

Les Cynipidae des chênes (Hymenoptera) collectés dans la chaîne montagneuse de Khmir (Tunisie) et mise à jour des connaissances sur les Cynipini tunisiens

Juli Pujade-Villar

Universitat de Barcelona. Facultat de Biologia. Departament de Biologia Animal
Avda. Diagonal, 645. E-08028 Barcelona
jpujade@ub.edu

Mabrouk Grami, Zeineb Ben Mlik,
Sofiane Mnara, Mohamed-Lahbib Ben Jamâa
Institut National de Recherches en Génie Rural, Eaux et Forêts
BP 10. Ariana 2080. Tunisie
benjamaa.lahbib@iresa.agrinet.tn | grami.mabrouk@gmail.com
zeinebbenmlik@hotmail.fr | mnara.sofiane@iresa.agrinet.tn



Manuscrit rebut el desembre de 2010

Résumé

Dans la présente étude réalisée dans le massif forestier de Khmir (aussi connu sous le nom de Kroumirie), on note les espèces galloises Cynipidae récoltées sur *Quercus suber*, *Q. faginea* et *Q. coccifera*. Au total, 20 espèces ont été trouvées dont huit sont citées pour la première fois de Tunisie : *Andricus burgundus*, *A. curvator*, *A. quercusradicis*, *Cynips disticha*, *C. quercus*, *Neuroterus anthracinus*, *Plagiotrochus coriaceus* et *P. gallaeramulorum*. La liste complète des Cynipini présents en Tunisie comprend 24 espèces. La mise à jour des connaissances sur ce groupe d'hyménoptères associés au genre sur *Quercus* a révélé que la présence d'*Andricus infectorius* (Hartig, 1843) citée depuis longtemps par les auteurs reste à discuter.

Mots clé : Khmir ; Tunisie ; Galles ; Cynipidae ; Inventaire ; Mise à jour.

Resum. Els Cynipidae dels roures (Hymenoptera) de la cordillera de Khmir (Tunísia) i posada al dia del coneixement dels Cynipini a Tunísia

En aquest estudi en el bosc de Khmir (també conegut pel Kroumirie), s'esmenten les espècies de cinípids cecidògens col·lectats en *Quercus suber*, *Q. faginea* i *Q. coccifera*. Un total de 20 espècies han estat trobades, vuit dels quals són esmentades per primera vegada a Tunísia: *Andricus burgundus*, *A. curvator*, *A. quercusradicis*, *Cynips disticha*, *C. quercus*, *Neuroterus anthracinus*, *Plagiotrochus coriaceus* i *P. gallaeramulorum*. La llista completa dels Cynipini presents a Tunísia contempla 24 espècies. La posada al dia del coneixement actualitzat d'aquest grup d'himenòpters sobre *Quercus* revela que la presència d'*Andricus infectorius* (Hartig, 1843), espècie esmentada des d'antic, necessita ser revisada.

Paraules clau: Khmir; Tunísia; Gales; Cynipidae; Inventari; Posada al dia.

Abstract. *The oak gall-wasps (Hymenoptera: Cynipidae) found in the Khmir mountain range (Tunisia) and update of the knowledge of Tunisian Cynipini*

In this study in the forest of Khmir (also known by the Kroumiri) we note the gall-wasps on *Quercus suber*, *Q. faginea* et *Q. coccifera*. Twenty species were found of which eight are mentioned for the first time in Tunisia: *Andricus burgundus*, *A. curvator*, *A. quercusradicans*, *Cynips disticha*, *C. quercus*, *Neuroterus anthracinus*, *Plagiotrochus coriaceus* and *P. gallaeramulorum*. The complete list of Cynipini present in Tunisia has 24 species. The updated knowledge of this group of Hymenoptera on *Quercus* showed that the presence of *Andricus infectorius* (Hartig, 1843) has long been cited by the authors remains to be discussed.

Key words: Khmir; Tunisia; Galls; Cynipidae; Inventory; Update.

Introduction

Les Cynipidae, sont des Hyménoptères, appartenant à la super-famille des Cynipoidea, et regroupant des espèces galligènes sur différents hôtes. Les galles sont des structures anormales déformantes des végétaux pouvant affecter aussi bien les feuilles, que les pédoncules, les bourgeons ou les chatons mais aussi les rameaux, les racines, les radicelles et les fruits. Les plantes-hôtes choisies ainsi que les organes sont souvent spécifiques.

On connaît 5 tribus de Cynipidae se rencontrant dans l'Ouest Paléarctique : les Aylacini (qui font des galles sur les plantes herbacées et sur le genre *Rubus*), les Diplolepidini (qui induisent des galles sur le genre *Rosa*), les Pediaspidini (responsable des galles sur le genre *Acer*), les Cynipini (principaux galligènes sur le genre *Quercus*) et les Synergini (qui sont inquilines des galles formées par les Diplolepidini ou Cynipini).

Comme pour la plupart des pays d'Afrique du Nord, les Cynipidae de Tunisie, ont été peu étudiés jusqu'à présent. Les premières contributions à la connaissance faunistique de cette famille ont été réalisées à la fin du XIX^{ème} siècle (Seurat, 1900 ; Houard, 1911). Houard (1908 ; 1922) a mentionné par erreur que Marchal (1897) avait cité plusieurs espèces de Tunisie. En fait aucune des espèces de Cynipides galicoles mentionnées par Marchal n'ont été collectées en Tunisie, et toutes proviennent, en fait d'Algérie (Marchal, 1897 : 14). Au début du siècle suivant, le précieux travail de Houard rassemble l'ensemble des données publiées jusqu'alors de Tunisie, et donne également des indications inédites sur de nombreuses espèces, y compris celles des autres pays de l'Afrique du Nord (Houard, 1908, 1912, 1913, 1914 ; 1922). Depuis lors et à notre connaissance, aucune publication n'est parue sur les Cynipides tunisiens. Seules des galles de Cynipini et de Synergini ont été mentionnées de Tunisie.

Les cycles de vie des Cynipini sont complexes (Pujade-Villar *et al.*, 2001) et ils sont caractérisés par l'alternance d'une génération bisexuée (formée d'individus mâles et femelles) et d'une génération asexuée ou agamique (constituée exclusivement de femelles). Chaque génération induit, dans la plupart des cas, et à deux périodes différentes de l'année des galles morphologiquement différentes. Chaque forme de galle correspond ainsi à une génération déterminée. Elles peuvent se

retrouver sur des plantes appartenant à la même section végétale (hétérogonie) ou à des sections différentes (hétéroécie).

Les Synergini ont perdu la capacité de produire des galles. Ils vivent obligatoirement dans les galles des Cynipides formées sur *Rosa* ou sur *Quercus*. Quelques espèces de Synergini ont la capacité de modifier les galles des espèces galligènes hôtes et peuvent parfois les modifier fortement, mais en aucun cas, elles ne peuvent pas initier la formation de la galle.

En Tunisie, on rencontre cinq espèces de chênes : *Quercus suber* L. (chêne liège), *Q. coccifera* L. (chêne kermès), *Q. ilex* L. (chêne vert), *Q. canariensis* Willd., *Q. faginea* Lam., et aussi nous trouvons *Q. afares* Pomel, une espèce de chêne endémique de l'Algérie et la Tunisie, d'ancient origine hybride (*Q. suber* × *Q. canariensis*) selon Mir *et al.* (2006), mais maintenant probablement stabilisé comme une espèce distincte (Mir *et al.* (2006)). Le chêne zeen en particulier, avec feuilles non persistants, apparaît en deux formes ou des espèces : *Q. faginea* subsp. *broteroi* (Cout.) A.Camus (= *Q. faginea* subsp. *tlemcenensis* (A.DC) Trab), et *Q. canariensis* Willd. (= *Q. faginea* subsp. *mirbekii* (Durrieu)).

Dans la présente étude, nous établissons la liste des Cynipides galicoles connue de Tunisie selon la bibliographie et nous la complétons par nos collectes réalisées sur quelques espèces de *Quercus* dans le Massif de Khmir principalement. En conclusion, une mise à jour des connaissances de ce groupe d'hyménoptères en Tunisie est réalisée, proposant des données encore inédites obtenues dans la zone d'étude.

Zone d'étude

Notre travail a été réalisé dans la région de Kroumirie-Mogods qui est constituée par une bande étroite occupant presque toute la partie septentrionale (fig. 1). Cette région est délimitée au Nord par la mer Méditerranée et au Sud par une ligne partant de la frontière algérienne au niveau du Bec de Canard jusqu'à Bizerte.

C'est zone est la principale région forestière de Tunisie. Le relief y est accidenté et les altitudes varient de 1.203 m (Jebel Ghorra à la frontière avec l'Algérie) à 400 m dans la partie orientale. Les pluies y sont abondantes, en moyenne 800 mm par an (1500 mm à Aïn Draham). La période estivale est sèche et longue les arbres souffrent énormément de cette longue sécheresse. La température moyenne annuelle décroît avec l'altitude 18 °C à Tabarka sur la côte et 15 °C à Aïn Draham à 720 m d'altitude. Les températures maximales absolues de 47 °C à Tabarka, 43 °C à Aïn Draham et 49 °C à El Feija sont toutes enregistrées au cours du mois d'Août. Cette zone est caractérisée par une sécheresse estivale extrêmement forte (plus longue pour la partie côtière) contrastant avec une pluviométrie hivernale très importante. Cette sécheresse estivale est encore plus accusée au niveau de la mer et s'étale sur une période plus longue (Selmi, 1985). La région de Kroumirie-Mogods correspond à l'étage bioclimatique humide et sub-humide. Ces forêts couvrent environ 97000 ha (Selmi, 2006) et elles sont dominées par le chêne-liège et le chêne zeen.

Matériel et méthodes

Les galles de Cynipini ne présentent aucune difficulté particulière de récolte sur l'arbre. Nous avons seulement exploré et observé attentivement les arbres afin d'y détecter et de récolter de nombreuses galles aux formes et tailles différentes. Tous les échantillons ont été placés dans des sachets en plastique, sans mélanger les galles récoltées sur les différents arbres-hôtes et celles ramassées au sol. Sur chaque sachet, nous avons noté tous les renseignements nécessaires (date de prélèvement, localité et espèce-hôte). Au laboratoire, les galles ont été triées par espèces et disposées dans des compartiments aérés en attendant l'émergence des Cynipides adultes. Les différents échantillons, constitués de galles, de fruits et de rameaux feuillés, ont été récoltés sur le tiers inférieur du houppier de l'arbre.

Nos prospections ont été réalisées dans différentes forêts de chênes (*Q. suber*, *Q. canariensis*, *Q. faginea*, *Q. coccifera*, *Q. afares*) localisées principalement dans cette zone du Nord-Ouest de la Tunisie (figure 1 ; tableau 1).

Les récoltes des galles ont été effectuées, sur toutes les espèces de chênes à l'exception de *Q. canariensis*, durant l'année 2009 en deux périodes la première printanière (février-mars) et la deuxième automnale (octobre).

La détermination de toutes les espèces galligènes est néanmoins possible en absence d'adultes de Cynipidae. Chaque espèces formant des galles plus ou moins caractéristiques et en général spécifiques de chaque espèce de plante-hôte.

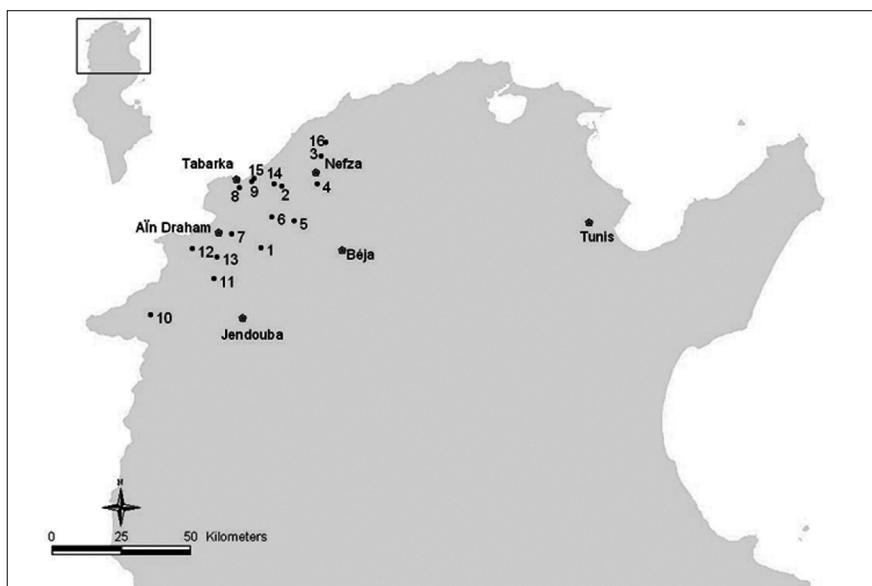


Figure 1. Localisations des forêts dans lesquelles les galles ont été récoltées sur les différentes espèces de chênes (voir la signification des numéros dans le tableau 1).

Tableau 1. Caractéristiques des forêts dans lesquelles les espèces galicoles ont été trouvées sur différentes espèces de chênes

N°	Lieu de récolte	Subdivision forestière	Altitude	Latitude	Longitude	Espèce de chênes
1	Aïn Ezzana	Ain Draham	924	36°43'55"	8°51'58"	<i>Q. suber</i> , <i>Q. canariensis</i> , <i>Q. faginea</i> , <i>Q. afares</i>
2	Khroufa	Nefza	361	36°56'51"	8°56'37"	<i>Q. suber</i>
3	Bellif	Nefza	91	37°01'59"	9°05'25"	<i>Q. suber</i>
4	Tababa	Nefza	249	36°52'54"	9°05'52"	<i>Q. suber</i>
5	El Jouza	Nefza	543	36°50'17"	8°59'41"	<i>Q. suber</i>
6	Aïn Snoussi	Tabarka	604	36°48'37"	8°54'04"	<i>Q. suber</i>
7	Majen Essaf	Ain Draham	548	36°46'42"	8°47'10"	<i>Q. suber</i>
8	Sleimia	Tabarka	97	36°53'52"	8°46'53"	<i>Q. suber</i>
9	Bouterfes	Tabarka	46	36°57'25"	8°51'59"	<i>Q. suber</i>
10	El Feija	Ghar Dimaou	763	36°30'12"	8°18'41"	<i>Q. suber</i>
11	El Gonna	Fernana	438	36°41'45"	8°37'19"	<i>Q. suber</i>
12	Adissa	Ain Draham	454	36°44'51"	8°36'47"	<i>Q. suber</i>
13	Aïn El Beya	Fernana	247	36°38'48"	8°40'12"	<i>Q. suber</i>
14	Ghomd Zeen	Nefza	546	36°56'51"	8°56'37"	<i>Q. canariensis</i> , <i>Q. faginea</i>
15	Aïn Sobh	Nefza	138	36°58'17"	8°56'23"	<i>Q. coccifera</i>
16	El Amria	Sejnane	152	37°06'07"	9°16'09"	<i>Q. coccifera</i>

Résultats

L'inventaire qui suit est établi suivant l'ordre alphabétique des genres et des espèces trouvées (tableau 2). Les caractéristiques des forêts dans lesquelles les espèces ont été collectées sont colligées dans le tableau 1.

Andricus burgundus Giraud, 1859

Espèce connue seulement par sa forme sexuée (fig. 2a). Cette espèce est citée pour la première fois de Tunisie (tableau 3). Les galles sont petites et se rencontrent avec un nombre variable sur les bourgeons floraux du chêne-liège. Nous avons récolté un

Tableau 2. Résumé des espèces collectées et leurs forêts. A: El Amria, B: Resv. Nat Khouufa (Nefza, Beja), C: Ghomd Zeen (Khoufa), D: Forêt Ain-Draham (Ain Zana) et E: Forêt Zouarâa (Ain Sobih). 1: Q. suber, 2: Q. faginea, 3: Q. afares et 4: Q. coccifera. La situation des forêts est mentionnée sur la figure 1

Espèces collectées	Génération	Hôte et forêt
<i>Andricus burgundus</i> Giraud, 1859	sex	1B
<i>Andricus coriarius</i> (Hartig, 1843)	agam	2C, 2D
<i>Andricus curvator</i> Hartig, 1840	sex	2B
<i>Andricus grossulariae</i> Giraud, 1859	sex	1B, 1D
	agam	2C, 2D
<i>Andricus hispanicus</i> (Hartig, 1856)	sex	1B, 1D
	agam	2B, 2C
<i>Andricus inflator</i> Hartig, 1840	sex	2C, 2D
<i>Andricus pictus</i> (Hartig, 1856)	agam	2C
<i>Andricus quercusradicis</i> (Fabricius, 1798)	sex	2C
<i>Cynips disticha</i> Hartig, 1840	agam	2C, 2D
<i>Cynips quercus</i> (Fourcroy, 1785)	agam	2C, 2D
<i>Neuroterus albipes</i> (Schenck, 1863)	sex	2C, 2D
	agam	2C
<i>Neuroterus anthracinus</i> (Curtis, 1838)	sex	2C
	agam	2C, 3D
<i>Neuroterus minutulus</i> Giraud, 1859	sex	1B, 1D, 3D
<i>Neuroterus quercusbaccarum</i> (Linnaeus, 1758)	agam	2C, 2D
<i>Neuroterus saliens</i> (Kollar, 1857)	agam	1B, 3D
<i>Plagiotrochus amenti</i> Kieffer, 1901	sex	1D
	agam	1D
<i>Plagiotrochus coriaceus</i> (Mayr, 1882)	agam	4E
<i>Plagiotrochus quercusilicis</i> (Fabricius, 1798)	sex	4A
<i>Plagiotrochus gallaeramulorum</i> (B. de Fonsc., 1832)	agam	4E
<i>Synophrus olivieri</i> Kieffer, 1898	–	1B, 1D, 3D

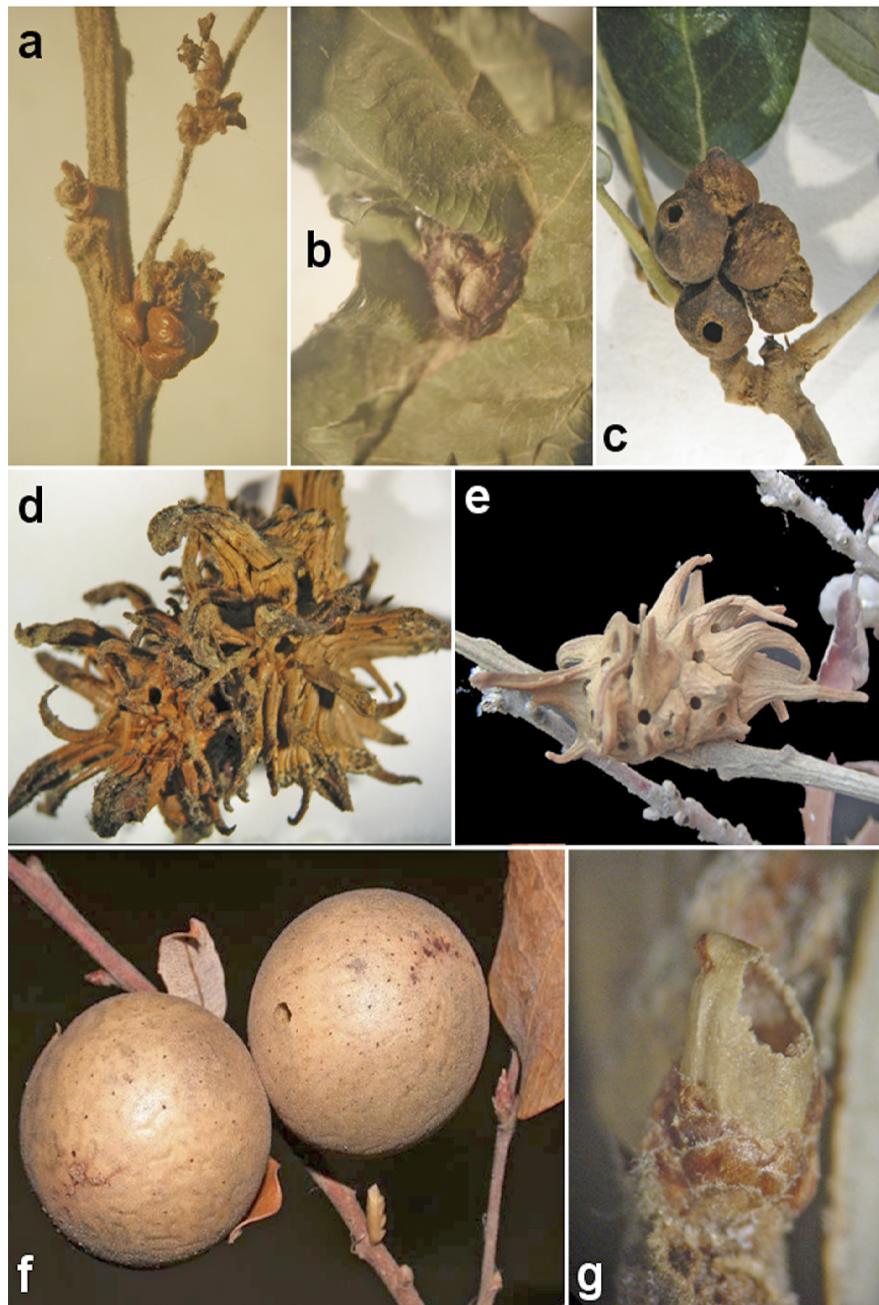


Figure 2. Différentes galles récoltées ; **a:** *Andricus burgundus*, **b:** *A. curvator*, **c:** *A. grossulariae* sex, **d:** idem asex, **e:** *A. coriarius*, **f:** *A. hispanicus* asex, **g:** idem sex.

adulte mâle dans la Réserve Naturelle de Khroufa (Nefza, Beja), en mélange avec des galles de *Synophrus olivieri*.

***Andricus coriarius* (Hartig, 1843)**

Espèce connue seulement par sa forme agame. Elle a déjà été citée de Tunisie (tableau 3). D'après Seurat (1900), cette galle serait plus abondante sur chêne zeen en Tunisie, mais nos observations ne confirment pas cette observation. Les galles sont multiloculaires et ornées de grosses cornes. Elles sont formées à partir des bourgeons du chêne zeen (fig. 2e). Les galles ont été récoltées à Ghomd Zeen (Khoufa) et à Ain Ezzana (Ain-Draham). Espèce relativement abondante.

***Andricus curvator* Hartig, 1840**

Espèce au cycle hétérogonique, les galles de la forme sexuée sont induites sur les feuilles et celles de la forme agamique sur les bourgeons du chêne zeen. Cette espèce est citée pour la première fois de Tunisie (tableau 3). Très peu de galles de la génération sexuée ont été récoltées (fig. 2b) dans la Réserve Naturelle de Khroufa (Nefza, Beja). L'espèce est peu abondante.

***Andricus grossulariae* Giraud, 1859**

Espèce hétéroecique formant des galles de la génération sexuée sur les chatons du chêne liège (fig. 2c), et celles de la forme agame dans les bourgeons de chêne zeen (fig. 2d). L'espèce est citée de Tunisie, par ses deux formes alternantes (tableau 3). Dans notre cas nous avons aussi trouvé les galles des deux générations ; la forme sexuée est signalée dans la Réserve Naturelle de Khroufa (Nefza, Beja) et dans la forêt de Ain Ezzana (Ain-Draham), par contre, la forme agame est observée dans les forêts de Ghomd Zeen (Khoufa) et de Ain Ezzana (Ain-Draham). La forme sexuée de cette espèce est très abondante.

***Andricus hispanicus* (Hartig, 1856)**

Espèce hétéroecique produisant des galles de la forme sexuée dans les bourgeons du chêne liège et celles de la forme agame dans les bourgeons de chêne zeen. Elle était connue de Tunisie par sa forme agame seulement (tableau 3), mais nous avons collecté des galles des deux générations (fig. 2f, g). Cette espèce était préalablement citée sous le nom d'*Andricus kollaris* (Hartig, 1843), mais comme *Q. cerris* n'existe pas dans la région, elle est ici dénommée *A. hispanicus*. Ces deux espèces sont jumelles (Pujade-Villar, 1992 ; Stone *et al.*, 2001 ; Pujade-Villar *et al.*, 2003 ; Pujade-Villar, 2010). C'est une espèce localement très abondante.

Tableau 3. Espèces de Cynipini déterminées à nos jours en Tunisie, en caractère gras les nouvelles citations pour la Tunisie. On indique l'auteur qui l'a cité pour la première fois, le taxon comme il a été cité quand il ne correspond pas au nom actuel et la génération alternante trouvée selon la bibliographie. Le * signifie: mentionnée dans cette étude

Cynipini	Gen.	Taxon cité	Auteur de la citation
<i>Andricus burgundus</i> Giraud, 1859	S*		Dans cette étude
<i>Andricus coriarius</i> (Hartig, 1843)	A*	<i>Cynips coriaria</i> Hartig, 1843	Seurat, 1900 : 7
<i>Andricus crispator</i> Tschek, 1871	S	<i>Andricus buyssoni</i> Kieffer, 1901	Kieffer, 1901 : 556 (<i>Q. ilex</i>)
		<i>Andrcus adleri</i> Mayr, 1880	Seurat, 1900 : 6 (<i>Q. suber</i>)
<i>Andricus curvator</i> Hartig, 1840	S*		Dans cette étude
	A		
<i>Andricus grossulariae</i> Giraud, 1859	S*	<i>Andricus grossulariae</i> Giraud	Seurat, 1900 : 6
	A*	<i>Andricus panteli</i> Wachtl, 1879 (= <i>Cynips panteli</i> Kieffer var <i>fructuum</i> Trotter)	Houard, 1911 : 171
<i>Andricus hispanicus</i> (Hartig, 1856)	S*		Dans cette étude
	A*	<i>Cynips kollaris</i> Hartig, 1843	Seurat, 1900 : 7
<i>Andricus inflator</i> Hartig, 1840	S*	<i>Andricus inflator</i> Hartig, 1840	Houard, 1911 : 172
	A		
<i>Andricus pictus</i> (Hartig, 1856)	A *	<i>Cynips panteli</i> Tavares, 1902	Houard (1911: 171)
<i>Andricus quercusradicis</i> (Fabricius, 1798)	S*		Dans cette étude
	A		
<i>Andricus quercustozae</i> (Bosc, 1792)	A*	<i>Cynips quercustozae</i> Bosc, 1792	Darboux & Houard (1901: 310)
<i>Cynips disticha</i> Hartig, 1840	S		
	A*		Dans cette étude
<i>Cynips divisa</i> Hartig, 1840	S		
	A*	<i>Diplolepis divisa</i> (Hartig, 1840)	Houard, 1911: 172

Tableau 3 (Suite). Espèces de Cynipini déterminées à nos jours en Tunisie, en caractère gras les nouvelles citations pour la Tunisie. On indique l'auteur qui l'a cité pour la première fois, le taxon comme il a été cité quand il ne correspond pas au nom actuel et la génération alternante trouvée selon la bibliographie. Le * signifie: mentionnée dans cette étude

Cynipini	Gen.	Taxon cité	Auteur de la citation
<i>Cynips quercus</i> (Fourcroy, 1785)	S		
	A*		Dans cette étude
<i>Neuroterus albipes</i> (Schenck, 1863)	S	<i>Neuroterus albipes</i> (Schenck)	Houard, 1911: 172
	A*		Dans cette étude
<i>Neuroterus anthracinus</i> (Curtis, 1838)	S*		Dans cette étude
	A*		Dans cette étude
<i>Neuroterus minutulus</i> Giraud, 1859	S*		Pujade-Villar et al., 2010a
<i>Neuroterus quercusbaccarum</i> (Linnaeus, 1758)	S*	<i>Neuroterus quercusbaccarum</i> (Linnaeus)	Houard, 1911: 172
	A*		Dans cette étude
<i>Neuroterus saliens</i> (Kollar, 1857)	S	<i>Spathegaster glandiflornnis</i> Giraud, 1859	Seurat, 1900 : 7
	A	<i>Neuroterus saltans</i> Guraud, 1859	Houard, 1911: 173
<i>Plagiotrochus amenti</i> Kieffer, 1901	S		
	A		Pujade-Villar et al., 2010b
<i>Plagiotrochus coriaceus</i> (Mayr, 1882)	A*		Dans cette étude
<i>Plagiotrochus gallaeramulorum</i> (Boyer de Fonscolombe, 1832)	A*		Dans cette étude
<i>Plagiotrochus quercusilicis</i> (Fabricius, 1798)	S*	<i>Plagiotrochus quercusilicis</i> (Fabricius)	Houard (1911 : 48)
Synergini	Gen.	Taxon cité	Auteur de la citation
<i>Synophrus hispanicus</i> Pujade-Villar 2009		<i>Synophrus politus</i> Hartig, 1843	Seurat, 1900 : 7
<i>Synophrus olivieri</i> Kieffer, 1898	*		Pujade-Villar et al., 2010c

***Andricus inflator* Hartig, 1840**

Espèce au cycle hétérogonique induisant des galles de la forme sexuée dans les apex des tiges et celles de la forme agame dans les bourgeons du chêne zeen. Cette espèce était citée sous sa forme sexuée de Tunisie (tableau 3), forme que nous avons récoltée à Ghomd Zeen (Khoufa) et dans la forêt de Ain Ezzana (Ain-Draham) (fig. 3a). Espèce localement très abondante.

***Andricus pictus* (Hartig, 1856)**

Espèce connue seulement par sa forme agame. En Tunisie, cette espèce était déjà citée (tableau 3) provoquant des galles sur les glands du chêne zeen (fig. 3b). Nous l'avons récolté en petit nombre et seulement à Ghomd Zeen (Khoufa).

***Andricus quercusradicis* (Fabricius, 1798)**

Espèce au cycle hétérogonique. Les galles de la forme sexuée se rencontrent dans les jeunes tiges et celles de la forme asexuée dans les racines des chênes zeen. L'espèce est nouvelle pour la faune de Tunisie (tableau 3). Dans notre étude, les galles récoltées proviennent exclusivement de la forme sexuée (fig. 3c). L'espèce est abondante à Ghomd Zeen (Khoufa) seule localité où nous l'avons rencontrée.

***Cynips disticha* Hartig, 1840**

C'est une espèce qui présente un cycle hétérogonique, les galles de la forme sexuée se trouvent dans les pétioles, sur la marge du limbe des feuilles ou dans les bourgeons axillaires ou terminaux de tiges du chêne zeen. Les galles de la forme agamique sont produites exclusivement sur les feuilles (fig. 3d). L'espèce était connue jusqu'à présent par sa forme agamique (tableau 3). Au cours de notre étude, les galles de cette espèce ont été trouvées uniquement sous cette forme à Ghomd Zeen (Khoufa) et à Ain Ezzana (Ain-Draham). Cette espèce est relativement abondante dans ces deux forêts.

***Cynips quercus* (Fourcroy, 1785)**

Espèce connue seulement par sa forme agame (Pujade-Villar, 2002) qui provoque des galles sur les feuilles du chêne zeen (fig. 3e). Elle est signalée d'Afrique du nord (Dalla Torre & Kieffer, 1910: 352) sans précision sur la localité exacte. Au cours de notre étude, les galles de cette espèce ont été rencontrées uniquement sous cette forme (tableau 3) à Ghomd Zeen (Khoufa) et à Ain Ezza (Ain-Draham). L'espèce est relativement abondante dans ces deux forêts.

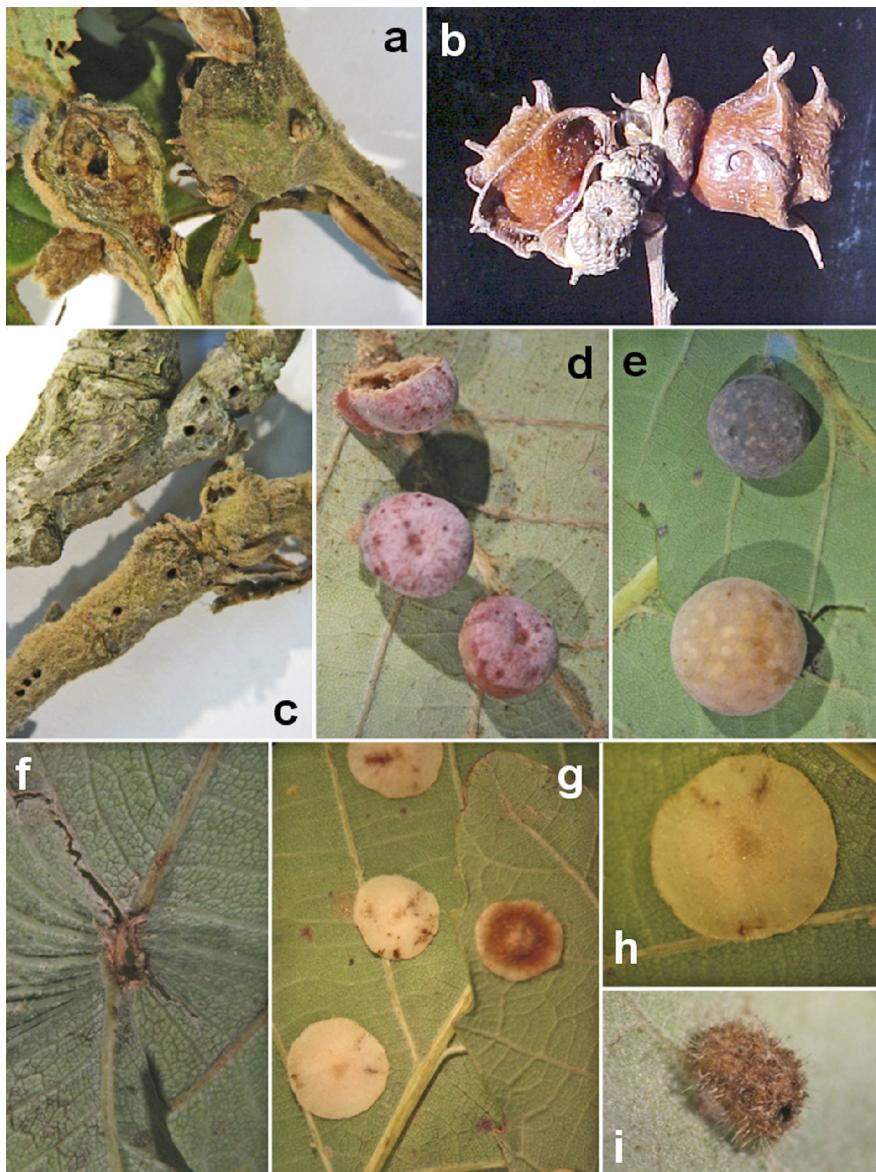


Figure 3. Différentes galles récoltées; **a:** *Andricus inflator* sex, **b:** *A. pictus*, **c:** *A. quercus-radicis* sex, **d:** *Cynips disticha* asex, **e:** *C. quercus*, **f:** *Neuroterus albipes* sex, **g-h:** idem asex, **i:** *N. minutulus*.

***Neuroterus albipes* (Schenck, 1863)**

Espèce au cycle hétérogonique induisant des galles de la forme sexuée sur le bord du limbe des feuilles et moins fréquemment dans le pédoncule ou dans la nervure intermédiaire des feuilles du chêne zeen (fig. 3f). Les galles de la forme agame sont produites par contre sur les feuilles (fig. 3g-h). Nous avons collecté les galles des deux générations (tableau 3) à Ghomd Zeen (Khoufa) et à Ain Ezzana (Ain-Draham). L'espèce est relativement abondante dans ces deux localités.

***Neuroterus anthracinus* (Curtis, 1838)**

L'espèce présente un cycle hétérogonique au cours duquel les galles de la génération sexuée se forment dans des petits bourgeons entamant leur développement (fig. 4a) et celles de la génération agame sur les feuilles du chêne zeen (fig. 4b). Les galles des deux générations ont été récoltées (tableau 3) à Ghomd Zeen (Khoufa) et celles la forme agame sur *Q. afares* à Ain Ezzana (Ain-Draham). L'espèce est relativement abondante dans la première forêt.

***Neuroterus minutulus* Giraud, 1859**

Espèce connue par la forme agame sur *Q. cerris* mais cette espèce a été récemment trouvée, en Tunisie, sur *Q. suber* et *Q. afares* (Pujade-Villar & Ben-Jamâa, 2010). Les galles se rencontrent au niveau de la partie inférieure des feuilles (fig. 3i). Dans notre zone d'étude, nous avons pu récolter des galles dans la Réserve Naturelle de Khroufa (Nefza, Beja) et à Ain Ezzana (Ain-Draham). L'espèce est localement abondante.

***Neuroterus quercusbaccarum* (Linnaeus, 1758)**

L'espèce a un cycle hétérogonique. Les galles de la forme sexuée sont induites sur les feuilles et les chatons et celles de la forme agame sur les feuilles (fig. 4c-d), les deux sur chêne zeen. La forme sexuée était déjà connue de Tunisie (tableau 3). Espèce très abondante.

***Neuroterus saliens* (Kollar, 1857)**

Espèce déjà connue de Tunisie (tableau 3) présentant un cycle hétérogonique au cours duquel les galles de la génération sexuée se forment dans les jeunes bourgeons et sont collées à des glands déformés et celles de la génération agame dans les feuilles du chêne-liège (4e-f). Les galles de la génération agame ont été récoltées sur *Q. suber* dans la Réserve Naturelle de Khroufa (Nefza, Beja) et sur *Q. afares* dans la Réserve Naturelle de Ain Ezzana (Ain-Draham). Espèce peu abondante.

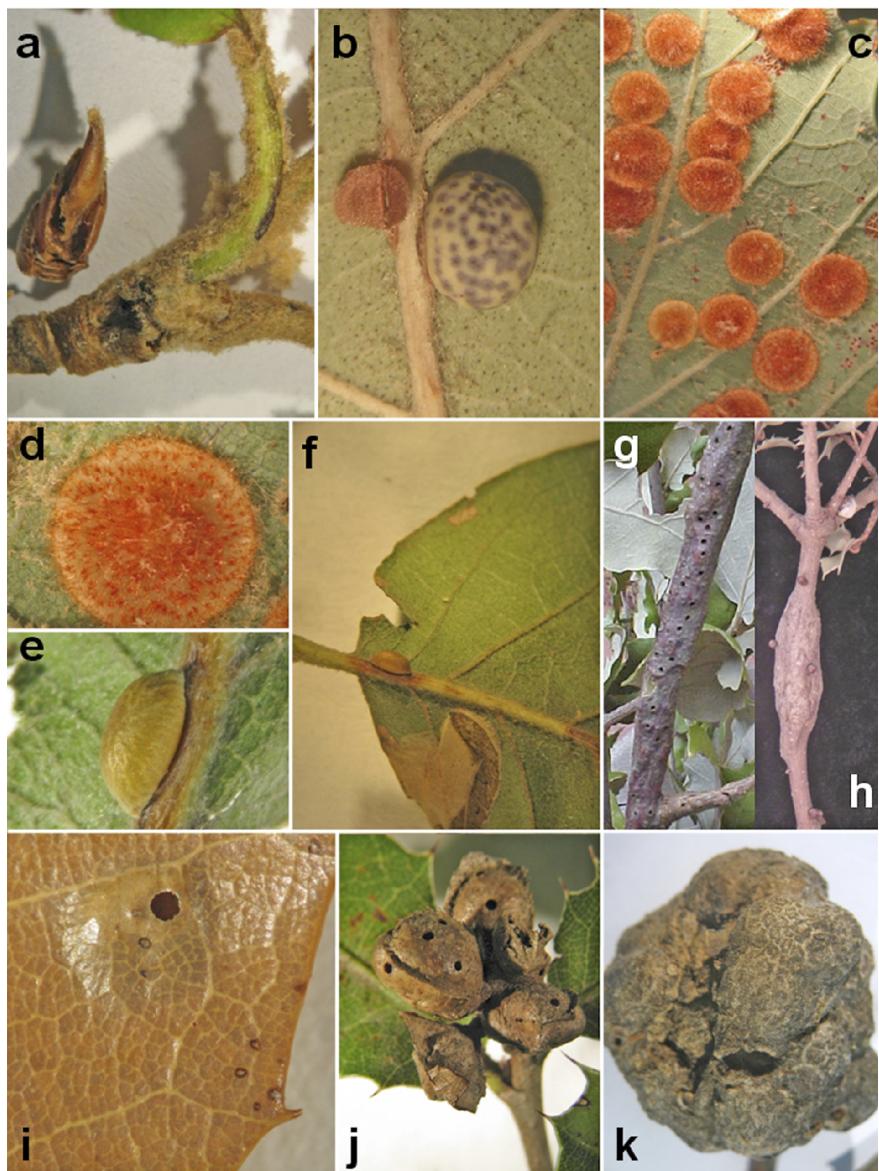


Figure 4. Différentes galles récoltées; **a:** *Neuroterus anthracinus* sex, **b:** idem asex, **c-d:** *N. quercusbaccarum* asex, **e-f:** *N. saliens* asex, **g:** *Plagiotrochus amenti* asex, **h:** *P. gallaeramulorum*, **i:** *P. coriaceus*, **j:** *P. quercusilicis*, **k:** *Synophrus olivieri*.

***Plagiotrochus amenti* Kieffer, 1901**

L'espèce a un cycle hétérogonique sur toute la zone circumméditerranéen (Pujade-Villar *et al.*, 2008 ; mais un cycle agame indéfini en Amérique où elle a été introduite (Garbín *et al.*, 2008). Les galles de la forme sexuée sont induites au niveau des jeunes branches et celles de la forme agame au niveau des branches agées de 2 ans (fig. 4g). Cette espèce se rencontre sur *Q. suber* dans toutes les forêts prospectées. Nous avons récolté la forme agame. Cette espèce est potentiellement un ravageur (Benia *et al.*, 2009 ; Pujade-Villar *et al.*, 2010a). Espèce relativement abondante, mais jusqu'à présent bien contrôlée par sa faune associée.

***Plagiotrochus coriaceus* (Mayr, 1882)**

Espèce connue par la forme agame. Les galles se trouvent sur les feuilles de *Quercus ilex* et *Q. coccifera* (fig. 4i). Pour la première fois, nous avons pu récolter des galles de cette espèce en Tunisie (tableau 3) sur *Q. coccifera* dans la Forêt de Zouarâa (Ain Sobh). L'espèce est peu abondante.

***Plagiotrochus gallaeramulorum* (Boyer de Fonscolombe, 1832)**

Espèce connue par la forme asexuée. Les galles se rencontrent sur les branches de *Quercus ilex* et *Q. coccifera* (fig. 4h). Dans notre zone d'étude, nous avons pu récolter des galles sur *Q. coccifera* dans la forêt de Zouarâa (Ain Sobh). Ceci représente une première citation pour la Tunisie (tableau 3). L'espèce est rare.

***Plagiotrochus quercusilicis* (Fabricius, 1798)**

Espèce connue par la forme sexuée, citée en Tunisie (tableau 3). Les galles se rencontrent sur les feuilles de *Quercus ilex* et de *Q. coccifera* (fig. 4j). Dans notre zone d'étude, nous avons pu récolter des galles sur *Q. coccifera* à El Amria. L'espèce est très abondante.

***Synophrus olivieri* Kieffer, 1898**

Espèce inquiline capable de modifier les galles de son hôte sur le chêne-liège. La galle finale de *S. olivieri* est pluriloculaire (fig. 4k). Espèce récemment citée de Tunisie (Pujade-Villar *et al.*, 2010b). Espèce abondante, trouvée sur *Q. suber* dans toutes les forêts visitées.

Discussion et conclusions

Les deux volumes monographiques sur les zoocécidies des plantes du bassin de la Méditerranée (Houard, 1908 ; 1913) et la monographie des zoocécidies d'Afrique, d'Asie et de l'Océanie (Houard, 1922) sont des ouvrages de référence que nous sommes obligés de consulter pour reconnaître les galles présentes au Nord de

l'Afrique. Cependant, nous avons observé quelques anomalies qu'il nous faut commenter. Tout d'abord, selon Houard (1908 : 314 et 1922 : 134, respectivement) les espèces *Andricus quercustozae* (Bosc, 1792) et *Cynips divisa* Hartig, 1840 sont déjà mentionnées par Marshal (1897). Toutefois, la première espèce a été mentionnée pour la première fois en Tunisie par Darboux & Houard (1901 : 310) selon l'indication de Houard (1912 : 43) à partir d'un matériel collecté par Seurat et déposé au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, alors que *Cynips divisa* est citée pour la première fois par Houard (1911 : 172) après des collectes faites par lui-même les années précédentes.

D'autre part, nous pensons qu'*Andricus infectorius* (Hartig, 1843) (= *Cynips gallaeinctoriae* (Olivier, 1791)), ne peut pas être présente en Tunisie. Bien qu'elle ait été mentionnée par Houard (1922 : 135), cette identification doit être erronée et, selon nous, confondue avec *Andricus hispanicus*.

Les travaux et les études spécifiques de Houard (1911 ; 1912) ont été utilisées pour signaler les espèces déjà citées de Tunisie (tableau 3). Au total 13 espèces valides ont été mentionnées par ces études. Dans ce travail, onze espèces sont ici citées pour la première fois de Tunisie (tableau 3) : *Andricus burgundus*, *A. curvator*, *A. quercusradicis*, *Cynips disticha*, *C. quercus*, *Neuroterus anthracinus*, *N. minutulus*, *Plagiotrochus amenti*, *P. coriaceus*, *P. gallaeamulorum* et *Synophrus olivieri*. Par conséquent le nombre d'espèces de Cynipides présentes en Tunisie sur *Quercus* est actuellement de 24.

Toutefois, quelques espèces méritent discussion : *Andricus inflator*, *Cynips divisa*, *Neuroterus minutulus*, *Plagiotrochus amenti*, *Synophrus hispanicus* Pujade-Villar, 2009 et *S. olivieri*. La présence d'*A. inflator* et l'absence d'*A. pseudo-inflator* Tavares, 1901 en Tunisie contraste avec la présence d'*A. pseudo-inflator* et l'absence d'*A. inflator* en Algérie (Pujade-Villar *et al.*, 2010c). Les deux espèces sont proches morphologiquement, mais les galles de la forme sexuée diffèrent par leur taille ; toutefois, cela n'exclut pas la possibilité de variations géographiques d'une même espèce. D'autre part, *Cynips divisa* Hartig, 1840 a été mentionné par Houard 1911 de la même forêt où nous avons récolté abondamment des galles de *C. disticha* et *C. quercus*. Quelques-unes de ces galles sont très semblables à *C. divisa*, et nous pensons qu'il est nécessaire de confirmer la citation de *C. divisa* de Tunisie par de nouvelles récoltes, car un risque d'erreur d'identification existe. En ce qui concerne *Neuroterus minutulus*, sa collecte est très intéressante (Pujade-Villar & Ben-Jamâa, 2010) car nous avons collecté cette espèce pour la première fois sur *Q. suber* et sur *Q. afares*. Par ailleurs, *Plagiotrochus amenti* est une espèce potentiellement ravageuse, elle a été citée récemment d'Afrique du Nord (Benia *et al.*, 2009 ; Pujade-Villar *et al.*, 2010a) et est très commune dans les forêts de chêne-liège de Tunisie mais est bien contrôlée par la faune de ses parasitoïdes. *Synophrus hispanicus* (appelée *S. politus* par les auteurs) est une espèce que nous n'avons jamais récoltée, en revanche nous avons toujours collecté *S. olivieri*. L'absence de citation, dans les travaux précédents, de *S. olivieri*, espèce pourtant très abondante et régulièrement récoltée dans nos échantillons, nous laisse penser que l'identification de *S. hispanicus* est erronée.

Quelques espèces semblent étrangement absentes de Tunisie : *Andricus foecundatrix* (Hartig, 1840), *A. quercuscorticus* (Linnaeus, 1761), *A. quercusramuli* (Linnaeus, 1761), *A. sieboldi* (Hartig, 1843), *Andricus solitarius* (Fonscolombe, 1832), *Biorhiza pallida* (Olivier, 1791), *Neuroterus politus* Hartig, 1840 (= *aprinus* Giraud, 1859) et *N. numismalis* (Geoffroy in Fourcroy, 1785). Toutes ces espèces sont abondantes sur *Q. faginea* et *Q. canariensis* dans la Péninsule Ibérique (Nieves-Aldrey, 2001), alors que ces deux espèces de chênes sont présents en Tunisie. Nous pensons qu'il est fort probable que ces espèces soient aussi présentes en Tunisie mais rares, car la plupart d'entre-elles sont présentes en Algérie (Pujade-Villar *et al.*, 2010c). Les genres *Callirhytis* et *Triginaspis* et quelques espèces du genre *Plagiotrochus* sont aussi absentes de Tunisie, mais nous pensons qu'un échantillonnage plus exhaustif et plus précis permettrait de les découvrir dans un avenir proche.

Nous sommes obligés de parler aussi des problèmes d'identification des espèces de chênes présentes en Tunisie qui sont les plantes-hôtes des galles collectées. En Tunisie, il existe quatre espèces de la section « *Cerris* » (*Q. ilex*, *Q. coccifera* L., *Q. suber* L. et *Q. afares*) et deux espèces de la section « *Quercus* » (*Q. faginea* Lam. et *Q. canariensis* Willd.), selon Manos & Stanford (2001) et Manos *et al.* (2001). L'identification des espèces de la section *Quercus* n'est pas facile. Deux sous-espèces de *Q. faginea* existent en la Péninsule ibérique et l'Afrique du Nord : *Q. faginea* subsp. *faginea* et, ce compris la Tunisie, *Q. faginea* subsp. *broteroi* (Cout.) A.Camus (= *Q. lusitanica* subsp. *baetica* sensu Coutinho). Certains auteurs nord-africains, aient tendance à considérer *Q. canariensis* en tant que d'autres sous-espèce : *Q. faginea* subsp. *baetica* (Webb) Maire (= *Q. lusitanica* Lam. subsp. *baetica* (Webb)). En plus, deux sous-espèces de *Q. faginea* ont été aussi mentionnées : *Q. faginea* subsp. *mirbekii* (Durrieu) (aujourd'hui une variété, synonyme de *Q. canariensis*) et *Q. faginea* subsp. *tlemcenensis* (A.DC) Trab. (aujourd'hui un synonymie de *Q. faginea* subsp. *broteroi*). Tout cela produit beaucoup de confusion taxonomique mais ce qui est certain, c'est que *Quercus faginea* et *Q. canariensis* ne sont pas synonymes (Morales *et al.*, 2005). La Flore Ibérique dit que les *Q. faginea* africains ne correspondent pas au type, mais seulement dans le subsp. *broteroi* (Coutinho) qui a les feuilles plus grandes. En plus le nom commun de *Q. canariensis*, *Q. faginea* et quelquefois aussi de *Q. afares* est lui-même écrit de plusieurs façons : chêne zeen, chêne zen ou chêne zéen. L'hybridation de ces espèces complique encore plus la détermination des chênes nord-africains (y compris tunisiens). Pour cela ils ont été décrits hybrides de *Q. canariensis* × *Q. faginea* (= *Q. × fagineomirbeckii* Villar, = *Q. × jahandiezii* A.Camus), et de *Q. ilex* × *Q. faginea* subsp. *broteroi* (= *Q. × senneniana* A.Camus). De même *Q. suber* peut s'hybrider avec *Q. faginea*, *Q. canariensis*, *Q. ilex* (= *Q. × morisii* Borzi) et *Q. afares* (= *Q. × kabylica* Trab.). Cela signifie que l'on peut rencontrer une grande diversité de formes difficiles à interpréter. La taxonomie de *Quercus* a toujours été quelque peu problématique. En se référant, sur ce qui a été avancé, nos récoltes des galles ont été effectuées sur une seule espèce qui est, pour nous, un *Quercus* à feuilles non persistantes : *Q. faginea* subsp. *broteroi*.

Pour conclure, il est important de rappeler que nous avons collecté quelques espèces de Cynipidés sur *Q. afares*, espèce endémique d'origine hybride entre deux espèces de *Quercus* de sections différentes (Mir *et al.*, 2006) : *Q. suber* × *Q. canariensis*. Mir *et al.* (2006) soutiennent que *Q. afares* est génétiquement, morphologiquement et écologiquement différencié de ses espèces parentales, il doit donc être considéré comme une espèce hybride stabilisé. Il est vrai que nous avons récolté très peu d'espèces galligènes, mais on peut noter la présence de la forme asexuée de *Neuroterus anthracinus* et d'autres galles non déterminées d'*Andricus* sur les bourgeons (qui sont typiques des chênes de la section *Quercus*) et de galles de *Neuroterus minutulus* et de la forme agamie de *N. saliens* (typiques des chênes de la section *Cerris*). Des échantillonnages supplémentaires devraient avoir lieu sur cet espèce pour déterminer toute le cortège des Cynipides galligènes associé.

Remerciements

Nous remercions vivement notre collègue Josep Vigo (Universitat de Barcelona, Departament de Biologia Vegetal) pour ses commentaires taxonomiques sur le genre *Quercus*. Aussi à Pablo Utrilla (University of Edinburgh) pour les commentaires référents aux sections du genre *Quercus*. Et finalement, nous remercions les évaluateurs du manuscrit, parce que leur intervention a permis de corriger et d'améliorer différents aspects du travail et notre ami Jean-Yves Rasplus (INRA-Centre de Biologie et de Gestion des Populations) aussi pour l'effort dans la correction du français. Cette recherche a été soutenue par l'accord Tunisien-Espagnol bilatéral de coopération, project n° A/017545/08 de l'AECID (Agencia Española de Cooperación Internacional para el Desarrollo).

Bibliographie

- Benia, F. ; Khelil M-A. ; Pujade-Villar, J. 2009 (2008). Présence en Algérie de *Plagiotrochus amenti* (Hymenoptera, Cynipidae) : une espèce gallicole potentiellement dangereuse pour le chêne-liège (*Quercus suber* L.). Nouvelle Revue d'Entomologie (N.S.) 25 (4) : 291-296.
- Dalla Torre, K.W. ; Kieffer, J.J. 1910. Cynipidae. Das Tierreich 24. Berlin, Friedlander & Sohn, 891 pp.
- Darboux, G. ; Houard, C. 1901. Catalogue systématique des Zoocécidies de l'Europe et du Bassin méditerranéen. Bull. Sci. France Belgique, Paris, t. 34 bis, XI + 544 p., 863 fig.
- Garbín, L. ; Díaz, N.B. ; Pujade-Villar, J. 2008. Experimental study of the reproductive cycle of *Plagiotrochus amenti* Kieffer, 1901 (Hymenoptera, Cynipoidea, Cynipidae), with comments on its taxonomy. Boletín de la Asociación Española de Entomología 32 (3-4) : 341-349.
- Houard, C. 1908. Les Zoocécidies des plantes d'Europe et du Bassin de la Méditerranée. Vol. I, Paris, Hermann & Cie.
- Houard, C. 1911. Les Zoocécidies de la Tunisie. Marcellia 10: 160-184
- Houard, C. 1912. Les Zoocécidies du nord de l'Afrique. Annales de la Société Entomologique de France 81 : 1-235.
- Houard, C. 1913. Les Zoocécidies des plantes d'Europe et du Bassin de la Méditerranée. Vol. III, Paris, Hermann & Cie.

- Houard, C. 1914. Notes sur les galles des végétaux ligneux du nord de l'Afrique. Bull. Stat. Rech. Forest. Nord de l'Afrique 1 : 30-33.
- Houard, C. 1922. Les Zoocécidies des plantes d'Afrique, d'Asie et d'Océanie. Vol. I, Paris, Hermann & Cie.
- Manos, P.S. ; Stanford, A.M. 2001. The biogeography of Fagaceae : tracking the Tertiary history of temperate and subtropical forests of the Northern Hemisphere. *International Journal of Plant Sciences*, 162 : S77-S93.
- Manos, P.S. ; Zhou, Z.-K. ; Cannon, C.H. 2001. Systematics of Fagaceae : phylogenetic tests of reproductive trait evolution. *International Journal of Plant Sciences* 162 : 1361-1379.
- Marchal, P. 1897. Notes entomologiques sur une excursion en Algérie et en Tunisie. Mémoires de la Société zoologique de France 10 : 5-25.
- Mir, C. ; Toumi, L. ; Jarne, P. ; Sarda, V. ; Giusto, F. di ; Lumaret, R. 2006. Endemic North African *Quercus afares* Pomel originates from hybridisation between two genetically very distant oak species (*Q. suber* L. and *Q. canariensis* Willd.): evidence from nuclear and cytoplasmic markers. *Heredity* 96 : 175-184.
- Morales, R. ; Vicente, J.A. ; Galán de Mera, A. 2005. cpDNA evidence of introgressions in *Quercus* L. (Fagaceae). The influence of the phytotopographic position. *Flora* 200 : 222-228.
- Nieves-Aldrey, J.L. 2001. *Hymenoptera, Cynipidae*. In : Fauna Ibérica, vol. XVI. Ramos, M.A. et al (eds). Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid. 636 p.
- Pujade-Villar J. 1992. *Andricus kollari* (Hartig) (Insecta : Hymenoptera : Cynipidae) Part II : Consideracions sobre el seu cicle biològic. La Sitja Del Llop 3, 12.
- Pujade-Villar, J. 2002. Una presentación excelente para un volumen con demasiados errores : Nieves-Aldrey (2001) Hymenoptera, Cynipidae. *Boletín de la Asociación Española de Entomología* 26(3-4), 143-159.
- Pujade-Villar, J. 2010. Importance du *Quercus cerris* dans la biodiversité des Cynipidae (Hymenoptera) gallois des chênes européens : vision historique et biologique de l'influence des refuges glaciaires sur les cynipides et leur expansion post-glaciaire. Proceeding of the Vth IOBC meeting, Intergrated Protection in Oak forests, IOBC/WPRS Bulletin 57 : 9-17.
- Pujade-Villar, J. ; Ben-Jamâa, M.-L. 2010. First record of *Neuroterus minutulus* galls on *Quercus suber* and first record from Tunisia (Hymenoptera, Cynipidae). *Nouvelle revue d'entomologie* 26(4): 327-332.
- Pujade-Villar, J. ; Grama, M. ; Ben Jamâa, M.-L., 2010a. The gall wasp *Plagiotrochus amenti* potentially dangerous for the cork oak found for the first time in Tunisia (Hymenoptera, Cynipidae). *Tunisian Journal of Plant Protection* 5 : 225-230.
- Pujade-Villar, J. ; Askew, R.R. ; Grama, M. ; Ben Jamâa, M.-L. 2010b. Sur *Synophrus olivieri* (Hymenoptera, Cynipidae) et de leurs parasitoids (Hymenoptera Chalcidoidea) trouvés dans le chaîne montagneuse de Khmir (Tunisie). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 47 : 383-387.
- Pujade-Villar, J. ; Boukreris, F. ; Bouhraoua, R.T. ; Saimi, F. ; Bouhafs, F. 2010c. Galles trouvées sur *Quercus suber* et *Q. faginea* (Hymenoptera, Cynipidae) dans le massif forestier de Hafir-Zarieffet (Tlemcen, Algérie) et mise à jour de la connaissance des Cynipini algériens. *Boletín de la Asociación Española de Entomología* 34 (1-2) : 183-198.
- Pujade-Villar, J. ; Garbín, L. ; Paredes-Martínez, J. ; Díaz, N.B. 2008. On the biological cycle of the gall wasp *Plagiotrochus suberi* Weld 1926 (Hymenoptera : Cynipoidea ; Cynipidae) in the circum-Mediterranean region. *Contributions to Zoology* 77 (4) : 249.

- Pujade-Villar, J. ; Bellido, D. ; Segú, G. ; Melika, G. 2001. Current state of knowledge of heterogony in Cynipidae (Hymenoptera : Cynipoidea). Sessió Conjunta d'Entomologia de la ICHN-SCL 11(1999) : 87-107.
- Pujade-Villar, J. ; Folliot, R. ; Bellido, D. 2003. The life cycle of *Andricus hispanicus* (Hartig, 1846) n. stat., a sibling species of *A. kollari* (Hartig, 1843) (Hymenoptera : Cynipidae). Butlletí de la Institució Catalana d'Història Natural 71 : 83-95.
- Selmi, M. 1985. Différenciation des sols et fonctionnement des écosystèmes forestiers sur grès numidien de Kroumirie (Yunisie). Ecologie de la Subéraie-Zeenaie. Thèse de Doctorat d'Etat és-sicience Naturelles. Univ. Nancy I: 200 p.
- Selmi, K. 2006. Utilisation des données et résultats de l'inventaire forestier national pour la gestion des forêts de chêne-liège en Tunisie. Annales de l'INRGREF, N° Spécial 9 (1) : 21-30.
- Seurat, L. G. 1900. Observations biologiques sur les parasites des Chênes de la Tunisie. Ann. Sci. Nat., Zool., Paris, (8), t. 11 , p. 1-36, fig, 1-10.
- Stone, G. N. ; Atkinson, R. J. ; Rokas, A. ; Csoka, G. ; Nieves-Aldrey, J. L. 2001. Differential success in northwards range expansion between ecotypes of the marble gallwasp *Andricus kollari*: a tale of two refugia. Molecular Ecology 10: 761-778.