INSTITUT DE FRANCE
Académie des sciences

Comptes Rendus
Biologies

Hervé Jactel, Jean-Luc Imler, Louis Lambrechts, Anna-Bella Failloux, Jean Dominique Lebreton, Yvon Le Maho, Jean-Claude Duplessy, Pascale Cossart and Philippe Grandcolas

Insect decline: immediate action is needed

Volume 343, issue 3 (2020), p. 267-293.

<https://doi.org/10.5802/crbiol.37>

© Académie des sciences, Paris and the authors, 2020.
Some rights reserved.

This article is licensed under the
Creative Commons Attribution 4.0 International License.
http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/

Les Comptes Rendus. Biologies *sont membres du*
Centre Mersenne pour l'édition scientifique ouverte
www.centre-mersenne.org

Comptes Rendus
Biologies
2020, 343, nº 3, p. 267-293
https://doi.org/10.5802/crbiol.37

Articles / Reviews / *Articles / Revues*

Insect decline: immediate action is needed

Le déclin des Insectes : il est urgent d'agir

Hervé Jactel*, [a], Jean-Luc Imler [b], Louis Lambrechts [c], Anna-Bella Failloux [d], Jean Dominique Lebreton [e], Yvon Le Maho [f, g], Jean-Claude Duplessy [h], Pascale Cossart [i] and Philippe Grandcolas [j]

[a] INRAE, Université de Bordeaux, BIOGECO, F-33612, Cestas, France

[b] Université de Strasbourg, CNRS UPR9022, Institut de Biologie Moléculaire et Cellulaire, Strasbourg, France

[c] Insect-Virus Interactions Unit, Institut Pasteur, UMR2000, CNRS, Paris, France

[d] Institut Pasteur, Arboviruses and Insect Vectors, Paris, France

[e] Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, CNRS, 34293 Montpellier, France

[f] Université de Strasbourg, CNRS, IPHC UMR 7178, Strasbourg, France

[g] Centre Scientifique de Monaco, Principauté de Monaco, France

[h] Laboratoire des Sciences du Climat et de l'Environnement, LSCE/IPSL, CNRS-CEA-UVSQ, Université de Paris-Saclay, Gif-sur-Yvette, France

[i] Institut Pasteur, Unité des Interactions Bactéries-Cellules, Paris, France

[j] Institut de Systématique, Évolution, Biodiversité (ISYEB), Muséum national d'Histoire naturelle, CNRS, Sorbonne Université, EPHE, Université des Antilles 57 rue Cuvier, CP 50, 75005 Paris, France

E-mails: herve.jactel@inrae.fr (H. Jactel), jl.imler@ibmc-cnrs.unistra.fr (J.-L. Imler), louis.lambrechts@pasteur.fr (L. Lambrechts), anna-bella.failloux@pasteur.fr (A.-B. Failloux), jean-dominique.lebreton@cefe.cnrs.fr (J. D. Lebreton), yvon.lemaho@iphc.cnrs.fr (Y. L. Maho), jean-claude.duplessy@lsce.ipsl.fr (J.-C. Duplessy), Pascale.Cossart@academie-sciences.fr (P. Cossart), philippe.grandcolas@mnhn.fr (P. Grandcolas)

Abstract. Insects appeared more than 400 million years ago and they represent the richest and most diverse taxonomic group with several million species. Yet, under the combined effect of the loss of natural habitats, the intensification of agriculture with massive use of pesticides, global warming and biological invasions, insects show alarming signs of decline. Although difficult to quantify, species extinction and population reductions are confirmed for many ecosystems. This results in a loss of services such as the pollination of plants, including food crops, the recycling of organic matter, the supply of goods such as honey and the stability of food webs. It is therefore urgent to halt the decline of Insects. We recommend implementing long-term monitoring of populations, tackling the

* Corresponding author.

causes of insect decline by reducing the use of synthetic insecticides, preserving natural habitats, and reinventing a positive relationship between humans and insects.

Résumé. Apparus il y a plus de 400 millions d'années, les Insectes représentent le groupe taxonomique le plus riche et diversifié, avec plusieurs millions d'espèces. Sous l'effet de la disparition des habitats, de l'intensification de l'agriculture avec l'usage massif des pesticides, du réchauffement climatique et des invasions biologiques, les Insectes montrent des signes alarmants de déclin. Bien que difficiles à quantifier, la disparition des espèces et la réduction de leurs populations sont avérées et communes à de nombreux écosystèmes. Elles se traduisent par une perte des services rendus, comme la pollinisation des plantes vivrières, le recyclage de la matière organique, la fourniture de biens comme le miel, et l'équilibre des réseaux trophiques. Il est donc urgent de freiner le déclin des Insectes. Pour cela, il faut mettre en œuvre des suivis à long terme des populations, réduire l'usage des insecticides de synthèse, préserver les habitats naturels, et réinventer la relation de l'Homme à l'Insecte en revalorisant son image et ses usages.

Keywords. Biodiversity, Insect, Decline, Global change, Conservation.

Mots-clés. Biodiversité, Insecte, Déclin, Changements globaux, Conservation.

Manuscript received and accepted 11th December 2020.

1. Introduction

Insects account for about 80% of living species and their impact on humanity is manifold. It includes not only ecological services essential to agriculture such as pollination, but also serious animal and human health problems through the transmission of pathogenic microorganisms. Insects also play a key role in biogeochemical cycles and the maintenance of vertebrate populations. They represent a model of general interest for basic and applied biology studies, particularly in the biomedical field. Insect biodiversity constitutes an invaluable natural heritage.

Appeared more than 400 million years ago, insects were among the first animals to colonize terrestrial ecosystems. Their evolution underwent considerable radiations, marked by major innovations such as flight and social life. Today, Insects are strongly affected by environmental changes and the decline of their populations is a scientifically established fact. It is therefore urgent for society to take the measure of the erosion of the biodiversity of Insects and its possible consequences for vitally important ecosystems.

This article aims to provide a balanced and up-to-date insight into the phenomenon of insect decline. It begins with a brief description of the classification of insects and their various roles in ecosystems before presenting an overview of the decline of insect populations, its probable causes and its ecological consequences. The paper concludes with a set of recommendations for halting this decline.

2. The position of Insects in the tree of life

More than one million one hundred thousand species of insects have been identified, making it one of the most diverse groups of macroorganisms on Earth, mainly in terrestrial and freshwater environments. The actual diversity of the group is estimated five to ten times higher. Its evolutionary history is very old, with an emergence as early as in the Devonian, about 410 million years ago, long before the appearance of the first dinosaurs [1]. Insects originate within a group of organisms, the Arthropods, nowadays considered as a phylum [2]. Insects are the most species-rich class of this phylum. Other well-known classes within Arthropods are the Crustaceans, of which Insects are probably the closest relatives, and also the Arachnids (spiders, mites, scorpions) and the Myriapods (centipedes).

Arthropods are metamerized animals (organized in segments), with articulated appendages and a chitin-rich carapace (exoskeleton) that determines a general cavity where organs and hemolymph (a circulatory fluid analogous for many functions to the blood of vertebrates) are located. Their development goes through successive moults that allow their bodies to increase in size. Their nervous system is structured as a chain with ganglia and with several "brains". Within the Arthropods, Hexapods have three groups of segments (head, thorax and abdomen), three pairs of thoracic legs and tracheal respiration (without lungs). Hexapods include groups of small apterous organisms (e.g. Collembola, Diplura, Protura) and the Insects themselves including two

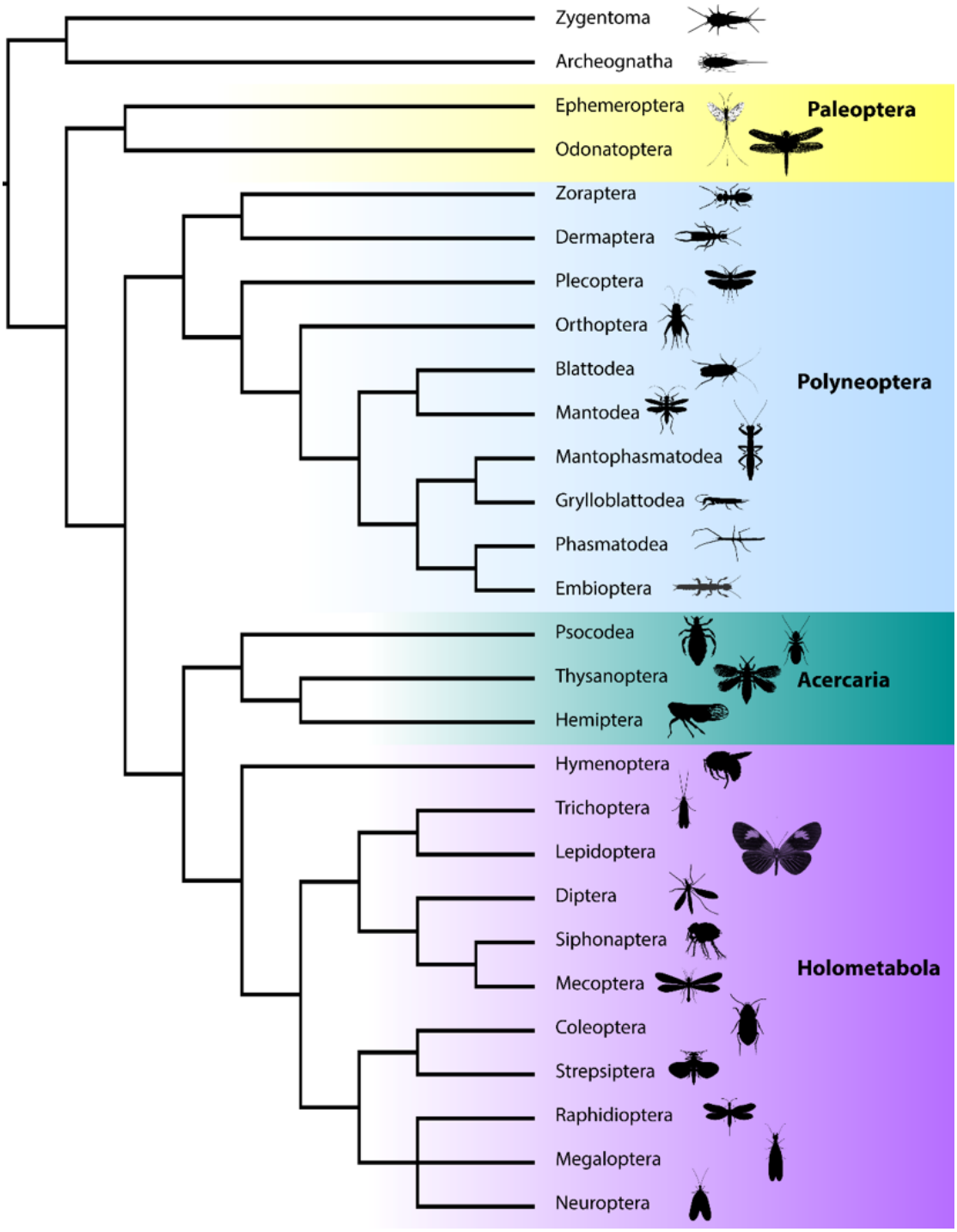


Figure 1. Synthetic phylogenetic tree of the 28 current insect orders (after [3, 4] and other studies).

Figure 2. Hymenopteran insects provide pollination functions ((a) wild bee) and honey production ((b) honey bee) but can also be formidable predators ((c) Asian hornet) (Photographs Romain Garrouste and Quentin Rome).

apterous orders (Zygentoma, Archeognatha) and the Pterygots with two pairs of thoracic wings (originally three).

Insects evolved with many diversification events, underwent moderate extinction crises and radiated even more strongly for many periods [5]. It is generally considered that Insect species are distributed into 38 different orders, of which ten are only known as fossils; the orders are sometimes themselves grouped in super-orders (Figure 1). Some orders are well known, such as Diptera (flies and mosquitoes), Lepidoptera (butterflies), Coleoptera (beetles, ladybugs, leaf beetles, weevils, etc.), Hymenoptera (bees, wasps, ants), Orthoptera (locusts, crickets, grasshoppers), Dictyoptera super-order (cockroaches, termites and mantids), Odonatoptera super-order (dragonflies, damselflies), and Hemiptera (cicadas, bugs) [3]. The best known of the super-orders is that of the Holometaboles, which appeared at the end of the Carboniferous period (300 million years ago, [6]). It groups together the majority of present-day insect species, which all develop by metamorphosis during an intermediate stage (nymph) between very different juvenile and adult stages (e.g. between caterpillars and butterflies, maggots and flies, etc.) [7]. It is often considered that the appearance and diversification of flowering plants in the Cretaceous period (100 million years ago) had major effects on the diversification of insects and in particular, on Holometabolous insects [8]. Apart from extraordinarily diversified wings and flight, one of the most significant sets of functional traits of insects concerns the mouth parts, transformed many times into chewing, siphoning, sponging, piercing and sucking etc. devices, in relation to extremely diverse diets [7].

3. Services provided and damages caused by insects to ecosystems and humans

Beyond the ethical need for recognizing insect biodiversity for its intrinsic value with its millions of species and hundreds of millions of years of evolution, we need to consider the services and contributions they provide to humanity (service value). We also need to take into account those that may occur in the future but that we do not know about or that will depend on the further evolution of ecosystems (option value). Insects indeed play an important role in providing services for human well-being [9]. They contribute to natural regulations: three quarters of our crops depend on pollinators (Figure 2), mostly insects (e.g. apples, almonds, strawberries, onions, squashes, etc. [10]). Insects (e.g. termites, dung beetles) also contribute strongly to the recycling of dead organic matter, by digesting humus or dead wood, or by burying and consuming vertebrate feces. These actions are fundamental to the functioning of ecosystems and biogeochemical cycles that make Insects true ecosystem engineers. Without these actions, soils would lose their fertility and dead matter would accumulate without being recycled. Insects are also sources of food for many species of vertebrates (such as birds or insectivorous bats), which in turn can regulate other species harmful to the human species (such as mosquitoes). Many other services are rendered by insects: for example, the human supply of honey (by bees, Figure 2), natural silk (silkworm) and dyes (cochineal red), the dispersal of certain seeds, for example by ants, or the reduction of gastrointestinal parasites of vertebrates via the burial of their excrements by beetles. Finally, insects represent a significant source of protein, part of the diets of cer-

tain peoples and increasingly used for the feeding of livestock or fish in aquaculture. They also serve as indicators for biodiversity conservation, and are used for education, recreation, etc. All these services have a considerable monetary value, amounting to hundreds of billions of euros per year [11]. On the other hand, some insects have negative aspects and can be responsible for harm, notably all those that are vectors of pathogens responsible for diseases for animals and humans, such as tsetse flies transmitting parasites responsible for sleeping sickness or mosquitoes that are vectors of infectious diseases (malaria, dengue, Zika, etc.) Although previously confined to tropical regions, insect vectors are now spreading to temperate countries under the effect of global change, which combines an increase in good trades and rising temperatures, both favorable to the introduction and then acclimatization of these invasive exotic organisms. Non-native insect species also threaten local biodiversity through competitive or predation processes (e.g. the Asian Hornet, *Vespa velutina*, Figure 2). Other herbivorous (plant-feeding) insects are considered pests on our crops, sometimes causing significant reductions in yield or quality of agricultural products, including post-harvest, with losses estimated at 70 billion euros per year worldwide [12]. However, other insects develop at the expense of these herbivores, whether predators or parasitoids (parasites that inevitably cause the death of the host), contributing to the natural regulation of the populations of insect pests [13].

4. The actual decline of Insect Populations

4.1. *The decline of insect fauna: facts and perceptions*

Over the last twenty years, field observations and compared analyses of biodiversity databases have shown a decrease in the number of insects [14]. The global significance of these observations, often made under non-standardized conditions and limited to a place and/or a family of insects, was however not established in a consensual way [15]. Furthermore, while the announced loss of bees or butterflies may have moved the public, the general perception of the importance of the decline of Insects is blurred by the negative image associated with certain harmful insects and by the threat of invasive species such as the tiger mosquito *Aedes albopictus*, vector of human viruses such as dengue fever, or crop pests such as the swarms of locusts that threaten East Africa, the Middle East and Asia [12, 16]. Vectors of human pathogens, however, account for only 1% of mosquito species, and only 1% of insects are considered crop pests.

In recent years, several published studies have confirmed a decline in insect fauna, both in terms of abundance and species extinction in temperate regions, but also in the tropics and even the Arctic [17]. Decreases in insect biomass of up to 75% have been reported in protected areas in Germany [18, 19] and in a tropical forest in Puerto Rico [20]. Radar monitoring of the flight of mayfly swarms over large American lakes showed a decline of more than 50% since the beginning of the 2000s [21]. Significant losses of up to 55% have also been measured for pollinating insects in Great Britain since 1980 [22]. The confirmation of a decline in insects and the extent of the phenomenon have resulted in a strong media response, associated with the use of an alarmist vocabulary ("insect apocalypse", "collapse", "global extinction").

However, while these studies provide a worrying signal about the reduction of the number of insect species and their abundance, particularly in Western and Northern Europe, we do not yet have sufficient data to assess the overall phenomenon and its magnitude on a global scale. The decline of insects is indeed a complex phenomenon and nuances are beginning to emerge [23].

4.2. *A complex phenomenon*

The best documented studies on the decline of insects concern European countries, where the anthropic footprint on landscapes (agricultural intensification, urbanization, road networks) is particularly marked. The studies are more fragmentary for North America, and especially incomplete for tropical regions, which are home to most of the biodiversity of insects. There is therefore a significant geographical bias in the published studies and, as a result, it is still difficult today to produce global conclusions on the observed decline. Indeed, regional differences have been observed, with some areas appearing to be only slightly affected by the decline of the insects [17].

Taxonomic differences have also been observed [23] and a global analysis of the literature on

insect decline indicates that only 40% of taxa would be affected [24]. There are indeed several examples of insect species whose numbers or geographical distribution is increasing [22, 25–27], notably non-native species (Figure 3). A recent in-depth study, analyzing 166 studies including more than 1600 sites and covering the period 1925–2018, observed, for example, opposite dynamics for terrestrial insects, whose abundance is indeed decreasing, but less than in previous studies (9% per decade), and aquatic insects whose abundance would be increasing [25] but the analysis and the selection of data sets have recently been strongly criticized [28, 29] and the conclusions of the authors are then dubious.

The complexity of measuring insect decline is amplified by the difficulty of assessing the number and diversity of insects in their environment. In addition to their small size, they are often restricted to specific micro-habitats, with strong differences at ground level depending on the presence of rocks, dead wood and associated plant species, but also according to forest strata with different species on the ground and in the canopy, or according to depth in freshwater environments. Insects are also distributed according to day time with nocturnal and diurnal species, or to seasons with several generations per year or, on the contrary, underground or benthic larval cycles over periods of up to several years [30]. Such spatial and temporal specificities can lead to sampling inaccuracies or biases since there is no standard method to record population changes of all insect species at a given location [27, 31]. This probably explains the dominance of certain emblematic species such as bees, beetles and butterflies in studies monitoring insect populations and their diversity.

4.3. *The decline of Insects, a phenomenon that remains poorly documented*

While the studies published in recent years have played an invaluable role in alerting the society on an emerging issue, we do not yet have sufficient quantitative and reliable data to assess globally the severity of insect decline and its spatial or taxonomic variations.

It is therefore necessary to multiply studies with standardized protocols that take into account the lessons learned from pioneering work in this field. Thus, population changes should be studied over periods long enough to identify significant trends, rather than by comparison between different periods [31]. Indeed, the number of insects fluctuates naturally from generation to generation, sometimes significantly, and one-shot comparisons can therefore be misleading [26, 31, 32]. The available studies also show the importance of monitoring several sites, if possible the same ones repeatedly, as considerable variations in trend may exist between distant sites. Finally, particular attention must be paid to the variables measured (biomass, abundance or number of species), which often provide different or even contradictory information on insect diversity, and to the sampling methods used, which must remain comparable over time and adapted to the target taxa [27]. Exhaustive surveys are complicated by the fact that insect populations tend to be composed of few common species and many rare species [30]. Thus, maintaining the abundance of individuals within a community may mask the loss of rare species due to the dominance of a small number of very abundant species in the sample, as has been shown for pollinating insects in Great Britain. An alternative can be provided by the use of natural history collections that offer ancient reference points and thus allow the detection of significant long-term variations [33].

The rigorous monitoring of insect populations, the only way to establish a robust evaluation of their conservation status, therefore represents a significant investment of time and resources. The task is all the more difficult since (i) only a fraction of the species is described, their total number remaining unknown, (ii) little is known about the life cycle and ecology of most species, and (iii) the number of taxonomists and the means to finance their work remain insufficient.

However, some trends are emerging with regard to the most affected species. For example, it is apparent that Insects with highly specialized diets are more affected than generalist insects, which may occupy wider niches to build up populations and expand their geographical distribution. Univoltine (only one generation per year) or sedentary species also appear to be more at risk than multivoltine (several generations per year), species that are more mobile or have wider ranges. These observations provide first insights for studying further the causes of the decline.

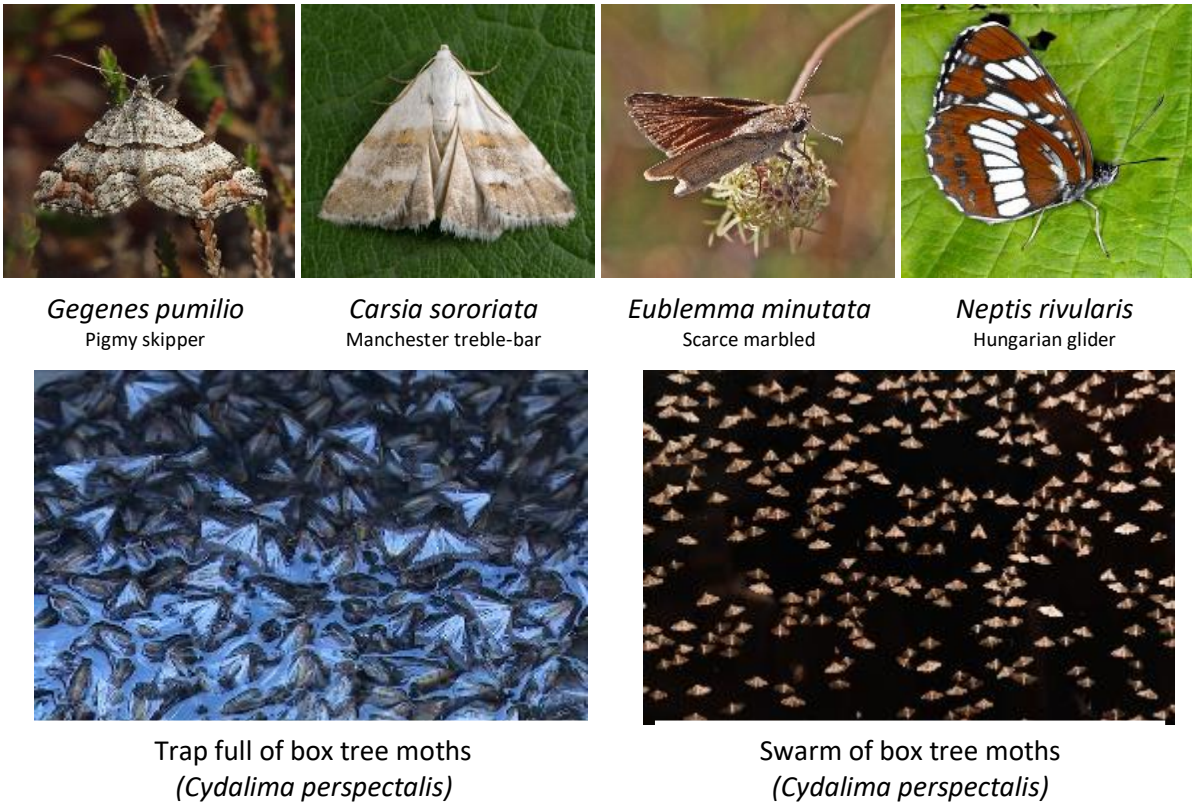


Figure 3. Four species of butterflies (Lepidoptera) declared extinct in France ((a) source INPN) and an invasive exotic butterfly species whose populations are increasing, the box tree moth ((b), Photos Marc Chaumeil and France 3 Occitanie of August 23, 2017).

5. Probable causes of insect decline

The five main causes of biodiversity loss are well known, ranked in descending order of importance by the Intergovernmental Platform on Biodiversity and Ecosystem Services (IPBES) [10] as (1) land use change and conversion, (2) direct exploitation of organisms, (3) climate change, (4) pollution, and (5) invasive alien species. For Insects, not concerned with fishing or hunting, direct exploitation cannot be incriminated. The other four drivers of change are clearly implicated in the reduction of insect biodiversity [17, 30] although in a different importance order as shown below [24].

5.1. *Land use change*

The first cause of Insect decline is the destruction or degradation of their habitats. The conversion of natural areas for agricultural use or for the extension of urban areas, which now occupy half of the land surface [10], results in a continuous decrease in naturally forested surface (loss of about 5 million hectares per year [34]), grasslands (70% have disappeared in developed countries, MEA 2005) or wetlands (87% destroyed [10]). Yet forests, often covering very large surfaces, composed of long-lived tree species, with complex vertical stratification and buffered climates, offer an extraordinary variety of habitats sheltering a multitude of insect species [35], notably beetles living in dead wood (3000 species in France). Similarly, the loss of grassland habitats has harmful consequences for the abundance and diversity of butterflies [36]

and pollinating insects (notably Hymenoptera). The drying up of lakes, ponds and rivers results in heavy losses for aquatic insects.

In addition to the decrease in the surface area of habitats favorable to insects, land conversion and the accompanying transport infrastructure increase the fragmentation of landscapes. Inhabiting smaller, more isolated patches of habitats, less well connected by ecological corridors (hedges, grassy strips) that are disappearing, insect populations tend to decline due to lack of resources or reduced reproductive success [19, 30, 37].

5.2. *Pollutions*

The most important pollution affecting Insects comes from the use of insecticides. Toxic by definition, chemical insecticides have been developed during the 20th century to fight against crop pests (herbivorous insects) but their lack of specificity (broad spectrum of action) has led to collateral mortality of many non-target insects [38]. The deleterious effects of massive DDT applications on insect populations have been known for a long time (see Rachel Carlson's Silent Spring 1962 or [39]). More recently, awareness of the major impacts of neonicotinoid use on insect fauna, especially pollinators [40], has led to their ban in France in 2018 (but exemptions are granted). An important discovery in recent years is that insecticides can lead to the decline of insects even at sublethal doses because they disrupt their behavior, making them unable to feed, reproduce or defend themselves against infections [41, 42]. The coating of seeds with these insecticides, proposed as a simple prophylactic solution, is furthermore contradictory to a sustainable strategy of treating crops only in case of potential damage. Finally, the persistence of many synthetic molecules poses a problem beyond the short term of their application [43].

Other types of pollution have negative effects on Insects. The use of herbicides or fertilizers in agriculture, by impoverishing the flora, leads to a decrease in the diversity of herbivorous insects [30]. Air pollution also affects insects [44], as does light pollution [45], especially in cities [17] because artificial light sources act as traps.

5.3. *Climate change*

The effect of climate change is more difficult to discern [17] because its components are multiple and their consequences are sometimes opposite. As organisms that do not regulate their temperature (poikilothermic), insects are generally favored by the increase in temperature; developing faster, they can, for example, multiply the number of generations per year or even extend their geographical range. But they are also more sensitive to thermal shocks and heat waves, especially when temperatures exceed lethal thresholds [46, 47]. The desynchronization of insect emergence and the flowering or leaf flush period in their host plants can lead to starvation of herbivorous insects [30].

Global warming is linked to the increase in carbon dioxide concentrations, which indirectly results in a deterioration of the nutritional quality of plants, with a negative effect on the survival of herbivorous insects [17, 48]. Intensified droughts are harmful to insects because they are organisms with a low weight-to-surface area ratio, making them more sensitive to desiccation [17]. Large-scale wildfire following periods of drought and high temperatures destroy large areas of habitats favorable to insects, such as forests in Mediterranean climatic regions. On the contrary, the increase in the intensity of storms leads to an increase in the volume of dead wood favorable to the biodiversity of forest insects.

5.4. *Biological invasions*

The effects of biological invasions are multiple. The case of invasive alien plants is particular. They can replace local plants and thus destroy the habitats of the insects for which these plants are the exclusive source of food [32]. Exotic insect pests can also destroy host plants and thus threaten the native insects that depend on them [49]. The introduction of predatory insects for biological control purposes can also lead to significant risks for local fauna through competitive exclusion processes or direct predation when these natural enemies prove to be too generalists, as in the case of the Asian ladybug in Europe [24, 30]. Invasive alien species, sometimes introduced to promote pollination, may carry with them pathogens that they transmit to native insects, including viruses [49, 50], or promote the establishment of parasitoid insects that may change hosts and attack local species

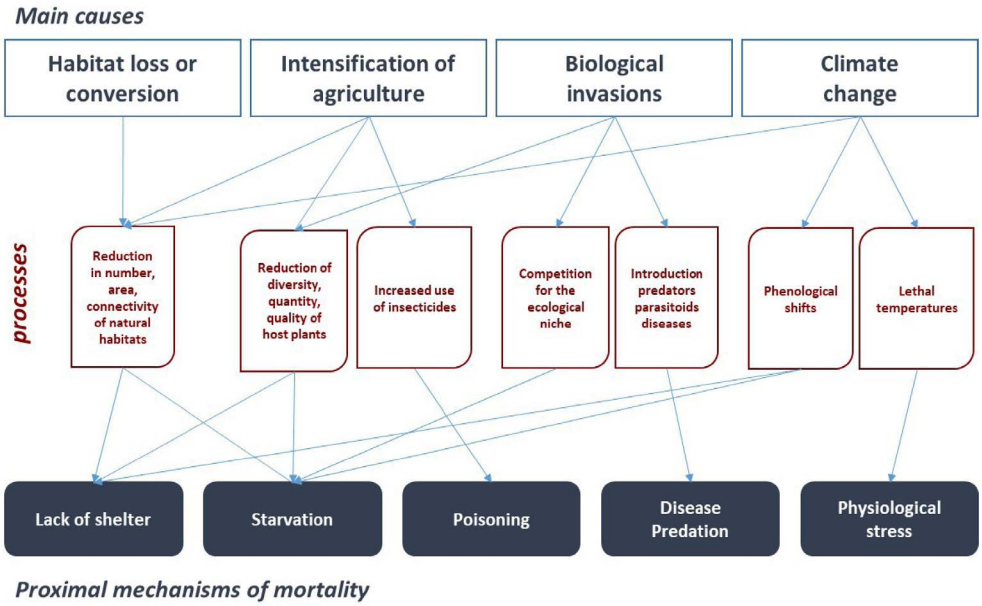


Figure 4. Main causes, processes and mechanisms of insect mortality.

(apparent competition [49]). Finally, the colonization of aquatic environments by particularly prolific or voracious exotic fish species can lead to a sharp decrease in the abundance of freshwater insects.

5.5. *Interactions between main causes and mechanisms involved*

Most of the factors determining the decline of Insects are in a dynamic of increase, such as agricultural intensification and urbanization, climate change and the rate of biological invasions, suggesting a worsening of the conservation status of Insect fauna. In addition, most of these degradation forces interact to reinforce each other. Changes in land use are accompanied by an increase in pollution risks, global warming favors the settlement and development of invasive species originating from subtropical regions, landscape fragmentation prevents the migration of species unsuited to new climatic conditions.

Deleterious or lethal mechanisms can also combine. Climatic stresses, toxic molecules, starvation linked to the loss of host plants act directly on the physiology and development of individuals, lowering their resilience threshold and triggering a spiral of decline. The death of individuals, the decrease in their reproductive success or the disruption of their dispersal behavior causes a decrease in their reproductive capacity and thus a decrease in the level of insect populations. Smaller populations have greater difficulties in ensuring, on the one hand, the meeting of breeding partners with risks of inbreeding and, on the other hand, group behavior in search of food or defense against predators (e.g. social insects), leading to their extinction (Allee effect). The progressive loss of populations leads to the extinction of the species (Figure 4).

6. Ecological consequences of insect decline

6.1. *Impact on pollination*

Many cultivated [51,52] or wild [53] plants depend on insects for their pollination. The spectacular decline of the honey bee *Apis mellifera* [24] should not make us forget the decline of many other pollinators, notably bumble bees, butterflies and hoverflies [54,55].

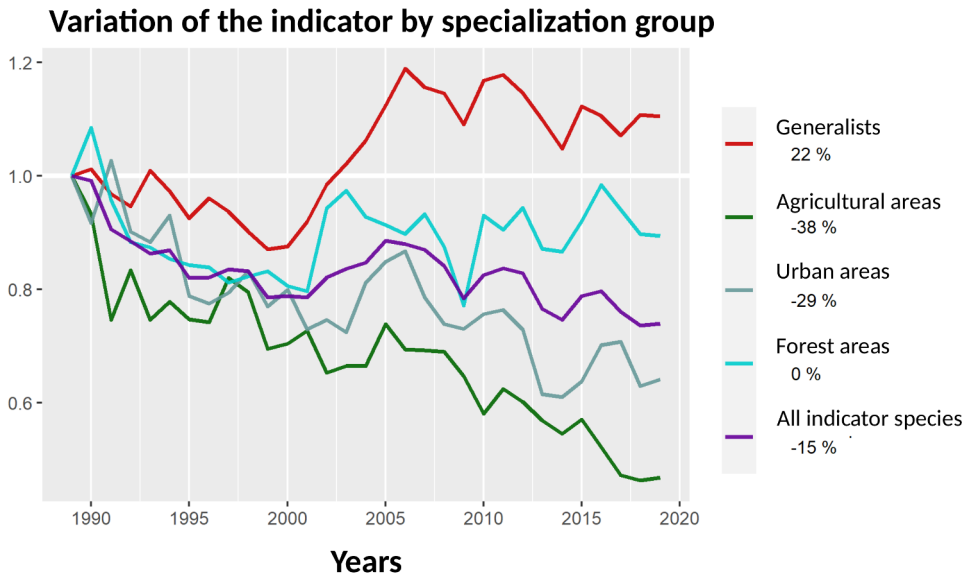


Figure 5. Evolution over the last 30 years of the indicator of common birds abundance, by habitat specialization group (http://www.vigienature.fr/fr/observatoires/suivi-temporel-oiseaux-communs-stoc/resultats-3413). The value of this indicator corresponds to the rate of change in the abundance index (number of individuals per km^2) of 75 species of common birds (14 generalist species, 24 specialists in agricultural environments, 24 specialists in forest environments, and 13 specialists in urban areas). The rate of change is equal to the slope of the regression line between the abundance indices per year and the number of years since the monitoring began in 1989.

The importance and complexity of insect-plant pollination networks is only just beginning to be deciphered [56, 57]. Correlative analyses [58] clearly show an association between the decline of some pollinators and of the plants that depend on them. Various observational [59] and experimental [60, 61] studies on detailed mechanisms, such as the number of pollinator visits to flowers, demonstrate a causal link between pollinator decline and crop yield reduction.

However, a widespread impact of insect decline on agricultural production has not yet been demonstrated [62], which may be explained by the resilience induced by the complexity of pollination networks, interactions with multiple changes in agricultural practices and other limiting factors [63]. Still, the growth of crops dependent on pollinating insects [54, 62, 64] and the erosion of pollinator diversity [22] raise concern of irreversible threshold effects [65]. The economic consequences of insect decline have been evaluated many times [52, 66], with various examples of one-time losses of several million dollars [67]. The cost of renting hives for crop pollination has already increased in the USA due to the decline of bees [68]. The economic value of crops dependent on insect pollination amounts to hundreds of billions of dollars [67], even when weighted for partial dependence on such pollination [66].

6.2. *Impact on birds*

The concomitant decline of Insects and many species of birds in field crops has long attracted attention. The most documented case is that of the grey partridge. The survival of chicks depends on the abundance of their main prey insects, aphids, beetles, butterfly caterpillars, locusts, etc. [69]. An experimental increase in the proportion of aphids in the diet also markedly affects chick development [70]: the average body mass at 5 days of age increases from 14 g to 19 g when the proportion of aphids in the diet increases from 0 to 45%. Similar results have

been demonstrated in several passerines [71], sometimes using a refined experimental approach [72], thus explaining the generalized decline of bird abundance in agricultural areas [73], in particular for insectivorous species [74]. This decline of the avifauna via a decrease in the abundance of prey insects results in particular from the use of neonicotinoid insecticides [75]. Although the avifauna can be directly contaminated by these substances, with individual effects, no direct demographic impact of this contamination has been detected to date [76]. Even if the decline of birds in agricultural areas in France (Figure 5) has several causes [77], ranging from changes in practices [78] and landscapes [79] to climate change [80], the decrease in insect populations appears to be the main one.

6.3. *General impacts on biodiversity and ecosystems*

With a cascade effect through food webs [81], the impact of insect decline spreads within ecosystems [30]. For example, the decrease in beneficial insects such as dragonflies, due to water pollution or the drying up of lakes and ponds, results in an increase in the abundance of mosquitoes that are usually part of their diet [24]. The decline of insects that are aquatic at some stage in their cycle [21, 75] also affects the fish populations that feed on them [82] just as the decline of terrestrial insects affects bird or bat populations. These cascade effects, both ecological and evolutionary, are thus multiple, complex and discrete, and it will take time to report and analyze them.

7. Recommendations to halt the decline of Insects

7.1. *Recommendation 1: Develop reliable methods for assessing the decline in insect diversity and abundance*

Just as the reality of climate change has taken shape in the common mind when ice cores from the poles and precise meteorological monitoring have made it possible to reconstitute long series of reliable temporal data, more precise measurement methods and instruments must be deployed to confirm quantitative changes in insect populations and diversity. Numerous sampling biases or problems with historical references have been identified, which should be resolved by implementing long-term monitoring with standardized methods adapted to the different functional groups of insects, if possible over at least 15 years and in many sites or large landscapes where the factors of decline can also be analyzed [83]. There is also an urgent need to develop statistical indicators of the evolution of the population based on museum collections, in order to establish historical reference points [33].

To increase the efficiency of measurement and to automate data recording, increased use of new technologies is needed [84]. These include in particular the detection of insects by radar or bioacoustics measurements as well as their automatic trapping, followed by an identification by meta-barcoding and environmental DNA analysis [35, 83]. To be validated and calibrated, however, these methods must be based on long-term maintenance of taxonomic competence and preservation of museum collections. In addition, the recent development of citizen science has shown that mobilizing the general public for obtaining naturalist data (via smartphone applications, for example) can provide valuable information on the major trends in biodiversity dynamics, particularly in the most anthropized environments (cities, gardens), while generating interest and understanding in society.

7.2. *Recommendation 2: Tackle the causes of insect decline and better preserve the natural heritage*

Urgent and comprehensive actions must be taken to halt the general erosion of biodiversity, such as fighting against climate change, halting land urbanization and deforestation, controlling trade and the biological invasions it causes. But more specifically, two main types of measures must be taken to halt the decline of insects and the services they provide to humanity.

The first major measure is to reduce the use of chemical insecticides in agriculture and to improve the specificity of their targets (spectrum reduction). The direct and indirect toxicity of these crop protection products, their poorly reasoned application, as well as their economic and environmental cost make their development and application less and

less relevant. Alternative methods, based on the agroecological approach, must be sought and then disseminated, including, among others, biological control, elicitation of plant defenses, use of semiochemical compounds (pheromones, plant odors) and the diversification of crops and (micro)habitats at plot and landscape scales, in particular to restore and enhance the abundance and effectiveness of the natural enemies of insect pests, be they other insects, insectivorous birds or bats. In addition, the mutualization of harvests and losses caused by insect pests in a given region would greatly enhance the profitability of agricultural approaches based on reduced use of insecticides.

The second major measure is the preservation, or even improvement, of refuge habitats for Insects. Forests, natural meadows and freshwater aquatic environments are particularly important ecosystems to be protected because they offer numerous ecological niches for insects due to their plant diversity, heterogeneous structure and temporal permanence. But Insects must also be conserved in more anthropized territories such as agricultural areas or urban environments. In these cases, interstitial spaces (hedges, grassed strips), parks and gardens, and microhabitats (walls and roofs planted with vegetation, trees in hedgerows, "insect hotels") must be generalized and maintained [35, 85]. Beyond these particular environments, it is also the heterogeneity of landscapes and the connectivity between different types of habitat that must be improved, in particular to allow the exchange of genes and individuals between insect populations, for the long-term maintenance of the evolutionary potential and the adaptation of insects to global changes.

7.3. *Recommendation 3: Inventing a new relationship between Man and Insect*

Much of the disinterest to the fate of Insects stems from the repulsion or detestation they inspire to many people. This attitude is rooted in personal memories of mosquito or wasp bites but also in a collective imagination often using the strange morphology of Insects to embody the figure of Evil (many extraterrestrial "aliens" carry antennae, mandibles or a multitude of pairs of legs). If it remains difficult to explain this mainly Western aversion, it is clear that the conservation of insect fauna will only be fully supported by public opinion if the image and reputation of the Insects are rehabilitated.

A first approach to convince our fellow citizens to slow down the decline of Insects is to better explain their major contribution to human well-being, not only through the services they have always provided (pollination, pest control, honey and silk production, etc.) but also through new uses. Many companies have developed industrial insect farms for food, sometimes human but especially animal feed (flour for chicken farms, aquaculture), replacing soybean meal or fish fodder in a more efficient way, from an energy point of view, and more respectful of the environment. Another emerging contribution is their use in bioinspiration. The structure of the scales on the wings of the Morpho butterflies allowed the design of the most hydrophobic surface in the world (useful for self-cleaning glasses, Figure 6), the social behavior of ants or bees is being studied to develop the piloting of drone swarms, locomotion with three pairs of legs seems to be the most practical for robots, the mechanism by which flying insects avoid obstacles thanks to their retina has been elucidated, making it possible to envisage the development of innovative navigation instruments for aviation, the ventilation of termite mounds offers a very effective solution for the design of bioclimatic buildings, etc.

More symbolically, the image and perception of the insect should also be improved [35]. This undoubtedly involves focuses on iconic species (as the panda has become for mammals), and for this there is no lack of superb species of butterflies or dragonflies. But more than that, it is a new "story" that is needed, a story or stories to tell to the younger generations so that they will consider with interest and benevolence the world of insects. An important effort should therefore be made towards teachers and artists so that they convey the message of the usefulness but also the beauty of Insects.

To facilitate these efforts, together with the French Foundation for Biodiversity Research (FRB) (https://www.fondationbiodiversite.fr/) and the Office for Insects and their Environment (http://www.Insectes.org/opie/monde-des-Insectes.html) we propose to consider the creation of an Insect Foundation, intended to collect public and private funding to support educational, artistic and scientific projects on Insects, their knowledge, preservation and use.

Figure 6. Example of bio-inspiration found in the world of Insects with the microscopic structure of the scales of the wings of the *Morpho menelaus* butterfly, which gives it an impermeability unique in the world and can be used to develop particularly hydrophobic glass surfaces (Photographs Serge Berthier).

Acknowledgement

We are grateful to André Nel and Frédéric Legendre for their contribution to the figure 1, and to Bruno Dastillung for his help in editing the manuscript.

French version

1. Introduction

Les Insectes représentent environ 80% des espèces actuellement présentes sur Terre et leur impact sur l'humanité est multiple. Il inclut non seulement des services écologiques indispensables à l'agriculture comme la pollinisation mais également de graves problèmes de santé publique par la transmission de micro-organismes pathogènes. Les Insectes jouent également un rôle clé dans les cycles de la matière et le maintien des populations de vertébrés. Leur étude en biologie nous apporte d'importantes connaissances d'intérêt général et, en particulier, biomédicales. Leur biodiversité constitue un patrimoine naturel inestimable.

Apparus il y a plus de 400 millions d'années, les Insectes ont été parmi les premiers animaux à coloniser les écosystèmes terrestres. Leur évolution a connu des expansions considérables, marquées par des innovations majeures telles que le vol ou la vie en société. Les Insectes sont aujourd'hui fortement affectés par les changements environnementaux et le déclin de leurs populations est un fait scientifiquement établi. Il est donc urgent que la société prenne la mesure de l'érosion de la biodiversité des Insectes et de ses possibles répercussions sur les écosystèmes d'importance vitale.

Cet article vise à fournir un éclairage équilibré et actualisé sur le phénomène de déclin des Insectes. Il commence par décrire brièvement la classification des Insectes et leurs divers rôles dans les écosystèmes avant de présenter un état des lieux du déclin des populations d'Insectes, ses causes probables et ses conséquences écologiques. L'article se termine avec un ensemble de recommandations pour enrayer le déclin des Insectes.

2. La place des Insectes dans l'arbre du vivant

Plus d'un million cent mille espèces actuelles d'Insectes ont été identifiées, ce qui en fait un des groupes de macroorganismes les plus diversifiés à la surface du globe, principalement dans les milieux terrestres et d'eau douce. On estime que la diversité réelle du groupe est encore cinq à dix fois supérieure à ce nombre. L'histoire évolutive de ce groupe est très ancienne puisqu'il a émergé dès le Dévonien, il y a donc environ 410 millions d'années, bien avant l'apparition des premiers dinosaures [1]. Les Insectes trouvent leur origine au sein d'un groupe d'organismes, les Arthropodes, considéré aujourd'hui comme un embranchement [2]. Les Insectes en sont la classe la plus riche en espèces. Parmi les autres classes au sein des Arthropodes se

trouvent les Crustacés dont les Insectes sont vraisemblablement les plus proches parents, mais aussi les Arachnides (araignées, acariens, scorpions) et les Myriapodes (mille-pattes).

Les Arthropodes sont des animaux métamérisés (organisés en segments), pourvus d'appendices articulés ainsi que d'une carapace riche en chitine (exosquelette) qui détermine une cavité générale où se trouvent les organes et l'hémolymphe (le liquide circulatoire analogue pour de nombreuses fonctions au sang des vertébrés). Leur développement se poursuit avec des mues successives qui permettent à leur corps d'augmenter en taille. Leur système nerveux est structuré en une chaîne liant des ganglions, avec plusieurs « cerveaux ». Au sein des Arthropodes, les Hexapodes ont trois groupes de segments (tête, thorax et abdomen) et sont pourvus de trois paires de pattes (reliées au thorax) et d'une respiration trachéenne (sans poumons). Les Hexapodes comprennent des groupes de petits organismes aptères (sans ailes, p. ex. Collembola, Diplura, Protura) et les Insectes proprement dits, avec deux ordres aptères (Zygentoma, Archeognatha) et les Ptérygotes pourvus de deux paires d'ailes (originellement trois).

Le groupe des Insectes s'est diversifié à de nombreuses reprises, subissant modérément des crises d'extinction et se diversifiant encore plus fortement pendant de nombreuses périodes [5]. On considère traditionnellement parmi les Insectes 28 ordres différents actuels (Figure 1) et une dizaine d'ordres éteints, regroupés en super-ordres. Certains ordres sont bien connus de tous, tels que les Diptères (mouches et moustiques), les Lépidoptères (papillons), les Coléoptères (scarabées, coccinelles, chrysomèles, charançons, etc.), les Hyménoptères (abeilles, guêpes, fourmis), les Orthoptères (criquets, grillons, sauterelles), le super-ordre des Dictyoptères (blattes, termites et mantes), le super-ordre des Odonatoptères (libellules, demoiselles), les Hémiptères (cigales, punaises), etc. [3]. Le plus connu des super-ordres est celui des Holométaboles apparu à la fin du Carbonifère (300 millions d'années [6]) ; il regroupe la majorité des Insectes actuels, qui se développent tous avec une métamorphose au cours d'un stade nymphal entre deux stades très différents (entre chenille et papillon, asticot et mouche, etc.) Il est souvent considéré que l'apparition et la diversification des plantes à fleurs au Crétacé (100 millions d'années) ont eu des effets majeurs sur la diversification des Insectes et notamment des Holométaboles [8]. Hormis les ailes et le vol extraordinairement diversifiés, l'un des ensembles de traits fonctionnels les plus significatifs chez les Insectes concerne les pièces buccales, transformées de nombreuses fois en un dispositif broyeur ou piqueur-suceur, lécheur, etc. en rapport avec des régimes alimentaires extrêmement divers [7].

3. Les services rendus et les préjudices portés par les Insectes pour les écosystèmes et l'homme

Au-delà de la nécessité éthique de reconnaître la biodiversité des Insectes pour sa valeur intrinsèque avec ses millions d'espèces et ses centaines de millions d'années d'évolution, il faut prendre en compte les services et les contributions qu'ils nous rendent (valeur de service) ainsi que celles qui pourraient intervenir dans le futur mais que nous ne connaissons pas ou qui dépendront de l'évolution ultérieure des écosystèmes (valeur d'option). Les Insectes jouent un rôle considérable en matière de services pour le bien-être humain [9]. Ils permettent notre approvisionnement à divers égards en assurant des régulations naturelles : les trois quarts de nos cultures dépendent ainsi de pollinisateurs (Figure 2), majoritairement des Insectes (p. ex. pommes, amandes, fraises, oignons, courges, etc. [10]). Les Insectes (comme les termites, les bousiers) contribuent également fortement au recyclage de la matière organique morte, en agissant dans les humus ou bois morts, ou en enfouissant et consommant les fèces des vertébrés. Ces actions apparemment anodines sont fondamentales au fonctionnement des écosystèmes et aux grands cycles biogéochimiques faisant des Insectes de véritables ingénieurs des écosystèmes. Faute de ces actions, les sols perdent leur fertilité et les matières mortes s'accumulent sans que le recyclage puisse se faire. Les Insectes constituent aussi des sources de nourriture pour de très nombreuses espèces de vertébrés (comme les oiseaux ou chauves-souris insectivores) qui assument par ailleurs des rôles régulateurs vis-à-vis d'autres espèces nuisibles à l'espèce humaine (comme les moustiques). De nombreux autres services plus particuliers sont rendus par les Insectes : on peut ainsi citer l'approvisionnement humain en miel (par les abeilles, Figure 2), en

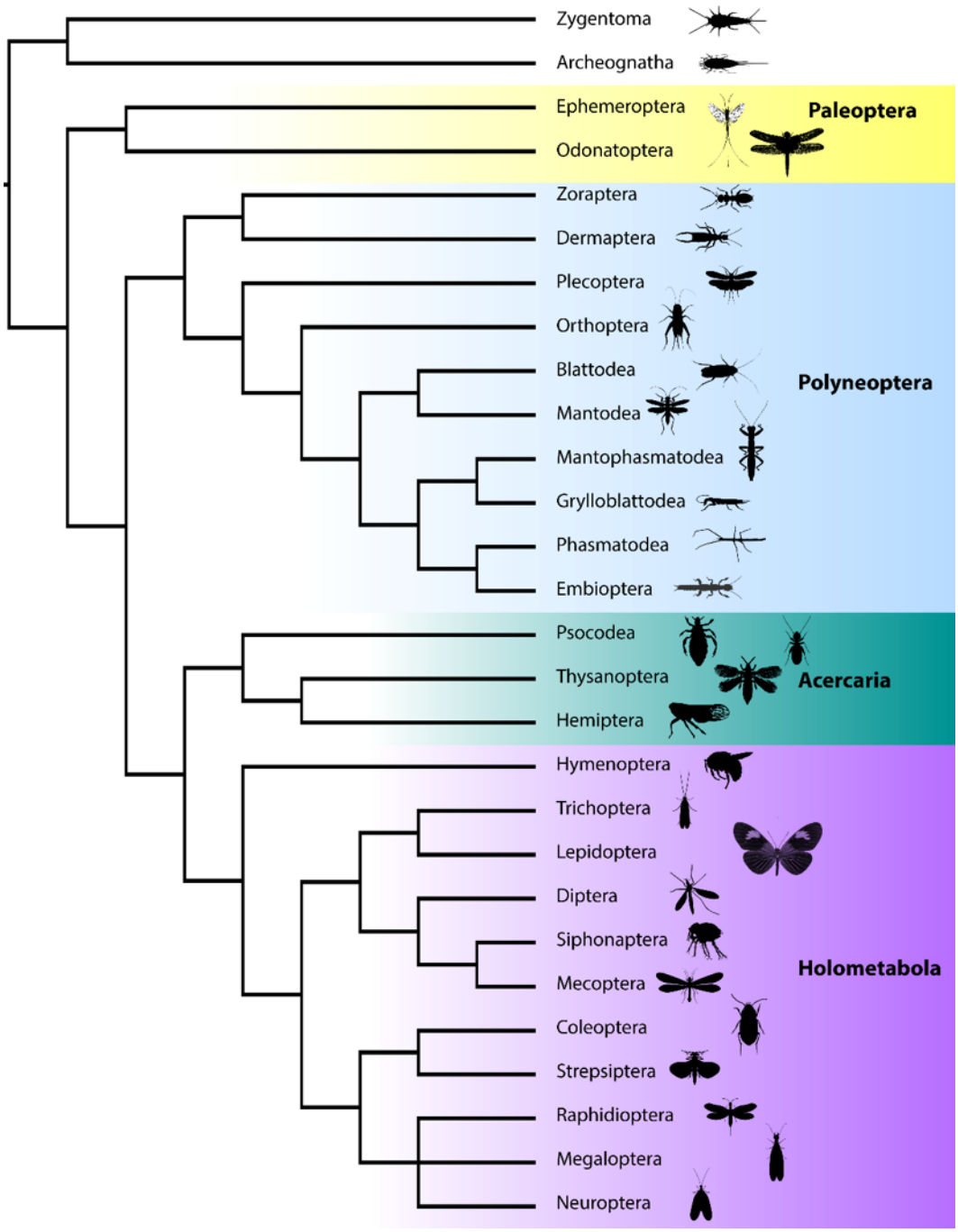


Figure 1. Arbre phylogénétique synthétique des 28 ordres d'Insectes actuels (d'après [3, 4] et d'autres études).

Figure 2. Les Insectes hyménoptères assurent des fonctions de pollinisation ((a) abeille sauvage) et de production de miel ((b) abeille domestique) mais peuvent être également de redoutables prédateurs ((c) frelon asiatique) (Photographies Romain Garrouste et Quentin Rome).

soie naturelle (ver à soie) ou en colorant (rouge cochenille), ou la dispersion de certaines graines par exemple par les fourmis ou encore le contrôle des stocks de parasites gastro-intestinaux des vertébrés par l'enfouissement des bouses par des coléoptères. Enfin, les Insectes représentent une source de protéines non négligeable, partie prenante des régimes de certains peuples et de plus en plus pour l'alimentation du bétail ou des poissons en aquaculture. Ils assurent également de nombreux autres services en matière de fonction indicatrice de l'état de bonne conservation de la biodiversité, d'éducation, de récréation, etc. L'ensemble de ces services représente une valeur monétaire considérable puisqu'elle se chiffre en centaines de milliards d'euros [11]. Certains Insectes présentent en revanche des aspects négatifs (responsables de méfaits) notamment tous ceux qui sont vecteurs d'agents pathogènes responsables de maladies pour les animaux et les hommes, comme les mouches tsé-tsé transmettant les parasites responsables de la maladie du sommeil ou les moustiques vecteurs de maladies infectieuses (paludisme, dengue, Zika, etc.). Longtemps cantonnés aux régions tropicales, ces Insectes vecteurs gagnent les pays tempérés sous l'effet du changement global qui combine un accroissement des échanges de marchandises et une hausse des températures, favorables à l'introduction puis à l'acclimatation de ces organismes exotiques envahissants. Des espèces d'Insectes invasives menacent également la biodiversité locale via des processus de compétition ou de prédation (comme le frelon asiatique *Vespa velutina* par exemple, Figure 2). D'autres Insectes herbivores (se nourrissant de plantes) sont considérés comme des ennemis de nos cultures, provoquant parfois des réductions importantes de rendement ou de qualité des produits agricoles, y compris après récolte, causant des pertes estimées à 70 milliards d'euros par an dans le monde [12]. Cependant d'autres Insectes se développent aux dépens de ces herbivores, qu'ils soient prédateurs ou parasitoïdes (parasites provoquant inévitablement la mort de l'hôte), contribuant à la régulation naturelle des populations de ces ravageurs [13].

4. La réalité du déclin des populations d'Insectes

4.1. *Le déclin de l'entomofaune : faits et perceptions*

Depuis une vingtaine d'années, les observations de terrain et les analyses comparatives de bases de données de biodiversité pointent une diminution du nombre d'Insectes [14]. La signification globale de ces observations, souvent réalisées dans des conditions non standardisées et limitées à un lieu et/ou une famille d'Insectes, n'était cependant pas établie de façon consensuelle [15]. En outre, si la disparition annoncée des abeilles ou des papillons a pu émouvoir le public, la perception générale de l'importance du déclin des Insectes est brouillée par l'image négative associée à certains Insectes nuisibles et par la menace que représentent des espèces invasives comme le moustique tigre *Aedes albopictus*, vecteur de virus humains comme celui de la dengue, ou les Insectes ravageurs de culture, comme les essaims de sauterelles qui menacent cette année l'Afrique de l'Est, le Moyen-Orient et l'Asie [12, 16]. Les vecteurs de pathogènes humains ne représentent cependant

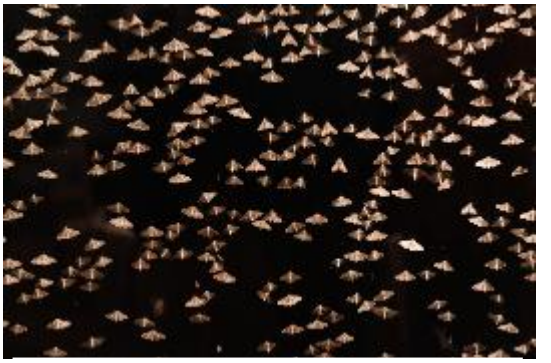
Gegenes pumilio
L'Hespérie du Barbon

Carsia sororiata
La Cidarie soeur

Eublemma minutata
L'Anthophile de la Perlière

Neptis rivularis
Le Sylvain des Spirées

Piège rempli de papillons de la pyrale du buis
(Cydalima perspectalis)



Nuée de papillons de la pyrale du buis
(Cydalima perspectalis)

Figure 3. Quatre espèces de papillons (Lépidoptères) déclarées disparues en France ((a) source INPN) et une espèce de papillon exotique envahissante dont les populations augmentent, la pyrale du buis ((b), Photos Marc Chaumeil et France 3 Occitanie du 23 août 2017).

que 1% des espèces de moustiques, et seulement 1% des Insectes sont considérés comme des ravageurs de culture.

Au cours des dernières années, plusieurs études publiées sont venues confirmer un appauvrissement de la faune des Insectes, que ce soit en termes d'abondance ou de disparition d'espèces dans les régions tempérées, mais aussi les tropiques et l'arctique [17]. Des baisses de biomasse d'Insectes allant jusqu'à 75% ont été rapportées dans des zones pourtant protégées en Allemagne [18, 19] et dans une forêt tropicale à Porto Rico [20]. Le suivi par radar de l'envol des nuées d'éphémères au-dessus des grands lacs américains montre un déclin de plus de 50% depuis le début des années 2000 [21]. Des pertes importantes, allant jusqu'à 55%, ont également été mesurées pour les Insectes pollinisateurs en Grande-Bretagne depuis 1980 [22]. La confirmation d'un déclin des Insectes et l'ampleur du phénomène ont rencontré un fort écho médiatique, associé à l'utilisation d'un vocabulaire alarmiste (« apocalypse des Insectes », « effondrement », « extinction globale »).

Cependant, si ces études apportent un signal inquiétant sur un appauvrissement des espèces d'Insectes et de leur abondance, notamment en Europe de l'Ouest et du Nord, nous ne disposons pas encore de suffisamment de données pour évaluer la globalité du phénomène et son ampleur à l'échelle de la planète. Le déclin des Insectes est en effet un phénomène complexe et des nuances commencent à apparaître [23].

4.2. *Un phénomène complexe*

Les études les mieux documentées sur le déclin des Insectes concernent les pays européens, où l'em-

preinte anthropique sur les paysages (intensification agricole, urbanisation, voies de communication) est particulièrement marquée. Les études sont plus fragmentaires pour l'Amérique du Nord, et surtout sont lacunaires pour les régions tropicales, qui abritent pourtant la plus grande part de la biodiversité des Insectes. Il existe donc un biais géographique important dans les études publiées et de ce fait, il est encore difficile aujourd'hui de produire des conclusions globales sur le déclin observé. Des différences régionales ont en effet été observées, certaines zones ne semblant que peu affectées par le déclin des Insectes [17].

Des différences taxonomiques sont également observées [23] et une analyse globale de la littérature traitant du déclin des Insectes indique que seuls 40% des taxa seraient affectés [24]. Il existe en effet plusieurs exemples d'espèces d'Insectes dont le nombre ou la distribution géographique augmente [22, 25–27], notamment des espèces exotiques (Figure 3). Une étude approfondie récente, analysant 166 études portant sur plus de 1600 sites et couvrant la période 1925–2018, observe par exemple des dynamiques opposées pour les Insectes terrestres, dont l'abondance décroit en effet, mais moins que dans les études précédentes (9% par décennie), et les Insectes aquatiques, dont l'abondance augmenterait [25]. Mais l'analyse et le choix des données de cette dernière analyse ont récemment été critiqués [28, 29] et les conclusions des auteurs sont donc sujettes à caution.

La complexité de la mesure du déclin des Insectes est amplifiée par la difficulté d'évaluer le nombre et la diversité des Insectes dans leur milieu. Outre leur petite taille, ceux-ci sont en effet disséminés dans leurs micro-habitats, avec de fortes variations au niveau du sol en fonction de la présence de rochers, de bois morts, d'espèces végétales associées mais aussi en hauteur dans les forêts avec des espèces différentes au sol et dans la canopée ou en profondeur dans les milieux aquatiques. Cette partition des Insectes est aussi temporelle avec des espèces nocturnes et diurnes, qui ont plusieurs générations par an ou au contraire des cycles larvaires souterrains ou benthiques sur des périodes pouvant aller jusqu'à plusieurs années [30]. Une telle variabilité spatiotemporelle peut entraîner des imprécisions ou des biais dans la collecte des informations puisqu'aucune méthode standard ne permet de répertorier les changements de population de toutes les espèces d'Insectes à un endroit donné [27, 31]. Ceci explique sans doute la dominance de certaines espèces emblématiques comme les abeilles, les scarabées et les papillons dans les études de suivi des populations d'Insectes et de leur diversité.

4.3. *Le déclin des Insectes, un phénomène qui reste mal documenté*

Si les études parues ces dernières années ont joué un rôle salutaire d'alerte sur un problème émergent, nous ne disposons pas à ce jour de suffisamment de données quantitatives et fiables pour évaluer globalement la sévérité du déclin des Insectes et ses variations spatiales ou taxonomiques.

Il convient donc de multiplier les études avec des protocoles standardisés prenant en compte les enseignements des travaux pionniers dans ce domaine. Ainsi, les changements de population doivent être étudiés dans la durée, sur des périodes suffisamment longues pour identifier des tendances significatives, plutôt que par comparaison entre des périodes différentes [31]. En effet, le nombre d'Insectes fluctue naturellement de génération en génération, parfois de façon importante et des comparaisons ponctuelles peuvent donc être trompeuses [26, 31, 32]. Les études disponibles montrent également l'importance de suivre plusieurs sites, si possible les mêmes, des variations considérables de tendance pouvant exister entre sites adjacents. Enfin, une attention particulière doit être portée aux variables mesurées (biomasse, abondance ou nombre d'espèces), qui fournissent des informations souvent différentes voire contradictoires sur la diversité des Insectes, et aux méthodes d'échantillonnage utilisées, qui doivent rester comparables dans le temps et adaptées aux taxons ciblés [27]. Les recensements exhaustifs sont compliqués par le fait que les populations d'Insectes ont tendance à être composées de peu d'espèces communes et de nombreuses espèces rares [30]. Ainsi, le maintien de l'abondance des individus au sein d'une communauté peut masquer la perte d'espèces rares du fait de la dominance d'un petit nombre d'espèces très abondantes dans l'échantillon, comme cela a pu être montré chez les Insectes pollinisateurs en Grande-Bretagne [22]. Une alternative peut être apportée par l'utilisation des collections d'histoire naturelle qui offrent des points de référence anciens et permettent donc

de détecter des variations significatives sur le long terme [33].

Le suivi rigoureux des populations d'Insectes, seule façon d'établir un diagnostic robuste de leur état de conservation, représente donc un investissement en temps et moyens important. La tâche est d'autant plus ardue que (i) seule une fraction des espèces est décrite, leur nombre total restant inconnu, (ii) peu de choses sont connues sur le cycle de vie et l'écologie de la plupart des espèces et (iii) le nombre de taxonomistes et de moyens pour financer leurs travaux demeurent insuffisants.

Certaines tendances se dégagent cependant en ce qui concerne les espèces les plus affectées. Il est par exemple apparent que les Insectes ayant une alimentation très spécialisée sont plus affectés que les Insectes généralistes, qui peuvent occuper des niches plus larges pour prospérer et étendre leur distribution géographique. Les espèces univoltines (une seule génération par an) ou sédentaires semblent aussi plus exposées que les plurivoltines (plusieurs générations par an), les espèces plus mobiles ou ayant des aires de répartition plus vastes. Ces observations fournissent de premiers éléments pour étudier les causes du déclin de l'entomofaune.

5. Les causes probables du déclin des Insectes

Les cinq causes principales de l'érosion de la biodiversité sont bien connues, classées par ordre décroissant d'importance par la plateforme intergouvernementale sur la biodiversité et les services écosystémiques (IPBES) [10] comme étant (1) les changements dans l'utilisation des terres, (2) l'exploitation directe des organismes, (3) le changement climatique, (4) la pollution, et (5) les espèces exotiques envahissantes. Pour ce qui est des Insectes, non concernés par la pêche ou la chasse, l'exploitation directe ne peut être incriminée. Les quatre autres facteurs de changement sont clairement impliqués dans la réduction de la diversité biologique des Insectes [17, 30] quoique dans un ordre différent repris ci-dessous [24].

5.1. *Changement d'utilisation des terres*

La première cause de disparition des Insectes est la destruction ou la dégradation de leurs habitats. La conversion des espaces naturels pour des usages agricoles ou pour l'extension des zones urbaines, qui occupent désormais la moitié de la surface des terres [10], se traduit par une diminution continue des surfaces des forêts (perte d'environ 5 millions d'hectares par an [34]), des prairies (70% ont disparu dans les pays développés, MEA 2005) ou des zones humides (détruites à 87% [10]). Or les forêts, souvent très étendues, composées d'espèces d'arbres à longue durée de vie, présentant une stratification verticale complexe, avec des climats tamponnés, offrent une extraordinaire variété d'habitats abritant une multitude d'espèces d'Insectes [35] notamment les coléoptères vivant dans le bois mort (3000 espèces en France). De même, la disparition des habitats prairiaux a des conséquences néfastes pour l'abondance et la diversité des papillons [36] et des Insectes pollinisateurs (notamment les Hyménoptères). L'assèchement des mares, étangs et rivières se traduit par de lourdes pertes pour les Insectes aquatiques.

Au-delà de la diminution de la surface des habitats favorables aux Insectes, la conversion des terres, et les infrastructures de transport qui les accompagnent, augmentent la fragmentation des paysages. Habitant des portions d'habitats plus petites, plus isolées, moins bien connectées par des corridors écologiques (haies, bandes enherbées) qui disparaissent, les populations d'Insectes tendent à péricliter par manque de ressources ou par diminution du succès reproducteur [19, 30, 37].

5.2. *Pollutions*

La première des pollutions chimiques subies par les Insectes résulte de l'usage des insecticides. Toxiques par définition, les insecticides de synthèse ont été développés au cours du XXe siècle pour lutter contre les Insectes ravageurs des cultures (Insectes herbivores) mais leur manque de spécificité (large spectre d'action) a induit la mortalité collatérale de nombreux Insectes non cibles [38]. Les effets délétères pour les populations d'Insectes des applications massives de DDT sont connus depuis longtemps (voir *Le Printemps silencieux* de Rachel Carlson en 1962 ou Nocera *et al.*, 2012 [39]). Plus récemment, la prise de conscience des impacts majeurs de l'usage des néonicotinoïdes sur la faune entomologique, notamment des pollinisateurs [40] a fini par conduire à

leur interdiction en France en 2018 mais des dérogations ont été accordées. Une découverte importante de ces dernières années est que les insecticides peuvent conduire au déclin des Insectes même à des doses sublétales car elles perturbent leur comportement, les rendant incapables de se nourrir, de se reproduire ou de se défendre contre les infections [41, 42]. L'enrobage des semences avec ces insecticides, proposé comme une solution prophylactique simple, est en outre contradictoire avec une stratégie raisonnée qui consiste à traiter uniquement en cas de problèmes potentiels. Enfin, la rémanence de nombreuses molécules de synthèse pose un problème au-delà du court terme de leur application [43].

D'autres types de pollution exercent des effets négatifs sur les Insectes. L'usage des herbicides ou des engrais en agriculture, en appauvrissant la flore, conduit à une diminution de la diversité des Insectes herbivores [30]. La pollution de l'air affecte également les Insectes [44], de même que la pollution lumineuse [45], notamment en ville [17] car les sources de lumière artificielle agissent comme autant de pièges.

5.3. *Changement climatique*

L'effet global du changement climatique est plus difficile à discerner [17] car ses composantes sont multiples et leurs conséquences parfois opposées. En tant qu'organismes ne régulant pas leur température (poïkilothermes), les Insectes sont en général favorisés par l'augmentation des températures ; se développant plus vite, ils peuvent par exemple multiplier le nombre de générations par an voire étendre leur aire de répartition. Mais ils sont également plus sensibles aux chocs thermiques et aux canicules, notamment quand les températures dépassent les seuils létaux [46, 47]. Enfin des désynchronisations d'émergence d'Insectes et de période de floraison ou feuillaison chez leurs plantes hôtes peuvent conduire à des phénomènes de famine chez les Insectes herbivores [30].

Le réchauffement global est lié à l'augmentation des concentrations en gaz carbonique qui a pour conséquence indirecte une détérioration de la qualité nutritive des plantes, avec un effet négatif sur la survie des Insectes herbivores [17, 48]. L'intensification des sécheresses est néfaste pour les Insectes car ce sont des organismes avec un faible rapport poids-surface les rendant plus sensibles à la dessiccation [17]. Les grands incendies consécutifs aux périodes de sécheresse et de forte chaleur détruisent des surfaces importantes d'habitats favorables aux Insectes, comme les forêts en climat méditerranéen. L'augmentation de l'intensité des tempêtes entraîne au contraire un accroissement du volume de bois mort favorable à la biodiversité des Insectes forestiers.

5.4. *Invasions biologiques*

Les effets des invasions biologiques sont multiples. Le cas des plantes exotiques envahissantes est particulier. Elles peuvent prendre la place des plantes locales et ainsi, détruire les habitats des Insectes dont ces plantes sont la source exclusive de nourriture, et qui leur sont donc inféodés [32]. Les Insectes ravageurs exotiques peuvent aussi détruire les plantes hôtes et ainsi menacer les Insectes autochtones qui en dépendent [49]. L'introduction d'Insectes prédateurs à des fins de lutte biologique peut également conduire à des risques importants pour la faune locale par des processus d'exclusion compétitive ou par prédation directe quand ces ennemis naturels se révèlent trop généralistes, comme dans le cas de la coccinelle asiatique en Europe [24, 30]. Les espèces exotiques envahissantes, parfois introduites pour favoriser la pollinisation, peuvent transporter avec elles des pathogènes qu'elles transmettent aux Insectes indigènes, notamment des virus [49, 50], ou favoriser l'installation d'Insectes parasitoïdes qui peuvent changer d'hôtes et s'attaquer aux espèces locales (compétition apparente [49]). Finalement, la colonisation des milieux aquatiques par des espèces de poissons exotiques particulièrement prolifiques ou voraces peut conduire à une forte diminution de l'abondance des Insectes d'eau douce.

5.5. *Interactions entre causes premières et mécanismes en jeu*

La majeure partie des facteurs déterminant le déclin des Insectes est dans une dynamique d'augmentation, comme l'intensification de l'agriculture et l'urbanisation, les changements climatiques et le rythme des invasions biologiques, laissant augurer d'une aggravation du statut de conservation de la faune des

Insectes. En outre, la plupart de ces forces de dégradation interagissent pour se renforcer. Les changements d'usages des terres s'accompagnent d'une augmentation des risques de pollution, le réchauffement climatique favorise l'installation et le développement des espèces invasives originaires des régions subtropicales, la fragmentation des paysages empêche la migration des espèces inadaptées aux nouvelles conditions climatiques.

Les mécanismes délétères ou létaux peuvent aussi se superposer. Les stress climatiques, les molécules toxiques, la famine liée à la disparition des plantes hôtes agissent directement sur la physiologie et le développement des individus, abaissant leur seuil de résilience et déclenchant une spirale de déclin. La mort des individus, la baisse de leur succès reproducteur ou la perturbation de leur comportement de dispersion provoquent une baisse de leur capacité de reproduction et donc une diminution du niveau des populations d'Insectes. Les petites populations rencontrent de plus grandes difficultés à assurer d'une part la rencontre des partenaires de reproduction avec des risques de consanguinité, et d'autre part, les comportements de groupes pour la recherche de nourriture ou la défense contre les prédateurs (p. ex. Insectes sociaux), conduisant à leur extinction (effet Allee). La disparition progressive des populations aboutit à celle de l'espèce (Figure 4).

6. Les conséquences écologiques du déclin des Insectes

6.1. *Impact sur la pollinisation*

De nombreuses plantes cultivées [51, 52] ou sauvages [53], dépendent des Insectes pour leur pollinisation. Le déclin spectaculaire des abeilles domestiques *Apis mellifera* [24] ne doit pas faire oublier celui de nombreux autres pollinisateurs, notamment des bourdons, papillons et Diptères *Syrphidae* [54, 55]. L'importance et la complexité des réseaux de pollinisation Insectes-plantes commencent à peine à être déchiffrées [56, 57]. Des analyses corrélatives [58] montrent clairement une association du déclin de certains pollinisateurs et des plantes qui en dépendent. Diverses études observationnelles [59] et expérimentales [60, 61] portant sur le détail des mécanismes, comme le nombre de visites de pollinisateurs aux fleurs, démontrent un lien causal entre le déclin des pollinisateurs et la baisse de rendement des cultures.

L'impact généralisé du déclin des Insectes sur les productions agricoles n'a cependant pas encore été mesuré [62], ce qui peut s'expliquer par la résilience induite par la complexité des réseaux de pollinisation, les interactions avec de multiples changements des pratiques agricoles et d'autres facteurs limitants [63]. Cependant, la croissance des cultures dépendant d'Insectes pollinisateurs [54, 62, 64] et l'érosion de la diversité des pollinisateurs [22] font craindre des effets de points de basculement irréversibles [65]. Leurs conséquences économiques ont été évaluées à de multiples reprises [52, 66], avec divers exemples de pertes ponctuelles de plusieurs millions de dollars [67]. Suite au déclin des abeilles, le coût de location de ruches pour la pollinisation des cultures a ainsi déjà augmenté aux États-Unis [68]. La valeur économique des cultures dépendant de la pollinisation entomophile se chiffre en centaines de milliards de dollars [67] même en pondérant pour une dépendance partielle vis-à-vis de ce type de pollinisation [66].

6.2. *Impact sur les oiseaux*

La concomitance du déclin des Insectes et de nombreuses espèces d'oiseaux des zones de grande culture a de longue date attiré l'attention. Le cas le plus documenté est celui de la perdrix grise. La survie des poussins dépend en effet de l'abondance de leurs principaux Insectes proies, pucerons, coléoptères, chenilles de papillons, criquets etc. [69]. Une augmentation expérimentale de la proportion de pucerons dans le régime alimentaire affecte également de manière marquée le développement des poussins [70] : la masse corporelle moyenne à 5 jours passe de 14 g à 19g quand la part de pucerons passe de 0 à 45%. Des résultats similaires ont été démontrés chez plusieurs Passereaux [71], parfois avec une approche expérimentale très fine [72], expliquant ainsi le déclin généralisé des oiseaux des zones agricoles [73] et en particulier des insectivores [74]. Ce déclin de l'avifaune via une diminution de l'abondance des Insectes proies résulte en particulier de l'utilisation des insecticides néonicotinoïdes [75]. Bien que l'avifaune puisse être directement contaminée par ces substances, avec des effets individuels, aucun impact démographique

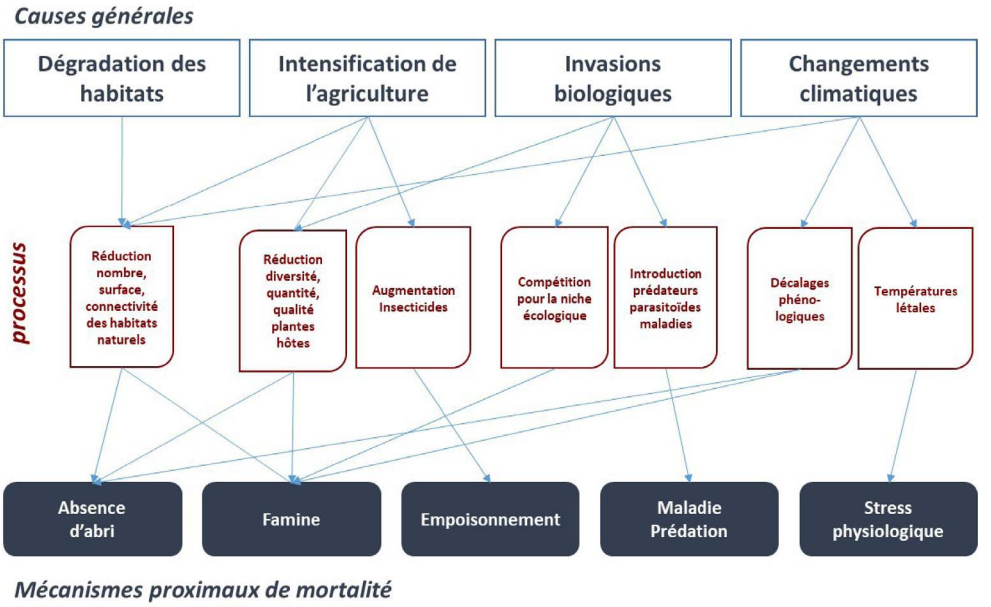


Figure 4. Principales causes, processus et mécanismes de mortalité des Insectes.

direct de cette contamination n'a cependant encore été détecté à ce jour [76]. Même si le déclin des oiseaux des zones agricoles pour la France (Figure 5) a plusieurs causes [77], allant des transformations des pratiques [78] et des paysages [79] au changement climatique [80], la diminution des populations d'Insectes apparait donc comme la principale.

6.3. *Impacts généraux sur la biodiversité et les écosystèmes*

Par « effet de cascade » au travers des réseaux trophiques [81], l'impact du déclin des Insectes se propage au sein des écosystèmes [30]. La diminution d'Insectes utiles comme les libellules, du fait de la pollution de l'eau ou l'assèchement des mares et des étangs, se traduit par une augmentation de l'abondance des moustiques qui entrent habituellement dans leur régime alimentaire [24]. Le déclin des Insectes qui sont aquatiques à un moment ou à un autre de leur cycle [21, 75] impacte également les populations de poissons qui s'en nourrissent [82] exactement comme celui des Insectes terrestres impacte les populations d'oiseaux ou de chauves-souris. Ces effets de cascade, à la fois écologiques et évolutifs, sont donc multiples, complexes et discrets et il faudra du temps pour les répertorier et les analyser.

7. Recommandations pour freiner le déclin des Insectes

7.1. *Recommandation 1 : Développer des méthodes d'évaluations fiables du déclin de la diversité et de l'abondance des Insectes*

Tout comme la réalité du changement climatique a pris corps dans l'esprit commun quand des carottes de glace des pôles et des suivis météorologiques précis ont permis de reconstituer de longues séries de données temporelles fiables, des méthodes et instruments de mesure plus précis doivent être déployés pour confirmer les évolutions quantitatives des populations et de la diversité des Insectes. De nombreux biais d'échantillonnage ou de références historiques ont été identifiés, qui devront être résolus en mettant en œuvre des suivis à long terme, avec des méthodes standardisées et adaptées aux différents groupes fonctionnels d'Insectes, si possible sur plus de 15 ans et dans de vastes paysages ou territoires ateliers où les facteurs de déclin pourront être

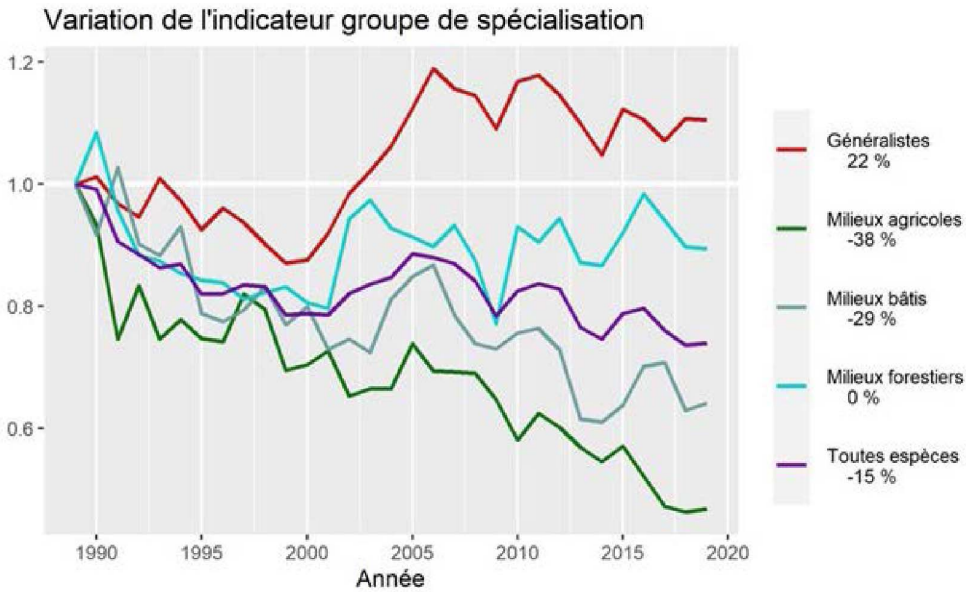


Figure 5. Evolution, au cours de 30 dernières années, de l'indicateur d'abondance des oiseaux communs, par groupe de spécialisation d'habitat (http://www.vigienature.fr/fr/observatoires/suivi-temporel-oiseaux-communs-stoc/resultats-3413). La valeur de cet indicateur correspond au taux de variation de l'indice d'abondance (nombre d'individus au km^2) de 75 espèces d'oiseaux communs (14 espèces généralistes, 24 spécialistes des milieux agricoles, 24 spécialistes des milieux forestiers, et 13 spécialistes des milieux bâtis). Le taux de variation est égal à la pente de la droite de régression entre les indices d'abondance par année et le nombre d'années depuis le début du suivi en 1989.

aussi analysés [83]. Dans l'urgence, il faudra également développer des indicateurs statistiques d'évolution des populations basés sur des collections des musées, afin de constituer des points de référence historiques [33].

Pour augmenter le rendement des mesures et automatiser leur saisie, un recours accru aux nouvelles technologies est nécessaire [84]. Ces dernières englobent notamment la détection des Insectes par mesures radar ou bioacoustiques ainsi que leur piégeage automatique, suivi d'une détermination par méta-barcoding et analyse de l'ADN environnemental [35, 83]. Pour être validées et étalonnées, ces méthodes doivent cependant s'appuyer sur un maintien à long terme des compétences taxonomiques et de la préservation des collections de muséums. En complément, le développement récent des sciences citoyennes a montré que la mobilisation du grand public pour l'observation et la saisie des données naturalistes (via, par exemple, des applications Smartphone) pouvait apporter des informations précieuses sur les grandes tendances de dynamique de la biodiversité, notamment dans les milieux les plus anthropisés (villes, jardins), tout en suscitant intérêt et compréhension dans la société.

7.2. *Recommandation 2 : S'attaquer aux causes du déclin des Insectes et mieux préserver le patrimoine naturel*

Des actions urgentes et globales doivent être entreprises pour freiner l'érosion générale de la biodiversité, comme la lutte contre le changement climatique, l'arrêt de l'urbanisation des terres et la déforestation, le contrôle des échanges commerciaux et des invasions biologiques qu'ils entrainent. Mais plus spécifiquement deux grands types de mesures doivent être diligentés pour stopper le déclin des Insectes et des services qu'ils rendent à l'humanité.

La première grande mesure est la réduction de l'usage des insecticides de synthèse en agriculture et

l'amélioration de la spécificité de leurs cibles (réduction du spectre). La toxicité directe et indirecte de ces produits phytosanitaires, leur application de moins en moins raisonnée, ainsi que leur coût économique et environnemental rendent leur développement et leur application de moins en moins pertinents. Des méthodes alternatives, fondées sur l'approche agroécologique, doivent être recherchées puis diffusées, incluant entre autres la lutte biologique, l'élicitation des substances de défense des plantes, l'usage de composés sémiochimiques (phéromones, odeurs de plantes) et la diversification des cultures et des (micro)habitats à l'échelle de la parcelle et du paysage, notamment pour restaurer et renforcer l'abondance et l'efficacité des ennemis naturels des Insectes ravageurs, qu'il s'agisse d'autres Insectes, d'oiseaux insectivores ou de chauves-souris. En outre, la mutualisation des récoltes et des pertes sur une région donnée renforcerait considérablement la rentabilité des approches d'agriculture raisonnée.

La seconde grande mesure est la préservation, voire l'amélioration, des habitats refuges pour les Insectes. Les forêts, les prairies naturelles, les milieux aquatiques d'eau douce sont des écosystèmes particulièrement importants à protéger car ils offrent de nombreuses niches écologiques aux Insectes, de par leur diversité végétale, leur hétérogénéité de structure et leur permanence temporelle. Mais les Insectes doivent aussi être conservés dans les territoires plus anthropisés comme les zones agricoles ou les milieux urbains. Dans ces cas, les espaces interstitiels (haies, bandes enherbées), les parcs et jardins, les microhabitats (murs et toits végétalisés, arbres d'alignement, « hôtels à Insectes ») doivent être généralisés et entretenus [35, 85]. Au-delà de ces milieux particuliers, c'est aussi l'hétérogénéité des paysages et la connectivité entre différents types d'habitat qu'il convient d'améliorer, afin notamment de permettre les échanges de gènes et individus entre populations d'Insectes, pour le maintien à long terme du potentiel évolutif et d'adaptation des Insectes aux changements globaux.

7.3. *Recommandation 3 : Inventer une nouvelle relation de l'Homme à l'Insecte*

Une grande part de l'indifférence au sort des Insectes tient à la répulsion ou la détestation qu'ils inspirent chez de nombreuses personnes. Cette attitude est ancrée dans le souvenir personnel de piqures de moustique ou de guêpe mais aussi dans un imaginaire collectif utilisant souvent la morphologie étrange des Insectes pour incarner la figure du Mal (nombreux sont les « aliens » extraterrestres qui portent antennes, mandibules ou multitude de paires de pattes). S'il demeure difficile d'expliquer cette aversion principalement occidentale, il est clair que la sauvegarde de la faune des Insectes ne pourra obtenir le plein soutien de l'opinion publique qu'avec une réhabilitation de l'image et de la réputation de l'Insecte.

Une première approche pour convaincre nos concitoyens de freiner le déclin des Insectes est de mieux expliquer leur contribution majeure au bien-être humain, non seulement via les services rendus depuis toujours (pollinisation, régulation des ravageurs, production de miel et de soie etc.) mais aussi par de nouveaux usages. De nombreuses entreprises ont su développer des élevages industriels d'Insectes pour l'alimentation, humaine parfois mais surtout animale (farine pour les élevages de poulets, l'aquaculture), remplaçant de façon plus efficace, d'un point énergétique, et plus respectueuse de l'environnement, les tourteaux de soja ou le poisson fourrage. Une autre contribution émergente est l'utilisation en bio-inspiration. La structure des écailles sur les ailes du papillon *Morpho* a permis la conception de la surface la plus hydrophobe au monde (utile pour les vitres autonettoyantes, Figure 6), le comportement social des fourmis ou abeilles est étudié pour développer le pilotage d'essaims de drones, la locomotion avec trois paires de pattes semble la plus pratique pour les robots, le mécanisme par lequel les Insectes volants évitent les obstacles grâce à leur rétine a été élucidé, permettant d'envisager la mise au point d'instruments de navigation innovants pour l'aviation, la ventilation des termitières offre une solution très efficace pour la conception de bâtiments bioclimatiques, etc.

Plus symboliquement, il convient aussi de revaloriser l'image et la perception de l'Insecte [35]. Cela passe sans doute par l'identification d'espèces iconiques (comme l'est devenu le panda pour les mammifères), et pour cela les superbes espèces de papillons ou de libellules ne manquent pas. Mais plus encore, c'est d'un nouveau « récit » dont on a besoin, d'une ou des histoires à raconter aux jeunes générations pour qu'ils considèrent avec intérêt et bien-

Figure 6. Exemple de bio-inspiration trouvée dans le monde des Insectes avec la structure microscopique des écailles des ailes du papillon *Morpho menelaus*, qui lui confère une imperméabilité unique au monde et peut servir au développement de surfaces vitrées particulièrement hydrophobes (Photographies Serge Berthier).

veillance le monde des Insectes. Un effort important envers les enseignants et les artistes devrait donc être consenti pour qu'ils transmettent le message de l'utilité mais aussi de la beauté des Insectes.

Pour faciliter ces démarches, en concertation avec la Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité (https://www.fondationbiodiversite.fr/) et l'Office pour les Insectes et leur Environnement (http://www.Insectes.org/opie/monde-des-Insectes.html), nous proposons la création d'une Fondation de l'Insecte, destinée à recueillir des financements publics et privés pour soutenir des projets éducatifs, artistiques et scientifiques sur les Insectes, leur connaissance, leur préservation et leur utilisation.

Reconnaissance

Nous sommes reconnaissants à André Nel et Frédéric Legendre pour leur contribution à la figure 1 et à Bruno Dastillung pour son aide à l'édition du manuscrit.

References

[1] R. Garrouste, G. Clément, P. Nel, M. S. Engel *et al.*, "A complete insect from the Late Devonian period", *Nature* **488** (2012), p. 82-85.

[2] G. Giribet, G. D. Edgecombe, W. C. Wheeler, "Arthropod phylogeny based on eight molecular loci and morphology", *Nature* **413** (2001), p. 157-161.

[3] B. Misof, S. Liu, K. Meusemann, R. S. Peters *et al.*, "Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution", *Science* **346** (2014), p. 763-767.

[4] B. Wipfler, H. Letsch, P. B. Frandsen, P. Kapli *et al.*, "Evolutionary history of Polyneoptera and its implications for our understanding of early winged insects", *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **116** (2019), no. 8, p. 3024-3029.

[5] A. Nel, "Some misconceptions or preconceived ideas on the history of the Insects", in *BIO Web of Conferences*, vol. 4, EDP Sciences, 2015.

[6] A. Nel, P. Roques, P. Nel, A. A. Prokin, T. Bourgoin *et al.*, "The earliest known holometabolous insects", *Nature* **503** (2013), p. 257-261.

[7] P. Nel, S. Bertrand, A. Nel, "Diversification of insects since the Devonian: a new approach based on morphological disparity of mouthparts", *Sci. Rep.* **8** (2018), article no. 3516.

[8] D. Grimaldi, M. S. Engel, M. S. Engel, *Evolution of the Insects*, Cambridge University Press, 2005.

[9] J. A. Noriega, J. Hortal, F. M. Azcárate, M. P. Berg *et al.*, "Research trends in ecosystem services provided by insects", *Basic Appl. Ecol.* **26** (2018), p. 8-23.

[10] IPBES, *Global Assessment Report on Biodiversity and Ecosystem Services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services*, IPBES secretariat, 2019, E. S. Brondizio, J. Settele, S. Díaz, and H. T. Ngo (eds).

[11] J. E. Losey, M. Vaughan, "The economic value of ecological services provided by insects", *BioScience* **56** (2006), p. 311-323.

[12] C. Bradshaw, B. Leroy, C. Bellard, D. Roiz, C. Albert *et al.*, "Massive yet grossly underestimated global costs of invasive insects", *Nat. Commun.* **7** (2016), article no. 12986.

[13] M. J. W. Cock, S. T. Murphy, M. T. K. Kairo, E. Thompson, R. J. Murphy, A. W. Francis, "Trends in the classical biological control of insect pests by insects: an update of the BIOCAT database", *BioControl* **61** (2016), p. 349-363.

[14] R. Dirzo, H. S. Young, M. Galetti, G. Ceballos, N. J. B. Isaac, B. Collen, "Defaunation in the Anthropocene", *Science* **345** (2014), no. 6195, p. 401-406.

[15] W. E. Kunin, "Robust evidence of declines in insect abundance and biodiversity", *Nature* **574** (2019), p. 641-642.

[16] A. Roussi, "Why gigantic locust swarms are challenging governments and researchers", *Nature* **579** (2020), no. 7799, p. 330-330.

[17] D. L. Wagner, "Insect declines in the Anthropocene", *Annu. Rev. Entomol.* **65** (2020), p. 457-480.

[18] C. A. Hallmann, T. Zeegers, R. van Klink, R. Vermeulen, P. van Wielink, H. Spijkers, E. Jongejans, "Declining abundance of beetles, moths and caddisflies in the Netherlands", *Insect Conserv. Diver.* **13** (2020), no. 2, p. 127-139.

[19] S. Seibold, M. M. Gossner, N. K. Simons, N. Blüthgen, J. Müller, D. Ambarlı, K. E. Linsenmair, "Arthropod decline in grasslands and forests is associated with landscape-level drivers", *Nature* **574** (2019), no. 7780, p. 671-674.

[20] B. C. Lister, A. Garcia, "Climate-driven declines in arthropod abundance restructure a rainforest food web", *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **115** (2018), no. 44, p. E10397-E10406.

[21] P. M. Stepanian, S. A. Entrekin, C. E. Wainwright, D. Mirkovic, J. L. Tank, J. F. Kelly, "Declines in an abundant aquatic insect, the burrowing mayfly, across major North American waterways", *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **117** (2020), no. 6, p. 2987-2992.

[22] G. D. Powney, C. Carvell, M. Edwards, R. K. A. Morris, H. E. Roy, B. A. Woodcock, N. J. B. Isaac, "Widespread losses of pollinating insects in Britain", *Nat. Commun.* **10** (2019), article no. 1018.

[23] R. K. Didham, F. Barbero, C. M. Collins, M. L. Forister, C. Hassall, S. R. Leather, A. J. Stewart, "Spotlight on insects: trends, threats and conservation challenges", *Insect Conserv. Diver.* **13** (2020), no. 2, p. 99-102.

[24] F. Sanchez-Bayo, K. A. Wyckhuys, "Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers", *Biol. Cons.* **232** (2019), p. 8-27.

[25] R. v. Klink, D. E. Bowler, K. B. Gongalsky, A. B. Swengel, A. Gentile, J. M. Chase, "Meta-analysis reveals declines in terrestrial but increases in freshwater insect abundances", *Science* **368** (2020), no. 6489, p. 417-420.

[26] C. J. Macgregor, J. H. Williams, J. R. Bell, D. Chris, "Thomas, Moth biomass increases and decreases over 50 years in Britain", *Nat. Ecol. Evol.* **3** (2019), p. 1645-1649.

[27] M. E. Saunders, J. K. Janes, J. C. O'Hanlon, "Moving on from the insect apocalypse narrative: engaging with evidence-based insect conservation", *BioScience* **70** (2020), no. 1, p. 80-89.

[28] M. Desquilbet, L. Gaume, M. Grippa, R. Céréghino *et al.*, "Comment on "Meta-analysis reveals declines in terrestrial but increases in freshwater insect abundances"", *Science* **370** (2020), no. 6523, article no. eabd8947.

[29] S. C. Jähnig, V. Baranov, F. Altermatt, P. Cranston *et al.*, "Revisiting global trends in freshwater insect biodiversity", *WIREs Water* (2020), p. e1506.

[30] P. Cardoso, P. S. Barton, K. Birkhofer, F. Chichorro *et al.*, "Scientists' warning to humanity on insect extinctions", *Biol. Conserv.* **242** (2020), article no. 108426.

[31] M. E. Saunders, "Ups and downs of insect populations", *Nature Ecol. Evol.* **3** (2019), no. 12, p. 1616-1617.

[32] D. L. Wagner, R. G. Van Driesche, "Threats posed to rare or endangered insects by invasions of nonnative species", *Annu. Rev. Entomol.* **55** (2010), p. 547-568.

[33] H. B. Shaffer, R. N. Fisher, C. Davidson, "The role of natural history collections in documenting species declines", *Trends Ecol. Evol.* **13** (1998), no. 1, p. 27-30.

[34] P. G. Curtis, C. M. Slay, N. L. Harris, A. Tyukavina, M. C. Hansen, "Classifying drivers of global forest loss", *Science* **361** (2018), no. 6407, p. 1108-1111.

[35] M. J. Samways, P. S. Barton, K. Birkhofer, F. Chichorro, C. Deacon, T. Fartmann, M. J. Hill, "Solutions for humanity on how to conserve insects", *Biol. Conserv.* **242** (2020), article no. 108427.

[36] J. C. Habel, R. Trusch, T. Schmitt, M. Ochse, W. Ulrich, "Long-term large-scale decline in relative abundances of butterfly and burnet moth species across south-western Germany", *Sci. Rep.* **9** (2019), no. 1, article no. 14921.

[37] S. K. Collinge, "Effects of grassland fragmentation on insect species loss, colonization, and movement patterns", *Ecology* **81** (2000), no. 8, p. 2211-2226.

[38] C. A. Brühl, J. G. Zaller, "Biodiversity decline as a consequence of an inappropriate environmental risk assessment of pesticides", *Frontiers Environ. Sci.* **7** (2019), article no. 177.

[39] J. J. Nocera, J. M. Blais, D. V. Beresford, L. K. Finity, C. Grooms *et al.*, "Historical pesticide applications coincided with an altered diet of aerially foraging insectivorous chimney swifts", *Proc. R. Soc. B* **279** (2012), p. 3114-3120.

[40] D. Goulson, "An overview of the environmental risks posed by neonicotinoid insecticides", *J. Appl. Ecol.* **50** (2013), no. 4, p. 977-987.

[41] N. Desneux, A. Decourtye, J.-M. Delpuech, "The sublethal effects of pesticides on beneficial arthropods", *Annu. Rev. Entomol.* **52** (2007), p. 81-106.

[42] C. Vidau, M. Diogon, J. Aufauvre, R. Fontbonne, B. Viguès, J. L. Brunet, L. P. Belzunces, "Exposure to sublethal doses of fipronil and thiacloprid highly increases mortality of honeybees previously infected by Nosema ceranae", *PLoS One* **6** (2011), no. 6, article no. e21550.

[43] C. Pelosi, C. Bertrand, G. Daniele, M. Coeurdassier, P. Benoit, S. Nélieu, F. Lafay *et al.*, "Residues of currently used pesticides in soils and earthworms: A silent threat?", *Agricult. Ecosys. Environ.* **305** (2021), article no. 107167.

[44] E. L. Zvereva, M. V. Kozlov, "Responses of terrestrial arthropods to air pollution: a meta-analysis", *Environ. Sci. Pollut. Res.* **17** (2010), p. 297-311.

[45] A. C. Owens, P. Cochard, J. Durrant, B. Farnworth, E. K. Perkin, B. Seymoure, "Light pollution is a driver of insect declines", *Biol. Conserv.* **241** (2020), article no. 108259.

[46] H. Jactel, J. Koricheva, B. Castagneyrol, "Responses of forest insect pests to climate change: not so simple", *Curr. Opin. Insect Sci.* **35** (2019), p. 103-108.

[47] P. Soroye, T. Newbold, J. Kerr, "Climate change contributes to widespread declines among bumble bees across continents", *Science* **367** (2020), no. 6478, p. 685-688.

[48] E. A. Welti, K. A. Roeder, K. M. de Beurs, A. Joern, M. Kaspari, "Nutrient dilution and climate cycles underlie declines in a dominant insect herbivore", *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **117** (2020), no. 13, p. 7271-7275.

[49] M. Kenis, M. A. Auger-Rozenberg, A. Roques, L. Timms, C. Péré, M. J. Cock, C. Lopez-Vaamonde, "Ecological effects of invasive alien insects", *Biol. Invasions* **11** (2009), no. 1, p. 21-45.

[50] R. Schmid-Hempel, M. Eckhardt, D. Goulson, D. Heinzmann, C. Lange, S. Plischuk, P. Schmid-Hempel, "The invasion of southern South America by imported bumblebees and associated parasites", *J. Anim. Ecol.* **83** (2014), no. 4, p. 823-837.

[51] I. H. Williams, "Insect pollination and crop production: A European perspective", *Pollinating Bees—Conserv. Link Between Agric. Nat.* (2002), p. 59-65.

[52] IPBES, *The assessment report of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services on pollinators, pollination and food production*, Secretariat of

the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, 2016, S.G. Potts, V. L. Imperatriz-Fonseca, and H. T. Ngo (eds).

[53] J. H. Jacobs, S. J. Clark, I. Denholm, D. Goulson, C. Stoate, J. L. Osborne, "Pollination biology of fruit-bearing hedgerow plants and the role of flower-visiting insects in fruit-set", *Ann. Bot.* **104** (2009), p. 1397-1404.

[54] T. D. Breeze, B. E. Vaissière, R. Bommarco, T. Petanidou *et al.*, "Agricultural policies exacerbate honeybee pollination service supply-demand mismatches across Europe", *PLoS One* **9** (2014), article no. e82996.

[55] J. Ollerton, R. Winfree, S. Tarrant, "How many flowering plants are pollinated by animals?", *Oikos* **120** (2011), p. 321-326.

[56] A. Pornon, C. Andalo, M. Burrus, N. Escaravage, "DNA metabarcoding data unveils invisible pollination networks", *Sci. Rep.* **7** (2017), article no. 16828.

[57] S. Timóteo, C. O'Connor, F. A. López-Núñez, J. M. Costa, A. C. Gouveia, R. H. Heleno, "Pollination networks from natural and anthropogenic-novel communities show high structural similarity", *Oecologia* **188** (2018), p. 1155-1165.

[58] J. C. Biesmeijer, S. P. M. Roberts, M. Reemer, R. Ohlemüller *et al.*, "Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands", *Science* **313** (2006), no. 5785, p. 351-354.

[59] L. A. Garibaldi, I. Steffan-Dewenter, R. Winfree, M. A. Aizen *et al.*, "Wild pollinators enhance fruit set of crops regardless of honey bee abundance", *Science* **339** (2013), no. 6127, p. 1608-1611.

[60] V. Boreux, C. G. Kushalappa, P. Vaast, J. Ghazoul, "Interactive effects among ecosystem services and management practices on crop production: Pollination in coffee agroforestry systems", *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **110** (2013), no. 21, p. 8387-8392.

[61] I. Motzke, T. Tscharntke, T. C. Wanger, A. M. Klein, "Pollination mitigates cucumber yield gaps more than pesticide and fertilizer use in tropical smallholder gardens", *J. Appl. Ecol.* **52** (2015), no. 1, p. 261-269.

[62] M. A. Aizen, L. A. Garibaldi, S. A. Cunningham, A. M. Klein, "Long-term global trends in crop yield and production reveal no current pollination shortage but increasing pollinator dependency", *Curr. Biol.* **18** (2008), no. 20, p. 1572-1575.

[63] R. Winfree, "Pollinator-dependent crops: An increasingly risky business", *Curr. Biol.* **18** (2008), p. R968-R969.

[64] N. W. Calderone, "Insect pollinated crops, insect pollinators and US agriculture: Trend analysis of aggregate data for the period 1992–2009", *PLoS One* **7** (2012), no. 5, article no. e37235.

[65] D. M. Bauer, I. S. Wing, "Economic consequences of pollinator declines: A synthesis", *Agric. Resour. Econ. Rev.* **39** (2010), no. 3, p. 368-383.

[66] N. Gallai, J.-M. Salles, J. Settele, B. E. Vaissière, "Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline", *Ecol. Econ.* **68** (2009), p. 810-821.

[67] G. Allen-Wardell, P. Bernhardt, R. Bitner, A. Burquez *et al.*, "The potential consequences of pollinator declines on the conservation of biodiversity and stability of food crop yields", *Conserv. Biol.* **12** (1998), no. 1, p. 8-17.

[68] D. Sumner, H. Boriss, "Bee-conomics and the leap in pollination fees", *Agric. Resour. Econ. Updat.* **9** (2006), p. 9-11.

[69] G. R. Potts, N. J. Aebischer, "Modelling the population dynamics of the grey partridge: conservation and management", *Bird Popul. Stud.* (1991), p. 373-390.

[70] C. Borg, S. Toft, "Importance of insect prey quality for grey partridge chicks Perdix perdix: A self-selection experiment", *J. Appl. Ecol.* **37** (2000), no. 4, p. 557-563.

[71] N. D. Boatman, N. W. Brickle, J. D. Hart, T. P. Milsom, A. J. Morris *et al.*, "Evidence for the indirect effects of pesticides on farmland birds", *Ibis* **146** (2004), no. s2, p. 131-143.

[72] B. Poulin, G. Lefebvre, L. Paz, "Red flag for green spray: adverse trophic effects of Bti on breeding birds", *J. Appl. Ecol.* **47** (2010), p. 884-889.

[73] T. G. Benton, D. M. Bryant, L. Cole, H. Q. P. Crick, "Linking agricultural practice to insect and bird populations: A historical study over three decades", *J. Appl. Ecol.* **39** (2002), no. 4, p. 673-687.

[74] D. E. Bowler, H. Heldbjerg, A. D. Fox, M. de Jong, K. Böhning-Gaese, "Long-term declines of European insectivorous bird populations and potential causes", *Conserv. Biol.* **33** (2019), no. 5, p. 1120-1130.

[75] C. A. Hallmann, R. P. B. Foppen, C. A. M. Van Turnhout, H. De Kroon, E. Jongejans, "Declines in insectivorous birds are associated with high neonicotinoid concentrations", *Nature* **511** (2014), no. 7509, p. 341-343.

[76] E. Bro, J. Devillers, F. Millot, A. Decors, "Residues of plant protection products in grey partridge eggs in French cereal ecosystems", *Environ. Sci. Pollut. Res.* **23** (2016), no. 10, p. 9559-9573.

[77] I. Newton, "The recent declines of farmland bird populations in Britain: An appraisal of causal factors and conservation actions", *Ibis* **146** (2004), no. 4, p. 579-600.

[78] P. F. Donald, R. E. Green, M. F. Heath, "Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations", *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **268** (2001), no. 1462, p. 25-29.

[79] V. Devictor, R. Julliard, J. Clavel, F. Jiguet, A. Lee, D. Couvet, "Functional biotic homogenization of bird communities in disturbed landscapes", *Glob. Ecol. Biogeogr.* **17** (2008), no. 2, p. 252-261.

[80] R. Julliard, F. Jiguet, D. Couvet, "Evidence for the impact of global warming on the long-term population dynamics of common birds", *Proc. R. Soc. Lond. B* **271** (2004), p. S490-S492.

[81] M. L. Pace, J. J. Cole, S. R. Carpenter, J. F. Kitchell, "Trophic cascades revealed in diverse ecosystems", *Trends Ecol. Evol.* **14** (1999), p. 483-488.

[82] M. Yamamuro, T. Komuro, H. Kamiya, T. Kato, H. Hasegawa, Y. Kameda, "Neonicotinoids disrupt aquatic food webs and decrease fishery yields", *Science* **80** (2019), p. 620-623.

[83] R. K. Didham, Y. Basset, C. M. Collins, S. R. Leather, N. A. Littlewood, M. H. Menz, A. J. Stewart, "Interpreting insect declines: seven challenges and a way forward", *Insect Conserv. Diver.* **13** (2020), no. 2, p. 103-114.

[84] G. Vogel, "Where have all the insects gone?", *Science* **356** (2017), no. 6338, p. 576-579.

[85] M. L. Forister, E. M. Pelton, S. H. Black, "Declines in insect abundance and diversity: We know enough to act now", *Conserv. Sci. Pract.* **1** (2019), no. 8, article no. e80.