL	419	1143.93
Wynau	WYN	422	1101.87
Zürich / Kloten	KLO	426	1101.69
Altdorf	ALT	438	1154.56
Schaffhausen	SHA	438	1167.24
Delémont	DEM	439	1144.18
Güttingen	GUT	440	1108.94
Zürich / Affoltern	REH	443	1114.29
Luzern	LUZ	454	1195.55
Nyon / Changins	CGI	455	1244.52
Pully	PUY	455	1388.90
Vaduz	VAD	457	1282.99
Sion	SIO	482	1356.88
Koppigen	KOP	485	1105.00
Neuchâtel	NEU	485	1294.84
Wädenswil	WAE	485	1181.64
Payerne	PAY	490	1106.46
Bad Ragaz	RAG	496	1298.73
Glarus	GLA	516	1050.48
Aadorf / Tänikon	TAE	539	969.53
Bern / Zollikofen	BER	552	1058.43
Zürich / Fluntern	SMA	555	1156.35
Chur	CHU	556	1235.64
Interlaken	INT	577	1059.32
Fahy	FAH	596	988.75
Rünenberg	RUE	611	1065.64
Ebnat-Kappel	EBK	623	890.00
Visp	VIS	639	1174.84
Salen-Reutenen	HAI	718	888.68
Langnau i.E.	LAG	743	900.73

St. Gallen	STG	775	905.44
Einsiedeln	EIN	910	669.50
Elm	ELM	957	717.99
La Chaux-de-Fonds	CDF	1017	572.93
Château-d'Oex	CHD	1028	731.63
Engelberg	ENG	1035	639.20
Poschiavo / Robbia	ROB	1078	670.83
Chaumont	CHM	1136	611.74
Disentis	DIS	1197	683.54
Bullet / La Frétaz	FRE	1205	507.77
Scuol	SCU	1303	642.85
Adelboden	ABO	1322	531.43
Ulrichen	ULR	1345	419.12
Sta. Maria, Val Müstair	SMM	1386	596.21
Napf	NAP	1403	464.98
Davos	DAV	1594	306.67
Chasseral	CHA	1599	283.27
Grächen	GRC	1605	568.29
S. Bernardino	SBE	1638	288.99
Zermatt	ZER	1638	400.48
Cimetta	CIM	1661	416.42
La Dôle	DOL	1669	303.52
Samedan	SAM	1708	191.02
Segl-Maria	SIA	1804	185.17
Arosa	ARO	1878	289.67
Le Moléson	MLS	1974	194.59
Grimsel Hospiz	GRH	1980	153.75
Pilatus	PIL	2106	135.23
Passo del Bernina	BEH	2260	125.07
Gütsch, Andermatt	GUE	2283	95.88