



Première mention en France métropolitaine de *Melikaiella tumifica* (Osten Sacken, 1865), découverte en Alsace (Hymenoptera, Cynipidae)

Antoine GUIGUET 

Institut de Systématique, Évolution, Biodiversité (ISYEB), UMR7205 Muséum national d'Histoire naturelle, CNRS, Sorbonne Université, EPHE-PSL, Université des Antilles, CP50, 45 rue Buffon, 75005 Paris, France.

Yvan BRAHY

Société Botanique d'Alsace, 7 place du Marché-aux-choux, F - 67600 Sélestat, France.

(Accepté le 7.V.2026 ; publié en ligne le 17.VI.2026)

Citation. – Guiguet A. & Brahy Y., 2026. Première mention en France métropolitaine de *Melikaiella tumifica* (Osten Sacken, 1865), découverte en Alsace (Hymenoptera, Cynipidae). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 131 (2) : 129-136. https://doi.org/10.32475/bsef_2417

Résumé. – Premiers signalements en France de *Melikaiella tumifica*, un hyménoptère cynipidé d'origine nord-américaine, gallicole sur *Quercus rubra*. Cette observation sera l'occasion de présenter son cycle de vie, de préciser la description morphologique des galles de la forme asexuée, et de proposer une ébauche de sa répartition et de sa phénologie en Alsace.

Abstract. – First record in mainland France of *Melikaiella tumifica* (Osten Sacken, 1865), discovered in Alsace (Hymenoptera, Cynipidae). First records in France of *Melikaiella tumifica*, a North-American cynipid wasp species that induces galls on *Quercus rubra*. This provides an opportunity to present its life cycle, to improve the description of the galls of the asexual form, and to propose a preliminary overview of its distribution and phenology in Alsace.

Keywords. – Gall wasp, galls, introduced species, *Quercus rubra*.

Les Cynipini (Hymenoptera, Cynipidae) constituent la tribu la plus diversifiée des guêpes à galle, exclusivement associées aux Fagacées et presque exclusivement aux chênes (*Quercus* spp.) (RONQUIST *et al.*, 2015 ; BLAIMER *et al.*, 2020). Ces insectes sont remarquables par la complexité morphologique des galles qu'ils induisent, résultant d'une manipulation fine du développement végétal. Le cycle de vie de nombreuses espèces comprend une alternance de générations sexuées et asexuées, souvent morphologiquement distinctes et induisant des galles sur des organes différents de la plante-hôte (STONE *et al.*, 2002). Le genre *Melikaiella* Pujade-Villar, 2014, établi à partir d'espèces nord-américaines précédemment placées dans le genre *Callirhytis* Förster, 1869, compte actuellement douze espèces décrites. Les espèces de *Melikaiella* sont associées à des chênes rouges du groupe Lobatae et forment des galles sur les feuilles ou les bourgeons pour les générations sexuées, et des galles de glands pour les générations asexuées (PUJADE-VILLAR *et al.*, 2014).

Melikaiella tumifica (Osten Sacken, 1865) est une espèce de la côte est nord-américaine parasite du chêne rouge d'Amérique (*Quercus rubra* L.) et du chêne quercitron (*Q. velutina* Lam.). Les galles de la génération sexuée se forment sur les feuilles au printemps, et les adultes émergent en mai-juin. La génération asexuée

induit des galles sur les glands à l'automne; celles-ci atteignent leur maturité en novembre et abritent les adultes durant l'hiver, qui émergent au printemps suivant. L'espèce est connue de plusieurs États des États-Unis (New York, Virginie, Caroline du Nord, Illinois, Iowa; BURKS 1979) et a été introduite en Europe, d'abord signalée en Allemagne (Heidelberg) (BEIDERBECK, 2012) puis en Pologne (CIEBIERA *et al.*, 2023).

Dans le cadre de la présente étude, nous avons recherché la présence de *M. tumifica* en France, en ciblant les régions susceptibles d'abriter cette espèce introduite. L'Alsace, proche des localités allemandes où *M. tumifica* est établie, possède de nombreuses plantations de *Quercus rubra*, plante hôte de l'espèce. Une prospection ciblée menée dans cette région a permis de confirmer pour la première fois, la présence de *M. tumifica* en France métropolitaine.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Origine du matériel étudié et élevage. – Les galles attribuées à *Melikaiella tumifica* ont été récoltées en Alsace, dans le département du Bas-Rhin, au sein de trois localités : la forêt de Geudertheim et deux plantations de Rothau. Les prospections réalisées le 30.IV.2025 ont ciblé des individus de *Quercus rubra*, plante hôte connue de l'espèce. Les galles ont été maintenues en élevage afin d'obtenir l'émergence des adultes. Elles ont été conservées dans des sacs plastiques ziplock perforés, à température ambiante, jusqu'à l'émergence des imagos. 50 glands ont été collectés le 6.IX.2025 et le 11.X.2025 sur les mêmes sites afin d'établir la présence de galles de la génération asexuée de *M. tumifica*. La longueur et la largeur des glands collectés ont été mesurées afin d'évaluer l'impact de la galle sur les dimensions du gland infecté. Les galles ainsi que les individus adultes émergés ont été photographiés afin de documenter les caractères morphologiques. Les clichés ont été réalisés à l'aide d'un appareil Pentax K3 équipé d'un objectif macro Laowa 100 mm, Canon EOS équipé d'un objectif Mitutoyo M Plan Apo 5× ou d'un Nikon D90 muni d'un objectif macro 28 mm.

Données de répartition. – La répartition de *M. tumifica* en France a été établie à partir de prospections ciblées réalisées du 30.IV.2025 au 7.X.2025 sur 49 sites comportant des plantations ou des peuplements de *Quercus rubra* : 11 dans le département des Vosges, un en Meurthe-et-Moselle, 29 dans le Bas-Rhin et huit dans le Haut-Rhin. Environ 230 arbres ont ainsi été examinés. Ces sites ont été identifiés à partir des données disponibles dans les bases de données de la Société botanique d'Alsace, de Floraine, ainsi que de la plateforme iNaturalist (<https://www.inaturalist.org>). Les observations issues de ces différentes sources ont permis de cibler les zones de recherche et de contextualiser la présence de l'espèce en Alsace. Les données de répartition mondiale de *M. tumifica* ont été extraites à partir d'iNaturalist (<https://www.inaturalist.org>). Consulté le 20.X.2025).

RÉSULTATS

Melikaiella tumifica (Osten Sacken, 1865) (fig. 1-19)

Matériel examiné. – France, Bas-Rhin (67), Geudertheim, 48,68676, 7,75563, 30.IV.2025, 48 ♀, 20 ♂, sur *Quercus rubra* L., A. Guiguet leg.; France, Bas-Rhin (67), Geudertheim, 48,68677, 7,75564, 6.IX.2025, 5 glands déformés de *Quercus rubra* L., Y. Brahy leg.; France, Bas-Rhin (67), Rothau, 48,44484, 7,19929, 6.IX.2025, 30 glands déformés de *Quercus rubra* L., Y. Brahy leg.; France, Bas-Rhin (67), Rothau, 48,43448, 7,21262, 11.X.2025, 15 glands déformés de *Quercus rubra* L., Y. Brahy leg.

Diagnose des adultes de la génération sexuée. – Fig. 1-8. Les adultes de la génération sexuée de *Melikaiella tumifica* peuvent être identifiés au moyen de la clef du genre *Melikaiella* (PUJADE-VILLAR *et al.*, 2014 : 11). Les *Melikaiella* diffèrent des *Callirhytis* européens de par les sculptures du mesoscutum fortement rugueuses et la présence d'aréolations réticulées sur leurs tergites (PUJADE-VILLAR *et al.*, 2014).

Diagnose de la galle de printemps (génération sexuée). – Fig. 9-11. La galle se présente sous la forme d'un épaissement marqué du pétiole et de la base du limbe des feuilles de *Quercus rubra*. L'épaississement, initialement vert, devient progressivement rouge à maturité. La galle mesure environ 3-4 cm de longueur pour 1 cm de largeur. Elle est pluriloculaire et abrite simultanément plusieurs individus.

Diagnose de la galle d'été (génération asexuée). – Fig. 12-14. La galle se développe à l'intérieur d'un gland dont elle remplace tout ou partie de la graine (fig. 13). Alors que les glands sains sont généralement aussi longs que larges (jusqu'à 2,5 cm × 2,5 cm), ceux contenant une galle sont pour la plupart plus longs que larges (environ 2 cm × 1,4 cm) (fig. 12, 14). Ils prennent

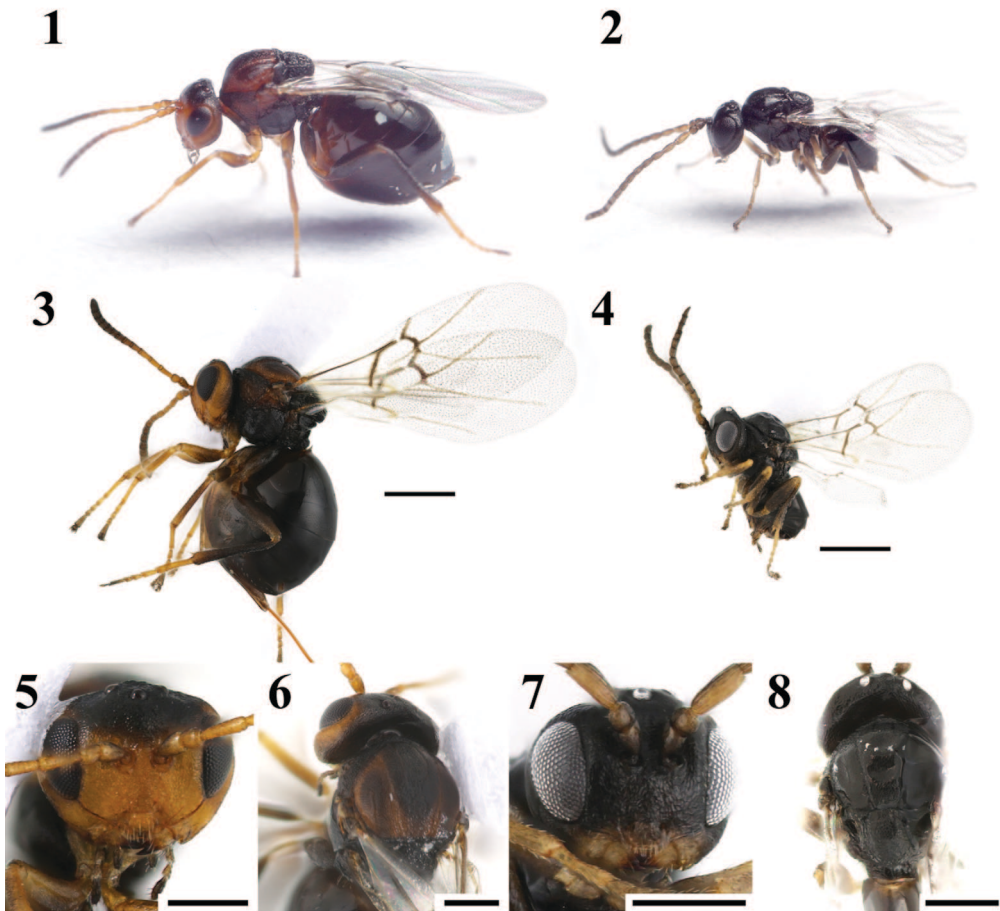


Fig. 1-8. – *Melikaiella tumifica* (Osten Sacken), Geudertheim, France : morphologie des adultes de la génération sexuée. – 1-2, Spécimens vivants : 1, femelle ; 2, mâle. – 3-4, Habitus, vue de profil : 3, femelle ; 4, mâle. – 5-6, Face : 5, femelle ; 6, mâle. – 7-8, Mésosoma en vue dorsale : 7, femelle ; 8, mâle. Échelle = 0,5 mm (3-4), 0,25 mm (5-8).

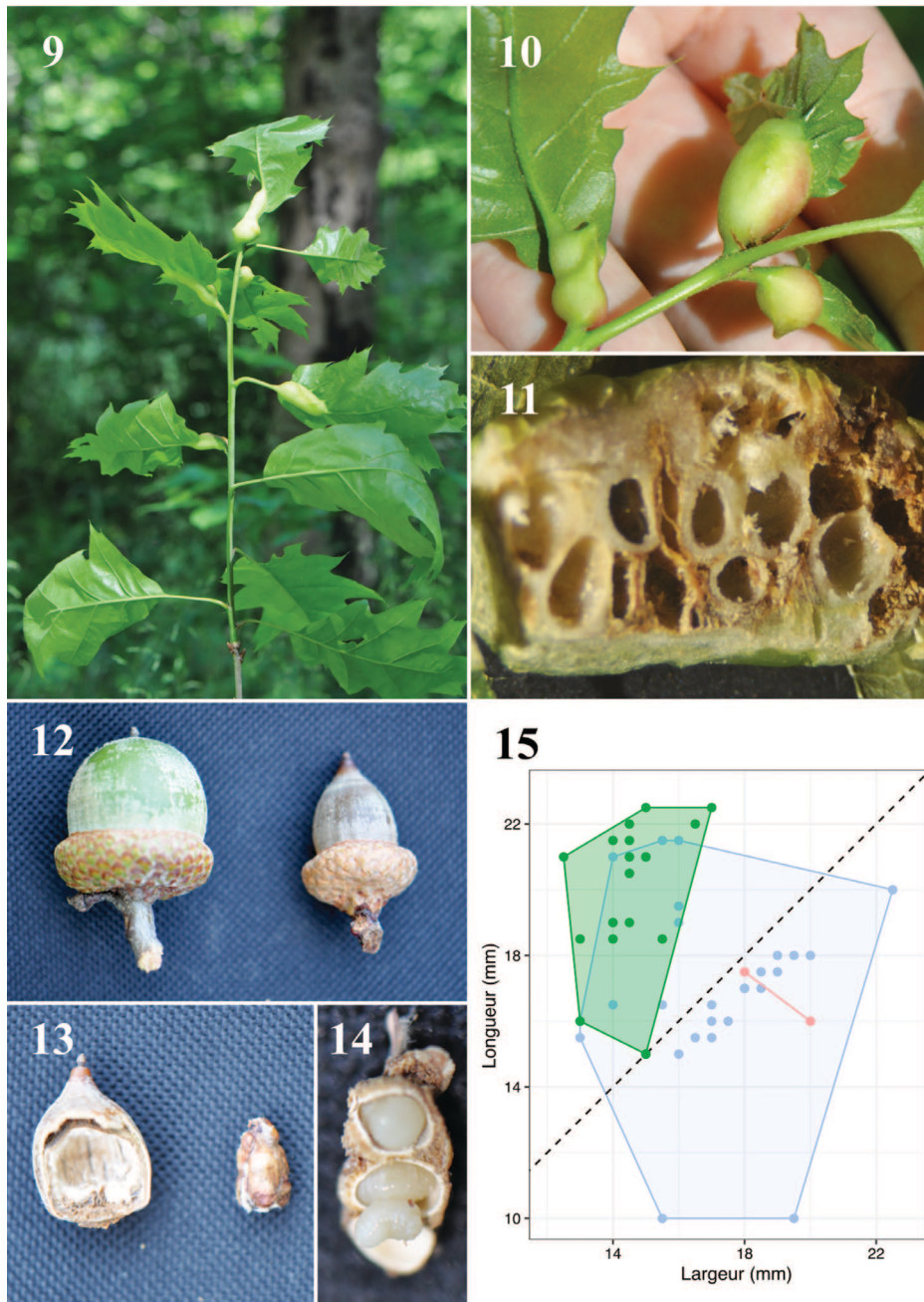


Fig. 9-15. – *Melikaiella tumifica* (Osten Sacken), Geudertheim, France : morphologie des galles des générations sexuée (printanière) et asexuée (estivale) sur *Quercus rubra*. – 9-11, Morphologie de la galle de génération sexuée : 9, vue d'ensemble d'un rameau parasité par *M. tumifica* ; 10, vue rapprochée des galles de pétioles de *M. tumifica* ; 11, coupe transversale laissant voir les chambres larvaires. – 12-15, Morphologie des galles de génération asexuée : 12, comparaison entre la morphologie externe d'un gland sain (gauche) et un gland infesté par *M. tumifica* (droite) ; 13, coupe d'un gland parasité par *M. tumifica* montrant la galle (droite) ayant complètement remplacé la graine au sein de l'enveloppe (gauche) ; 14, coupe d'une galle de gland de *M. tumifica* montrant trois chambres larvaires ; 15, mesure de glands sains (bleu) et infestés (*M. tumifica* en vert, charançon en rouge) montrant une réduction de la largeur des glands parasités par *M. tumifica*.

également une teinte brune précocement par rapport aux glands sains (fig. 12). La galle interne est dure, ovoïde, mesurant environ 1 cm × 0,6 cm, et pluriloculaire.

Répartition. – Fig. 16-18. La répartition de *Melikaiella tumifica* en Amérique du Nord correspond à celle du chêne rouge d'Amérique, soit une zone couvrant la côte est des États-Unis d'Amérique jusqu'au Midwest et de la région des grands lacs au nord du Texas (fig. 16). En Europe, la présence de *M. tumifica* a été rapportée pour la première fois en Allemagne en septembre 2011 près d'Heidelberg (BEIDERBECK, 2012; BEIDERBECK & NICHOLLS, 2014; NICHOLLS *et al.*, 2022); l'espèce a depuis été observée près de Francfort-sur-le-Main, de Ratisbonne, au sud de Leipzig ainsi qu'en Pologne (CIEBIERA *et al.*, 2023) (fig. 17). En France, parmi les 49 sites que nous avons visités où le chêne rouge d'Amérique est présent, huit sites présentaient des galles de *M. tumifica* soit 12 arbres, représentant environ 5 % des arbres examinés, tous dans le Bas-Rhin sauf un (fig. 18). Ainsi l'espèce est au moins présente dans les communes et lieux suivants : Rothau (chemin de Solbach), Rothau (chalet des amis de la nature), Obernai

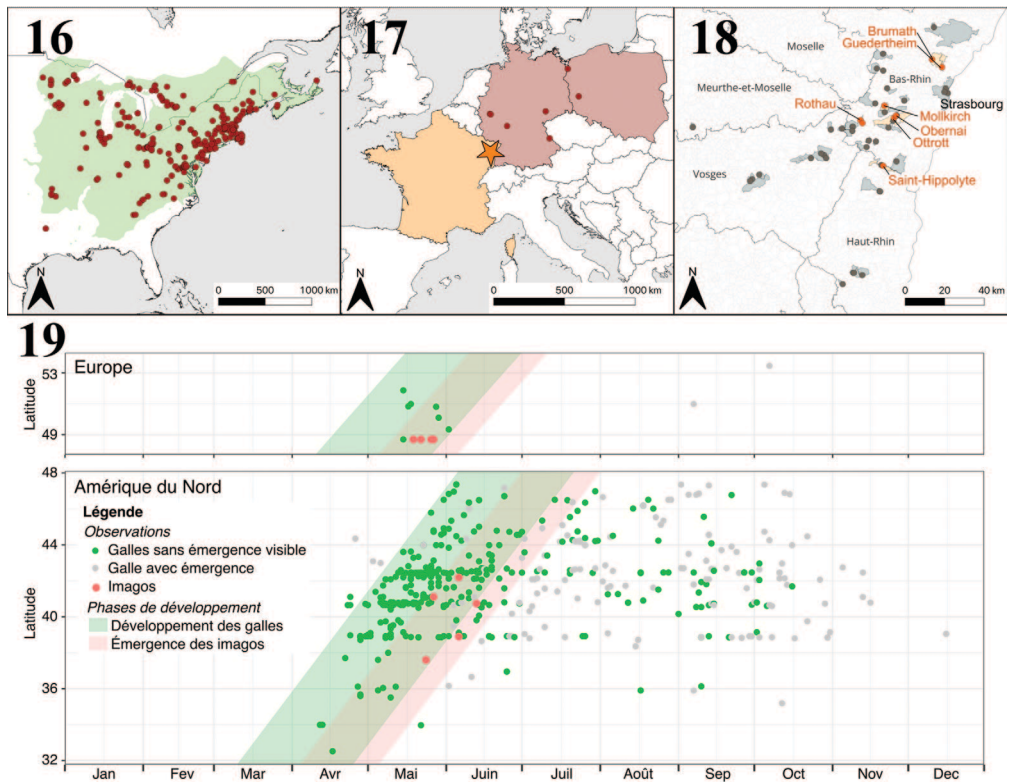


Fig. 16-19. – Répartition et phénologie de *Melikaiella tumifica* (Osten Sacken). – 16-18, Répartition : 16, en Amérique du Nord, son aire native, comparée à la répartition de *Quercus rubra* (vert) ; 17, en Europe, son aire d'introduction, avec représentation des anciennes localités allemandes et polonaises (rouge) et des nouvelles localités françaises (étoile) ; 18, détail des nouvelles localités françaises de *M. tumifica* (orange) et localités à *Q. rubra* pour lesquelles *M. tumifica* n'a pas été observée (gris). – 19, Phénologie de la génération sexuée de *M. tumifica* en Amérique du Nord, son aire native, en Europe son aire d'introduction, en fonction de la latitude ; les phases de développement affichées sont des projections fondées sur les données d'observation. Les données d'observation proviennent d'iNaturalist, téléchargées le 20.X.2025, et de la présente étude pour la France.

(parc de la Leonardsau), Ottrott (domaine du Windeck), Mollkirch (Floessplatz), Geudertheim (Walthers hardt), Brumath (forêt de Brumath), Saint-Hippolyte (col du Haut-Koenigsbourg).

Phénologie. – Fig. 19. Dans l'aire d'origine de *M. tumifica*, les galles de la génération sexuée se développent de fin avril à début juin au centre de son aire de répartition, pour une émergence des imagos fin mai à début juin, avec un décalage de plus ou moins un mois aux extrémités nord et au sud de son aire de répartition. En Europe, le développement des galles de génération sexuée semble se dérouler principalement d'avril à mai, avec une émergence des imagos fin mai à début juin. La ponte de la génération sexuée a probablement lieu dans les jours suivants l'émergence, les galles de la génération asexuée doivent commencer à se développer dès juin. Des galles matures de la génération asexuée peuvent être observées dès mi-juillet. Les adultes de la génération asexuée émergent probablement en fin d'hiver.

DISCUSSION

Cette étude constitue la première mention confirmée de *Melikaiella tumifica* en France métropolitaine et étend vers l'ouest l'aire de répartition européenne connue de cette espèce nord-américaine. Sa découverte en Alsace, à proximité immédiate des foyers établis en Allemagne, suggère une progression naturelle depuis les populations introduites outre-Rhin, plutôt qu'une introduction indépendante. La répartition observée de *M. tumifica* en France apparaît étroitement liée à celle de son hôte principal, *Quercus rubra*, essence nord-américaine largement plantée en Europe (MERCERON, 2016). Malgré une prospection ciblée sur un nombre important de sites et d'arbres, l'espèce n'a été détectée que dans le Bas-Rhin – à l'exception d'une donnée dans le Haut-Rhin mais à proximité du Bas-Rhin, ce qui suggère soit une introduction récente, soit une phase d'expansion encore limitée. Cette répartition restreinte pourrait également être influencée par des facteurs climatiques ou par la structure des peuplements de *Q. rubra*. Des prospections complémentaires dans l'est et le nord de la France permettront de mieux caractériser l'aire de répartition réelle de l'espèce.

Les galles observées en Alsace correspondent aux descriptions disponibles pour les populations nord-américaines et européennes, tant pour la génération sexuée que pour la génération asexuée (BEIDERBECK & NICHOLLS, 2014; PUJADE-VILLAR *et al.*, 2014). Notre étude fournit une description morphologique approfondie de la galle de la génération asexuée, complétant ainsi l'étude de BEIDERBECK & NICHOLLS (2014) qui avait démontré génétiquement que les galles de gland de *Q. rubra* collectées en Allemagne étaient induites par la génération asexuée de *M. tumifica*. La mesure systématique des glands infestés, qui n'avait pas encore été rapportée dans la littérature, montre que ceux-ci présentent une morphologie significativement différente des glands sains, étant généralement plus longs que larges et prenant une teinte brune de manière plus précoce. Ces caractères morphologiques et de couleur pourraient constituer un moyen simple et efficace de détection des glands infestés. Par ailleurs, le nombre de loges observé dans les galles de la génération asexuée est supérieur à celui mentionné dans la littérature, avec jusqu'à dix loges par galle, contre généralement six à sept rapportées précédemment (BEIDERBECK & NICHOLLS, 2014). Cette différence pourrait refléter une variabilité intra-spécifique encore mal documentée. Des études comparatives incluant un plus grand nombre de galles, tant en Europe que dans l'aire native, seraient nécessaires pour évaluer cette variabilité.

Aucun parasitoïde ni inquilin n'a été observé en association avec les galles des deux générations de *M. tumifica* en Alsace. Cette absence contraste avec la situation décrite dans l'aire native, où la génération sexuée de *M. tumifica* est associée à plusieurs espèces de parasitoïdes et d'inquilins (WARD *et al.*, 2019, 2024; NASTASI *et al.*, 2024). Ces ennemis naturels semblent ne pas avoir été introduits conjointement avec leur hôte, ce qui pourrait conférer à *M. tumifica* un fort taux de survie dans son aire d'introduction par rapport à son aire d'origine. Toutefois, malgré cette absence apparente d'ennemis naturels, une forte mortalité des larves de la génération sexuée a été constatée lors de dissections de galles. Celle-ci pourrait être liée à des agents pathogènes non identifiés, ou à une inadéquation partielle de l'espèce aux conditions climatiques locales.

À plus long terme, il sera particulièrement intéressant d'observer si des parasitoïdes ou inquilins européens associés aux cynipidés autochtones des chênes peuvent coloniser les galles de *M. tumifica*. Un tel phénomène d'acquisition d'ennemis naturels locaux a déjà été documenté chez le cynips du châtaignier *Dryocosmus kuriphilus* Yasumatsu, 1951, pour lequel des parasitoïdes indigènes ont intégré cette espèce introduite dans leurs réseaux trophiques en seulement quelques années après son introduction (AEBI *et al.*, 2006, 2007; QUACCHIA *et al.*, 2013; MELIKA *et al.*, 2013; JARA-CHIQUITO *et al.*, 2020; JARA-CHIQUITO & VILLAR, 2022). L'étude de ces interactions futures permettra non seulement de mieux comprendre la dynamique d'installation de *M. tumifica* en Europe, mais aussi d'évaluer son potentiel de régulation naturelle au sein des écosystèmes forestiers.

REMERCIEMENTS. – Nous remercions deux relecteurs anonymes ainsi que l'équipe éditoriale du *Bulletin de la SEF* pour leurs commentaires et suggestions, qui ont permis d'améliorer notre manuscrit. Nous remercions également Quentin Rome pour son aide dans la réalisation des cartes de répartition.

AUTEURS CITÉS

- AEBI A., SCHÖNROGGE K., MELIKA G., ALMA A., BOSIO G., QUACCHIA A., PICCIAU L., ABE Y., MORIYA S., YARA K., SELJAK G. & STONE G. N., 2006. – *Parasitoid Recruitment to the Globally Invasive Chestnut Gall Wasp Dryocosmus kuriphilus* (p. 103-121). In : Ozaki KK, Yukawa J., Ohgushi T., Price P. W., *Galling Arthropods and Their Associates*. Tokyo : Springer Japan.
https://doi.org/10.1007/4-431-32185-3_9
- AEBI A., SCHÖNROGGE K., MELIKA G., QUACCHIA A., ALMA A. & STONE G. N., 2007. – Native and introduced parasitoids attacking the invasive chestnut gall wasp *Dryocosmus kuriphilus*. *EPO Bulletin*, **37** (1) : 166-171. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2338.2007.01099.x>
- BEIDERBECK R., 2012. – A non-identified gall inducer and its gall on red oak. *Cecidology*, **27** (2) : 79-87.
- BEIDERBECK R. & NICHOLLS J., 2014. – Galls in acorns of red oak. *Cecidology*, **29** : 13-14, 24.
- BLAIMER B. B., GOTZEK D., BRADY S. G. & BUFFINGTON M. L., 2020. – Comprehensive phylogenomic analyses re-write the evolution of parasitism within cynipoid wasps. *BMC Evolutionary Biology*, **20** (1) : 155. <https://doi.org/10.1186/s12862-020-01716-2>
- BURKS B. D., 1979. – *Superfamily Cynipoidea* (p. 1045-1107). In : Krombein H. V., Hurd P. D., Smith D. R. & Burks B. D. (éds), *Catalog of Hymenoptera in America North of Mexico. Vol. 1. Symphyta and Apocrita (Parasitica)*. Smithsonian Institution Press : Washington, D.C., USA, 1420 p.
- CIEBIA O., CZECHOWSKI P., DUBICKA-CZECHOWSKA A., GABRYS G., GROCHOWSKI P., KOCHAŃSKA A., ORZECZOWSKI R., REDA P., SMOCZYK M., SZKUDLAREK M. & JERZAK L., 2023. – *Przyroda Parku Książęcego w Zatoniu*. Poznań : Bogucki Wydawnictwo Naukowe, 140 p.
- JARA-CHIQUITO J. L., ASKEW R. R. & PUJADE-VILLAR J., 2020. – The invasive ACGW *Dryocosmus kuriphilus* (Hymenoptera: Cynipidae) in Spain: native parasitoid recruitment and association with oak gall inducers in Catalonia. *Forestry*, **93** (1) : 178-186.
<https://doi.org/10.1093/forestry/cpz061>

- JARA-CHIQUITO J. L. & PUJADE-VILLAR J., 2022. – Clau de determinació d'espècies parasitoides (Hym.: Chalcidoidea) de la vespetà del castanyer a Catalunya i comentaris de la seva evolució en el control de *Dryocosmus kuriphilus*. *Butlletí de la Institució Catalana d'Història Natural*, : 67-85. <https://doi.org/10.2436/20.1502.01.110>
- MELIKA G., MATOŠEVIĆ D., KOS K., KRISTON E., KRIZBAI L., BOZSÓ M., CSÓKA G., PÉNZES Z. & BOSIO G., 2013. – *Native parasitoids attacking the invasive chestnut gallwasp Dryocosmus kuriphilus (Hymenoptera: Cynipidae) across its expanding range in Europe*. 6th International symposium on the biology and ecology of gall inducing arthropods and related endophytes. O'Reillys Rainforest Retreat, Queensland, Australie.
- MERCERON P. N., 2016. – *Processus écologiques et évolutifs impliqués dans le succès de l'introduction de Quercus rubra L. en Europe*. Belgique : Université de Liège.
- NASTASI L. F., SMITH C. N., DAVIS C. K., WARD A. K. G., BROWN G., ZHANG Y. M., ROLLINS S., FRIESEN C., TRIBULL C. M., FORBES A. A. & DEANS A. R., 2024. – One must imagine Sisyphus happy: Integrative taxonomic characterization of 22 new *Ceroptres* species (Hymenoptera: Cynipidae: Ceroptresini). *Zootaxa*, **5508** (1) : 1-63. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5508.1.1>
- NICHOLLS J. A., MELIKA G., DIGWEED S. C. & STONE G. N., 2022. – Pairing of sexual and asexual generations of Nearctic oak gallwasps, with new synonyms and new species names (Hymenoptera: Cynipidae, Cynipini). *Zootaxa*, **5145** (1) : 1-79. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5145.1.1>
- PUJADE-VILLAR J., CIBRIÁN-TOVAR D., CIBRIÁN-LLANDERAL V. D., EQUIHUA-MARTÍNEZ A., ESTRADA E. G., SERRANO-MUÑOZ M. & LOMELI-FLORES J. R., 2014. – A new genus of oak gallwasp, *Melikaiella* Pujade-Villar (Hymenoptera: Cynipidae: Cynipini), from the Nearctic region. *Dugesiana*, **21.1** (2014) : 1-29. <https://doi.org/10.32870/dugesiana.v21i1.4125>
- QUACCHIA A., FERRACINI C., NICHOLLS J. A., PIAZZA E., SALADINI M. A., TOTA F., MELIKA G. & ALMA A., 2013. – Chalcid parasitoid community associated with the invading pest *Dryocosmus kuriphilus* in north-western Italy. *Insect Conservation and Diversity*, **6** (2) : 114-123. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2012.00192.x>
- RONQUIST F., NIEVES-ALDREY J.-L., BUFFINGTON M. L., LIU Z., LILJEBLAD J. & NYLANDER J. A. A., 2015. – Phylogeny, Evolution and Classification of Gall Wasps: The Plot Thickens. *PLOS ONE*, **10** (5) : e0123301. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123301>
- STONE G. N., SCHÖNRÖGGE K., ATKINSON R. J., BELLIDO D. & PUJADE-VILLAR J., 2002. – The Population Biology of Oak Gall Wasps (Hymenoptera: Cynipidae). *Annual Review of Entomology*, **47** (1) : 633-668. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.47.091201.145247>
- WARD A. K. G., KHODOR O. S., EGAN S. P., WEINERSMITH K. L. & FORBES A. A., 2019. – A keeper of many crypts: a behaviour-manipulating parasite attacks a taxonomically diverse array of oak gall wasp species. *Biology Letters*, **15** (9) : 20190428. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2019.0428>
- WARD A. K. G., ZHANG Y. M., BROWN G. E., HIPPEE A. C., PRIOR K. M., ROLLINS S., SIERRA N., SHEIKH S. I., TRIBULL C. M. & FORBES A. A., 2024. – Speciation in kleptoparasites of oak gall wasps often correlates with shifts into new tree habitats, tree organs, or gall morphospace. *Evolution*, **78** (1) : 174-187. <https://doi.org/10.1093/evolut/qpad202>