



HAL
open science

Modéliser et prédire les invasions biologiques

Alice Fournier

► **To cite this version:**

Alice Fournier. Modéliser et prédire les invasions biologiques. Ecosystèmes. Université Paris Saclay (COmUE), 2018. Français. NNT : 2018SACLS144 . tel-01826647

HAL Id: tel-01826647

<https://theses.hal.science/tel-01826647>

Submitted on 29 Jun 2018

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THÈSE DE DOCTORAT
DE L'UNIVERSITÉ PARIS-SACLAY,
Préparée à l'Université Paris-Sud

ÉCOLE DOCTORALE N° 567
Sciences du Végétal : du Gène à l'Écosystème
Spécialité de doctorat : Biologie

Par : FOURNIER Alice

*Modéliser et prédire les invasions
biologiques*

Thèse présentée et soutenue à Orsay

8 Juin 2018

Composition du Jury :

Mme Robinet Christelle, Chargée de Recherche, INRA Val de Loire, Rapportrice

Mme Lavigne Claire, Directeur de recherche, INRA Avignon, Rapportrice

Mme Baudry Emmanuelle, Professeure, Université Paris-Saclay, Présidente du jury

Mr Leroy Boris, Maître de conférences, MNHN, Examineur

Mr Courchamp Franck, Directeur de Recherche, Université Paris-Saclay, Directeur de thèse



RÉSUMÉ

Titre : Modéliser et prédire les invasions biologiques

Mots clef : espèces envahissantes, modèles prédictifs, modèles de niche, SDM, traits écologiques, distribution spatiale, impact biologique, impact économique, insectes, hyménoptères

Résumé : Les invasions biologiques, deuxième cause de perte de biodiversité à l'échelle mondiale, représentent un risque majeur auquel nos sociétés doivent faire face. On parle d'invasion biologique lorsque des activités humaines permettent à une espèce de franchir des barrières qui jusqu'alors limitaient sa dispersion ou sa multiplication, entraînant une explosion géographique et démographique de l'espèce dans un nouvel écosystème et s'accompagnant éventuellement d'impacts économiques, sociétaux ou écologiques. La façon la plus efficace et la moins coûteuse de limiter les impacts causés par les espèces envahissantes et de les prévoir en amont afin de mettre en place des mesures de prévention ciblées et efficaces et d'essayer de les éviter.

L'objectif de cette thèse est de démontrer qu'il est possible d'améliorer la prédiction des invasions biologiques en développant et combinant différentes approches de modélisation de façon innovante. Les questions posées sont de savoir s'il est possible de prévoir quelles pourraient être ces espèces, où elles pourraient devenir envahissantes et quels impacts elles pourraient avoir. Toutes les méthodes développées dans cette thèse ont été appliquées à des hyménoptères sociaux ; nombreuses espèces de fourmis (famille des Formicidés) ou frelon asiatique (famille des Vespidae, *vespa Velutina nigrithorax*), mais elles sont généralisables et réutilisables pour tout autre taxa.

Je montre dans cette thèse qu'il est possible de développer un outil statistique d'identification des espèces risquant de devenir envahissantes. J'applique cet outil aux fourmis, je fournis une liste de 15 espèces de fourmis risquant de devenir envahissantes à travers le monde et je cartographie les zones du globe risquant d'être envahies par ces espèces. Chacun des continents est menacé par au moins une de ces invasions potentielles. Dans un deuxième temps, je mets au point d'un cadre méthodologique permettant d'améliorer les prédictions d'aires de distribution des espèces en combinant leurs exigences climatiques et d'habitat, tout en respectant l'échelle géographique à laquelle ces facteurs agissent sur la distribution des espèces. J'applique cette méthode au frelon asiatique, ce qui me permet d'identifier les habitats qui lui sont les plus favorables et d'utiliser ces informations pour raffiner la prédiction de son aire favorable. En combinant le climat et l'habitat, je prédis une aire potentielle de distribution 56% plus restreinte par rapport aux estimations basées sur le climat uniquement. Enfin, dans un troisième temps, je m'intéresse au développement d'une méthode permettant de prédire spatialement les impacts causés par une invasion biologique. Pour ce faire, je prédis d'abord l'abondance potentielle du frelon asiatique en France. Je couple ensuite cette prédiction avec des données de présence de ruches et un modèle présidant l'impact du frelon asiatique sur la survie des colonies d'abeilles. J'estime enfin que cette invasion peut conduire à l'effondrement de 41% des colonies d'abeilles domestiques en France.

Cette thèse met en lumière l'utilité d'intégrer la modélisation dans la construction du savoir autour des invasions biologiques, approche relativement nouvelle dans ce champ disciplinaire. De plus, elle illustre comment la modélisation et l'élaboration de prédictions peuvent aider à objectiver la prise de décision concernant la gestion des espèces envahissantes et optimiser leur efficacité en ciblant les habitats, les régions et les espèces d'action prioritaires.

Title: Modelling and predicting biological invasions

Keywords: invasive species, models, ecological traits, niche modelling, SDM, spatial distribution, biological impact, economic impact, insects, hymenoptera

Abstract: Biological invasions, the second cause of biodiversity loss worldwide, represent a major threat that our societies have to face. Invasive species correspond to species that, due to human activities, cross geographic and reproduction barriers and expand into new areas in large numbers. This spread into new ecosystems may have severe socio-economic or ecological impacts. The most efficient way to limit these impacts is to predict and avoid biological invasions before they occur by setting up appropriate management plans.

The aim of this PhD thesis is to demonstrate that existing predictive models can be further developed and combined together to improve biological invasion predictions. All of the methods developed in this thesis have been applied to social Hymenoptera: ant species (Formicidae) and the Asian hornet (*Vespa velutina nigrithorax*), but they are generalizable to any other taxa. The questions asked are: can we predict future invader species? Can we improve the spatial predictions of their distribution? Can we predict invasive species impact?

First, I show in this thesis that it is possible to develop a model that detects future invasive species, even before they have had the chance to be moved outside their native range. I apply this screening tool to more than 2000 ant species, provide a list of the 15 ant species that are highly likely to become invasive and map their global suitability to highlights the area the most at risk from these invasions. All continents are threatened by at least one of these potential invasions. Second, I set up a methodological framework to improve species distribution predictions by combining multi-scale drivers. I apply this method to the invasive Asian hornet, identify its high affinity habitats, and use this information to refine suitability maps. I show that integrating multiple drivers, while still respecting their scale of effect, produced a potential range 55.9% smaller than that predicted using a climatic model alone. Finally, I propose a method to predict invasive species impacts in a spatially explicit way and I apply it to the estimate the Asian hornet's impact on honeybee colonies in France. To do so, I estimate the Asian hornet nest density across France and combine it with an agent-based hive model to estimate honeybee mortality risk. I show that up to 41% of the honeybee colonies are likely to collapse due to the Asian hornet.

Overall, these studies demonstrate how modelling techniques can provide valuable inputs to improve invasive species management decision by offering tools to optimize prevention strategies and target areas, species or habitats where action is needed in priority. Biological invasions involve our scientific, political and cultural perceptions in an intricate way; this PhD thesis highlights the usefulness of bringing together modelling techniques and the rest of biological invasion knowledge to better grasp invasion science complexity.

REMERCIEMENTS

Ces trois ans de thèse ont été l'occasion de rencontres nombreuses, qui m'ont permis de progresser et de mûrir mes réflexions dans de nombreux domaines. J'aimerais réussir à remercier toutes les personnes qui ont contribué à rendre ce travail épanouissant, enrichissant, constructif et satisfaisant mais je crains que ces quelques lignes ne réussissent à être exhaustives.

Merci à mon directeur de thèse Franck Courchamp pour m'avoir permis de faire cette thèse, avoir passé un nombre d'heures incalculables à réfléchir avec moi, m'avoir fait confiance et laissé une grande liberté dans mon travail et avoir fait preuve de patience au cours de cette période de remise en question que j'ai traversée à mi-chemin. Notre travail ensemble m'a apporté de nombreux enseignements, tant sur le plan humain que scientifique, qui sont un bagage précieux pour le reste de ma vie.

Je suis très honorée que Emmanuelle Baudry, Claire Lavigne, Boris Leroy et Christelle Robinet aient accepté de faire partie de mon jury et de prendre de leur temps pour évaluer mon travail.

Merci, Morgane, d'avoir eu la patience de m'enseigner la modélisation, merci pour ta bienveillance et tes conseils, sans toi je ne serais actuellement pas là à soutenir cette thèse. Ça a été un véritable plaisir et une chance de pouvoir travailler à tes côtés. Merci Céline, dès mon premier jour au laboratoire tu m'as prise sous ton aile et m'as aidée à organiser mon travail, lui donner du sens et y trouver goût. Tes conseils réguliers et d'une qualité exceptionnelle m'ont été très précieux.

Puisque tous mes projets n'auraient pu voir le jour sans données, je tiens à remercier toutes les personnes qui ont récolté et qui m'ont fait confiance pour utiliser leurs données ; Quentin Rome, Julien Vallon, Sophie Pointeau, Axel Decourtye et Éric Darrouzet pour les données relatives au frelon, Sébastien Wendling pour les données de ruche en France et Cléo Bertelsmeier, Benoit Guénard et James Wetterer pour les données de fourmi, et Corrie Moreau pour ses conseils et ses données de phylogénie des fourmis. Merci bien sûr à tous les particuliers bénévoles qui ont donné de leur temps pour remplir ces bases de données.

Je remercie tous les collègues avec qui j'ai eu la chance de travailler et discuter ; Fabrice Requier, avec qui j'ai eu le grand privilège de collaborer en faisant l'expérience d'une synergie rare. Colin Fontaine, Mickaël Henry, Boris Leroy et Alexandre Robert qui

m'ont offert de leur temps et m'ont apporté de précieux conseils lors de mes comités de thèse et Benoît Geslin pour son soutien et ses discussions tout au long de ma thèse.

Je remercie bien sûr toute l'équipe du laboratoire ESE, Morgane, Irène et Cécé, qui ont organisé des raclettes à répétition, qui ont arrosé mon petit jardin pendant mes vacances et avec qui j'ai passé de très bons moments.

Merci à tous les collègues de la prépa Agreg et à mes étudiants passionnés, pour les moments passés ensemble, les discussions sur nos méthodes de pédagogie, et l'effervescence mentale que vous m'avez apportée, qui ont été une vraie bouffée d'air en parallèle de la thèse.

Merci aussi à tous mes amis qui m'ont aidée à tenir bon, m'ont supportée dans les moments difficiles et m'ont permis de profiter de la vie Parisienne pendant ces trois années. Merci Réu pour nos conversations téléphoniques et nos voyages que j'aime tant, merci Michlove, Flo et Paul pour ces soirées pleines de surprises. Merci aux militants du Génépi et aux amis de Solidarité Sida : vous m'avez offert un espace de réflexion et d'action uniques aux antipodes de ma thèse, vous avez élargi mon champ de vision, vous m'avez appris à déconstruire tous mes préjugés, vous m'avez permis de garder la motivation pour militer sans relâche et essayer d'apporter des solutions pour un monde plus juste, plus égalitaire et plus joyeux.

Je remercie mes familles, Fournier, Dubois et Bastianelli, pour tous les beaux moments passés, pour m'avoir soutenue tout au long de ce (long) parcours, pour vos relectures minutieuses, attentives (et indispensables), pour le bureau de Napoléon et le nid de la rue Lepic, et surtout pour m'avoir transmis votre goût de la découverte et du questionnement perpétuel.

J'aimerais remercier Alain, mon parrain, à qui j'aurais beaucoup aimé présenter mon travail, qui m'a apporté un regard sur la vie unique et précieux grâce auquel je me suis construite et je continue d'avancer jour après jour.

Momond et Jeanine, j'aurais été très fière de vous parler de ma thèse, je vous ai souvent imaginés à mes côtés, me soutenant et m'encourageant, et cela m'a aidé dans les moments les plus rudes.

Il est parfois difficile de trouver les mots justes quand les sentiments sont tels que ceux que je ressens pour toi, Olivier. Merci pour tout ce chemin parcouru ensemble, ces découvertes, ce soutien, cette confiance, cette communication et surtout, merci pour tout ce bonheur que tu m'as apporté.

AVANT PROPOS

Ce manuscrit de thèse a été rédigé sous la forme d'une thèse sur articles, organisée en trois chapitres, encadrés par une introduction et une conclusion générale. L'introduction pose le décor pour ces trois chapitres, expose les grandes notions nécessaires à la compréhension de cette thèse et présente la problématique générale. La conclusion générale elle révèle les avancées de ce travail, les limites communes et transversales aux trois chapitres, et propose des perspectives de réflexion et de recherche qui ouvrent le cadre de cette thèse.

Entre cette introduction et conclusion, se trouvent donc les chapitres structurés de façon gigogne ; chacun possède son introduction propre (présentant aux lecteur les méthodes, le contexte et à la problématique spécifiques de ce chapitre) et sa synthèse (reprenant les résultats, les limites et les perspectives d'ouverture de ce chapitre).

J'ai fait le choix d'inclure non seulement les articles où je figure en premier auteur mais aussi les autres auxquels j'ai participé et qui, selon moi, nourrissent judicieusement la réflexion des chapitres. Cette thèse a aussi fait l'objet d'un article de vulgarisation rédigé dans *La Recherche* que j'aurais aimé inclure en introduction, mais les délais de publication ne m'ont pas permis de le faire.

Enfin, la partie « Annexes » reprend les matériels supplémentaires des articles et les scripts que j'ai élaborés et qui sont associés à chacun des projets.

SOMMAIRE

RÉSUMÉ	3
REMERCIEMENTS	5
AVANT PROPOS	7
SOMMAIRE	9
INTRODUCTION GÉNÉRALE	11
LES CHANGEMENTS GLOBAUX.....	12
Définition et composantes.....	12
Impacts sur les écosystèmes et sur la biodiversité.....	14
Place des invasions biologiques dans les changements globaux.....	17
LES INVASIONS BIOLOGIQUES	19
Définitions.....	19
Facteurs favorisant les invasions biologiques	23
Conséquences des invasions biologiques	27
Actions possibles face aux invasions biologiques.....	31
LES MODÈLES EN ÉCOLOGIE.....	44
PROBLÉMATIQUE ET OBJECTIFS DE THÈSE.....	49
CHAPITRE 1 : Prédire quelles seront les futures espèces envahissantes.....	51
PRÉSENTATION DU CHAPITRE	52
SYNTHÈSE DU CHAPITRE.....	75
CHAPITRE 2 : Optimiser les cartes de distribution potentielle des espèces	81
PRÉSENTATION DU CHAPITRE	82
SYNTHÈSE DU CHAPITRE.....	98
CHAPITRE 3 : prédire les impacts des espèces envahissantes	107
PRESENTATION DU CHAPITRE	108
SYNTHÈSE DU CHAPITRE.....	145

DISCUSSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES	153
BILAN ET AVANCÉES	154
Synthèse des travaux.....	154
Prise en compte de la variabilité des prédictions	158
Validations des modèles.....	159
Généralisation et reproductibilité des résultats	163
Utilisation des modèles pour la gestion des invasions	165
LIMITES TRANSVERSALES.....	171
Prendre en compte la dynamique de dispersion et la structure du paysage.....	171
Inclure les interactions biotiques.....	172
Prendre en compte les incertitudes	174
Mesurer l'impact sur les écosystèmes	179
PISTES DE RECHERCHE ET DE RÉFLÉXION	180
Peut-on mesurer un impact écologique ?	180
Quelle perception avons-nous des espèces envahissantes ?.....	184
Vers plus d'interdisciplinarité autour des invasions ?	190
CONCLUSION GÉNÉRALE	195
ANNEXES.....	199
ANNEXE 1 : Matériel supplémentaire du chapitre 1	199
ANNEXE 2 : Matériel supplémentaire du chapitre 2	213
ANNEXE 3 : Matériel supplémentaire du chapitre 3 (projet 1)	223
ANNEXE 4 : Matériel supplémentaire du chapitre 3 (projet 2)	238
BIBLIOGRAPHIE GÉNÉRALE.....	246

INTRODUCTION GÉNÉRALE

LES CHANGEMENTS GLOBAUX

Définition et composantes

Le système Terre, actuellement constitué par la biosphère et la géosphère, a connu des variations d'ampleur et de rapidité variables dans son fonctionnement au cours des temps géologiques (Steffen et al. 2004). Notamment, il est arrivé plusieurs fois que les modifications de la géosphère, en dépassant des seuils critiques, aient conduit la biosphère à des crises d'extinctions massives (Rothman 2017). On dénombre actuellement cinq grandes crises biologiques depuis l'apparition de la vie sur Terre (Raup 1986; Barnosky et al. 2011). Une crise biologique est une période d'extinction massive d'espèces, qui se déroule sur une durée de quelques millions d'années au maximum et qui affecte la biodiversité de la planète entière (Bambach 2006). Par exemple, au cours de la crise permotriassique, on estime que plus de 90% des espèces marines et 75% des espèces terrestres se sont éteintes en environ 50 000 ans (Benton and Twitchett 2003; Burgess et al. 2014). Certaines causes à l'origine de ces changements ont pu être identifiées : les modifications périodiques des paramètres orbitaux de la Terre (cycles de Milankovitch), des épanchements volcaniques massifs (ex : les trapps de Sibérie) induisant des rejets de gaz à effet de serre dans l'atmosphère très importants (Burgess and Bowring 2015) ou encore des causes externes telles que des impacts météoritiques ou une intensification du rayonnement cosmique sont des exemples de facteurs proposés comme ayant pu conduire à des extinctions en masse (Raup 1986; Rachi and Wrzolek 2007). Les traces laissées par ces événements dans les archives fossiles nous ont permis de caractériser la dynamique et l'ampleur des modifications que la Terre a connues au cours des temps géologiques (Raup and Sepkoski 1982; Jablonski and Chaloner 1994; McElwain and Punyasena 2007). Actuellement, plusieurs indicateurs (perte de biodiversité, hausse du niveau marin, modification du cycle du carbone...) nous permettent de démontrer que la biosphère et la géosphère connaissent une période de changements importants, qui présente des risques d'aboutir à son tour à un événement d'extinction en masse (Rothman 2017). Les modifications actuelles se distinguent de celles que la Terre a traversées au cours de son histoire par leur rapidité exceptionnelle, et le fait qu'elles soient causés en grande majorité par les activités humaines (Barnosky et al. 2011; Johnson et al. 2017). C'est pourquoi la période actuelle que nous vivons a été baptisée « Anthropocène » (Crutzen 2006).

On regroupe sous le nom de « changements globaux » l'ensemble des perturbations interconnectées que les sociétés humaines imposent aux écosystèmes. J'ai représenté ces grandes catégories de perturbation sur la Figure 1.

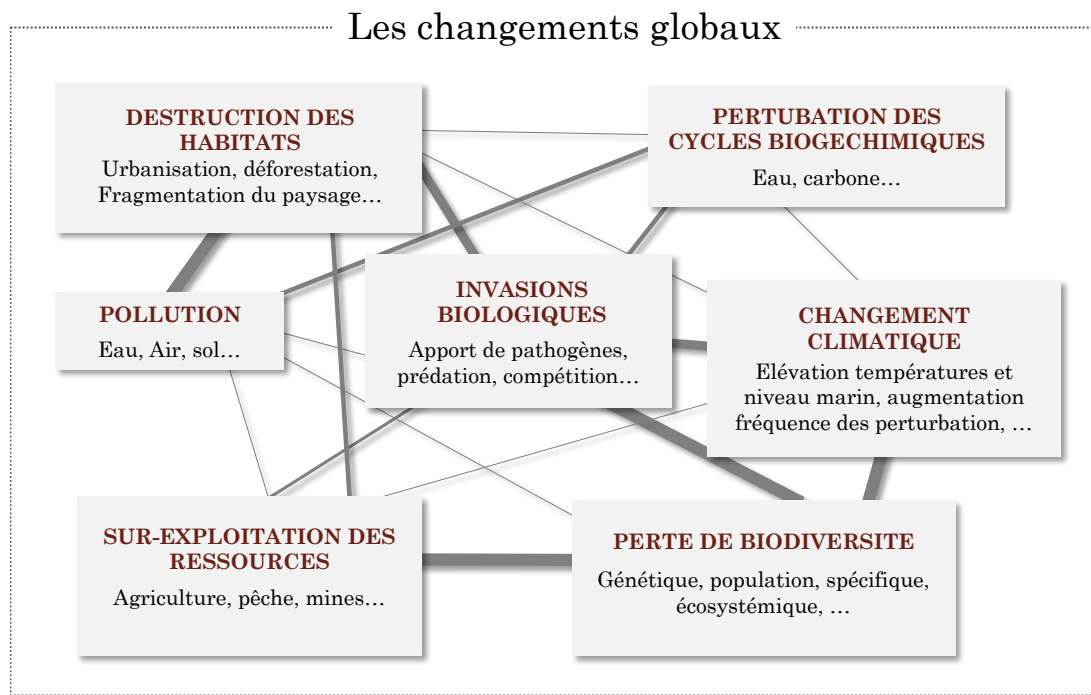


Figure 1 : Représentation schématisée de plusieurs composantes des changements globaux affectant la biosphère et la géosphère. Les liens représentés sur la figure schématisent le fait que ces composantes sont en interaction, c'est à dire qu'elles peuvent s'entretenir mutuellement voire s'ajouter ou avoir des effets synergiques (Brook et al. 2008). L'épaisseur des liens entre ces composantes est schématisée : elle vise à illustrer le fait que l'intensité des interactions entre elles est variable dans le temps et dans l'espace.

Parmi les changements globaux, on peut déjà distinguer les changements climatiques : ils se manifestent par une augmentation de la température de l'atmosphère (+ 0.85°C entre 1880 and 2012), mais aussi un réchauffement des océans entraînant une dilatation du volume d'eau et une fonte des glaciers et de la couverture neigeuse, qui ont déjà conduit à une hausse du niveau des mers de 0.19 m entre 1901 et 2010 (IPCC 2014). Les changements climatiques englobent aussi les modifications des régimes de précipitations à travers le globe : avec une augmentation de l'intensité, de la fréquence et de la variabilité des événements climatiques extrêmes comme les sécheresses, inondations ou les cyclones. (Bates et al. 2001; Swain and Hayhoe 2014). La cause des changements climatiques sont l'augmentation de la concentration en gaz à effet de serre de l'atmosphère, due en grande majorité (78%) à la combustion d'énergies fossiles et aux rejets industriels (IPCC 2014). Outre les changements climatiques, cette augmentation du

CO₂ se répercute dans les océans, qui absorbent plus de 30% du CO₂ émis, et dont le pH a diminué de 0,1 (IPCC 2014). Les projections futures de ces changements climatiques, en se basant sur différents scénarios de développement économique et sociétaux, prévoient une augmentation des températures de 0.3°C à 4.8°C en 2081-2100 (par rapport à la période 1986-2005) et une aggravation de tous les phénomènes précités dans les décennies à venir (IPCC 2014). Comme illustré sur la Figure 1, les changements globaux regroupent aussi d'autres composantes que les changements du régime climatique. On y trouve la destruction des habitats (déforestation, urbanisation, fragmentation et pollution des habitats naturels) ou les perturbations des cycles géochimiques du carbone, de l'eau et de l'azote (dus par exemple aux activités humaines telles que les rejets de gaz à effet de serre et la combustion d'énergie fossile, l'imperméabilisation des sols et le pompage de l'eau des nappes phréatiques, ou encore l'utilisation d'engrais de façon intensive), ces différents facteurs pouvant agir de façon additive voire en synergie (Steffen et al. 2004). Enfin, la perte de biodiversité occupe une place complexe dans ce schéma, puisqu'elle est à la fois due à ces changements, et qu'elle participe à entretenir voir amplifier ces perturbations (Hooper et al. 2012; Dirzo et al. 2014) en réduisant la capacité de résilience des écosystèmes face à ces modifications (Oliver et al. 2015).

Impacts sur les écosystèmes et sur la biodiversité

La biodiversité, définie pour la première fois au Sommet de la Terre de Rio en 1992, désigne la variabilité des organismes vivants. Elle est définie à trois échelles, et peut être mesurée par des indicateurs quantitatifs (nombre d'entités) ou qualitatifs (régularité de la répartition de ces entités). Ces trois niveaux sont : **moléculaire** (composition génétique, diversité allélique...), **spécifique** (nombre d'espèces, abondance de ces espèces...) et **écosystémique** (diversité des écosystèmes, caractérisés par leurs communautés et leur fonctionnement). La biodiversité est une entité dynamique. Chacune de ses composantes, ainsi que toutes les interactions qui les lient, sont en perpétuelle évolution. Ce dynamisme est visible aux trois échelles mentionnées ci-dessus : les gènes subissent des mutations et sont soumis à dérive et sélection, les espèces se déplacent et effectuent des migrations saisonnières et des perturbations telles que des crues ou des incendies peuvent modifier brusquement les paramètres physico-chimiques des écosystèmes. Toute caractérisation de la biodiversité est donc transitoire et l'image que nous en avons aujourd'hui n'est qu'un petit échantillonnage, puisque 99% de toutes les formes de vie ayant existé depuis les 3,5 derniers milliards d'années ont aujourd'hui disparu (Barnosky et al. 2011).

Un écosystème peut être défini comme l'ensemble formé par un milieu (le biotope), une communauté d'organismes (la biocénose), des interactions entre ces êtres vivants (interactions biotiques) et des interactions entre les organismes et le biotope. Il est possible de caractériser la structure d'un écosystème, son fonctionnement, la relation entre les deux, ainsi que l'impact de diverses perturbations sur ces éléments au cours du temps, mais comme pour la biodiversité, toute caractérisation ne peut être que transitoire puisqu'il s'agit de systèmes ouverts et dynamiques (Fussmann et al. 2007).

Les modifications que subissent actuellement la biodiversité et les écosystèmes, dues aux changements globaux, sont d'ampleur exceptionnelle et semblent nous conduire vers une 6^{ème} grande crise de la biodiversité (Barnosky et al. 2011; Bellard et al. 2012; Rothman 2017). Les taux d'extinction d'espèces sont actuellement 100 à 1000 fois plus élevés que le taux moyen d'extinctions qu'a connu la Terre au cours des temps géologiques (Pimm and Raven 2000). Ces mêmes taux d'extinction, calculés sur les 500 dernières années, sont de même ampleur que ceux ayant conduit aux cinq grandes crises de la biosphère (Barnosky et al. 2011; Dirzo et al. 2014; Johnson et al. 2017) et le nombre d'espèces considérées comme menacées d'extinction en 2017, s'élève à 25 821 des 79 000 espèces listées par l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (IUCN red list 2017). Le nombre d'espèces, leurs distributions, leur abondance et leurs interactions, à la base même du fonctionnement des écosystèmes, se retrouvent altérés par les activités humaines dans la quasi-totalité des écosystèmes (Sala et al. 2000; Sanderson et al. 2005; Halpern et al. 2008; Chen 2012; Pereira et al. 2012; Dirzo et al. 2014). La dynamique évolutive des espèces sauvages, c'est à dire le potentiel adaptatif et évolutif de la biodiversité génétique, semble elle-même être affectée par les perturbations anthropiques actuelles (Pelletier and Coltman 2018).

Seules pourront survivre les espèces capables de s'adapter assez vite aux changements, c'est à dire celles capables de se déplacer géographiquement, de modifier leur phénologie (ajustement des cycles de vie aux conditions extérieures) ou celles présentant un fort potentiel évolutif leur permettant de s'adapter rapidement à de nouvelles conditions locales, tant biotiques qu'abiotiques (Walther et al. 2002; Bellard et al. 2012). Il existe plusieurs types de modèles permettant de prédire le nombre d'extinctions d'espèces à venir, et les valeurs exactes des estimations varient selon les modèles choisis, mais tous prédisent une augmentation alarmante de ces extinctions, comme illustré sur la Figure 2 (*Millenium Ecosystem Assessment 2010*). On peut ainsi lire que le risque d'extinctions pourrait toucher 40% des espèces vivant dans les forêts tropicales (hotspots de biodiversité) si l'on ne ralentit pas le rythme auquel on détruit leurs

habitats (Pimm and Raven 2000), 15 à 37% des espèces à l'échelle du globe (Thomas et al. 2004) et 30% des espèces d'oiseaux terrestres (Sekercioglu et al. 2008). Les études qui modélisent les évolutions futures de changement d'occupation des sols estiment que le couvert végétal naturel des hotspots de biodiversité sera réduit de 26-58% d'ici 2100, entraînant la perte de 220 à 21000 espèces dans ces mêmes hotspots (Jantz et al. 2015).

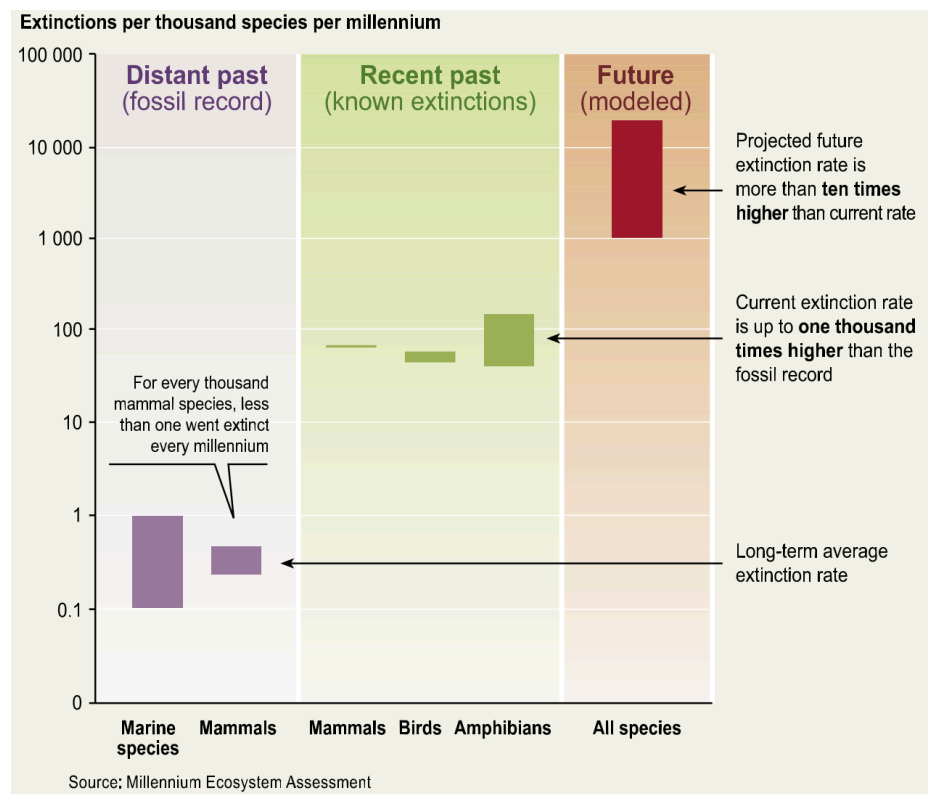


Figure 2 : Estimation des taux d'extinctions passés, présents et futurs (*Millenium Ecosystem Assessment 2010*)

Il est à noter que ces prédictions sous-estiment souvent les effets des changements globaux sur la biodiversité pour trois raisons : la première est que les menaces qui pèsent sur la biodiversité agissent souvent en synergie, s'amplifiant mutuellement et entraînant alors des effets sur la biodiversité bien supérieurs à ceux prédits en prenant en compte les causes séparément (Sala et al. 2000; Brook et al. 2008; Bellard et al. 2015). La deuxième raison est que lorsqu'une espèce est affectée, cela atteint aussi toutes les espèces avec lesquelles elle interagit directement ou indirectement (ex : espèces en relation mutualiste ou en symbiose) entraînant alors des effets en cascade pouvant aboutir à des coextinctions d'espèces inattendues (Tylianakis et al. 2008; Dirzo et al. 2014). Enfin, la troisième raison est qu'une perte de biodiversité peut entraîner des bouleversements écosystémiques d'ampleur comparable à ceux produits par les facteurs de changements globaux eux-

mêmes, voire les amplifier, et conduire à un effet boule de neige sur la biodiversité (Hooper et al. 2012; Oliver et al. 2015).

Place des invasions biologiques dans les changements globaux

Parmi les changements globaux, la perte d'habitat est considérée comme la première cause responsable des extinctions actuelles, et les invasions biologiques occupent la deuxième place, en étant impliquées dans plus de 50% des extinctions référencées par l'IUCN (Clavero and García-Berthou 2005; Bellard et al. 2016a; Doherty et al. 2016; Mollot et al. 2017). Actuellement, 17% de la surface globale - et 16% des hotspots de biodiversité - apparaissent comme extrêmement vulnérables aux invasions biologiques (Early et al. 2016). Une étude s'est intéressée aux espèces menacées d'extinction référencées par l'IUCN, et a montré que 28% des espèces de vertébrés terrestres étaient menacées par des espèces envahissantes (Bellard et al. 2016b). Une autre étude, se centrant sur l'impact des prédateurs envahissants, a pu dénombrer que ces espèces menaçaient actuellement un total 596 espèces et étaient impliquées dans l'extinction de 142 espèces (Doherty et al. 2016). Le cochon sauvage par exemple, pourrait menacer jusqu'à 87,2% des espèces actuellement en danger aux États-Unis et est une des espèces envahissante aux impacts les plus importants sur les espèces menacées des îles (Bellard et al. 2017; McClure et al. 2018). On peut noter que les invasions biologiques sont en interaction avec la plupart des autres composantes des changements globaux (Figure 1 et Figure 3). L'augmentation d'un de ces facteurs peut, dans certaines situations, agir en synergie avec les effets des invasions biologiques, en affaiblissant les espèces locales spécialistes, favorisant ainsi l'installation d'espèces envahissantes généralistes, qui à leur tour entrent en compétition et fragilisent encore les populations d'espèces locales (Dukes and Mooney 1999; Mainka and Howard 2010; Bertelsmeier et al. 2013b). Quelques études ont cependant montré que dans certains cas, le changement climatique diminuait le succès de certaines espèces envahissantes (Rahel and Olden 2008; Bertelsmeier et al. 2015; Merow et al. 2017). La combinaison synergique des invasions biologiques et des changements globaux n'est donc pas généralisable à toutes les espèces et tous les écosystèmes, mais elle semble s'être déjà vérifiée dans de nombreux cas et représente donc un risque important pour la biodiversité (Didham et al. 2007; Hellmann et al. 2008; Walther et al. 2009).

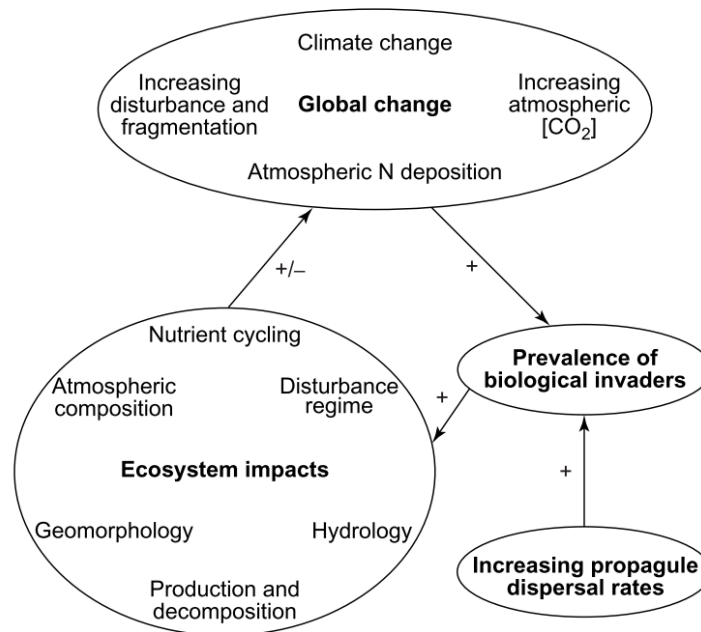


Figure 3 : Représentation schématisée tirée de l'étude de Dukes and Mooney (1999), illustrant la boucle de rétroaction entre les changements globaux, l'installation des espèces envahissantes, et les modifications des écosystèmes. Plus les changements globaux sont intenses, plus l'installation des espèces envahissantes est facilitée, et plus le fonctionnement de l'écosystème est altéré, interagissant à son tour avec les composantes des changements globaux.

Les invasions biologiques occupent donc un rôle important dans la crise de la biodiversité actuelle, en agissant seules ou de concert avec d'autres composantes des changements globaux. Il existe différentes mesures permettant de limiter leurs impacts sur la biodiversité et les écosystèmes, je détaillerai ces différentes méthodes dans une partie ultérieure de l'introduction, mais pour l'heure je souhaite noter le fait que la prévention des invasions biologiques est dans la plupart des cas la moins coûteuse et la plus efficace des méthodes de réduction de ces impacts (Leung et al. 2005; Keller et al. 2007; Finnoff et al. 2007; Kaiser and Burnett 2010). Early et al. (2016) ont mis en évidence le manque de capacité de nombreux États à mettre en place des mesures proactives visant à limiter les invasions biologiques avant qu'elles n'aient lieu (Figure 4).

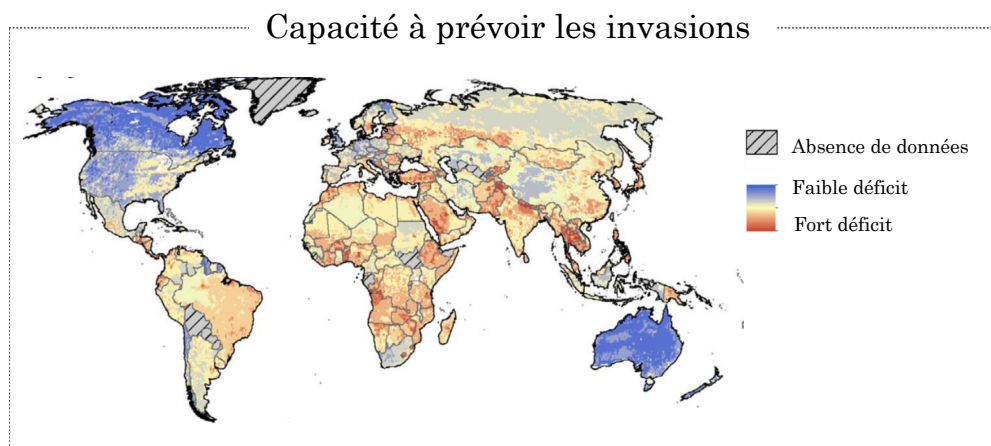


Figure 4 : Carte des déficits entre le risque d'invasion et les capacités nationales à mettre en place des mesures de prévention des invasions (Early et al. 2016)

Ces mesures préventives peuvent consister en le développement de programmes de recherche pour prédire les invasions, de mesures d'interception des espèces (Chapple et al. 2013), de plans de gestion des invasions ou en la mise en place d'une communication efficace avec la société afin de la responsabiliser et de la rendre actrice dans la prévention des invasions biologiques (Courchamp et al. 2016; Early et al. 2016). C'est dans cette démarche de prédiction et de réduction des impacts liés aux changements globaux que cette thèse s'inscrit. J'ai choisi de centrer mes travaux sur le facteur de changements globaux que sont les invasions biologiques, et j'ai cherché à développer des outils prédictifs novateurs ou à adapter des outils préexistants pour mieux prédire les invasions biologiques et ainsi limiter leurs impacts sur la biodiversité, les écosystèmes et les sociétés humaines. Je vais à présent définir plus en détail ce que sont les invasions biologiques.

LES INVASIONS BIOLOGIQUES

Définitions

Qu'est-ce qu'une invasion biologique ? Il s'agit là d'une notion complexe à définir, puisqu'associant étroitement des concepts de champs disciplinaires multiples : écologie, évolution, génétique, biogéographie, biologie de la conservation mais aussi éthique et politique. Chaque domaine a ses propres concepts, ses propres méthodes, ses échelles d'étude temporelles et spatiales, ses questionnements, et donc sa propre définition d'une espèce envahissante (Humair et al. 2014). De plus, au niveau personnel, chaque chercheur

possède ses valeurs culturelles, son vécu, son éthique de la nature et sa vision de la place de la science dans la société et dans la prise de décision (Humair et al. 2014; Tassin and Kull 2015). Enfin, ces regards multiples portés sur les invasions biologiques ont évolué au cours du temps, avec le changement de notre rapport aux espèces importées, l'évolution de notre conception de la nature et de notre approche scientifique (plutôt centrée sur l'espèce ou sur l'écosystème et son fonctionnement). Je vais commencer par présenter différentes facettes de ces définitions, en soulignant les aspects qui sont les plus sujets à controverse, puis je préciserai la définition sur laquelle je me suis basée pour cette thèse. Dans la discussion générale, je reviendrai sur ce choix et je le discuterai au regard des travaux menés au cours de cette thèse.

Une première définition d'une espèce envahissante pourrait être la suivante : il s'agit d'une espèce introduite à partir d'une aire biogéographique distincte de celle étudiée et capable d'avoir une descendance fertile, de se multiplier et de s'étendre géographiquement dans sa nouvelle aire de distribution (Wilson et al. 2009; Richardson et al. 2011). C'est par exemple le cas du frelon asiatique, envahissant en Europe et originaire de Chine, et ayant déjà colonisé une grande partie de l'Europe Occidentale (Arca et al. 2015). D'autres auteurs insistent sur le fait que l'élément central de la définition d'une invasion repose sur la disparition des barrières limitant la prolifération de l'espèce, lui conférant alors la capacité de se multiplier dans le milieu (Blackburn et al. 2011; Richardson et al. 2011). Cette définition ne semble pas exclure que les espèces natives puissent être considérées comme envahissantes, dès lors qu'une modification du milieu leur confère un avantage compétitif leur permettant de coloniser de nouveaux territoires et ainsi d'accroître durablement leur aire de répartition (Valéry et al. 2009; Gilroy et al. 2017; Nackley et al. 2017). Tel est le cas par exemple du chiendent maritime (*Elytrigia juncea*) : originaire de la baie du Mont Saint-Michel sa population a en une quinzaine d'années connu une très forte augmentation et l'espèce a exercé une compétition importante sur les autres espèces végétales de l'écosystème (notamment l'obione, *Halimione portulacoides*) et a occupé la grande majorité des marais littoraux de la région. Cette expansion semble directement liée aux rejets de nitrates émanant des activités agricoles, qui permettent au chiendent de mieux résister au sel, et donc de coloniser de nouvelles zones (Valéry 2006). La structure sédimentaire du substrat, son oxygénation, sa teneur en nutriments s'en trouvent totalement modifiés, et les espèces qui y vivaient menacées (poissons, mollusques, végétaux, algues...). On assiste ici à l'explosion démographique d'une espèce autochtone, due à la disparition des barrières physiologiques qui limitaient son expansion, définissant pour certains une invasion biologique. Mais on

touche ici à un premier sujet de controverses concernant la définition des espèces envahissantes. Une espèce locale peut-elle devenir envahissante, ou bien la colonisation du territoire par une espèce exotique repose sur des mécanismes trop différents de ceux d'une espèce native pour pouvoir les regrouper dans la même définition ? Les arguments en faveur de l'exclusion des espèces natives de la définition reposent sur le fait que des populations exotiques et natives diffèrent par la taille de leur pool génétique et par la présence ou l'absence du réseau biotique avec lequel elles ont coévolué (Wilson et al. 2016).

Si l'on adopte à présent une approche écologique ou sociologique de la définition, alors, une espèce envahissante est définie comme une espèce introduite qui connaît une explosion démographique et géographique entraînant des impacts d'ordre écologique, sanitaire et/ou économique (Thevenot 2013; Blackburn et al. 2014; Kumschick et al. 2015). Le fait d'inclure la notion d'impacts dans la définition est le deuxième point sujet à de très grandes controverses (Colautti and Richardson 2009; Humair et al. 2014). En effet, à partir de quand considère-t-on qu'une espèce modifie le milieu de façon significative ? A quel référentiel peut-on comparer ces changements pour mesurer des impacts ? Quel délai entre l'introduction et la mesure d'impact faut-il respecter ? Qu'est-ce que l'intégrité d'un écosystème, sachant que par essence il s'agit d'un système dynamique en évolution constante ? L'impact des invasions biologiques est complexe à définir, mêlant des faits scientifiques et la sensibilité, la perception et les valeurs de chacun (Simberloff et al. 2013; Tassin and Kull 2015). L'inclure dans la définition même du statut envahissant d'une espèce peut contraindre le champ disciplinaire aux seules espèces pour lesquelles l'impact a pu être démontré, c'est à dire une très grande minorité des espèces potentiellement envahissantes (Davidson and Hewitt 2014). Par exemple, les abeilles domestiques (*Apis mellifera*) ou les bourdons (*Bombus terrestris*), originaires d'Europe, sont transportées dans de nombreuses zones hors de leur aire biogéographique native, afin de maximiser la pollinisation des cultures. Ces espèces ont acquis une très forte valeur économique et culturelle, et ne sont pas considérées comme envahissantes par la plupart des pays concernés par leur introduction. Cependant, plusieurs études récentes démontrent les effets négatifs de ces espèces pour les écosystèmes naturels où elles sont introduites (Aizen et al. 2018; Vanbergen et al. 2018) : ces espèces exotiques entrent en compétition directe avec les pollinisateurs locaux pour les ressources nutritives, empêchent la pollinisation efficace de nombreuses plantes locales, normalement assurée par des pollinisateurs locaux spécifiques, et apportent des pathogènes aux insectes locaux phylogénétiquement proches (Ings et al. 2005; Genersch et al. 2006; Nagamitsu et al. 2010; Sáez et al. 2014; Geslin et al. 2017). Ces espèces pollinisatrices sont donc responsables d'effets positifs sur l'économie

et les sociétés humaines (en assurant de hauts rendements de production dans les cultures dépendantes de pollinisateurs), mais ont des effets délétères sur les espèces locales natives - souvent peu connues - et les écosystèmes. Cet exemple illustre les difficultés qui peuvent apparaître lors de la caractérisation et la hiérarchisation des impacts, et donc les limites d'inclure cet aspect dans la définition des espèces envahissantes. La difficulté à quantifier les impacts des espèces envahissantes de façon objective et comparable entre espèces (Jeschke et al. 2014) et les controverses quant à leur inclusion dans la définition des espèces envahissantes ne doit cependant pas, selon moi, remettre en question l'existence de ces impacts (Clavero and García-Berthou 2005; McGeoch et al. 2010; Blackburn et al. 2014; Hulme and Vilà 2017).

Enfin, il est aussi possible de définir une invasion biologique en se basant sur la chronologie des événements successifs conduisant à sa réalisation, et on pourra ainsi dire qu'une espèce est envahissante si elle réussit à passer toutes les étapes que j'ai représentées sur la Figure 5. La grande majorité des espèces introduites ne deviennent pas envahissantes. Toutes ces étapes successives visibles sur la Figure 5 agissent comme des filtres sélectifs ; l'ordre de grandeur est qu'en moyenne, sur 1000 espèces importées, 100 peuvent être considérées comme introduites, 10 s'installent et perdurent de façon pérenne et une seule sera éventuellement assez compétitive pour devenir envahissante et perturber les écosystèmes concernés (Fitter 1996). La plupart des autres espèces ne seront jamais naturalisées, ou bien seront capables de se maintenir mais sans avoir d'impact sur les écosystèmes, elles seront alors dites exotiques (Blackburn et al. 2011).

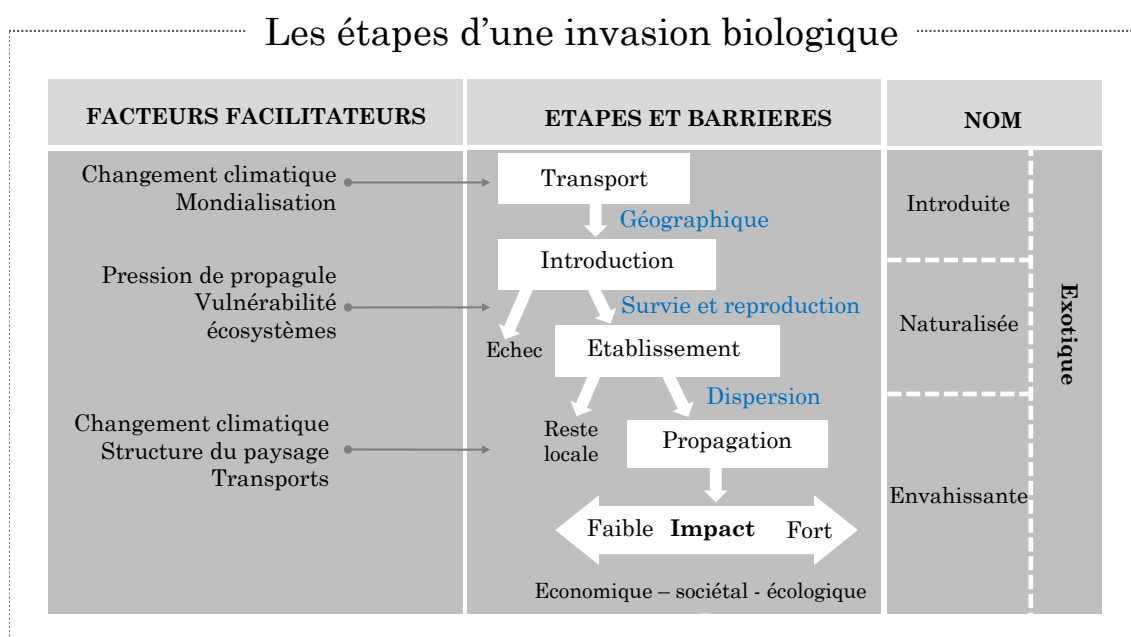


Figure 5 : étapes conduisant à une invasion biologique, filtres et barrières successifs, terminologie des états de l'espèce et exemples de facteurs des changements globaux pouvant interagir avec et faciliter le passage de certaines barrières. Figure adaptée à partir de (Blackburn et al. 2011).

La définition d'une espèce envahissante adoptée par le Service du Patrimoine Naturel du Muséum National d'Histoire Naturelle (Thevenot 2013), et le groupe des experts des invasions biologiques (ISSG) de l'Union Internationale pour la conservation de la nature (IUCN) est la suivante : « animaux, plantes ou autres organismes introduits par l'homme dans des milieux distincts et distants de leur distribution initiale, qui s'installent, se dispersent et ont un impact négatif sur l'écosystème et les espèces qui le composent ». J'ai choisi d'inscrire ma thèse dans le cadre de cette définition établie par les groupes d'experts dans ce domaine. Je reviendrai sur la controverse liée à l'inclusion de la notion d'impact dans la définition des espèces envahissantes tout au long de cette thèse, et j'enrichirai ces réflexions avec les résultats de mes recherches dans la partie discussion.

On rencontre alternativement les termes « espèce invasive » ou « envahissante » dans les ouvrages en langue française (la question ne se pose pas en anglais, puisqu'il n'existe qu'un seul terme, « *invasive* »). La distinction peut parfois être floue, et de nouveau sujette à controverses, c'est pourquoi le ministère de la culture française a récemment recommandé l'utilisation de l'adjectif *envahissante* (plutôt que *invasive*) pour désigner une « *espèce exotique dont la population se maintient ou accroît son aire d'implantation en perturbant le fonctionnement des écosystèmes ou en nuisant aux espèces autochtones, par compétition ou par prédation* » (Depecker 2017). Pour la suite de cette thèse, je privilégierai l'emploi du terme d'espèce envahissante plutôt que celui d'espèce invasive. Envahissante peut faire référence aux espèces exotiques ou natives envahissantes : ces dernières se distinguant par le fait qu'elle ont évolué dans l'aire de répartition considérée, ou sont arrivées par des moyens indépendants de l'Homme (Richardson et al. 2011; Gilroy et al. 2017).

Facteurs favorisant les invasions biologiques

Mondialisation et introductions d'espèces

La première étape d'une invasion biologique est l'introduction de l'espèce dans un nouveau milieu. Plusieurs études ont à ce jour démontré la responsabilité des activités humaines dans cette étape clef des invasions, en tant que premier vecteur d'espèces à l'échelle globale (Anderson et al. 2015; Capinha et al. 2015; Chapman et al. 2017). Au

néolithique déjà les hommes ont commencé à transporter des espèces - domestiquées (blé, orge, ovins) et sauvages (renards)- hors du croissant fertile, lors de leurs migrations vers l'Europe (Mazoyer and Roudart 2007). Au cours du XV^{ème} siècle, l'homme continue de déplacer activement (volontairement et involontairement) les espèces qu'il rapporte de ses grands voyages d'exploration : cet apport d'espèces exotiques était vu comme un moyen de renforcer le potentiel des nations, on rapportait des espèces productrices de denrées (coton, latex, maïs, dindes, tomates et pomme de terre) et des espèces ornementales, installées dans les nombreux jardins d'acclimatation qui voient le jour à travers l'Europe au XVI^{ème} siècle (van Kleunen et al. 2018). Enfin, la révolution industrielle, la première guerre mondiale (Bertelsmeier et al. 2017) et plus récemment encore, les échanges massifs de marchandises et de voyageurs à travers le monde, ont donné à ces transports d'espèces une ampleur exceptionnelle (Perrings et al. 2005; Westphal et al. 2008; Kueffer 2017). Le nombre d'espèces transportées et introduites à travers le monde, que ce soit de façon volontaire (plantes ornementales, poissons et algues d'aquariums, nouveaux animaux de compagnie) ou involontaire (organismes transportés dans les ballasts des bateaux, les cales, sur les coques, via les trains, avions et voitures) (Hulme et al. 2008; van Kleunen et al. 2018), est en augmentation exponentielle, et la tendance ne montre aucun signe de ralentissement ou de saturation (D'Antonio and Levine 2007; Seebens et al. 2017). L'Homme permet aux espèces de franchir des barrières biogéographiques qui jusque-là limitaient leur dispersion : mer, chaînes montagneuses ou déserts. Par exemple, l'ouverture du canal de Suez, entre la Méditerranée et la Mer Rouge, a constitué un corridor pour de nombreuses espèces, et a entraîné depuis son ouverture l'introduction de plus de 400 espèces marines en méditerranée, dont certaines inquiétantes quant à leurs impact sur les écosystèmes côtiers (Galil 2007; Galil et al. 2015).

La pression de propagule (c'est-à-dire la taille et la composition de l'échantillonnage des organismes introduits à partir de la région distante) est un autre facteur déterminant pour le succès d'une invasion (Jeschke and Strayer 2006; Richardson et al. 2011). Plus les organismes sont nombreux à être transportés, plus il y a de chances qu'ils survivent au transport, réussissent à s'installer en contrant la dérive génétique et l'effet Allee, et colonisent le nouveau milieu (Lockwood et al. 2005; Blackburn et al. 2015). L'intensité des flux mondiaux de voyageurs et de marchandises peut être responsable d'une très forte pression de propagule : par exemple, en Europe, 86% des espèces d'insectes ont été introduits de façon non intentionnelle par ces biais là (Rabitsch 2010). Diminuer cette pression de propagule représente une mesure de prévention clef sur laquelle il est possible et efficace d'agir afin de limiter les invasions biologiques (Brockerhoff et al. 2014).

Anthropisation : installation et dispersion des espèces

Outre les activités humaines mentionnées ci-dessus qui augmentent le transport d'espèces à travers le monde, d'autres favorisent l'installation et la dispersion de ces espèces nouvellement arrivées. Il s'agit de toutes les actions qui perturbent le fonctionnement et la structure des écosystèmes ou qui offrent aux espèces envahissantes des corridors de dispersion leur permettant d'occuper rapidement un grand territoire (Lefeuvre 2006a). L'effet de ce type d'actions peut être illustré avec le cas précité du chiendent maritime (*Elytrigia juncea*) : la pollution aux engrais agricoles en Bretagne a eu pour conséquence d'élargir la gamme de tolérance aux conditions de salinité de cette espèce et a donc permis son explosion démographique et géographique. Les activités humaines, en altérant le milieu, ont ainsi modifié la compétitivité de cette espèce, qui a en retour eu des effets importants sur la structure et le fonctionnement de l'écosystème concerné (Valéry 2006). Un autre exemple d'effet anthropique est celui des modifications engendrées par des chantiers d'aménagement ou les pratiques agricoles : en dénudant les sols, ces activités ouvrent des espaces aux espèces allochtones qui ne leurs seraient pas accessibles si les communautés autochtones restaient structurées (Alpert et al. 2000). La présence d'humains dans une zone ou l'indice de développement socio-économique d'un pays semblent être des indicateurs efficaces pour prédire le nombre et le succès des invasions biologiques (Jeschke and Strayer 2006; Lin et al. 2007; Lotz and Allen 2013). Ces activités humaines ont pour triple effet de (1) détruire et affaiblir la biodiversité locale, laissant de nombreuses niches vacantes et rendant les milieux très peu résilients à l'arrivée d'une nouvelle espèce (David et al. 2017), (2) engendrer des habitats fréquemment perturbés dans lesquels les espèces les plus mobiles, généralistes, compétitrices et opportunistes sont plus aptes à survivre (c'est-à-dire les espèces au potentiel envahissant, nous y reviendrons plus en détail dans la partie suivante) (Spear et al. 2013) et (3) faciliter la dispersion de ces espèces à travers le paysage, notamment via le réseau des infrastructures de transport, de commerce de marchandises (Robinet et al. 2009; Wilson et al. 2009; Imbert 2012; Chapman et al. 2017; Padayachee et al. 2017) et les transports de personnes (Anderson et al. 2015). Par exemple, il a été démontré que la dynamique de dispersion du moustique tigre en France, vecteur de nombreuses maladies (dengue, chikungunya) suit les grands axes autoroutiers (Roche et al. 2015).

Parmi les écosystèmes les plus vulnérables aux invasions, on peut citer le cas des îles où les invasions biologiques ont de forts impacts écologiques et y ont été responsables de plusieurs extinctions (O'Dowd et al. 2003; Reaser et al. 2007; Bellard et al. 2017). En effet, les îles sont pour beaucoup caractérisées par de très forts taux d'endémisme,

l'absence totale de certains clades, et des réseaux biotiques simplifiés par rapport aux masses continentales (Reaser et al. 2007; Russell et al. 2017). L'arrivée d'une nouvelle espèce compétitrice ou prédatrice avec laquelle les espèces locales n'ont pas coévolué, ou présentant des stratégies d'exploitation des ressources très différentes des taxons résidents, peut donc facilement perturber les espèces locales, voire conduire à leur extinction (Russell et al. 2017). Par exemple, le chat domestique, introduit sur de très nombreuses îles, est responsable à lui seul de plus de 14% des extinctions d'espèces d'oiseaux, mammifères et reptiles à travers le monde (Medina et al. 2011).

Caractéristiques des espèces envahissantes

Au regard de cette multitude de définitions et de points de vue concernant la définition des invasions biologiques, existe-t-il plus de consensus sur les caractéristiques communément partagées par les espèces envahissantes ? Est-ce possible de lister les traits biologiques qui prédisposeraient une espèce à devenir envahissante ? Depuis que les sociétés humaines sont confrontées aux invasions, dégager les caractéristiques des espèces souvent associées avec le caractère envahissant a été une préoccupation récurrente. Certains de ces traits semblent faire consensus parmi les espèces envahissantes : ces traits sont par exemple la capacité à s'adapter à des fortes variations du milieu et à des conditions extrêmes, avoir une croissance très rapide, se reproduire efficacement et selon de multiples procédés (reproduction végétative ou par pollinisation par exemple), présenter une résistance à des prédateurs ou pathogènes multiples ou avoir des comportements agressifs et exploratoires marqués (Holway et al. 2002; Sutherland 2004; Keller et al. 2011; Higgins and Richardson 2014; Blight et al. 2017). Ces traits peuvent être regroupés en deux catégories : la première est la plasticité, qui permet à l'envahisseur d'adapter son mode d'acquisition des ressources et de modifier sa phénologie et ainsi de bénéficier d'un avantage démographique par rapport aux espèces natives (Marvier et al. 2004; Snyder and Evans 2006). La seconde est l'innovation, permise par des phénomènes d'hybridation ou de polyploïdisation, qui permet aux espèces d'acquérir des fonctionnalités nouvelles par rapports aux espèces natives et de modifier le fonctionnement de l'écosystème autour de ces nouveaux traits (Abbott 1992; Lee 2002; Ainouche et al. 2009). Aucune étude jusqu'à présent n'a réussi à utiliser cette connaissance sur les traits écologiques pour proposer une liste de potentielles futures envahissantes à surveiller, qui permettrait de mettre en place des mesures efficaces de prévention et de réduction des risques. C'est un des objectifs que nous nous sommes fixés, et nous avons cherché à développer une méthode pour répondre à ce besoin dans le premier chapitre de cette thèse.

Toutefois, le fait qu'une espèce devienne envahissante résulte de multiples interactions entre ses caractéristiques, son histoire évolutive, les caractéristiques du milieu où elle arrive (biotope et biocénose) et les conditions de transport ; le fait que les individus introduits soient porteurs de pathogènes ou qu'ils aient une fitness différente des compétiteurs locaux sont des exemples de facteurs modifiant le succès de l'invasion (Hayes and Barry 2008; Peoples and Goforth 2017). Le fait qu'une espèce devienne envahissante dépend donc de *l'invasibilité* de l'écosystème pour cette espèce (Richardson and Pyšek 2006). Il n'existe pas une unique loi générale permettant de classer un écosystème comme susceptible d'être envahi, plutôt, on a démontré que l'invasibilité dépend de la composition de la communauté biotique (diversité spécifique, fonctionnelle, phylogénétique), des caractéristiques abiotiques du milieu (climat, lumière, nutriments) et de l'échelle à laquelle on étudie l'effet de ces différents filtres (Davis et al. 2000; Davis and Pelsor 2001; Fridley et al. 2004; Milbau et al. 2009). Nous consacrerons donc le deuxième chapitre de cette thèse à cette thématique, et chercherons à développer une méthode permettant de mesurer l'invasibilité d'un milieu pour une espèce donnée.

Conséquences des invasions biologiques

Les impacts imputés aux espèces envahissantes sont généralement classés en trois catégories : socio-économiques, sanitaires ou écologiques (Bradshaw et al. 2016; Hulme and Vilà 2017). La Figure 6 illustre cette classification et donne des exemples d'impacts pour chacune de ces catégories.

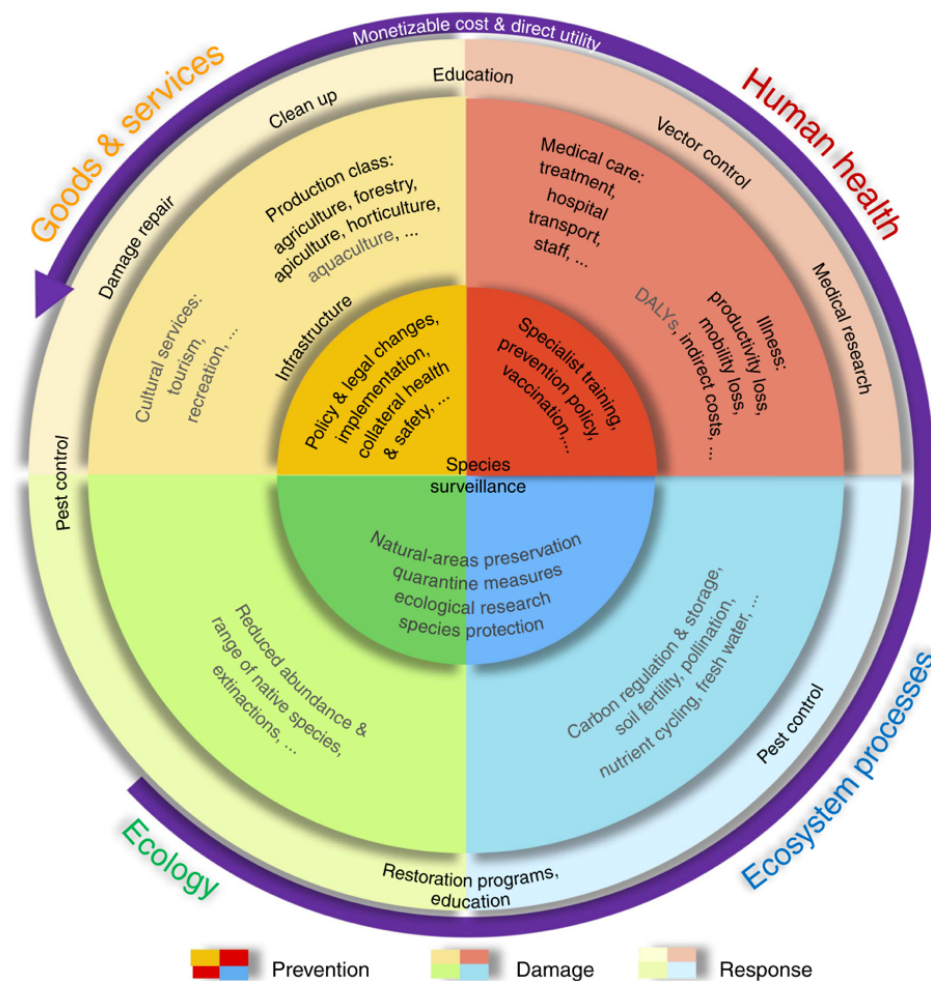


Figure 6 : Classification des impacts dus aux insectes envahissants et causes des coûts (si monétarisés) générés pour y faire face (coûts de prévention, de dommages ou de réparation, en lisant la figure du centre vers l'extérieur) (Bradshaw et al. 2016).

Les impacts économiques peuvent être par exemple une détérioration des infrastructures, une baisse des rendements agricoles ou une diminution de l'attrait touristique d'une région (Gutrich et al. 2007; Mainka and Howard 2010; Williams et al. 2010; Wylie and Janssen-May 2016). Les dégâts causés par les termites (*Coptotermes formosanus*) dans les habitations, ou par le phylloxera (*Daktulosphaira vitifoliae*) dans le vignoble français sont des illustrations de l'ampleur des dégâts économiques possibles (Granett et al. 2001; Evans et al. 2011). Les études ayant estimé ou rassemblé les estimations existantes de coûts économiques liés à des invasions arrivent à des sommes colossales : plusieurs millions de dollars, parfois pour une seule espèce ou groupe d'espèces (Pimentel 2005; Pimentel et al. 2005; Gutrich et al. 2007; Soliman et al. 2012; Bradshaw et al. 2016; Walsh et al. 2016). Peut-on, et si oui de quelle façon, évaluer de façon rigoureuse les impacts économiques causés par les invasions biologiques ? Est-il possible

de prédire les impacts que peut avoir une invasion, en termes d'amplitude et de distribution spatiale ? Nous chercherons à répondre à ces questions dans le troisième chapitre de cette thèse, et discuterons cette notion d'impact dans la discussion générale.

Certaines espèces envahissantes peuvent présenter des risques pour la santé humaine (Tatem et al. 2006; Mazza et al. 2014; Schindler et al. 2015). Certaines microalgues, introduites en Europe à la faveur de transports maritimes ou lors des échanges de coquillages pour la commercialisation (ex : huître japonaise) produisent des toxines qui s'accumulent dans les poissons ou coquillages environnants, et qui entraînent des intoxications alimentaires pouvant aller jusqu'au décès du consommateur (Haydar and Wolff 2011). Un autre exemple d'invasion affectant la santé publique est celui du moustique tigre *Aedes albopictus*, qui préoccupe beaucoup les instances de santé publique, puisqu'il transporte les pathogènes responsables du chikungunya, de la dengue, et le virus Zika, et qu'il s'étend actuellement en Europe (Bonizzoni et al. 2013).

Enfin, les effets écologiques des invasions biologiques, bien qu'indéniables, restent les plus difficiles à quantifier, comprendre et prévoir avec précision (Vila et al. 2010; Hulme and Vilà 2017). Ils ont lieu lorsque l'espèce envahissante, en exerçant une compétition directe ou indirecte sur les espèces locales, modifie la structure et le fonctionnement de l'écosystème (Gallardo et al. 2016). Les effets peuvent se faire ressentir au niveau de l'espèce, pouvant aller de l'affaiblissement de la population locale jusqu'à l'extinction totale (Clavero and García-Berthou 2005; Bellard et al. 2016a), au niveau du réseau trophique (Walsh et al. 2016) ou plus largement ils peuvent modifier le fonctionnement profond des écosystèmes (ex : les cycles géochimiques, le service de pollinisation, etc.) (Vilà et al. 2011; Blackburn et al. 2014; Hawkins et al. 2015; Gallardo et al. 2016; Hulme and Vilà 2017; Vanbergen et al. 2018). Des études récentes tentent d'étudier ces impacts au niveau écosystémique, de façon à apporter une caractérisation complémentaire à celle obtenue par les études centrées sur l'espèce (Kumschick et al. 2015). L'approche écosystémique permet de mesurer à quel point les mécanismes, le fonctionnement et les services fournis par l'écosystème sont affectés (Abelleira Martínez et al. 2016). Cette échelle d'étude des phénomènes nous a permis de définir une nouvelle catégorie d'impact des invasions biologiques : il s'agit de l'homogénéisation croissante des écosystèmes, à l'échelle planétaire, envahis et modifiés sous l'effet de l'arrivée d'espèces envahissantes ubiquistes (Olden and Poff 2003; Olden 2006; Clavel et al. 2011; Olden et al. 2018). Cette approche nous permet aussi de sortir d'une vision manichéenne du monde, où les impacts ne seraient perçus qu'à travers un filtre économique et anthropocentré, et d'envisager d'éventuels effets positifs de certaines espèces envahissantes (cf. discussion en

fin de thèse). Par exemple, la moule zébrée (*Dreissena polymorpha*) génère des coûts importants de réparation et d'entretien des canalisations envahies dans les grands lacs Européens et Américains. Cependant, elle est capable de filtrer et d'épurer l'eau dans des conditions de pollution extrêmes : elle a ainsi contré l'eutrophisation qui semblait sans recours du lac Erié, permettant à la lumière de traverser l'eau à nouveau, aux plantes aquatiques de s'y développer et au réseau trophique de se remettre en place et fonctionner à nouveau (Klerks et al. 1996). Ces approches écosystémiques présentent aussi l'avantage de considérer une échelle de temps plus longue pour caractériser les impacts. Par exemple, la caulerpe (*Caulerpa taxifolia*), algue envahissante relâchée par les aquariums de Monaco, a d'abord eu un effet inquiétant sur les herbiers de posidonies et les poissons s'y reproduisant, et a suscité de fortes polémiques sur les actions à mettre en place pour contrer cette invasion. Cependant, après quelques années, il est apparu que la caulerpe était une espèce opportuniste, ayant profité d'une détérioration anthropique des herbiers de Méditerranée (Boudouresque et al. 2009), et qu'après cette phase d'explosion démographique, elle s'est résorbée sans intervention extérieure (Lefeuvre 2013). Une échelle de temps plus longue peut aussi permettre d'entrevoir les impacts évolutifs des invasions, c'est à dire les conséquences des invasions sur les trajectoires évolutives des espèces locales et envahissantes. Les mécanismes sous-jacents de ces modifications peuvent être liés à l'exclusion compétitive exercée par les espèces envahissantes, le déplacement de niche (des espèces locales et exotiques), aux changements dans les relations mutualistes entre espèces locales, les nouvelles hybridations entre espèces, les introgressions ou encore des évolutions de traits selon le mécanisme de course aux armements (Mooney and Cleland 2001; Traveset and Richardson 2006; Broennimann et al. 2007). Une telle échelle de temps permet en particulier d'aborder les questions de coévolution hôte-parasite ; les envahisseurs sont-ils en général avantagés par le fait qu'ils laissent dans leur zone native la majorité de leurs parasites, ou bien sont-ils rapidement la cible de nouveaux pathogènes natifs contre lesquels ils ne possèdent pas de défenses ? Les phénomènes de *boom and bust*, de mieux en mieux décrits (Strayer et al. 2017), laissent supposer des interactions complexes avec les pathogènes. Par exemple, les populations de séneçon du cap (*Senecio inaequidens*), dans le sud de la France, ont très rapidement été la cible d'un puceron natif, qui a très certainement contribué à limiter cette invasion (Barbault 2010).

Il semble donc judicieux d'évaluer les impacts à une échelle écosystémique large et un pas de temps assez long avant de prendre des décisions et d'adopter des mesures de contrôle des espèces envahissantes. En effet, ces mesures visant à réduire les impacts des

espèces envahissantes ne sont pas toujours efficaces, et peuvent présenter des risques pour les espèces locales. Par exemple, les pièges visant à capturer les frelons asiatiques sont pour le moment peu sélectifs et capturent un grand nombre d'insectes non ciblés, certains étant déjà en danger.

Actions possibles face aux invasions biologiques

Les outils de lutte contre les invasions biologiques dépendent de l'étape où en est l'invasion (Fig. 7) : prévention, contrôle puis réparation des impacts se succèdent. La prévention vise à prendre des mesures avant que l'invasion n'ait lieu, le contrôle vise à réduire la prévalence des espèces envahissantes (éradication, lutte biologique, chimique ou mécanique), et enfin, si ces étapes ne sont pas assez efficaces, il reste les mesures de réduction et de réparation des impacts (Simberloff et al. 2013).

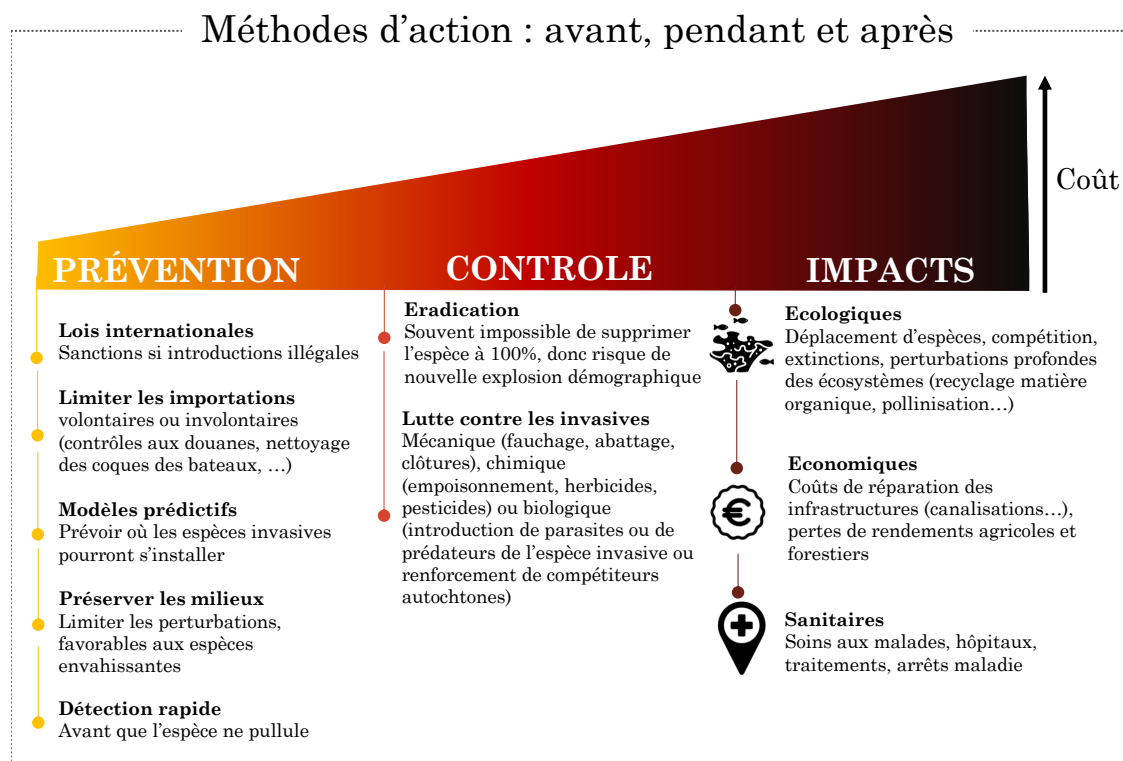


Figure 7 : La lutte contre les espèces envahissantes peut être effectuée avant l'introduction, au début de l'invasion (tentative d'éradication) et au cours de l'invasion (restreindre les impacts en contrôlant les populations d'espèces envahissantes tout en limitant les effets sur les espèces locales). Les mesures de prévention sont les plus efficaces et les moins coûteuses pour limiter les impacts des invasions.

Appliquer des méthodes de prévention, de détection rapide et des actions précoces nécessite qu'on sache déjà qu'une espèce a le potentiel de devenir envahissante, et qu'il y

ait assez de compétences locales pour détecter et reconnaître cette espèce (cf. chapitre 1 et (Bogich et al. 2008)). Par exemple, la Caulerpe fut détectée très rapidement par un citoyen, qui reconnut l'algue dont il avait entendu parler au sujet de son invasion en Europe, la signala, ce qui permit aux spécialistes de confirmer immédiatement l'identité de l'algue et l'invasion en Californie fut stoppée dès ses prémices (Anderson 2005). On connaît aussi des cas de succès d'éradication ou de contrôle d'espèces envahissantes, comme celui de l'éradication des rats sur de nombreuses îles, qui a permis de préserver de nombreuses populations d'oiseaux marins (Townsend and Broome 2003; McDonough et al. 2012), ou encore l'étude de Jones et al. (2016) qui dénombre que 236 espèces insulaires ont bénéficié de l'éradication de mammifères envahissants (Jones et al. 2016). Cependant, les programmes d'éradication sont significativement plus efficaces s'ils sont lancés sur les zones restreintes, c'est à dire aux prémices de l'invasion (Pluess et al. 2012). De plus, ces mesures peuvent représenter des défis techniques, soulever des questions éthiques (Delfosse 2005), nécessiter des moyens humains et économiques élevés (Liebhold et al. 2015) et peuvent conduire à des effets écologiques non prévus sur les autres espèces du milieu liés (Caut et al. 2009; Buckley and Han 2014). En effet, les mesures curatives de contrôle et de réparation des impacts d'une invasion visent en général un retour à l'état initial ; mais encore faut-il que cet état soit connu, et que les changements de structure et de fonctionnement des écosystèmes envahis soient encore partiellement réversibles. Les mesures de prévention, elles, présentent un rapport coût-bénéfices plus avantageux : se sont donc sur ces techniques que je me suis centrée dans cette thèse.

L'invasion biologique, concept complexe et polymorphe, alliant culture et biologie, est l'objet de débats concernant sa définition, la mesure de ses impacts, et les actions à mettre en place pour limiter ses invasions. Ces controverses introduisent un décalage entre l'urgence et la sévérité du problème et sa reconnaissance et sa prise en charge par les politiques, la société, et les scientifiques. Nous nous sommes donc questionnés sur les causes de ce manque de reconnaissance de la gravité de la situation, et sur les solutions envisageables pour y remédier. Nous avons classé les raisons de ce manque de soutien en quatre catégories de difficultés : (1) le manque de compréhension des mécanismes écologiques sous-jacents aux invasions biologiques, avec par exemple la difficulté à comprendre pourquoi le fait d'avoir une espèce supplémentaire peut ne pas être positif pour l'écosystème, (2) les difficultés qu'éprouvent les scientifiques à alerter la société, puisqu'ils portent le fardeau de la preuve et puisque la nature protéiforme du risque les empêche d'exposer des messages simples et universels, (3) la difficulté à obtenir du soutien de la part de la société, car les invasions biologiques touchent à des questions d'éthique de

la nature et interrogent l'empathie que les sociétés humaines ont pour certaines espèces (ex : les chats sur les îles), (4) les conflits d'intérêts et (5) les difficultés techniques qui rendent la lutte contre les invasives complexe et font qu'un succès n'est jamais définitif. Nous avons ensuite identifié des pistes qui pourraient permettre de réduire ces difficultés ; il s'agit de continuer les efforts de standardisation des méthodes et des définitions, de poursuivre la recherche pour mieux comprendre et prédire les invasions biologiques, et surtout de changer le mode de communication entre science et société. Nous préconisons de sortir d'une transmission verticale et à sens unique du savoir, pour à la place favoriser une communication horizontale incluant tous les acteurs, leurs perceptions, leurs savoirs et leurs intérêts respectifs. Cette réflexion a fait l'objet de la publication ci-dessous, qui détaille et étaye les points mentionnés.

Opinion

Invasion Biology: Specific Problems and Possible Solutions

Franck Courchamp,^{1,*} Alice Fournier,¹ Céline Bellard,² Cleo Bertelsmeier,³ Elsa Bonnaud,¹ Jonathan M. Jeschke,^{4,5,6} and James C. Russell^{1,7}

Biological invasions have been unambiguously shown to be one of the major global causes of biodiversity loss. Despite the magnitude of this threat and recent scientific advances, this field remains a regular target of criticism – from outright deniers of the threat to scientists questioning the utility of the discipline. This unique situation, combining internal strife and an unaware society, greatly hinders the progress of invasion biology. It is crucial to identify the specificities of this discipline that lead to such difficulties. We outline here 24 specificities and problems of this discipline and categorize them into four groups: understanding, alerting, supporting, and implementing the issues associated with invasive alien species, and we offer solutions to tackle these problems and push the field forward.

Invasion Biology in Turmoil

Despite some recent strife [1], invasion biology is generally regarded as an important and useful scientific endeavor at the crossroads of ecology and conservation biology [2]. It has a strong management component because it is – just like conservation biology – both a field of research and a field of action. Support from society is therefore essential for this discipline – from the policy makers that decide the focus of research programs to the citizens that can help to implement management actions. However, there is a marked tendency to negate the benefits and even the necessity of invasion biology, with increasingly frequent articles in newspapers and popular science books, as well as scientific opinion articles [3].

More generally, it appears that, other than a few countries such as New Zealand and Australia, citizens and organizations of the world very seldom feel concerned with – or are even simply aware of – the impacts caused by invasive alien species (e.g., [4,5]). This is especially true for the ecological impacts of biological invasions, which generally go disregarded by most. The sympathetic respondents are generally few, and can sometimes be overcome by an active, hostile minority who may weaken or even jeopardize the efforts of both scientists and managers. Understanding this lack of support is therefore crucial given that other major causes of biodiversity loss such as habitat loss, overexploitation, or pollution do not suffer from the same societal resistance. It is only once we have made explicit which difficulties are faced by invasion biology that we can propose adequate solutions (Figure 1).

Specific Difficulties Related to Invasion Biology

We identify here 24 specific difficulties and problems of invasion biology that we, as scientists, need to act upon. We classify these problems into four distinct types of difficulties: understanding, alerting, supporting, and implementing issues stemming from invasion biology.

Trends

Global analyses and recent syntheses confirm what the scientific community has claimed for decades: biological invasions cause major impacts and are a major cause of biodiversity loss worldwide.

Despite increasing evidence, the importance of biological invasions is not generally acknowledged by the public, is not fully accepted by decision makers, and has even recently been increasingly disputed by some scientists.

The mismatch between the urgency to deal with a major environmental issue and the little concern it receives from several key components of society needs to be recognized and the underlying reasons identified and addressed.

Many reasons for this mismatch are not shared with other global change aspects and are specific to invasion biology; in particular, these include difficulties in raising awareness and understanding as well as in obtaining support for the implementation of conservation programs.

¹Ecologie Systématique Evolution, Univ. Paris-Sud, CNRS, AgroParisTech, Université Paris-Saclay, 91400 Orsay, France

²Department of Genetics, Evolution, and Environment, Centre for Biodiversity and Environment Research, Darwin Building, University College London (UCL), Gower Street, London WC1E 6BT, UK

Understanding

The concept of invasive alien species (IAS) is generally poorly understood by society. First and foremost, this is because invasion biology resides in ecology, a science with complexity as its essence [6]. Understanding the concept of IAS and the problems generated in invaded ecosystems requires a general understanding of ecology and evolution, and in particular of interspecific relationships, population dynamics, co-evolutionary processes, and so forth. Those without an ecological background often hold the candid view that species can simply be added into ecosystems without consequences. Conversely, the harms related to removing species, such as cutting large areas of forest or destroying fish stocks, are more straightforward to understand.

Another difficulty is that the outlines of the key notions of biological invasions are ambiguously delineated [6]. For example, some authors wish to include native species into the concept of invasion (e.g., [7,8], but see also [9,10]). The concept of an invasive species is also shifting because of climate change: species naturally colonizing new adjacent areas because of the geographic expansion of their suitable climatic niche are considered invasive by some, but not by others [11]. The necessity to invoke a human cause in the process of invasion is also a point of discussion [12]. The understanding of biological invasions by the general public would benefit from greater rigor and consistency within the scientific community [13,14].

Although some definitions (e.g., [15]) and unified frameworks [16,17] have been proposed, terminology issues persist. The terms alien, allochthonous, domesticated, exotic, foreign, introduced, invasive, naturalized, non-indigenous, non-native, or pest can all be found in the literature, sometimes used interchangeably but also sometimes with different meanings. Definitions vary according to the scientific field concerned – ecology, economics, philosophy, law, ethics, sociology, management, etc. – and the actors and objectives targeted [18] (Figure 2). In addition, the status of ‘invasive’ is dynamic in space and time (Box 1). For all the aforementioned reasons, the scientific messages themselves may be multiple, even contradictory, and therefore unclear. Thus, standard and clear definitions would make understanding on invasive species more efficient.

Moreover, the complexity of the processes in action in biological invasions often prevents specialists from issuing scenarios with simple, quantitative alternatives and uncertainty measures [6]. Because invasions depend on the combination of dynamic interspecific relationships, abiotic effects, and anthropogenic influences, it is extremely complicated to obtain reliable predictions of spread and impacts. Contrary to the effects of other global threats on biodiversity, such as climate change (e.g., [19]), global scenarios for biological invasions are seldom proposed by experts because of the aforementioned complexities of the systems. This lack of scenarios hinders political credibility and public acceptance, and maintains the lack of a sound basis for decision makers to work from.

Because of a lack of consensus within the scientific community and the inherent complexity of biological invasions, the public is much less aware of this global threat than of most other drivers of biodiversity loss. However, increasing understanding about IAS alone is not sufficient. The public also needs to be alerted and convinced (not necessarily by scientists) that IAS need close attention.

Alerting

The main difficulty in alerting the public to the need to pay closer attention to IAS lies in the ongoing challenge to demonstrate the impact of IAS. Although some scientists would prefer impacts not to be part of the definition of IAS [20], the ecological and socioeconomic damage these species cause is often the ultimate reason for studying and counteracting them [17].

³Department of Ecology and Evolution, Biophore, Université de Lausanne (UNIL)-Sorge, 1015 Lausanne, Switzerland

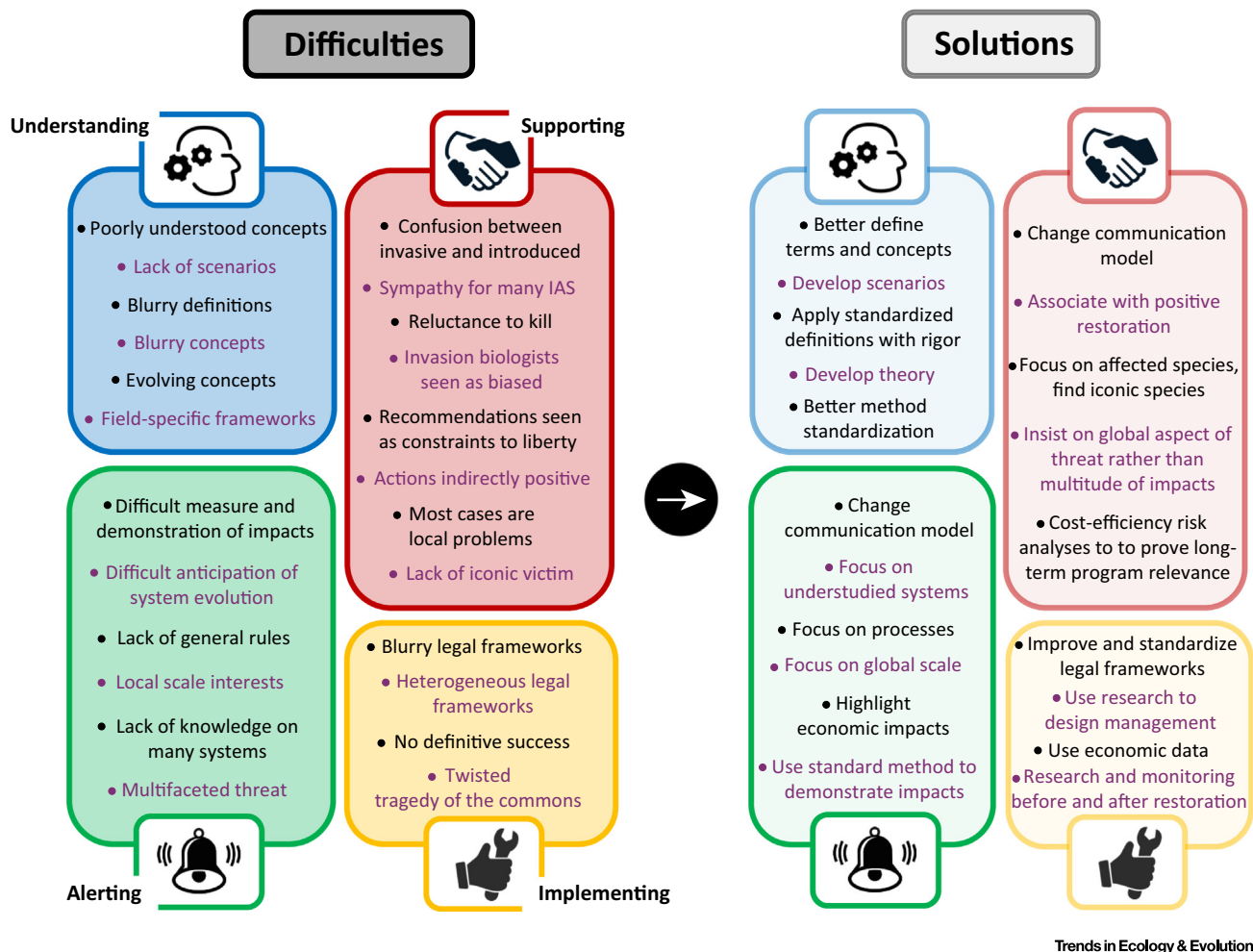
⁴Leibniz-Institute of Freshwater Ecology and Inland Fisheries (IGB), Müggelseedamm 310, 12587 Berlin, Germany

⁵Department of Biology, Chemistry, Pharmacy, Institute of Biology, Freie Universität Berlin, Königin-Luise-Strasse 1–3, 14195 Berlin, Germany

⁶Berlin-Brandenburg Institute of Advanced Biodiversity Research (BBIB), Altensteinstrasse 34, 14195 Berlin, Germany

⁷School of Biological Sciences, University of Auckland, Private Bag 92019, Auckland, 1142, New Zealand

*Correspondence: franck.courchamp@u-psud.fr (F. Courchamp).



Trends in Ecology & Evolution

Figure 1. Difficulties and Proposed Solutions for Advancing Invasion Biology, According to the Four Categories of Issues Identified. The alternation of text colors in the boxes is purely for ease of reading.

Economic impacts can be relatively straightforward to estimate but, even so, recent studies show how little is known about the economic impacts of even the most damaging IAS [21]. Defining an ecological impact is different and even more complex [17,22,23]. The metric of the impact, the threshold above which a process is considered problematic, the amplitude and duration of such effects, and the markers of consequences all need to be defined, measured, and distinguished from the background noise of normal ecological variation. A recent study showed that environmental impacts were demonstrated for only 30% of alien bird species, while data are lacking for the remaining species [24].

Two dimensions make it difficult to demonstrate the significant impact of IAS: time and spatial scales [25]. Several decades generally separate introduction from invasion [26,27], the changes are usually gradual, tending to pass unnoticed, and the impacts are context-, region-, and species-dependent. Second, showing that the observed changes are a consequence of the invasion generally requires complex experimental approaches. This represents a heavy burden of proof for the invasion biologist, especially for taxonomic groups that are less well studied, known, or appealing to the public (Box 2).

Box 1. What Time-Frames and Impact Thresholds Define an IAS?

There is no commonly agreed time-frame or scale of impact after introduction that define a species as invasive. Each species has its own specific timespan before it comes into stasis with the local ecosystem, and even that is also species- and context-specific. For example, the European honey bee *Apis mellifera*, introduced worldwide as a pollinator centuries ago, is now rarely presented as invasive, its negative impact on local pollinators being generally overlooked. By contrast, the Asian *Megachile sculpturalis*, recently detected in Europe, is suspected to be invasive, based on a single record of nest eviction of a native pollinator in the USA, and its potential for pollination has been ignored. To objectively prioritize for management, it is necessary to consider both the ecological and economic impacts, as well as the time since introduction, of the species in question. Furthermore, impacts of invasive species can take decades to occur, a scale at which awareness of change is harder. Even if impacts are not detected since introduction, potential synergies with climate change could generate novel impacts that did not occur before, challenging further the concept of invasive species (see main text). This further illustrates the lack of any rigorous time-frame characterization of the key definitions. This overall paucity of clear delineation of the concepts adds further confusion to the general lack of understanding of invasion sciences among citizens.

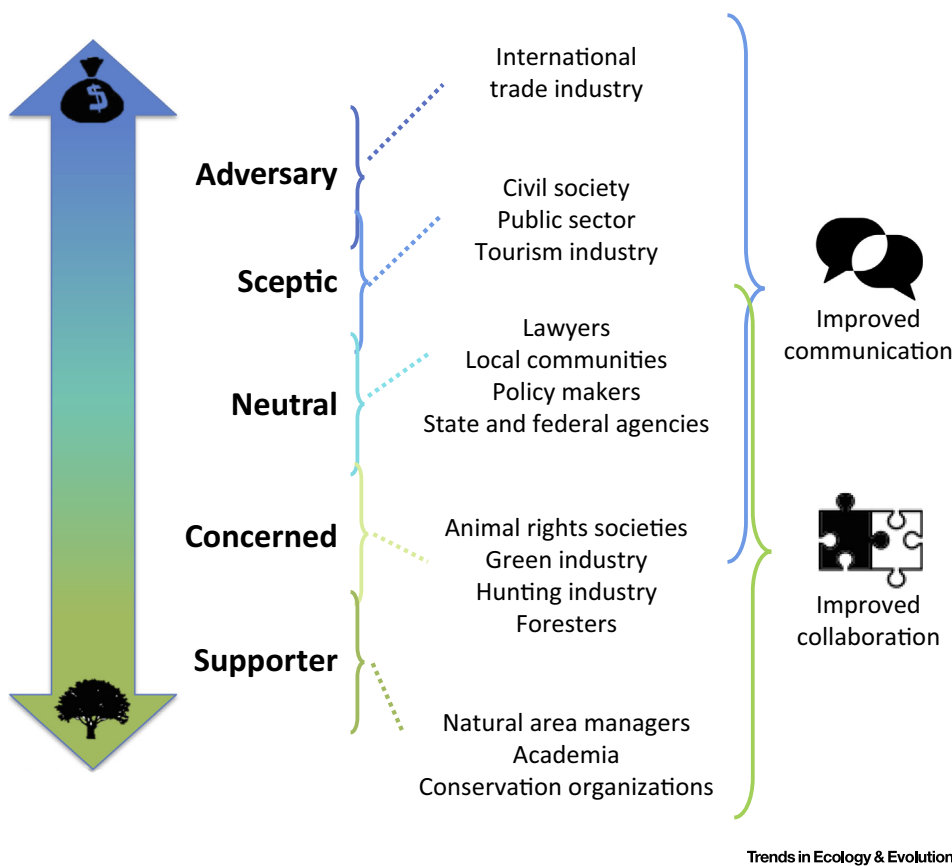


Figure 2. Different Types of Stakeholders with which Invasion Biologists Interact. Their position regarding biological invasions is not always in consensus and can be context-specific.

The history of invasion biology has shown that the generally poor understanding of the intricacies of invaded trophic webs, communities, and ecological networks has regularly made it impossible to accurately predict the outcome of invasions, or the outcome of the removal of invaders. Unexpected indirect effects, also called surprise effects, have generated undesired outcomes [28–30]. Such mishaps are damaging the credibility of invasion biologists and the messages they attempt to deliver.

The lack of a universal theoretical context and general rules is a further impediment to raising awareness on the magnitude of this threat. Even the ecological traits that characterize IAS

Box 2. Complexities in Demonstrating the Impact of IAS

Proving and measuring the impact of IAS on invaded ecosystems is extremely difficult. A typical example is the introduction of rats on islands [59]. Rats have been unambiguously observed to prey upon eggs, chicks, and adult birds. Even so, these repeated observations are insufficient to prove that they have an impact at the population level and endanger entire bird populations. Although well documented and recognized by the scientific community, demonstrating and quantifying to what extent they affect local communities requires population dynamics studies, which are intensive. This is one example of an IAS that is undoubtedly known to have a consistent impact on the invaded ecosystems, but scientists must still collect evidence to support their warnings and management recommendations.

An additional difficulty in alerting the public about the threat that IAS represent arises from the fact that a majority of IAS are unknown or unfamiliar to most people. For example, many invasive invertebrates and microorganisms can have dramatic impacts. Not only are these taxa less studied by researchers but also, if impacts are ultimately proven, the results are deemed harder to communicate to the public as compared to research on charismatic mammals, birds, and plants. For some invasions, such as earthworms in deglaciated parts of North America where the impacts on soil communities are wide-ranging both in scale and in type, there is very little public awareness, and therefore interest is not stimulated. These examples illustrate two types of obstacle that make it complicated to voice concerns about the threat that IAS represent.

(or communities sensitive to invasion) are generally lacking [31–33], although there are exceptions [34]. Historically, conservation biologists have dealt with key new invasions on a case-by-case basis, without theoretical methodologies or conceptual frameworks. No general rules for prevention and response actions are highlighted, which further weakens the perception that IAS are a crucial threat.

An additional issue that makes alerting difficult is that invasive species are a multi-faceted threat. Owing to the tremendously high number of IAS and species that may potentially become invasive, it is challenging to ‘put a face’ on the problem of biological invasions, which is not the case with deforestation, pollution, climate change, or overexploitation. It is also arduous to view a species as problematic when the species is damaging in one place, but not so (or even sometimes endangered) in its native habitat. In that case, one must grasp that it is not the (many) species that are a potential problem, but the species–environment interaction. The myriad of studies on IAS generally focus on one or a few species, diluting the recognition of each. As a result, communication on IAS is often local, and related to specific cases, either of which misses most of the global audience, or addresses them with foreign issues generally irrelevant to the global audience. It presents invasions as a gathering of multiple cases varying in time and space rather than as a general issue, with a global cause, upon which we can act.

Supporting

One major impediment to the support of studies and actions in biological invasions is the huge sympathy capital for many IAS. Some have been introduced because they are beautiful (e.g., ornamental flowers, aquarium fish, exotic pets), cute and/or domestic (e.g., cats, grey squirrels), or useful (e.g., game, fur mammals). Strong conflicts of interest may also arise that prevent support for IAS removal [35]. In addition, even when people recognize the need for invasive species management, they may not support early eradications or preventive measures when threats are less apparent [36]. A related argument is that, because invasive species have been introduced by humans, it is neither fair nor ethical to kill them, suggesting that their eradication may be considered akin to a punishment following a fault that was not their own. Cats are a strong illustration of this sympathy capital: eradicating invasive cats can be difficult, and often inefficient actions such as live trapping, transporting, sheltering, and neutering are regulated [37]. The case of the grey squirrel in Italy is also a good illustration of the difficulties invasion biologists can encounter because of the public empathy for IAS [38,39].

Similarly, there are strong ethical implications of basing conservation programs on killing, even if it is to protect other species. There is a general reluctance to support conservation programs

that are only indirectly positive, but remain directly negative for life in the short term. This leads to a lack of support from animal rights proponents. It remains arduous to justify killing some individuals, even if it is for the benefits of entire populations or species [40], because animal ethics does not put species conservation above individual suffering. Although lethal removal can sometimes be the only sustainable solution [41], this is not readily accepted by many. For all other drivers of biodiversity loss, the actions are directly positive: for example, planting trees, refraining from buying wildlife products, or cleaning up polluted beaches. Killing species to protect the environment can be seen as too indirectly positive, at best.

Of course, actions to mitigate biological invasions are not limited to eradicating or controlling IAS, and the general public can be advised to act appropriately, or more often, to refrain from particular activities. Asking them not to release plants or animals in locations outside their native range, for instance, can be viewed as a constraint to their liberty and is therefore not implemented willingly, even if the underlying rationale is understood. Recommendations are also often counterintuitive; for example, people can consider releasing animals into wild habitats as a righteous action.

Another source of the lack of support comes from the confusion between naturalized alien species of economic value (e.g., cultivated plants) and harmful invasive species. The messages that invasion biologists strive to put forward is that management actions are limited to species that have important negative impacts on ecosystems or socioeconomies, and are not directed at species that have no or positive impacts [2].

Likewise, the recurrent reproaches that invasion biologists are xenophobic because their models of study are alien species are as unfounded as they are unreasonable. Refraining from using war-like vocabulary is one step towards this. It is noteworthy that no one seems shocked that conservationists 'fight' against deforestation or poaching, but 'fighting' against invasive species has negative connotations because it is directed against other living organisms.

While the species responsible for invasions are too numerous to assign a clear face to the problem, invasion biologists also lack iconic victims that need to be saved. Climate change is personified by the polar bear, poaching shows rhinos and elephants, deforestation is illustrated, for example, by orang-utans, overexploitation campaigns show whales, and marine pollution is associated with seabirds trapped in oil spills and sea turtles tangled in plastic. By contrast, invasion biology has no global face to focus salvation efforts on.

Implementing

When implementing actions against biological invasions, the first challenge is that their success is never definitive: years of management can be negated by a single biosecurity breach. Conservation programs face the challenge to predict IAS distributions, prevent introductions, intercept and monitor IAS, and, where possible, perform eradication measures; all these steps are extremely challenging, especially in the final phases when the remaining individuals are at low density and eradication seems complete. Because the success of management actions cannot be guaranteed, most funders and decision makers are hesitant to support invasion biology programs.

More than in many other struggles for biodiversity, there are legal difficulties associated with IAS. First, where does the burden of responsibility lie: when an alien species is released into the wild, is it the responsibility of the trader (e.g., pet store), of the user (e.g., pet owners), or of the releaser (often unknown)? Most countries such as in Europe still use black lists (species proved to be invasive are intercepted; this approach is also used by the new EU regulation on IAS [42]) to regulate the entry of alien species, while from an ecological perspective it would be advisable to

use white lists (only species known to have a very low invasion potential are to be allowed in). Moreover, species are considered to be non-native only if they come from distinct political borders, not geographical ones. This is obviously problematic in the case of overseas territories: in France, any invasive species can legally be imported from French Guyana or New Caledonia, even when they cause important damage there. Although increasing numbers of countries have adopted legislation to address the issues of IAS [43,44], very few are adequate, even fewer are satisfyingly implemented, and none are enforced across geopolitical frontiers. For instance, it is only illegal to farm invasive American mink in some European countries; other European countries continue to breed them, and the fur industry constitutes an important and continuous source of invasive American mink in Europe [45]. Moreover, legislation for and the implementation of conservation programs across geopolitical frontiers are complicated because restrictions on goods flow and quarantine measures tend to clash with the economic goals of global free trade. A review on social conflicts in invasive species management found that they arose based largely on differences in value systems and on risk perceptions of stakeholders and decision makers [46], something that now needs to be taken into account in management strategies.

Finally, the 'tragedy of the commons' [47] applies maliciously to biological invasions because short-term individual or economic interests may be greater than the common good; but, unlike climate change for example, the loss is rarely shared by all. Some can benefit from actions that will lead to biological invasions, while not directly suffering from the resulting damage (losses to biodiversity are often economic externalities and damage can be localized). Typical examples are the substantial economic costs caused by invasive insects transported accidentally by international trade. These introductions could be avoided, but only at a high cost for the importers, who have no economic incentive to do so. Many other types of examples exist, from the human cost of herbicide use to remove alien plants to interests from different stakeholders in horticulture, forestry, or sport-fishing industries [48–51].

As illustrated here, invasion biology is characterized by a wicked combination of multiple difficulties, many of which are idiosyncratic to this discipline. Consequently, we need to clearly delineate them and find specific solutions to address them (Figure 1).

Towards Possible Solutions

Scientific Progress

Although invasion biology has grown enormously in the past decades, a new level must now be reached to face the current challenges of this field both from within and outside. As suggested above, improving the theoretical corpus and developing new predictive tools, both at the level of ecosystem trajectories and at larger scales (scenarios for global invasions in the coming decades), would benefit the discipline not only regarding the issue of understanding but also well beyond, into alerting and supporting. Qualitative progress in deciphering the processes of invasions, the traits leading to invasiveness or invasibility, and the dynamics of introduced species can now benefit from the latest quantitative developments of modern data science and advanced statistics. Better incorporation of economics and social sciences into ecological studies, especially regarding impacts, is also now crucial. Lastly, in parallel to better defining and quantifying ecological impacts, scientists should focus on further advancing solution-based approaches that also imply a more integrated collaboration with political and social scientists.

Standardization

Another important category of solutions common to many of the specific difficulties mentioned above will come from standardization efforts. Consensual definitions have recently been proposed [15,16]. Although it is unrealistic to propose that everyone uses exactly the same set of definitions, we recommend that people are explicit and clear about the definitions they use. For instance, one should be clear whether the term IAS is only used to refer to species that cause

Box 3. Shifting Our Science Communication Paradigm

Part of the lack of broader support from society is because some of the main principles of invasion biology diverge from personal interests, and even sometimes with the core values of individuals. Invasion biology is indeed a clear example where scientific understanding can conflict with central beliefs of members of the public, creating a tension between scientists and society. In such cases, scientists, who frequently attribute public disagreement to ignorance or misunderstanding, must realize that more genuine interactions between experts and citizens depend upon a shift of science communication and upon recognition of different values and motivations. We now need to shift from the one-way model based on the belief that more knowledge is needed to convince the public, to a new communication paradigm that accepts that public resistance may not be due to lack of information alone.

This shift should help to alleviate the effects of the recent multiplication of both the transmitters and the receivers of the scientific message [57]. On the one hand, science communicators are no longer limited to a small group of prestigious experts; the already complex scientific message broadens, multiplies, and sometimes becomes contradictory, thus losing focus and impact. In parallel, the citizen sphere receiving this information is divided into many interest groups, including specialists, hobbyists, lobbyists, funding institutions, policy makers, and politicians, all having different dialogues on the issues.

The 'deficit model' of science communication (Figure 1) stipulates that an increase in the transfer of information from experts to the public will convince the latter about the accuracy and reliability of the discipline [56]. In this model it is assumed that knowledge is the only factor guiding how individuals reach judgments, even though social identity, ideology, and trust often have stronger impacts [55]. It is purely one-way communication: experts decide and determine the best strategy to adopt, and then communicate their solutions to policy makers. This model is now considered to be inefficient and outdated.

By contrast, the 'dialogue model' or 'public engagement model' (Figure 1) is based on a genuine interchange with the public that recognizes and incorporates differences in knowledge, values, perspectives, and interests. It is a two- or multi-way discussion with public stakeholders on benefits, drawbacks, and costs, based on deliberative public engagement techniques. Invasion biologists must be trained in these techniques to become better able to engage with the public.

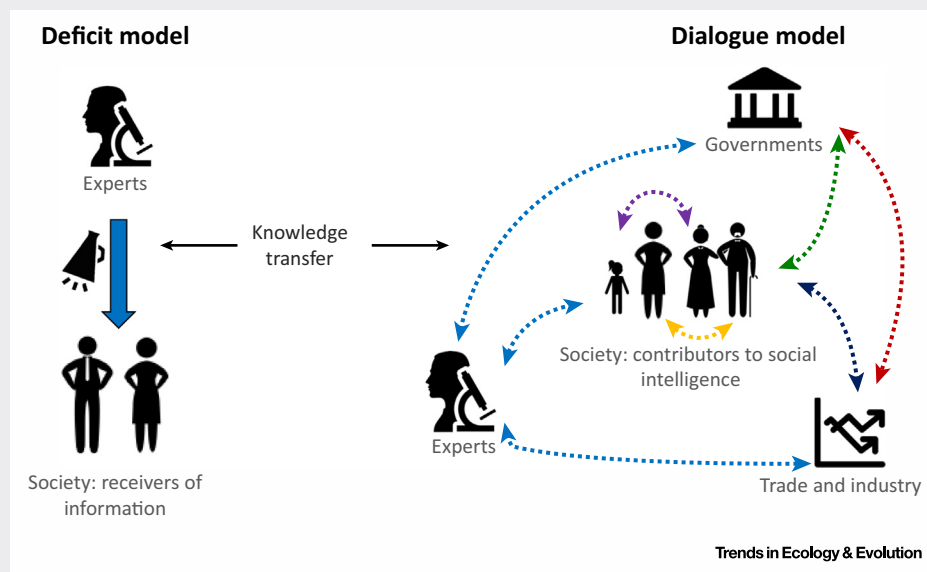


Figure 1. Deficit and Dialogue Models of Science Communication.

negative impacts. Efforts should be made to improve general conceptual frameworks and tools to characterize and measure the progress and impacts of IAS [17]. These must then be adopted by the scientific community [6] to better understand, measure, and predict the outcomes of invasions, to be more persuasive, and to obtain more solid support. The management of IAS, including the different levels of involvement of various stakeholders, also needs to benefit from more standardized processes so as to optimize outcomes [50]. Standardization should also be aimed at legislation [52]. Although some progress has been achieved [42], inadequacies or lack of enforcement have been reported for many legislative frameworks (e.g., [52–54]). Across

borders, laws and economic incentives to compel importers to prevent the flow of species may help to resist the 'tragedy of the commons' scenario.

Communication

Many issues related to the acceptance and support of invasion biology by society arise from inappropriate communication, possibly because scientists rely on an out-dated model. Scientific communication must be transformed in its form and content. First, by taking full advantage of modern tools of communication [55] and citizen science. Second, by adapting our messages and our communication model [56,57] to our various audiences [55], including stakeholders with various perceptions [36] or opposing interests [49,50,58]. It is time to move from a one-way, top-down model where science aims to deliver knowledge and truth, to an authentic dialogue with the public, permitting mutual understanding and resolution for both parties (Box 3). Third, scientific concepts related to biological invasions need to be translated into simple and intelligible messages for the general public. It is urgent to clarify the ecological notions necessary to understand why IAS are a threat to biodiversity, and perhaps to focus on fewer threatened iconic species rather than on multiple IAS. This way, biological invasions might be identified as a global threat and general phenomenon against which action can be taken, rather than a patchwork of locally specific and distinct issues that are impossible to rally support against. Scientific findings and existing global scenarios should be converted into explicit and useful guidelines for decision makers and managers, and disseminated more widely. Our communication strategy must recognize and incorporate differences in knowledge, values, perspectives, and motivations [56]. Both the process of biological invasions and the identity of invasive species should be made clearer to the public, as should be the species potentially affected by them (e.g., find an 'iconic victim'). The vocabulary employed should neither be war-like nor centered on killing, nor be authoritarian, if we aim to obtain support from society for developing research, legislation, management, and prevention programs. Finally, increased awareness of IAS impacts may come through highlighting the economic costs of IAS. This will attract the attention of people other than scientists, who may then become more receptive to the growing ecological problems and perhaps shift the stance and the relationships of some stakeholders with our discipline (Figure 2).

To close, there is an imperative need and considerable potential to advance invasion biology, standardize its methods, and improve its communication strategy. We believe that it is only by acknowledging the idiosyncrasies of our scientific field, and by adapting our actions and messages to these peculiarities, compared to other drivers of biodiversity loss, that we will acquire the necessary support to advance this discipline.

Acknowledgments

We thank Christoph Kueffer for helpful discussions and Marcel Rejmánek for useful suggestions. This work was carried out in the context of the BiodivERsA European Research Area (ERA)-Net FFII grant, Agence Nationale de la Recherche (ANR) and BNP Paribas grant InvaCost and the Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG) grants JE 288/8-1, JE 288/9-1.

Supplemental Information

Supplemental information associated with this article can be found, in the online version, at <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2016.11.001>.

References

- Richardson, D.M. and Ricciardi, A. (2013) Misleading criticisms of invasion science: a field guide. *Divers. Distrib.* 19, 1461–1467
- Simberloff, D. *et al.* (2013) Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends Ecol. Evol.* 28, 58–66
- Russell, J.C. and Blackburn, T.C. (2017) The rise of invasive species denialism. *Trends Ecol. Evol.* 32, 3–6
- TNS Political and Social Network (2013) *Flash Eurobarometer 379: Attitudes Towards Biodiversity*, European Commission
- Andreu, J. *et al.* (2009) An assessment of stakeholder perceptions and management of noxious alien plants in Spain. *Environ. Manage.* 43, 1244–1255
- Heger, T. *et al.* (2013) Conceptual frameworks and methods for advancing invasion ecology. *Ambio* 42, 527–540
- Valéry, L. *et al.* (2013) Another call for the end of invasion biology. *Oikos* 122, 1143–1146
- Valéry, L. *et al.* (2009) Invasive species can also be native. *Trends Ecol. Evol.* 24, 585

9. Wilson, J.R.U. *et al.* (2009) Biogeographic concepts define invasion biology. *Trends Ecol. Evol.* 24, 586–586
10. Blondel, J. *et al.* (2013) The end of invasion biology: intellectual debate does not equate to nonsensical science. *Biol. Invasions* 16, 977–979
11. Webber, B.L. and Scott, J.K. (2012) Rapid global change: implications for defining natives and aliens. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 21, 305–311
12. Hoffmann, B.D. and Courchamp, F. (2016) Biological invasions and natural colonisations: are they that different? *NeoBiota* 29, 1–14
13. Occhipinti-Ambrogi, A. and Galil, B.S. (2004) A uniform terminology on bioinvasions: a chimera or an operative tool? *Mar. Pollut. Bull.* 49, 688–694
14. Colautti, R.I. and Richardson, D.M. (2008) Subjectivity and flexibility in invasion terminology: Too much of a good thing? *Biol. Invasions* 11, 1225–1229
15. Richardson, D.M.D. *et al.* (2011) A compendium of essential concepts and terminology in invasion ecology. In *Fifty Years of Invasion Ecology: The Legacy of Charles Elton* Blackwell (Richardson, D.M., ed.), pp. 409–420, Blackwell
16. Blackburn, T.M. *et al.* (2011) A proposed unified framework for biological invasions. *Trends Ecol. Evol.* 26, 333–339
17. Blackburn, T.M. *et al.* (2014) A unified classification of alien species based on the magnitude of their environmental impacts. *PLoS Biol.* 12, e1001850
18. Humair, F. *et al.* (2014) Understanding misunderstandings in invasion science: why experts don't agree on common concepts and risk assessments. *NeoBiota* 20, 1–30
19. Pereira, H.M. *et al.* (2010) Scenarios for global biodiversity in the 21st century. *Science* 330, 1496–1501
20. Rejmánek, M. *et al.* (2002) Biological invasions: politics and the discontinuity of ecological terminology. *Bull. Ecol. Soc. Am.* 83, 131–133
21. Bradshaw, C.J.A. *et al.* (2016) Massive yet grossly underestimated global costs of invasive insects. *Nat. Commun.* 7, 12986
22. Jeschke, J.M. *et al.* (2014) Defining the impact of non-native species. *Conserv. Biol.* 28, 1188–1194
23. Parker, I.M. *et al.* (1999) Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biol. Invasions* 1, 3–19
24. Evans, T. *et al.* (2016) Application of the environmental impact classification for alien taxa (EICAT) to a global assessment of alien bird impacts. *Divers. Distrib.* 22, 919–931
25. Thomaz, S.M. *et al.* (2012) Using space-for-time substitution and time sequence approaches in invasion ecology. *Freshw. Biol.* 57, 2401–2410
26. Kowarik, I. (1995) Time lags in biological invasions with regard to the success and failure of alien species. In *Plant Invasions: General Aspects and Special Problems* (Pyšek, P. *et al.*, eds), pp. 15–38, SPB Academic
27. Essi, F. *et al.* (2011) Socioeconomic legacy yields an invasion debt. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 108, 203–207
28. Caut, S. *et al.* (2009) Avoiding surprise effects on Surprise Island: alien species control in a multitrophic level perspective. *Biol. Invasions* 11, 1689–1703
29. Roemer, G.W. *et al.* (2002) Golden eagles, feral pigs, and insular carnivores: how exotic species turn native predators into prey. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 99, 791–796
30. Zavaleta, E.S. *et al.* (2001) Viewing invasive species removal in a whole-ecosystem context. *Trends Ecol. Evol.* 16, 454–459
31. Hayes, K.R. and Barry, S.C. (2008) Are there any consistent predictors of invasion success? *Biol. Invasions* 10, 483–506
32. Kolar, C.S. and Lodge, D.M. (2001) Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends Ecol. Evol.* 16, 199–204
33. van Kleunen, M. *et al.* (2010) Are invaders different? A conceptual framework of comparative approaches for assessing determinants of invasiveness. *Ecol. Lett.* 13, 947–958
34. Hamilton, M.A. *et al.* (2005) Life-history correlates of plant invasiveness at regional and continental scales. *Ecol. Lett.* 8, 1066–1074
35. Dickie, I.A. *et al.* (2014) Conflicting values: ecosystem services and invasive tree management. *Biol. Invasions* 16, 705–719
36. Verbrugge, L.N.H. *et al.* (2013) Exploring public perception of non-native species from a visions of nature perspective. *Environ. Manage.* 52, 1562–1573
37. Nogales, M. *et al.* (2013) Feral cats and biodiversity conservation. *Bioscience* 63, 804–810
38. Bertolino, S. and Genovesi, P. (2003) Spread and attempted eradication of the grey squirrel (*Sciurus carolinensis*) in Italy, and consequences for the red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in Eurasia. *Biol. Conserv.* 109, 351–358
39. Bertolino, S. *et al.* (2013) A grey future for Europe: *Sciurus carolinensis* is replacing native red squirrels in Italy. *Biol. Invasions* 16, 53–62
40. Jones, H.P. *et al.* (2016) Invasive mammal eradication on islands results in substantial conservation gains. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 113, 4033–4038
41. Russell, J.C. *et al.* (2016) Importance of lethal control of invasive predators for island conservation. *Conserv. Biol.* 30, 670–672
42. Genovesi, P. *et al.* (2015) EU adopts innovative legislation on invasive species: a step towards a global response to biological invasions? *Biol. Invasions* 17, 1307–1311
43. Leadley, P.W. *et al.* (2013) *Progress Towards the Aichi Biodiversity Targets: An Assessment of Biodiversity Trends, Policy Scenarios and Key Actions*, Global Biodiversity Outlook 4 (GBO-4) Technical Report, Secretariat of the Convention on Biological Diversity
44. McGeoch, M.A. *et al.* (2012) Uncertainty in invasive alien species listing. *Ecol. Appl.* 22, 959–971
45. Zalewski, A. *et al.* (2010) Multiple introductions determine the genetic structure of an invasive species population: American mink *Neovison vison* in Poland. *Biol. Conserv.* 143, 1355–1363
46. Estévez, R.A. *et al.* (2015) Clarifying values, risk perceptions, and attitudes to resolve or avoid social conflicts in invasive species management. *Conserv. Biol.* 29, 19–30
47. Hardin, G. (1968) The tragedy of the commons. *Science* 162, 1243–1248
48. Van Wilgen, B.W. and Richardson, D.M. (2012) Three centuries of managing introduced conifers in South Africa: Benefits, impacts, changing perceptions and conflict resolution. *J. Environ. Manage.* 106, 56–68
49. Ellender, B.R. *et al.* (2014) Managing conflicts arising from fisheries enhancements based on non-native fishes in southern Africa. *J. Fish Biol.* 85, 1890–1906
50. Novoa, A. *et al.* (2016) Resolving a prickly situation: involving stakeholders in invasive cactus management in South Africa. *Environ. Manage.* 57, 1–11
51. Norgaard, K.M. (2007) The politics of invasive weed management: gender, race, and risk perception in rural California. *Rural Sociol.* 72, 450–477
52. García-de-Lomas, J. and Vilà, M. (2015) Lists of harmful alien organisms: are the national regulations adapted to the global world? *Biol. Invasions* 17, 3081–3091
53. Morgan, E.H. and Richardson, C.A. (2012) Capricious bioinvasions versus uncoordinated management strategies: how the most unlikely invaders can prosper under the current UK legislation framework. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 22, 87–103
54. Smith, A.L. *et al.* (2014) Are legislative frameworks in Canada and Ontario up to the task of addressing invasive alien species? *Biol. Invasions* 16, 1325–1344
55. Groffman, P.M. *et al.* (2010) Restarting the conversation: challenges at the interface between ecology and society. *Front. Ecol. Environ.* 8, 284–291
56. Nisbet, M.C. and Scheufele, D.A. (2009) What's next for science communication? Promising directions and lingering distractions. *Am. J. Bot.* 96, 1767–1778
57. Classen, M. (2005) *Communicating European Research*, Springer
58. Liu, S. *et al.* (2011) Incorporating uncertainty and social values in managing invasive alien species: a deliberative multi-criteria evaluation approach. *Biol. Invasions* 13, 2323–2337
59. Towns, D.R. *et al.* (2006) Have the harmful effects of introduced rats on islands been exaggerated? *Biol. Invasions* 8, 863–891

Cette analyse aborde certaines des raisons à l'origine des controverses, des désaccords et du manque de reconnaissance du problème que représentent les invasions biologiques. Nous reviendrons sur ces débats et continuerons la réflexion autour de ces notions à travers les trois chapitres et au sein de la discussion finale de cette thèse. Malgré cette complexité et cette diversité de points de vue, il est généralement accepté que les méthodes de prévision des invasions biologiques sont efficaces, peu coûteuses, nécessaires et sont donc la moins discutée de toutes les démarches de limitation des dégâts causés par les espèces envahissantes (Figure 7). C'est pourquoi je me suis intéressée dans ce travail de thèse au développement et à l'utilisation de modèles mathématiques prédictifs, permettant chacun de cibler une des facettes des invasions biologiques, et ainsi d'améliorer leur prédiction pour tenter de limiter leurs impacts.

LES MODÈLES EN ÉCOLOGIE

“To an observer B, an object A* is a model of an object A to the extent that B can use A* to answer questions that interest him about A” (Minsky 1965).

“Un modèle est un cadre représentatif, idéalisé et ouvert, reconnu approximatif et schématique mais jugé fécond par rapport à un but donné” (Soler 2002)

Il existe de nombreux types de modèles : une maquette représentant une structure à échelle réduite, un modèle mathématique établissant des relations entre des données, une représentation schématique et conceptuelle d'un objet (ex : un schéma de la double hélice d'ADN) ou un organisme modèle en laboratoire en sont quelques exemples. Tous ont pour but de substituer un système plus simple au système naturel considéré. On peut alors distinguer les modèles concrets, construits à partir des données expérimentales et qui rendent compte aussi fidèlement que possible de certaines des propriétés de l'objet étudié, par opposition aux modèles théoriques, qui généralisent les phénomènes étudiés en laissant une plus grande part à l'hypothèse. Au cours de cette thèse, nous nous centrerons sur les modèles mathématiques uniquement, que nous définirons en trois points : (1) ce sont des représentations simplifiées et idéalisées de systèmes réels, (2) qui sont basées sur des hypothèses valables à un instant t, mais que de nouvelles connaissances peuvent à tout moment venir valider ou invalider, le modèle sera alors amélioré ou reconstruit

différemment à partir de nouvelles hypothèses, et (3) ils répondent à un objectif donné. Puisqu'un modèle est une abstraction qui simplifie un objet complexe, il est construit en ne gardant que les caractéristiques du système réel qui sont utiles pour répondre à la problématique et aux objectifs.

Il est possible de classer les modèles mathématiques existants selon différents critères : le type d'objectifs (estimations précises vs principes généraux, théorique vs appliqué, qualitatif vs quantitatif...), les caractéristiques techniques (Tableau 1) ou le niveau de détail voulu (résolution spatiale, temporelle ou structurelle fine ou grossière). Enfin, les objectifs recherchés lors de la construction d'un modèle peuvent être d'élaborer de nouvelles théories, de démontrer des concepts, de comprendre les principes qui régissent le fonctionnement d'un système, de communiquer, ou de prédire son évolution future.

Critère	Dichotomie	
Type de sorties du modèle	STOCHASTIQUES Les valeurs des paramètres sont tirées au hasard selon une loi de probabilité. Une même condition initiale peut conduire à des états finaux différents. <i>Ex : chaînes de Markov</i>	DÉTERMINISTES La valeur des paramètres est fixe et entièrement déterminée par les conditions initiales <i>Ex : croissance exponentielle d'une population</i>
Niveau de connaissances préliminaire	MÉCANISTES Construit à partir de connaissances théoriques sur les mécanismes <i>Ex : modèles de niche basés sur la physiologie, la phénologie ou la démographie de l'espèce</i>	STATISTIQUES Construit à partir des relations mathématiques entre les observations disponibles (aucune connaissance préliminaire nécessaire) <i>Ex : une régression entre des données de présence et des conditions environnementales</i>
Evolution dans le temps	STATIQUES Les paramètres sont fixes dans le temps <i>Ex : Relation présence – environnement à un instant donné</i>	DYNAMIQUES Les paramètres peuvent changer au cours du temps <i>Ex : évolution de la relation présence-environnement au cours de l'invasion</i>

Les étapes recommandées lors de la construction d'un modèle en écologie sont les suivantes (Fig. 8) : délimiter sa problématique, sélectionner le type de modèle le plus adéquat pour y répondre, collecter les données si nécessaire, construire, calibrer et valider le modèle et enfin exploiter les résultats du modèle pour répondre à la problématique initiale (Schmolke et al. 2010b). C'est la procédure que j'ai suivie au cours de ce travail de

thèse, afin de répondre à chacune des questions que je me suis posées concernant les invasions biologiques.

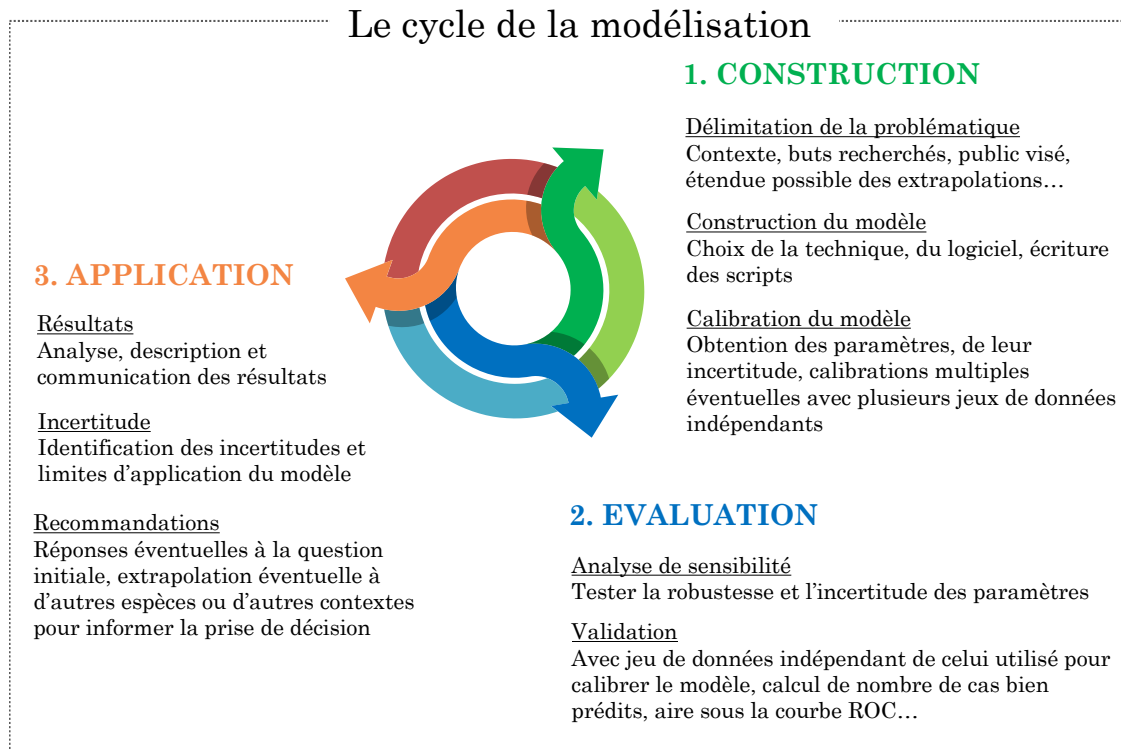


Figure 8 : Étapes de la construction d'un modèle. La structure cyclique du schéma illustre le fait que les résultats et l'application du modèle, par exemple lors de communications avec les gestionnaires, fait souvent naître de nouvelles questions et relance donc la construction d'un nouveau modèle pour y répondre.

Il existe une grande diversité d'approches et de problématiques de modélisation centrées sur les invasions biologiques : certains modèles s'intéressent aux caractéristiques des espèces envahissantes, d'autres aux milieux les plus souvent envahis, d'autres aux interactions entre ces espèces et les écosystèmes, et d'autres enfin à la dynamique des processus (Kolar and Lodge 2001; Heger and Trepl 2003). La visée de ces modèles est souvent liée à la gestion des invasions (comment réduire leur nombre ? leur impact ? comment contrôler les populations de façon efficace ?), mais elle peut aussi consister en la compréhension des phénomènes ou encore la prédiction des invasions dans le temps et l'espace. Le tableau 2 présente un panorama d'approches rencontrées dans la littérature pour modéliser chacune des étapes d'une invasion biologique.

Tableau 2 : exemples de modèles utilisés pour chacune des étapes d'une invasion : il est possible de modéliser certaines de ces étapes de façon statique ou dynamique dans le temps ou dans l'espace. Ces modèles peuvent être combinés pour élaborer des modèles hybrides répondant à de nouvelles problématiques.

<i>Étape</i>	<i>Type de modèle</i>
<i>Invasions potentielles</i>	<p><i>PROFIL DES ESPECES ENVAHISSANTES</i></p> <p>Modèles établissant des corrélations entre certains signaux (phylogénétiques, traits écologiques, distribution, données d'interception...) et le statut potentiellement envahissant des espèces, afin d'identifier les espèces avant qu'elles n'aient l'occasion de devenir envahissantes, cf. Chapitre 1 (Proches et al. 2008; Cadotte et al. 2009; Van Kleunen et al. 2010; Keller et al. 2011).</p>
	<p><i>TIMING ET DELAI ENTRE LES ETAPES</i></p> <p>Modèles quantifiant les invasions potentielles qui n'ont pas encore atteint le stade « impact » pour des raisons de délai (time-lag) entre les phases, mais qui risquent de l'atteindre dans un intervalle de temps plus ou moins long (Rouget et al. 2016; Strayer et al. 2017).</p>
<i>Introduction</i>	<p><i>EFFICACITE DES CONTROLES</i></p> <p>Modèles permettant d'évaluer de façon conjointe l'efficacité et les répercussions économiques de mesures de prévention appliquées au points d'entrée des espèces dans les pays, et ainsi de prendre des décisions stratégiques pour limiter les introductions (Leung et al. 2002; Ameden et al. 2009).</p>
	<p><i>PRESSION DE PROPAGULE & TRAJECTOIRE D'ENTRÉE</i></p> <p>Modèles étudiant la pression de propagule avant, pendant et après le transport (Leung et al. 2004; Dullinger et al. 2009; Brockerhoff et al. 2014) et modélisant le mouvement possible des espèces selon les points d'entrées et leur lien avec les infrastructures de transport (routes, canaux, flux commerciaux...), modélisées sous forme de réseaux dans l'espace (Douma et al. 2015).</p>

<i>Établissement</i>	<p><i>FILTRE ABIOTIQUE (NICHE ENVIRONNEMENTALE)</i></p> <p>Modèles établissant des relations entre les espèces et leur environnement afin de caractériser leur niche environnementale et de la projeter dans l'espace ou le temps. Ils peuvent être construits pour des espèces isolées ou pour des communautés d'espèces (Ferrier and Guisan 2006), et peuvent être mécanistes (prennent en compte des paramètres de l'espèce tel que la physiologie, la phénologie... (Peterson et al. 2015)), corrélatifs (utilisent la valeur de données environnementales au niveau des présences d'une espèce (Guisan et al. 2000; Guisan and Thuiller 2005)), ou corrélatifs et mécanistes combinés (Rougier et al. 2015).</p> <p><i>FILTRE BIOTIQUE (COMMUNAUTE D'ACCUEIL)</i></p> <p>Modèles visant à comprendre comment la communauté d'accueil (présence d'espèces, nombre, structure de réseau biotique, phylogénie...) peut favoriser le succès (mutualismes...) ou l'échec (prédation, compétition...) de l'invasion (O'Loughlin et al. 2015; Gallien and Carboni 2017).</p>
<i>Dispersion et occupation</i>	<p><i>DYNAMIQUE DE COLONISATION</i></p> <p>Modèles prenant en compte la croissance de la population ou la probabilité qu'un individu de passer d'une cellule à la cellule voisine pendant un pas de temps donné ou encore la structure du paysage pour caractériser la dispersion spatiale des espèces ou enfin des données génétiques pour estimer les paramètres de dispersion (Robinet et al. 2012; Becheler et al. 2016; Hudgins et al. 2017). Il est possible d'obtenir des prédictions à partir de modèles utilisant différents types de variables environnementales pour construire ces modèles de diffusion (Kehlenbeck et al. 2012), ou de combiner des modèles statiques et dynamiques pour construire des modèles hybrides (Buchadas et al. 2017).</p> <p><i>ABONDANCE</i></p> <p>Modèles basés sur des données environnementales et éventuellement démographiques (dans le cas de modèles dynamiques) prédisant le taux d'occupation du territoire par la nouvelle espèce (Kulhanek et al. 2011a).</p>
<i>Impact</i>	<p><i>IMPACT</i></p> <p>Modèles prédisant l'impact potentiel des espèces envahissantes, selon leurs traits, leur distribution, l'historique de leurs invasions passées ou la façon dont elles vont s'insérer dans les réseaux trophiques et risquent de les bouleverser (Cook et al. 2007; Padrón et al. 2009; Vacher et al. 2010; Venette et al. 2010; Kulhanek et al. 2011b; Sagouis et al. 2015).</p>

EFFICACITE DES MESURES DE LUTTE

Modèles évaluant les effets possibles de mesures de gestion (lutte mécanique, lutte biologique, contrôle aux points d'entrée...) ou l'effet des éradications, permettant de décider s'il est rentable et soutenable de le mettre en place (Fagan et al. 2002; Leung et al. 2002; Surkov et al. 2008; Robinet et al. 2017; David et al. 2017)

PROBLÉMATIQUE ET OBJECTIFS DE THÈSE

Nos connaissances sur les invasions reposent en grande majorité sur ce que nous pouvons apprendre des événements passés, or le nombre et la diversité des invasions, des voies d'introduction et des impacts ne va cesser d'augmenter dans les décennies à venir (Seebens et al. 2017; Seebens et al. 2018). Il est donc plus que jamais crucial de mettre l'accent sur le développement de méthodes de prédiction des invasions pour améliorer leur prévention et réduire les impacts qu'elles peuvent causer (Leung et al. 2002; Finnoff et al. 2007). L'invasion biologique est un objet à de multiples facettes, et j'ai cherché à en caractériser et prédire certaines d'entre elles au cours de cette thèse (Fig. 9), en choisissant comme objet d'étude les insectes. J'ai volontairement eu recours à une grande diversité de modèles et de méthodologies pour mener ces études. Pour chacune de mes questions de travail, j'ai considéré le choix et le développement de la méthode comme l'objet même de mes recherches. J'ai placé sur un même plan d'importance l'amélioration des outils de modélisation appliqués à la prédiction des invasions et les résultats de ces modèles, spécifiques aux invasions étudiées. Il s'agissait donc de chercher à construire ou à adapter le meilleur modèle, ou la meilleure combinaison de modèles, pour répondre à chacune de mes questions. Une page d'introduction, avant chaque chapitre, présentera les méthodes, les raisons du choix de cette méthode, et les modèles d'étude utilisés dans le chapitre. La problématique générale de cette thèse est la suivante : quelle est l'importance et quels sont les apports de la modélisation pour prédire les invasions biologiques ?

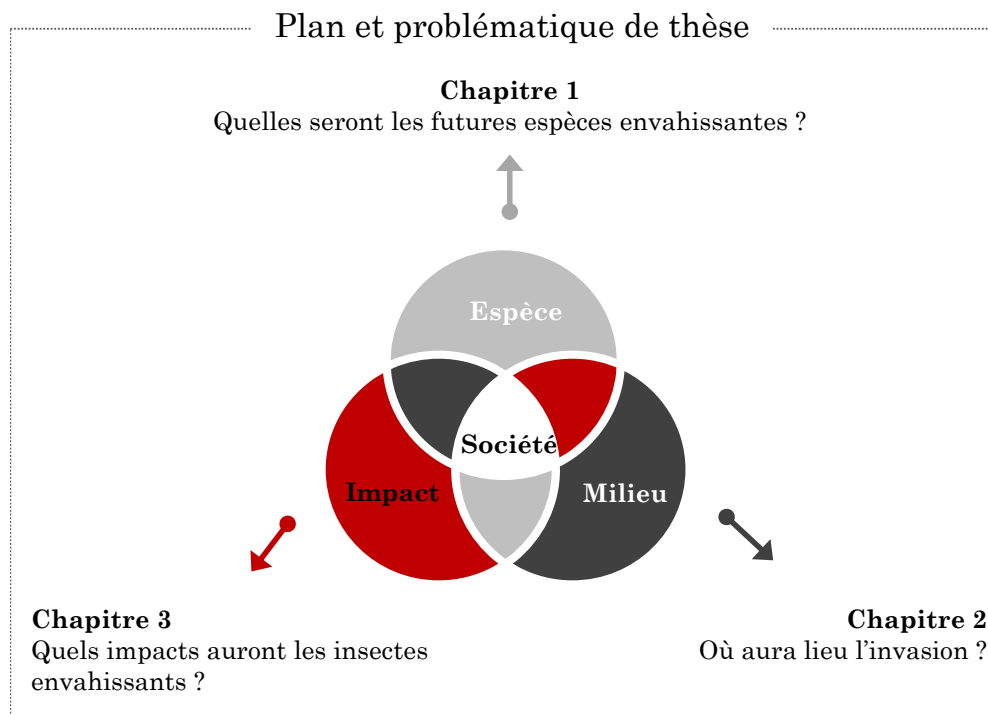


Figure 9 : Une invasion biologique résulte de l'interaction entre une espèce donnée et un milieu particulier et elle peut avoir des impacts. Les sociétés humaines sont au cœur de la problématique des invasions biologiques, puisqu'elles sont responsables du transport de beaucoup d'espèces, elles entraînent une anthropisation des milieux qui les rend favorables aux invasions et leur perception des espèces envahissantes conditionne le statut qu'on leur attribue et la mise en place éventuelle de méthodes de lutte pour les contrôler.

CHAPITRE 1

**PRÉDIRE QUELLES SERONT
LES FUTURES ESPÈCES
ENVAHISSANTES**

PRÉSENTATION DU CHAPITRE

Les invasions biologiques sont, selon la définition adoptée dans cette thèse, responsables d'impacts qui peuvent être d'ordre écologique, sanitaire ou économique. Il est en général très difficile d'agir face à une invasion déjà installée, c'est à dire une fois que l'on peut en constater les impacts. Dans les rares cas où nous possédons des moyens techniques assez développés pour lutter contre une invasion en cours, leur mise en place s'avère très coûteuse, économiquement et pour l'écosystème environnant, et est souvent sujette à de fortes controverses (Richard N. Mack et al. 2005; Buckley and Han 2014; Estévez et al. 2015; Crowley et al. 2017a). Il est beaucoup moins coûteux et beaucoup plus efficace de lutter en amont, avant l'introduction et l'établissement des potentielles espèces envahissantes, que d'essayer de limiter leur dispersion ou leurs impacts (Wittenberg and Cock 2001; Keller et al. 2007; Kaiser and Burnett 2010). Certains gestionnaires semblent encore frileux à l'idée d'avoir recours à des études et des outils de prévention ; ils préfèrent investir dans la lutte contre des invasions dont les impacts sont visibles et avérés, même si cette lutte s'avère souvent vaine, plutôt que de risquer de perdre du temps et de l'argent dans la prévention d'invasions qui n'auraient peut-être jamais eu lieu (Finnoff et al. 2007). Pourtant, le nombre d'invasions à travers le monde va continuer d'augmenter, rendant leur prédiction de plus en plus cruciale pour essayer de limiter leurs impacts (Bertelsmeier et al. 2017; Seebens et al. 2017; Seebens et al. 2018).

Pour limiter de telles attitudes, j'ai souhaité construire un modèle qui démontre qu'il est possible de prévoir les futures invasions à un moindre coût. L'objectif de ce chapitre est donc de développer un outil, réutilisable et généralisable, permettant de prédire les invasions biologiques avant même qu'elles n'aient eu la chance d'avoir lieu, c'est à dire prédire les espèces qui ont le potentiel d'être envahissantes, et là où elles pourraient le devenir. Cet outil augmentera l'efficacité des mesures de prévention des invasions biologiques en passant au crible un très grand nombre d'espèces et en fournissant aux gestionnaires une liste d'espèces à fort risque de devenir envahissantes, et donc à surveiller de près dans leur zone géographique (Fig. 10). L'objectif sur le long terme étant d'essayer de réduire les impacts causés par les invasions biologiques à travers le monde, en agissant avant leur introduction dans de nouvelles aires.

Nous avons choisi de développer notre outil à partir de la famille des Formicidés (embranchement : Arthropodes, classe : Insectes, ordre : Hyménoptères). Les fourmis représentent une excellente opportunité de construire et appliquer un modèle d'identification des futures envahissantes pour plusieurs raisons ; (1) on compte déjà 19

espèces envahissantes parmi ses membres (dont 5 dans la liste des 100 espèces les plus envahissantes dressée par l'IUCN (Lowe et al. 2000)), (2) ces 19 espèces sont responsables d'impacts écologiques, sanitaires et économiques très importants (O'Dowd et al. 2003; Hill et al. 2004; Ness and Bronstein 2004; Lard et al. 2006; Lach 2008; Rabitsch 2011), (3) ce sont des espèces facilement et fréquemment transportées à travers le monde sans que l'on s'en aperçoive (Mcglynn 1999; Suarez et al. 2005) et (4) nous avons à disposition la base de données libre et collaborative AntProfiler, qui rassemble des informations sur une vingtaine de traits et pour plus de 2200 espèces de fourmis (Bertelsmeier et al. 2013a).

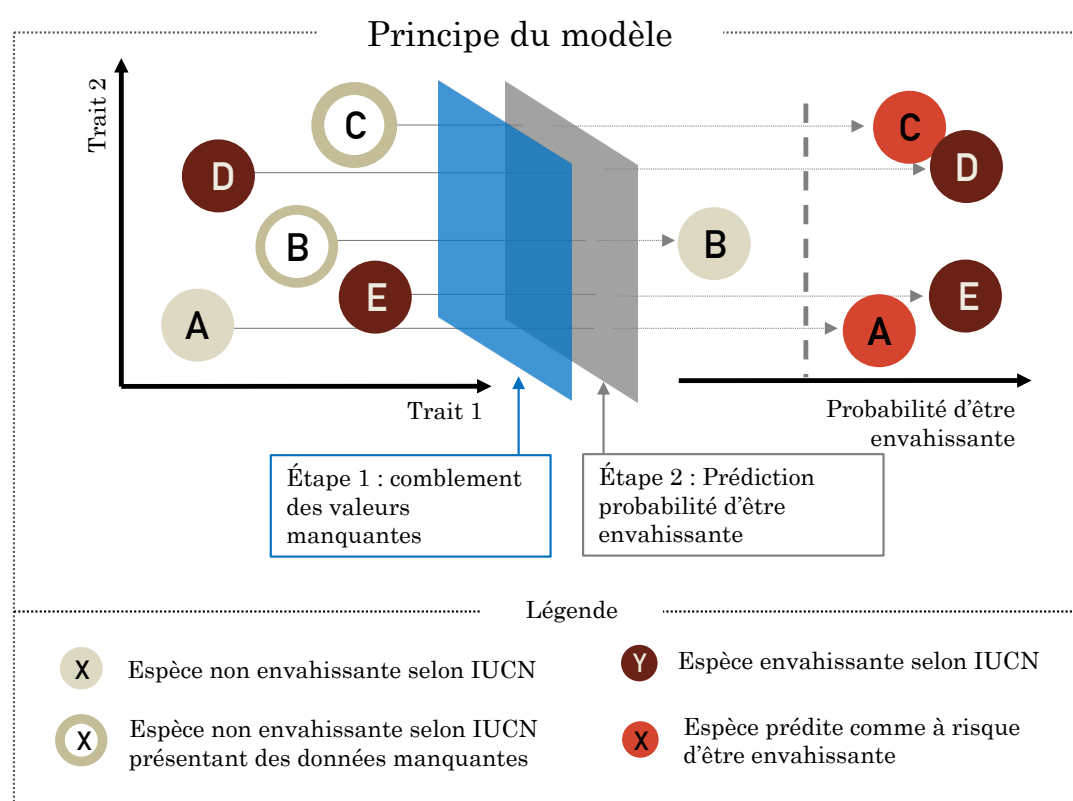


Figure 10 : L'objectif de ce chapitre 1 est de construire un tel modèle, utilisable même dans les cas (fréquents) où les données de traits des espèces ne sont pas complètes. L'outil sera d'autant plus puissant que les espèces passées au crible seront nombreuses. Notons que le nombre de traits renseignés sera adaptable selon les bases de données à disposition de l'utilisateur.

Le principe de ce modèle est qu'il puisse, à partir des données de traits morpho-anatomiques et écologiques d'espèces, donner à l'utilisateur la probabilité que ces espèces deviennent envahissantes. Il existe dans la littérature plusieurs études ayant essayé de construire des modèles permettant de distinguer les espèces envahissantes des autres sur la base de leurs traits, mais ces travaux sont pour la plupart limités à des données d'interception (donc concernant des espèces qui ont déjà été déplacées et probablement

introduites), en général spécifiques à un seul pays, elles se limitent souvent à l'étude des seules espèces (ou traits) pour lesquelles elles possèdent des informations sans aucune donnée manquante et surtout elles ne vont jamais jusqu'à proposer une liste d'espèces utilisable en gestion (Goodwin and Fahrig 1999; Kolar and Lodge 2001; Marchetti et al. 2004; Lloret et al. 2005; Lester 2005; Fujisaki et al. 2010; Sol et al. 2012; Capellini et al. 2015). Il est vrai que la récolte d'information à large échelle sur les traits d'espèces est souvent difficile et coûteuse. Par conséquent, les bases de données correspondantes comportent souvent beaucoup de données manquantes. Mais il a été montré que supprimer les espèces / les traits présentant des données manquantes entraînait des biais plus importants dans les conclusions que d'avoir recours à des algorithmes de remplacement des données manquantes (Nakagawa and Freckleton 2015). Il nous a donc semblé primordial (et novateur) que notre outil puisse prendre en charge des bases de données comportant des lacunes en plus de mesurer la probabilité de devenir envahissante des espèces.

Pour construire notre outil, nous avons donc sélectionné des techniques préexistantes, jusqu'à présent non utilisées dans le domaine des invasions biologiques, qui nous semblaient être les plus appropriées pour répondre à notre objectif. Nous avons ensuite combiné ces méthodes de façon séquentielle et avons développé des techniques de calibration fines et reproductibles de ces outils afin de réduire au maximum l'erreur des prédictions. Ces techniques sont : (1) des algorithmes de remplacement des données manquantes (Pantanowitz and Marwala 2009; Penone et al. 2014; Shah et al. 2014), que nous avons pris le soin de paramétrer en prenant en compte la phylogénie des espèces, puisque cela augmente l'efficacité de ces méthodes (Diniz-Filho et al. 2012; Guénard et al. 2013), et (2) des modèles linéaires généralisés, que nous avons calibrés avec toutes les combinaisons de variables possibles, afin de sélectionner le meilleur sous-ensemble de modèles (Schomaker and Heumann 2014). A partir de ce sous ensemble de modèles sélectionnés, nous avons eu recours à des méthodes de consensus, combinant plusieurs modèles ayant des performances comparables, pour obtenir notre prédiction finale (Araújo and New 2007; Grueber et al. 2011; Schomaker and Heumann 2014). Un autre avantage d'utiliser plusieurs modèles est que cela rend possible le calcul de la variabilité des résultats prédits, et la visualisation de l'intervalle de prédiction (ex : de la zone géographique, de la valeur d'un paramètre démographique...). Ces deux étapes de modélisation nous ont permis de passer au crible près de 1000 espèces de fourmis et d'obtenir leur probabilité de devenir envahissantes. Enfin, le dernier objectif de cette étude était de prédire où ces espèces pourraient s'installer, et donc où il était utile de mettre en

place des mesures de détection et de gestion préventive. Nous avons utilisé des techniques de modèles de niche (SDM) pour cartographier la distribution des zones climatiquement favorables à ces potentielles envahissantes.

La problématique générale de la thèse est de savoir quels sont les apports des modèles pour prédire les invasions biologiques, et éventuellement utiliser ces prédictions pour améliorer leur gestion. Ce chapitre s'inscrit donc dans la problématique générale en ciblant la prédiction des futures envahissantes et des zones qui leur seront climatiquement favorables. Pour répondre à cet objectif de la façon la plus juste possible, nous avons adapté et développé des outils méthodologiques de façon innovante. Ce chapitre fait l'objet d'un manuscrit rédigé par Fournier, A et Courchamp, F, intitulé « *Predicting future invaders and future invasions* » et actuellement soumis à révision au journal PNAS.

Predicting future invaders and future invasions

Alice Fournier & Franck Courchamp¹

Écologie Systématique Évolution, Univ. Paris-Sud, CNRS, AgroParisTech, Université Paris-Saclay, 91400, Orsay, France

¹Corresponding Author franck.courchamp@u-psud.fr

ABSTRACT

Invasive alien species greatly threaten biodiversity and human livelihoods worldwide. The most effective way to limit their impacts and costs is to prevent their introduction into new areas. Identifying invaders and invasions even before they occur would arguably be the most efficient strategy. Here, we provide the first profiling method to predict which species will invade, with what ecological characteristics, and where they could invade. We illustrate our approach with ants, which are among the most detrimental invasive species; they are responsible for declines and extinctions of numerous taxa, disturb ecosystem functioning and impact multiple human activities. Based on the statistical profiling of an extensive traits database of more than 2,000 ant species, we pinpoint 15 ant species which ecological profile matches those of known invasive ants and thus may become the next global invaders, even though they are not described as such now. We couple these predictions with species distribution models to identify the world regions the most at risk from invasion of these species: sub-Saharan African coasts, Western Australia, South-East Asia and the Americas. This whole framework, applicable to any other taxa, represents a remarkable opportunity to implement timely and specifically shaped proactive management strategies against biological invasions.

SIGNIFICANCE STATEMENT

Biological invasions are the second threat to biodiversity worldwide and have major economic impacts on societies. Yet, the multitude of species with the potential of becoming invasive makes it extremely difficult to anticipate invasions and set up efficient management plans. Predicting which species are likely to become invaders even before they are introduced outside their native areas, and where they are likely to be invasive, has always been a prime objective of invasion biology. Based on the example of ants, we

provide the first profiling method to predict future invaders and future invasions and doing so we identify 15 ant species likely to become new invaders.

INTRODUCTION

Invasive alien species (IAS) are one of the main drivers of biodiversity loss and a major disruptor of ecosystem functioning and services (1–4). In addition to ecological impacts, IAS also have tremendous impacts on the economy and human health (5). With increasing international trade and increasingly favorable climates (6, 7), more and more invasions – and impacts- are to be expected worldwide (8–12).

The most cost-effective way to reduce the impacts of IAS is to prevent their importation or implement rapid response treatment programs, thanks to early detection (13–15). Consequently, there is a pressing need to find robust ways to predict invasions before they occur, in order to adjust the surveillance or management policies and thereby reduce the likelihood of establishment and spread, and overall cost (16). Identifying future invaders before they become so has been a long standing and hitherto unreachable objective of invasion biology (17).

Up to now, species distribution predictive models have forecasted the areas the most suitable, and hence the most at risk from known invasive species (7, 18, 19). Other types of models have tried to identify what characterizes invasive species, based on their drivers, life history traits or occurrences worldwide (e.g. (17)). Such models have been built for various taxa, including plants, ants, fish, amphibians, reptiles, birds and mammals (20–29). For ants, studies based on various databases characterized some ecological traits often associated to exotic or invasive species (22, 30, 31). All these pioneer studies provide us with a valuable starting point, but they still have fundamental limitations. First, they remain limited in terms of coverage; notably, studies based on interception lists all rely on only a few countries. Second, they exclusively consider the few species for which there are complete data for all the studied traits, and thus remove the majority of species. Removing species with missing data, compared to imputing them, drastically reduces the sample size and statistical power, and also introduces biases and thus improper predictions (32–35). Finally, they are for now mostly limited to species of already known invasive status (i.e., invasive or exotic) or to providing traits associated to invasiveness and have not up to now reached the critical level of predicting new invaders before they even get moved to another area. However, this corpus of pioneer studies shows that it has now become possible, using modern statistical inference tools, improved ecological knowledge on current invasive

species and large databases on species ecological traits, to reach a higher level of prediction in invasion biology and identify which species could become invasive even before they do so. Establishing a list of future potential IAS also allows to predict where these future IAS are likely to invade and where special detection efforts should be deployed.

Ants represent an excellent opportunity to take the existing predictive tools a step further by including more traits, more species and a worldwide coverage. Invasive ants are among the worst invasive species (36). They are responsible for enormous ecological impacts, on other ant species as well as other taxa (37, 38), going from decreases in the abundance and richness of native species (37), to species interactions disruption (41, 42), invasion meltdown (43), species extinctions (44) and whole ecosystem functioning alteration (37). Invasive ants also have tremendous negative impacts on human activities; agriculture (45), human health (46), and infrastructure (37). The costs related to their damages reach billions of dollars annually; the red imported fire ant economic costs to Hawaii have been estimated to reach US\$211 million per year and exceed A\$1.65 billion per year in Australia (16). Finally, invasive ants are extremely difficult to control (47); there are more than 200 species established outside their native range (48), among which 19 are recorded as invasive (49). There are no fewer than five ant species in the IUCN list of the “100 of the world’s worst invasive alien species” a feat equaled by no other taxonomic family. In this study, we will follow the same definition of invasive species than the Invasive Species Specialist Group (ISSG) of the International Union for the Conservation of Nature (IUCN), excluding species that are native but expanding, or exotic species with no impact.

Here, we built the first profiling tool that identifies which species have the ecological profile that makes them highly likely of being the next invading species. Our approach is to first define an ecological profile of the most invasive ant species and second to compare it with the ecological profile of other species, based on an extensive dataset of ant species traits, imputed through finely tuned and up to date machine learning algorithms. Our quantitative risk assessment tool answers two of the most crucial questions of invasion biology today: which species are likely to become invasive? Where will they become invasive? This methodology is transposable to other taxa or geographic range for which there is adequate ecological information on current invaders.

MATERIALS AND METHODS

1/ Traits data collection

We search for traits combinations that promote species potential to become invasive. To investigate this question, we extracted ant species traits from the AntProfiler collaborative database (<http://www.antprofiler.org>). This database includes information on 2176 ant species (134 genera), distributed across the entire world ecozones (Fig. S1), ant phylogeny (Fig. S2) and ecological traits related to their occurrence, morphology, behavior, and invasive status (50). From this database, we excluded the traits that either had too many missing values (i.e. > 83 % missing values) or were correlated with another trait (i.e. Pearson $r > 0.8$). We also removed two traits based on information that are not available prior to species introduction to avoid restricting our profiling tool to species that have already had the chance to be moved (i.e., exotic status and distribution by country). This resulted on a subset of 11 traits: mode of colony foundation, colony structure (two traits: monodomous and supercolonial), nesting type, habitat type, gyny (two traits: strict monogyny and strict polygyny), association with disturbed areas, number of workers, omnivorous diet, and workers minimum body size (Table S1 details the traits coding rules).

2/ Missing data handling

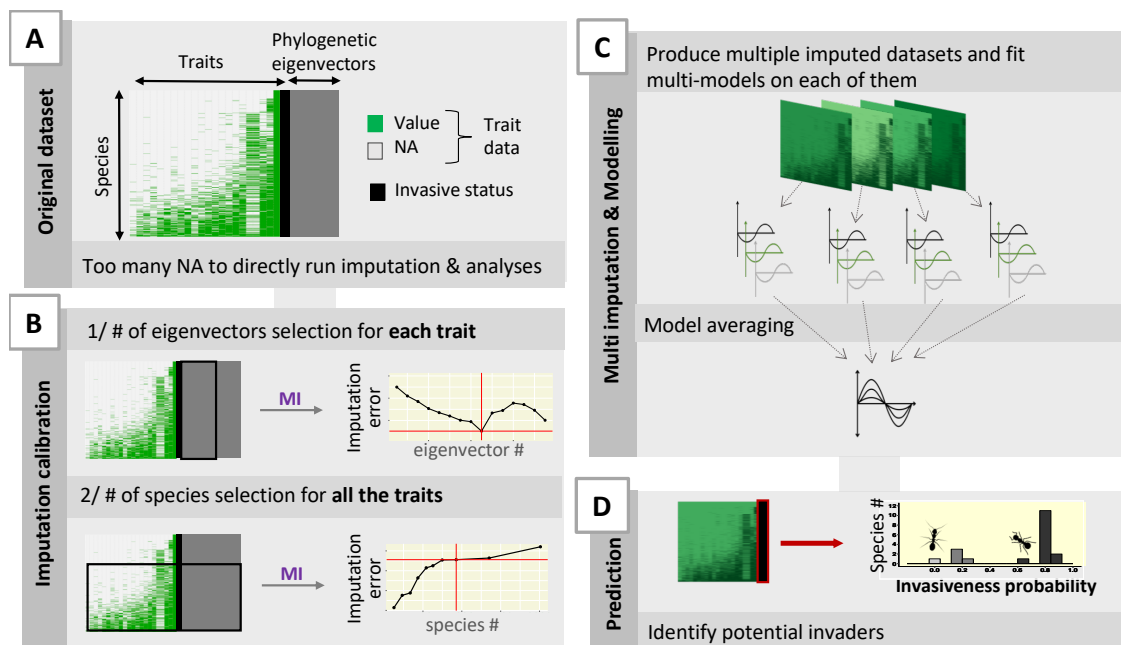


Figure 1: Diagram summarizing the four steps of our approach, with (A) the initial trait-dataset. Invasive status is known only for species on IUCN list; (B) Imputation calibration to maintain error below given threshold; (C) Multiple imputation (using the best parameters identified in (B)), multi-modelling (all combinations of 1 to P traits tested and evaluated on each dataset) and multi-model

averaging (retaining all models within 2 IC units of best model); **(D)** Use the consensus model to predict any species invasiveness probability based on its traits data.

Despite efforts in data collection, our database contained many missing values. The two possible approaches to deal with missing data are deletion and imputation. Deleting missing data is the simplest and most widely chosen option but can be highly problematic when data are not missing at random, as this can lead to biased estimates of model parameters and incorrect conclusions (32–35, 51). Also, it would have drastically reduced the sample size and the predictive power of the screening tool, since only 57 species had no missing values for all 11 traits. In this regard, we explored how missing data could be imputed in our database in order to minimize bias and maximize predictions accuracy.

Simple imputation consists in replacing a missing value by a prediction of its value, but it ignores the uncertainty associated with imputed values and leads to overconfident estimates. Multiple Imputation overcome these problems and has proven its potential to accurately recover missing observations and estimate model parameters (32, 33, 51, 52). It was also shown that random forest methods provide highly accurate imputations, and that it performs better when phylogenetic information is included during Multiple Imputation (53, 54). In light of this, we implemented a Multiple Imputation of our database using the R package `missForest` (55, 56) and including phylogenetic information.

Our study benefited from recently published ant genus phylogenies (57, 58) that covered all genera present in our database. Various metrics exist for measuring phylogenetic signal in trait data. Here, we measured the amount of phylogenetic information in the categorical and binary traits using phylogenetic signal-representation curves for each trait (59–61). To obtain these curves, we computed phylogenetic eigenvector regressions, by successively adding eigenvectors to model trait variation, and plotted the corresponding R^2 against the accumulated eigenvalues (Fig. S3). To decide whether it was informative to include genus-level phylogenetic information for Multiple Imputation, we measured the strength of the phylogenetic signal in each of our traits (62). Phylogenetic signals were discernible in all of the 11 traits (R^2 ranging from 0.41 to 0.99, Fig. S3 and Table S2) and thus likely relevant for our Multiple Imputation. We included the phylogenetic structure and signal during Multiple Imputation using phylogenetic eigenvectors. These were extracted from a principal coordinate analysis (PCoA) and represent the variation in the phylogenetic distances among clades (following (59, 61)).

We calibrated the Multiple Imputation by choosing both the best parameters and the best trade-off between as low an imputation error and as many species as possible (see procedure summary in Fig. 1). The first step was the selection of the best number of eigenvectors to impute each trait (Fig. 1-B and Fig. S4). Each trait, for the final Multiple Imputation, was thus imputed using its own optimal number of eigenvectors, varying between 0 and 8 according to the trait considered. Full details on the choice of tuning parameters are given in Fig. S5 & S6.

The second step was the calibration (Fig. 1-B) and consisted in determining the maximum accepted number of missing values (i.e., the maximum number of species) that could be imputed for each trait while keeping error below 0.05% and guarantying unbiased later model estimates (53). To fulfil these conditions, we could only retain the 927 species (out of 2176) with fewer than the maximum accepted missing values for our 11 traits. The subsequent analyses were run on this list of species (Fig. S7).

3/ Predictive models building

3.1/ Potential future invasive species

The response variable (invasive status) was modelled using generalized linear mixed models (GLMs) with ecological traits as predictors.

Then, multi-model approaches (Multiple Imputation – model set selection - model averaging) are highly recommended in order to approximate the reality, as opposed to a single “best model” or stepwise procedures (63). Such approaches also enable the identification of relevant predictors among all available to predict the response variable, and incorporate the uncertainty originating from both the imputation process and the model averaging into the final prediction (33, 64).

Practically, multi-modelling consisted in the following steps (Fig. 1-C). On each of the datasets obtained by Multiple Imputation, we identified the most performant set of GLMs to predict the invasive status (i.e., exhaustive screen of all GLMs, with every possible combination of traits, and retain only the models within two AIC units from the best one (65, 66)). Then, we calculated model-averaged parameter estimates, weighted across the sets of selected candidate models and pooled them to build the consensus prediction of species invasiveness probability. Model selection and averaging were performed using *glmulti* R package (67).

Finally, we identified potentially new invasive ant species as the ones having a predicted invasiveness probability above the lower 5th centile of the invasive species probability distribution.

3.2/ Areas at risk

Species distribution models (SDMs) are based on correlations between environmental variables and geo-localized species records and can be used to delineate potential species distributions (68). We built SDMs for the 15 ant species that were found to have the profile of an invasive, in order to identify the areas that present suitable environmental conditions for these species and thus potential areas of invasion.

We used the GPS records from the Global Biodiversity Information Facility (GBIF <https://www.gbif.org>), from the Global Ant Biodiversity Informatics (GABI) project (69) and from the literature (70–72) as presence points for the models (Fig. S8). Although biotic and anthropogenic factors may play a role for the distribution of ant species at a local scale (73) SDM, even if based on climatic variables only, are generally recognized as powerful tools to predict the spread of invasive ants (74). We sourced 19 bioclimatic variables (averaged from 1950 to 2000) available from the worldclim database (<http://www.worldclim.org>) at 10 arc min resolution (75). These variables represent a combination of means, extremes, variability and seasonality of temperature and precipitation data that are known to influence species distribution (76). We measured the correlation between the 19 bioclim variables using a hierarchical classification method based on a distance metric (Pearson's correlation coefficient) at a threshold of 0.8, similarly to (77). This resulted in 8 variable correlation groups (Fig. S9). We took the best variable from each of them to build the SDMs. Two metrics were used to evaluate the accuracy of each SDM; The True Skill Statistics (TSS) (78) and the Area Under the receiver operating characteristic Curve (AUC) (79).

We used seven different SDM algorithms within the 'biomod2' package (80), using the R platform (55): Generalized Linear Model (GLM), Flexible Discriminant Analysis (FDA), Artificial Neural Network (ANN), Random Forest (RF), Generalized Boosting Model (GBM), Maximum Entropy (MAXENT) and Multiple Adaptive Regression Splines (MARS). We randomly selected pseudo-absences, and they were equally weighted to the presences, as recommended to obtain the greatest accuracy of the predictions (81). These seven algorithms were used to build an ensemble model that encompasses the variability between them and provides the central tendency (82). This final consensus distribution

consisted in the weighted mean, proportional to the TSS, of the seven modelling techniques.

Ensemble models were run for each of the 15 potential invaders to produce 15 climatic suitability distribution maps (Fig. S10). We also combined these individual predictions, by summing each species potential distribution as binary maps, to obtain a cumulative invasion risk map from these future invaders. Binary transformation was based on the threshold that maximized the TSS for each species.

RESULTS

Future invaders

Our pool of ant species retained for the ecological profiling of invasive species was kept high thanks to the set-up imputation procedure, which enabled us to replace missing values in the traits of 927 species. This was done while keeping imputation error very low (whole dataset imputation error: 0.013 %), ensuring robust model estimates and predictions. We used this complete dataset of 11 ecological traits to calculate species probability of being invasive and detect ant species that have a highly similar profile to known ant invaders. Our multi-model inference enabled us to efficiently discriminate between likely and unlikely invasive species (AUC = 0.959) and indicated strong relationships between species traits and invasion potential ($R^2 = 0.754$). Our analyses suggest that the four most important traits for predicting ant invasiveness probability are its colony foundation mode (dependent or independent), supercoloniality, nesting type and the association with disturbances (Table 1, Fig. 2-A). The consensus model built to predict invasive status was significant, explaining 75.4 % of the variance (AUC = 0.959).

Table 1: Model-averaged parameters to predict invasiveness probability (Average consensus model: AIC = 68.1, pseudo- $R^2 = 0.754$, AUC = 0.959). Model fitted with 927 ant species and obtained from an automated model averaging procedure that tests all possible combinations of 1 to 11 traits. Only models within 2 IC units of the best model are used for averaging.

Trait	Estimate	SE	Conf. interval (0,05)
Independant Foundation	- 2.634	1.1930	2.369
Super colonial	3.179	0.8481	1.730
Disturbance Spe.	- 3.386	0.9795	2.329
Nesting type	0.975	1.1677	2.092
Habitat Generalist	- 0.339	1.0410	1.237
Min. Body Size	- 0.318	1.3501	1.272
Omnivorous diet	- 0.204	0.9919	0.912
Monodomous	- 0.102	1.3326	0.527
Monogynous	0.078	1.2972	0.427
Polygynous	0.012	0.8043	0.157
Workers number	0.004	0.9538	0.162

Our method also allowed us to distinguish several invasiveness profiles. Species with a probability > 0.60 (both known invasive and predicted invasive) were called the “super invasive” hereafter. From the 19 known invasive species, 14 have a super-invasive profile, with an invasiveness probability comprised between 0.842 and 0.632 (mean = 0.811, Fig. 2-B). Four species have probabilities comprised between 0.237 and 0.115 (mean = 0.176) and are called “invasive” hereafter. Finally, one species identified by the IUCN as invasive, *Acromyrmex octospinosus*, has a significantly distinct profile, with an extremely low invasiveness probability, of 0.228×10^{-3} .

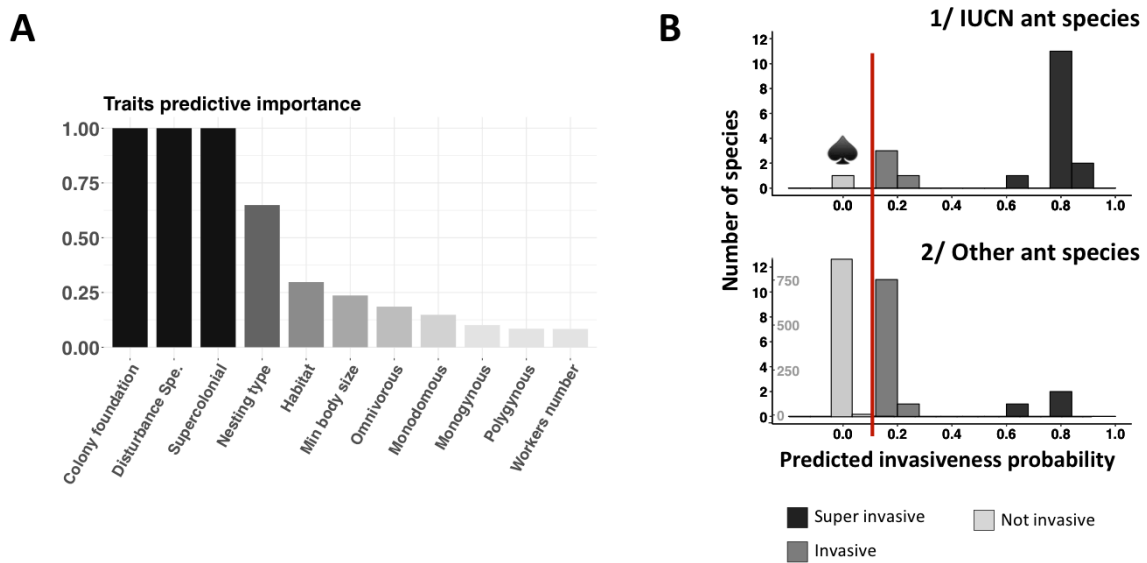


Figure 2: Traits importance in predicting invasiveness probability; the importance, for each trait, is calculated as a sum of the *Akaike weights* over all of the models in the set in which the trait of interest appears. Traits with $P < 0.05$ are in black, the others are in grey. (B) Predicted invasiveness probabilities distributions for: 1/ ant species recognized as invasive by IUCN and 2/ ant species for which no information on invasive status exists. Dark grey bars on the right corresponds to super invasive profile, medium grey to invasive profile, and light grey to non-invasive.

The symbol ♠ points to *Acromyrmex octospinosus*, which the model shows to be wrongly classified as invasive by the IUCN. Note that for the sake of clarity, the bottom graph has two y-axis; the light-grey one corresponds to the light-grey bar of non-invasive species only.

Our model also provided us with a list of 15 species that share the trait profile of current invasive species. Among those 15 species, three have a super-invasive profile (invasiveness probability between 0.60 and 0.825, mean = 0.751) and 12 an invasive profile (probabilities from 0.136 to 0.220, mean = 0.162). Table 2 lists these species, their associated

invasiveness probability and prediction variability across all algorithms and imputed datasets.

Table 2: Predicted invasiveness probabilities. Species presented in this table are the invasive species from the IUCN red list (grey shading), and the potential future invaders identified thanks to our model.

Genus	Species	Invasiveness probability	Prediction Variability	Current status	Profile
<i>Anoplolepis</i>	<i>gracilipes</i>	0,842	0,009	Invasive	Super-invasive profile
<i>Wasmannia</i>	<i>auropunctata</i>	0,840	0,010	Invasive	
<i>Tapinoma</i>	<i>melanocephalum</i>	0,837	0,010	Invasive	
<i>Monomorium</i>	<i>pharaonis</i>	0,834	0,008	Invasive	
<i>Trichomyrmex</i>	<i>destructor</i>	0,830	0,008	Invasive	
<i>Technomyrmex</i>	<i>albipes</i>	0,827	0,008	Invasive	
<i>Solenopsis</i>	<i>invicta</i>	0,825	0,009	Invasive	
<i>Lepisiota</i>	<i>canescens</i>	0,825	0,009	Native	
<i>Technomyrmex</i>	<i>difficilis</i>	0,824	0,009	Exotic	
<i>Linepithema</i>	<i>humile</i>	0,824	0,009	Invasive	
<i>Paratrechina</i>	<i>longicornis</i>	0,822	0,009	Invasive	
<i>Lasius</i>	<i>neglectus</i>	0,819	0,009	Invasive	
<i>Nylanderia</i>	<i>pubens</i>	0,818	0,009	Invasive	
<i>Solenopsis</i>	<i>geminata</i>	0,810	0,011	Invasive	
<i>Myrmica</i>	<i>rubra</i>	0,799	0,014	Invasive	
<i>Pheidole</i>	<i>megacephala</i>	0,632	0,056	Invasive	
<i>Anoplolepis</i>	<i>custodiens</i>	0,604	0,058	Exotic	Invasive profile
<i>Solenopsis</i>	<i>papuana</i>	0,237	0,031	Invasive	
<i>Dolichoderus</i>	<i>bispinosus</i>	0,220	0,025	Exotic	
<i>Tetramorium</i>	<i>simillimum</i>	0,188	0,018	Exotic	
<i>Tapinoma</i>	<i>sessile</i>	0,178	0,012	Exotic	
<i>Tapinoma</i>	<i>litorale</i>	0,167	0,010	Native	
<i>Monomorium</i>	<i>floricola</i>	0,162	0,009	Invasive	
<i>Monomorium</i>	<i>minimum</i>	0,162	0,009	Exotic	
<i>Solenopsis</i>	<i>richteri</i>	0,159	0,009	Invasive	
<i>Cardiocondyla</i>	<i>emeryi</i>	0,157	0,007	Exotic	
<i>Cardiocondyla</i>	<i>minutior</i>	0,149	0,007	Exotic	
<i>Ochetellus</i>	<i>glaber</i>	0,147	0,007	Exotic	
<i>Brachyponera</i>	<i>chinensis</i>	0,146	0,010	Invasive	
<i>Lasius</i>	<i>sabularum</i>	0,144	0,007	Native	
<i>Lasius</i>	<i>fuliginosus</i>	0,143	0,007	Exotic	
<i>Tetramorium</i>	<i>bicarinatum</i>	0,140	0,007	Exotic	
<i>Neivamyrmex</i>	<i>nigrescens</i>	0,136	0,007	Native	
<i>Acromyrmex</i>	<i>octospinosus</i>	2,29E-04	1,20E-07	Invasive	

Areas at risk

Our species distribution models allowed to identify regions of climatic suitability for each of the 15-likely future invader (Fig. S10). These predictions were of high quality (high TSS values; from 0.881 to 0.988 and AUC values; from 0.986 to 0.999).

Two broad patterns of potential distribution were predicted from the ensemble modelling methods, clearly visible on the cumulated map (Fig. 3): either a tropical distribution (eight species), or temperate climatic requirements (seven species). When overlapping all potential distributions, invasion hotspots (i.e. > 8 species) were predicted to occur in Florida and central America, southern Brazil, southwest Australia, New Zealand, Indonesian and Pacific islands region, central Africa and Madagascar. Areas characterized by extreme climatic conditions (ice, hot desert, tundra) seemed less at risk from these novel ant invasive species.

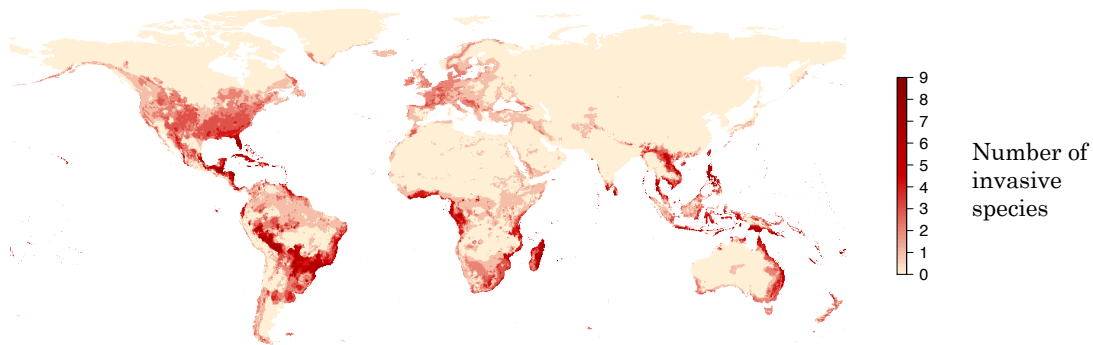


Figure 3: Cumulated, global distribution of the 15 predicted invasive species (projected species richness under current climatic conditions).

DISCUSSION

Using a large database on ant species traits and an up to date phylogeny of ant genus, we developed a robust methodology to quantify the relative importance of ecological traits in shaping their invasiveness probability and used it to identify both the ecological profile of current invasive ants and 15 non-invasive species that share this profile. We distinguished between invasive and highly invasive species, based on their probability of invasiveness. We complemented this prediction by identifying regions most at risk of invasion from these species: islands and tropical regions. For the first time, a predictive approach directly points at particular species and areas that are not yet invading or invaded, but likely to become so.

Pioneer risk-assessment models were all based on datasets that only comprise information on exotic ant species, i.e. that have already been moved and detected outside of their native zone (22, 30). As a result, they could not point to novel species of potential risk. In contrast, our screening tool is based on a large and collaborative dataset, that contains complete information (observed or inferred) for ecological traits for the 19 ant species recognized as invasive by the IUCN (49), 125 exotic species and 802 native species. The fact that it comprises species from 47% of the ant genus, originating from all of the world's ecozones, makes our predictive model genuinely compatible with the anticipation of future invasions worldwide.

Unlike most current trait-based predictive models, our methodology includes a robust and accurate way of dealing with missing values, which are common place in life history traits datasets in general. Indeed, removal of cases with missing values is known to result in reduced statistical power and biased parameter estimates (32, 33, 51). We overcame this issue by bringing together the most recent and accurate imputation algorithms (53, 56) and by finely calibrating them to fit our data. We comprehensively examined the performance of multiple imputation tuning parameters, included the most relevant number of phylogenetic eigenvector to impute each trait, and restrained our analysis to a subset of species that kept the imputation error below 0.05%. The crucial issue of how many phylogenetic eigenvectors to include for trait imputation, which we carefully considered in the present paper, has rarely been discussed in the literature (59). Our analysis, in accordance with previous work, also revealed the existence of some patterns of phylogenetic signal above the species level (Table S2), supporting that our genus phylogeny was a useful predictor to include when imputing the ant species dataset (20). After imputing the dataset multiple times, the multi-model inference enabled us to efficiently discriminate between likely and unlikely invasive species and indicated strong relationships between species traits and invasion potential.

Although our model generated a very low error (missForest out-of-bag imputation error estimate of 0.013%), our method could be further improved. For example, we initially removed correlated traits for further analyses, but keeping them could improve imputation of missing values for traits with relatively few missing values, since high correlation increases the robustness of imputed values.

Our results highlighted several new traits of importance and confirmed previously highlighted traits most commonly found in invasive ant species and found: queen number, colony structure, generalist habitat preferences, high number of workers, small body size, affinity for disturbed environments, generalist nesting and diet and expansion through

independent colony founding (37, 83). Moreover, our study is the first to go beyond trait analysis, using it to calculate species invasiveness probability, and applying it to a large set of species not known to be invasive. This led us to distinguish two invasive profiles - super-invasive and invasive - and detect three potential new super-invasive species (*Lepisiota canescens*, *Technomyrmex difficilis* and *Anoplolepis custodiens*) and 12 potential new invasive species (Table 2). This result seems in accordance with available information from experts, which describe two of them, *L. canescens* and *T. difficilis*, as having the characteristics to become future invaders and impact native ecosystems (70, 84, 85). *A. custodiens* has also raised concerns in its native African range, where it is portrayed as an opportunistic, locally dominant and major pest (45, 86). However, the 12-other species are, to our knowledge, never been described as problematic, which highlights the proactive potential of our method. There are even relatively few studies available on most of them, emphasizing the need to further study and monitor them. Although they have not yet been categorized as invasive, all 15 predicted invaders should be carefully watched for at points of entry in at-risk regions and be the target of serious monitoring programs.

The fact that one of the known invasive species, *Acromyrmex octospinosus*, showed a radically distinct profile from the other invasive species illustrates an additional strength of our methodology; in addition to detecting new invasive, it can also question some established invasive species status. Although on the IUCN list of invasive ants (49), *A. octospinosus* is characterized as invasive by only one scientific paper (87), and yet, without providing evidences for it. This leaf-cutting ant species has the potential to destroy agricultural crops and has been observed to damage the fern *Cyathea arborea* on one island (Guadeloupe) in its native ecozone. But its traits (strict monogyny, high aggressive attitude between colonies, no dependent colony foundation, strict mutualist relationship with fungus species, and long generation time (personal communication, R. Boulay), its slow spread in Guadeloupe (0.51 km/year, (87)), its limited ability to be transported inadvertently by humans (88), and the climatic and geographic proximity between its native zone and the only island where it has been introduced, seem to demonstrate that this species is not invasive, but rather, an agricultural pest species that is still currently filling its suitable niche (personal communication J. H. C. Delabie). This species is, however, known to have major impacts on the agriculture (31), which may explain why it has been proposed and accepted among the IUCN list of invasive species. We suggest that in absence of further evidence, its presence on the IUCN list could be questioned, as it doesn't fit the ecological definition of an invasive alien species but more one of an agricultural pest. We recognize, however, that there might exist ant species with a high

potential to become invasive but with a profile very different from the known invasive species. These potential invaders would neither be detected by our model, nor by any trait-based model calibrated with invasive species characteristics and illustrate the complex and idiosyncratic nature of biological invasions.

Our list of future potential invaders, crossed with climatic niche modelling offers a worldwide risk assessment of the areas that are the most at risk and informs the relevant countries about the necessity to pay attention to ants' imports to prevent invasions. This should be viewed together with the corresponding distribution studies of the already established invasive ant species (e.g., (7)). Although climatic suitability is a prerequisite for a successful invasion, the biotic and abiotic characteristics of the receiving community also condition the species establishment and spread and might modulate the local environmental suitability of these species (29). Climate and land use changes may also slightly alter the predictions and create new opportunities to spread, for these species, in temperate regions and at higher latitudes, as observed for many invasive species (19, 89). A promising future step would be to predict the potential impacts of species predicted to be likely future invaders (90, 91).

Our results are based on the definition of the ecological traits. For instance, one could argue that using the trait "supercolonial" in our model may hinder the model's ability to detect new potential invaders, since this behavior has mostly been observed in ant colonies after they have become invasive. We acknowledged this issue in several ways. First, by including the trait "monodomous", which also relates to colony dynamics, and splits the ants into two groups; monodomous on one side vs polydomous and supercolonial grouped on the other (Table S1). Second, we noted that 10 species, in our database, are supercolonial, while not yet invasive (Table S3) and only three of them come out as potential invaders according to the model. And third, we run our model without the "supercolonial" trait and found a slightly different distribution of ant invasiveness probabilities, but a similar list of potential future invaders (Table S4 shows the probabilities obtained with and without the trait supercolonial). Ultimately, because (i) the inclusion of this trait does not alter the key message of our study, (ii) supercoloniality has been outlined as an important characteristic of invasive species (37, 92) and (iii) the model that included "supercolonial had a higher R^2 (0.754 vs 0.71) and smaller AIC (68.1 vs 75.1), we are confident that supercoloniality is a good predictor of ant invasiveness. A complementary and relevant study would be to analyze which traits condition each step of the invasion process (introduction, establishment, spread, impact) : this would give

some information on which invasion stage is the most critical to tailor a targeted surveillance strategy for each species, according to its combination of traits (21).

Our results are also important for applied ecology. Invasive ant populations, once established in a climatically suitable area, are extremely difficult to control or eradicate (47). A range of control measures exists (use of chemical insecticides incorporated into baits, biocontrol) but most of them have either low efficiency, high negative impacts on native taxa and ecosystems (38) or high costs (14). Overall, our tool can greatly reduce borders detection efforts and costs, by precisely informing management strategies, and preventing some of the potential impacts of invasive ants through the implementation of proactive ant detection programs. Preventing biological invasions is generally believed to be cheaper and more efficient than eradication of established population, long-term control and repairing the damages caused by invasions (3). This study is the first to date to provide a methodology to predict potential invaders and likely regions of invasions, and we recommend extending and transposing it to assess the invasion potential and areas at risk of other taxa for which there exist traits databases, such as plants, fish or terrestrial vertebrates.

ACKNOWLEDGMENTS

The authors are grateful to Cleo Bertelsmeier and Sebastien Ollier with whom they worked on different statistical approaches on a preliminary study. They are also indebted to Caterina Penone who verified all methods, scripts and results. All three provided useful comments on earlier versions of the manuscript. The authors would also like to thank Guillaume Guénard and Daniel J. Stekhoven, who gave precious advice to improve our imputation methodology. They are also grateful to Benoît Guénard and James Wetterer who shared some of their ant occurrence data, which were essential to run the SDMs. Finally, they thank Corrie Moreau and Philip Ward who provided them with precious information and data on the ant phylogeny.

DATA AVAILABILITY

All data and scripts used in this study are available from the corresponding author on request.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

A.F. and F.C. designed the research; A.F. performed the research and analysed the data; AF and FC wrote the paper.

SUPPLEMENTARY INFORMATION

Fig. S1: Geographic distribution of the species included in our model.

Fig. S2: Taxonomic coverage of the database.

Fig. S3: Phylogenetic signal-representation.

Fig. S4: Imputation error according to number of eigenvectors for each trait.

Fig. S5: Steps performed to calibrate MI.

Fig. S6: Comparison of imputation error with categorical vs binary traits.

Fig. S7: Visual analysis of missing values repartition among traits (columns) and species (lines) for the 927 ant species used for the model.

Fig. S8: Occurrences for the 15 potential future ant invaders

Fig. S9: Correlation groups between climatic variables

Fig. S10: Predicted climatic suitability distribution map for each of the 15 potential future ant invaders

Table S1: Traits used for the model and description of their coding rules.

Table S2: Phylogenetic signal in each trait.

Table S3: List of supercolonial (and not invasive) ant and their predicted invasiveness probability.

Table S4: Invasiveness probabilities with and without the trait “supercolonial” included as predictor.

REFERENCES

1. Vilà M, et al. (2010) How well do we understand the impacts of alien species on ecosystem services? A pan-European, cross-taxa assessment. *Front Ecol Environ* 8(3):135–144.
2. Bellard C, Cassey P, Blackburn TM (2016) Alien species as a driver of recent extinctions. *Biol Lett* 12(2):20150623.
3. Simberloff D, et al. (2013) Impacts of biological invasions: what’s what and the way forward. *Trends Ecol Evol* 28(1):58–66.
4. Clavero M, García-Berthou E (2005) Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends Ecol Evol* 20(3):110.
5. Bradshaw CJA, et al. (2016) Massive yet grossly underestimated global costs of invasive insects. *Nat Commun* (September 16):14.
6. Bertelsmeier C, Ollier S, Liebhold A, Keller L (2017) Recent human history governs global ant invasion dynamics. *Nat Ecol Evol* 1(7). doi:10.1038/s41559-017-0184.

7. Bertelsmeier C, Luque GM, Hoffmann BD, Courchamp F (2015) Worldwide ant invasions under climate change. *Biodivers Conserv* 24(1):117–128.
8. Butchart SHM, et al. (2010) Global Biodiversity: Indicators of Recent Declines. *Science* (80-) 328(5982):1164–1168.
9. Walther G-R, et al. (2009) Alien species in a warmer world: risks and opportunities. *Trends Ecol Evol* 24(12):686–693.
10. Capinha C, Essl F, Seebens H, Moser D, Pereira HM (2015) The dispersal of alien species redefines biogeography in the Anthropocene. *Science* (80-) 348(June):1248–1251.
11. Seebens H, et al. (2015) Global trade will accelerate plant invasions in emerging economies under climate change. *Glob Chang Biol* 21(11):4128–4140.
12. Seebens H, et al. (2017) No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nat Commun*:1–9.
13. Finnoff D, Shogren JF, Leung B, Lodge D (2007) Take a risk: Preferring prevention over control of biological invaders. *Ecol Econ* 62(2):216–222.
14. Kaiser B a., Burnett KM (2010) Spatial economic analysis of early detection and rapid response strategies for an invasive species. *Resour Energy Econ* 32(4):566–585.
15. Keller RP, Lodge DM, Finnoff DC (2007) Risk assessment for invasive species produces net bioeconomic benefits. *Proc Natl Acad Sci U S A* 104(1):203–207.
16. Wylie FR, Janssen-May S (2017) Red Imported Fire Ant in Australia: What if we lose the war? *Ecol Manag Restor* 18(1):32–44.
17. Kolar CS, Lodge DM (2001) Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends Ecol Evol* 16(4):199–204.
18. Ward DF (2007) Modelling the potential geographic distribution of invasive ant species in New Zealand. *Biol Invasions* 9:723–735.
19. Bellard C, et al. (2013) Will climate change promote future invasions? *Glob Chang Biol* 19(12):3740–3748.
20. Bomford M, Kraus F, Barry SC, Lawrence E (2009) Predicting establishment success for alien reptiles and amphibians: A role for climate matching. *Biol Invasions* 11(3):713–724.
21. Marchetti MP, Moyle PB, Levine R (2004) Invasive species profiling? Exploring the characteristics of non-native fishes across invasion stages in California. *Freshw Biol* 49(5):646–661.
22. Lester PJ (2005) Determinants for the successful establishment of exotic ants in New Zealand. *Divers Distrib* 11(4):279–288.
23. Lloret F, et al. (2005) Species attributes and invasion success by alien plants on Mediterranean islands. *J Ecol* 93(3):512–520.
24. Goodwin BJ, Fahrig L (1999) Predicting Invasiveness of Plant Species Based on Biological Information. *Conserv Biol* 13(2):422–426.
25. Fujisaki I, et al. (2010) Risk assessment of potential invasiveness of exotic reptiles imported to South Florida. *Biol Invasions* 12(8):2585–2596.
26. Jeschke JM, Strayer DL (2006) Determinants of vertebrate invasion success in Europe and North America. *Glob Chang Biol* 12(9):1608–1619.
27. Sol D, et al. (2012) Unraveling the life history of successful invaders. *Science* (80-) 337(6094):580–583.
28. Allen WL, Street SE, Capellini I (2017) Fast life history traits promote invasion success in amphibians and reptiles. *Ecol Lett* 20(2):222–230.
29. Capellini I, Baker J, Allen WL, Street SE, Venditti C (2015) The role of life history traits in mammalian invasion success. *Ecol Lett* 18(10):1099–1107.
30. Suarez A V, Holway D a, Ward PS (2005) The role of opportunity in the unintentional introduction of nonnative ants. *Proc Natl Acad Sci U S A* 102(47):17032–5.
31. Wittenborn D, Jeschke JM (2011) NeoBiota Characteristics of exotic ants in North America. *Neobiota* 10:47.
32. Nakagawa S, Freckleton RP (2011) Model averaging, missing data and multiple imputation: A case study for behavioural ecology. *Behav Ecol Sociobiol* 65(1):103–116.
33. Nakagawa S, Freckleton RP (2008) Missing inaction: the dangers of ignoring missing data. *Trends Ecol Evol* 23(11):592–596.
34. Veron S, et al. (2016) Integrating data-deficient species in analyses of evolutionary history loss. *Ecol Evol* 6(23):8502–8514.
35. Hadfield JD, Nakagawa S (2010) General quantitative genetic methods for comparative biology: Phylogenies, taxonomies and multi-trait models for continuous and categorical characters. *J Evol Biol* 23(3):494–508.
36. Lach L, Hooper-Bui LM (2010) Consequences of Ant Invasions. *Ant Ecology*, eds Lach L, Parr CL, Abbott KL (Oxford University Press, Oxford), pp 261–286.

37. Holway DA, Lach L, Suarez A V., Tsutsui ND, Case TJ (2002) The causes and consequences of ant invasions. *Annu Rev Ecol Syst* 33(1):181–233.
38. Rabitsch W (2011) The hitchhiker’s guide to alien ant invasions. *BioControl* 56(4):551–572.
39. Lach L, Thomas ML (2008) Invasive ants in Australia: Documented and potential ecological consequences. *Aust J Entomol* 47(4):275–288.
40. Hill M, Holm K, Vel T, Jivan Shah N, Matyot P (2004) Impact of the invasive crazy ant *Anoplolepis gracilipes* on Bird Island, Seychelles. *J Insect Conserv* 8(1):15–25.
41. Ness JH, Bronstein JL (2004) The Effects of Invasive Ants on Prospective Ant Mutualists. *Biol Invasions* 6(4):445–461.
42. Lach L (2008) Floral visitation patterns of two invasive ant species and their effects on other hymenopteran visitors. *Ecol Entomol* 33(1):155–160.
43. Green PT, et al. (2011) Invasional meltdown: Invader-invader mutualism facilitates a secondary invasion. *Ecology* 92(9):1758–1768.
44. O’Dowd DJ, Green PT, Lake PS (2003) Invasional “meltdown” on an oceanic island. *Ecol Lett* 6(9):812–817.
45. Addison P, Samways MJ (2006) Surrogate habitats demonstrate the invasion potential of the African pugnacious ant. *Biodivers Conserv* 15:411–428.
46. Nelder MP, et al. (2006) Emergence of the introduced ant *Pachycondyla chinensis* (Formicidae: Ponerinae) as a public health threat in the southeastern United States. *J Med Entomol* 43(5):1094–8.
47. Hoffmann BD, Luque GM, Bellard C, Holmes ND, Donlan CJ (2016) Improving invasive ant eradication as a conservation tool: A review. *Biol Conserv* 198:37–49.
48. Suarez A V., McGlynn TP, Tsutsui ND (2009) Biogeographic and Taxonomic Patterns of Introduced Ants. *Ant Ecology* (Oxford University Press), pp 233–244.
49. ISSG (2017) Global Invasive Species Database (2017).
50. Bertelsmeier C, Luque GM, Confais A, Courchamp F (2013) Ant Profiler - A database of ecological characteristics of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News* 18(March):73–76.
51. Ellington EH, et al. (2015) Using multiple imputation to estimate missing data in meta-regression. *Methods Ecol Evol* 6(2):153–163.
52. Horton NJ, Kleinman KP (2007) Much ado about nothing: A comparison of missing data methods and software to fit incomplete data regression models. *Am Stat* 61(1):79–90.
53. Penone C, et al. (2014) Imputation of missing data in life-history trait datasets: Which approach performs the best? *Methods Ecol Evol* 5(9):1–10.
54. Shah AD, Bartlett JW, Carpenter J, Nicholas O, Hemingway H (2014) Comparison of random forest and parametric imputation models for imputing missing data using MICE: A CALIBER study. *Am J Epidemiol* 179(6):764–774.
55. R Development Core Team (2013) R: A language and environment for statistical computing. R Found Stat Comput Vienna, Austria 1. doi:10.1017/CBO9781107415324.004.
56. Stekhoven DJ, Bühlmann P (2012) Missforest-Non-parametric missing value imputation for mixed-type data. *Bioinformatics* 28(1):112–118.
57. Branstetter MG, Longino JT, Ward PS, Faircloth BC (2017) Enriching the ant tree of life: enhanced UCE bait set for genome-scale phylogenetics of ants and other Hymenoptera. *Methods Ecol Evol* 8(6):768–776.
58. Blanchard BD, Moreau CS (2016) Defensive traits exhibit an evolutionary trade-off and drive diversification in ants. *Evolution* (N Y):1–14.
59. Diniz-Filho JAF, et al. (2012) On the selection of phylogenetic eigenvectors for ecological analyses. *Ecography* (Cop) 35(3):239–249.
60. Diniz-Filho JAF, et al. (2012) Exploring patterns of interspecific variation in quantitative traits using sequential phylogenetic eigenvector regressions. *Evolution* (N Y) 66(4):1079–1090.
61. Guénard G, Legendre P, Peres-Neto P (2013) Phylogenetic eigenvector maps: A framework to model and predict species traits. *Methods Ecol Evol* 4(12):1120–1131.
62. Münkemüller T, et al. (2012) How to measure and test phylogenetic signal. *Methods Ecol Evol* 3(4):743–756.
63. Whittingham MJ, Stephens PA, Bradbury RB, Freckleton RP (2006) Why do we still use stepwise modelling in ecology and behaviour? *J Anim Ecol* (75):1182–1189.
64. Schomaker M, Heumann C (2014) Model selection and model averaging after multiple imputation. *Comput Stat Data Anal* 71:758–770.
65. Burnham KP, Anderson DR (2002) *Model Selection and Multi-Model Inference: A Practical Information-Theoretical Approach* (Springer)

- Verlag, Berlin)
doi:10.1016/j.ecolmodel.2003.11.004.
66. Richards SA, Whittingham MJ, Stephens PA (2011) Model selection and model averaging in behavioural ecology: the utility of the IT-AIC framework. *Behav Ecol Sociobiol* 65(1):77–89.
67. Calcagno V, Mazancourt C De (2010) glmulti : An R Package for Easy Automated Model Selection with (Generalized) Linear Models. *J Stat Softw* 34(12):1–29.
68. Araújo MB, Peterson a. T (2012) Uses and misuses of bioclimatic envelope modeling. *Ecology* 93(7):1527–1539.
69. Guenard B, Weiser MD, Gomez K, Narula N, Economo E (2017) Forum The Global Ant Biodiversity Informatics (GABI) database: synthesizing data on the geographic distribution of ant species (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News* 24:83–89.
70. Wetterer JK (2013) Worldwide spread of the difficult white-footed ant, *Technomyrmex difficilis* (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News* 18(March 2013):93–97.
71. Wetterer JK (2014) Worldwide Spread of the Lesser Sneaking Ant, *Cardiocondyla minutior* (Hymenoptera: Formicidae). *Florida Entomol* 97(2):567–574.
72. Wetterer JK (2012) Worldwide spread of Emery's sneaking ant, *Cardiocondyla emeryi* (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News* 17(August):13–20.
73. Roura-Pascual N, et al. (2011) Relative roles of climatic suitability and anthropogenic influence in determining the pattern of spread in a global invader. *Proc Natl Acad Sci U S A* 108(1):220–225.
74. Roura-Pascual N, Suarez A (2008) The utility of species distribution models to predict the spread of invasive ants (Hymenoptera: Formicidae) and to anticipate changes in their ranges in the face of global climate change. *Myrmecol News* 11(August):67–77.
75. Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int J Climatol* 25(15):1965–1978.
76. Root TL, Price JT, Hall KR, Schneider SH (2003) Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* (tier 2):57–60.
77. Bellard C, Bertelsmeier C, Leadley P, Thuiller W, Courchamp F (2012) Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecol Lett*:no-no.
78. Allouche O, Tsoar A, Kadmon R (2006) Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence , kappa and the true skill statistic (TSS). *J Appl Ecol* 46:1223–1232.
79. Fielding AH, Bell JF (1997) A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence / absence models. *Environ Conserv* 24(1):38–49.
80. Thuiller AW, Georges D, Engler R, Georges MD, Thuiller CW (2014) biomod2: Ensemble platform for species distribution modeling. (1).
81. Barbet-Massin M, Jiguet F, Albert CH, Thuiller W (2012) Selecting pseudo-absences for species distribution models: how, where and how many? *Methods Ecol Evol* 3(2):327–338.
82. Araújo MB, New M (2007) Ensemble forecasting of species distributions. *Trends Ecol Evol* 22(1):42–47.
83. McGlynn TP (1999) Non-native ants are smaller than related native ants. *Am Nat* 154(6):690–699.
84. Sorger DM, Booth W, Wassie Eshete A, Lowman M, Moffett MW (2017) Outnumbered: a new dominant ant species with genetically diverse supercolonies in Ethiopia. *Insectes Soc* 64(1):141–147.
85. Wetterer JK (2008) *Technomyrmex difficilis* (Hymenoptera : Formicidae) in the West Indies. *Florida Entomol* 91(3):428–430.
86. Addison P, Samways MJ (2000) A survey of ants (Hymenoptera : Formicidae) that forage in vineyards in the Western Cape Province , South Africa. *African Entomol* 8 251-260 8:251–260.
87. Mikheyev AS (2008) History, genetics and pathology of a leaf-cutting ant introduction: A case study of the Guadeloupe invasion. *Biol Invasions* 10(4):467–473.
88. McGlynn TP (1999) The Worldwide Transfer of Ants: Geographic Distribution and Ecological Invasion. *J Biogeogr* 26(3):535–548.
89. Bellard C, Leroy B, Thuiller W, Rysman JF, Courchamp F (2016) Major drivers of invasion risks throughout the world. *Ecosphere* 7(3):1–14.
90. Bacher S, et al. (2018) Socio-economic impact classification of alien taxa (SEICAT). *Methods Ecol Evol* 9(1):159–168.
91. Blackburn TM, et al. (2011) A proposed unified framework for biological invasions. *Trends Ecol Evol* 26(7):333–339.
92. Vogel V, Pedersen JS, Giraud T, Krieger MJB, Keller L (2010) The worldwide expansion of the Argentine ant. *Divers Distrib* 16(1):170–186.

SYNTHÈSE DU CHAPITRE

Cette étude nous a permis de remplir les objectifs de ce chapitre en construisant un outil de dépistage à large échelle de potentielles futures espèces envahissantes. Nous avons ici combiné des approches de modélisation existantes, mais encore jamais utilisés de façon conjointe ou pour répondre à des questions liées aux invasions biologiques, afin de produire un modèle novateur et transférable à d'autres espèces. Ce modèle nécessite une base de données comportant des traits morpho-anatomiques et/ou écologiques pour les espèces que l'on souhaite passer au crible (ex : taille des individus, régime alimentaire, comportement, organisation sociale, etc.) et des espèces envahissantes pour lesquelles ces traits sont renseignés. A partir de ces éléments, notre modèle calcule la probabilité de devenir envahissante de chaque espèce.

Le premier point fort de ce modèle est qu'il comporte une série d'étapes permettant de calibrer de façon très précise l'outil de gestion des données manquantes de la base. Ces étapes permettent d'identifier, pour chaque trait, le niveau de l'arbre des fourmis auquel le signal phylogénétique est le plus fort, et d'utiliser ensuite cette information pour combler les données manquantes avec précision (Diniz-Filho et al. 2012; Guénard et al. 2013). Cette étape peut être répétée plusieurs fois pour obtenir une série de bases de données complétées (Nakagawa and Freckleton 2011). Le second point fort de cette méthode est qu'elle ne borne pas l'utilisateur à choisir un unique modèle comprenant un nombre limité et fixé de traits. A la place, nous proposons de faire tourner une multitude de modèles (calibrés avec chacune des différentes combinaisons de traits possibles), d'en sélectionner le sous-ensemble qui apparaît comme le plus performant, puis de l'appliquer à la série de bases de données complétées obtenues à l'étape précédente. L'utilisateur peut alors moyenniser les paramètres obtenus pour obtenir une prédiction consensuelle robuste, tenant compte de la variabilité liée au remplacement des valeurs manquantes et de celle liée à l'estimation des paramètres du modèle (Schomaker and Heumann 2014). Les scripts, fournis en annexe de cette thèse (Annexe 1), permettront à quiconque d'appliquer ce modèle à sa base de données. Ce modèle pourra être utilisé pour d'autres familles taxonomiques, indépendamment du nombre d'individus disponibles ou du nombre de traits renseignés par les utilisateurs.

Concernant les fourmis, ce travail nous a permis de révéler trois traits importants pour prédire le caractère envahissant des fourmis et nouveaux par rapport à ceux mentionnés dans la littérature en myrmécologie (Holway et al. 2002; Rabitsch 2011). Ces traits sont : l'affinité pour les environnements perturbés, une large gamme d'habitats

possibles et un grand nombre d'ouvrières dans la colonie. Il n'est pas surprenant de retrouver les deux premiers d'entre eux, fréquemment mentionnés comme attributs des espèces envahissantes chez les autres groupes (Marvier et al. 2004; Theoharides and Dukes 2007). 15 espèces sur les 927 criblées ressortent comme potentiellement envahissantes selon notre modèle : ces espèces seront à surveiller de près pour éviter leur transport et leur introduction dans de nouvelles aires. De plus, parmi ces 15 nouvelles espèces, trois ont un profil qui correspond très étroitement à celui des espèces de fourmis les plus envahissantes connues actuellement (Fig. 11). Notre modèle repose en effet sur l'hypothèse qu'il existe un (ou quelques) profil(s) type(s) des espèces de fourmis envahissantes, et la détection des futures envahissantes repose sur leur similarité avec ce profil des espèces envahissantes reconnues comme telles. Il est possible que notre modèle ne détecte pas certaines espèces au potentiel envahissant mais au profil différent de envahissantes actuellement connues. Inversement, une espèce connue comme envahissante (*Acromyrmex octospinosus*) a été détectée par notre modèle comme ayant un profil très différent des autres envahissantes : il s'agit d'une espèce de fourmis champignonniste. Nous nous sommes donc penchés de plus près sur ce qu'il existait à son égard dans la littérature et avons interrogé des spécialistes de cette espèce, et nous avons alors découvert que sa place au sein de la liste des espèces envahissantes de l'IUCN ne faisait pas consensus (Mikheyev 2008; Celini et al. 2012; ISSG 2017a). Notre modèle peut donc aussi avoir une utilité réciproque de celle pour laquelle il a été conçu, à savoir, détecter les espèces figurant dans la liste des envahissantes mais dont le statut pourrait être questionné. Enfin, un résultat important de notre étude est qu'on retrouve des aires géographiques climatiquement favorables à ces espèces sur la totalité des continents du globe (excepté au niveau des pôles).



Figure 11 : Les trois espèces détectées comme futures « super-envahissantes » (sources des photos : alexanderwild.com), i.e. ayant un profil très proche des espèces très envahissantes actuellement connues.

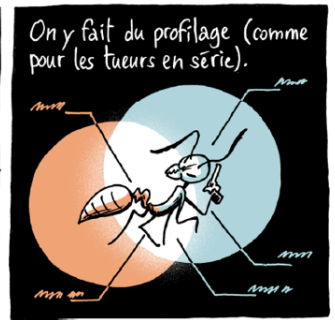
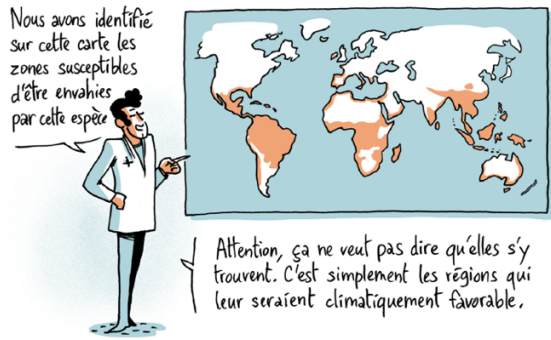
Une limite de cette étude est liée à la base de données de départ : cette dernière comporte jusqu'à 85% de données manquantes pour certains traits, nous forçant à réduire le nombre de traits considérés et le nombre d'espèces criblées. Sur plus de 2200 espèces initialement, nous n'avons pu appliquer le modèle que sur les 927 les mieux renseignées. Il est probable qu'une base plus fournie nous aurait permis de faire ressortir des espèces envahissantes potentielles supplémentaires.

Une autre remarque concernant ce travail est qu'il permet d'identifier quels traits sont associés avec le statut envahissant des fourmis, mais qu'il ne nous donne pas d'informations sur le ou les stade(s) de l'invasion concerné(s) par chaque caractéristique (Allen et al. 2017). Cette information pourrait être utile afin de savoir, pour chaque espèce, quelle est l'étape limitante dans sa progression vers le statut d'envahissante et ainsi d'optimiser sa gestion en concentrant les efforts sur cette étape clef. Il est bien sûr important de préciser que la capacité d'une espèce à devenir envahissante, outre les traits qui peuvent lui fournir des prédispositions, sera dépendante de la composition de la communauté d'accueil, la vulnérabilité de l'habitat (Rabitsch 2011), la pression de propagule (Suarez et al. 2005), voire même la personnalité de la colonie de fourmis (Blight et al. 2017). En effet, le profil biologique (mode de dispersion, nombre d'ouvrières, mode de reproduction) et le profil fonctionnel (plasticité de niche, productivité) d'une espèce conditionnent sa capacité à dominer un habitat dans lequel elle sera nouvellement introduite, c'est à dire la possibilité qu'il y ait une correspondance entre sa stratégie d'acquisition des ressources et les disponibilités locales. Mais chaque situation présente ses spécificités qui viennent aussi moduler le succès d'une invasion. Nous reviendrons en discussion de cette thèse sur l'utilité d'inclure les interactions biotiques (c'est à dire la composition de la communauté), la pression de propagule, la démographie et la dynamique de dispersion des espèces pour prédire les invasions (Wilson et al. 2009; Gallien et al. 2015; García-Valdés et al. 2015; Cardador et al. 2016; Catford et al. 2016; Lemoine et al. 2016).

Les suites de ce travail pourraient consister en l'élaboration d'un outil permettant la prédiction des impacts de ces potentielles espèces envahissantes. Il existe déjà des classifications de types et intensité d'impact (Blackburn et al. 2014; Hawkins et al. 2015; Bacher et al. 2017). Ces dernières pourraient être reprises afin de chercher s'il existe des liens entre certains traits et certains mécanismes d'impacts. Là encore, cette information

permettrait d'optimiser la gestion des invasions, en se concentrant en premier lieu sur les espèces qui risqueraient d'avoir le plus d'impact.

Enfin, nous avons produit une carte du monde, montrant où se situent les zones climatiquement favorables à ces espèces. Cette carte est le résultat cumulé des cartes individuelles de probabilité de présence obtenues au moyen de modèles de niches. N'ayant pas de connaissances préalables sur les exigences climatiques de ces espèces, ces cartes ont été obtenues en utilisant huit variables bioclimatiques non corrélées à l'échelle mondiale. L'objectif de cette carte était d'avoir une vision globale des aires mondiales qui pourraient être concernées par ces futures espèces envahissantes, plutôt qu'obtenir une évaluation précise du risque d'invasion en chaque point du globe. Dans une optique de gestion appliquée de ces invasions, il serait utile de pouvoir obtenir des cartes de distribution de chacune de ces espèces avec un niveau de fiabilité et de précision plus important, afin qu'elles servent de base pour orienter les actions de prévention. Or, le choix des variables environnementales (et de leur résolution) a un fort impact sur les cartes de distribution potentielle d'espèces obtenues avec les modèles de niche (Austin and Van Niel 2011; Braunisch et al. 2013; Fourcade et al. 2017). Il serait donc judicieux d'améliorer notre étape sélection des variables environnementales, afin d'obtenir une modélisation plus précise de la niche environnementale de chaque espèce, avant de la projeter dans l'espace. C'est le développement de cette méthode qui va nous occuper au cours du chapitre suivant.



CHAPITRE 2

**OPTIMISER LES CARTES DE
DISTRIBUTION**

POTENTIELLE DES ESPÈCES

PRÉSENTATION DU CHAPITRE

Nous avons souligné en fin de chapitre 1 le besoin de repères méthodologiques permettant d'améliorer le paramétrage des modèles de distribution d'espèces (Species Distribution Models, SDM), et c'est donc à ce besoin que nous avons cherché à répondre dans ce chapitre. Les SDM, ou modèles de niche, sont des modèles corrélatifs qui établissent des liens entre des données de présence (et parfois d'absence) d'espèces et des variables environnementales (Guisan et al. 2000). La Figure 12 représente les étapes et les hypothèses de travail des SDM.

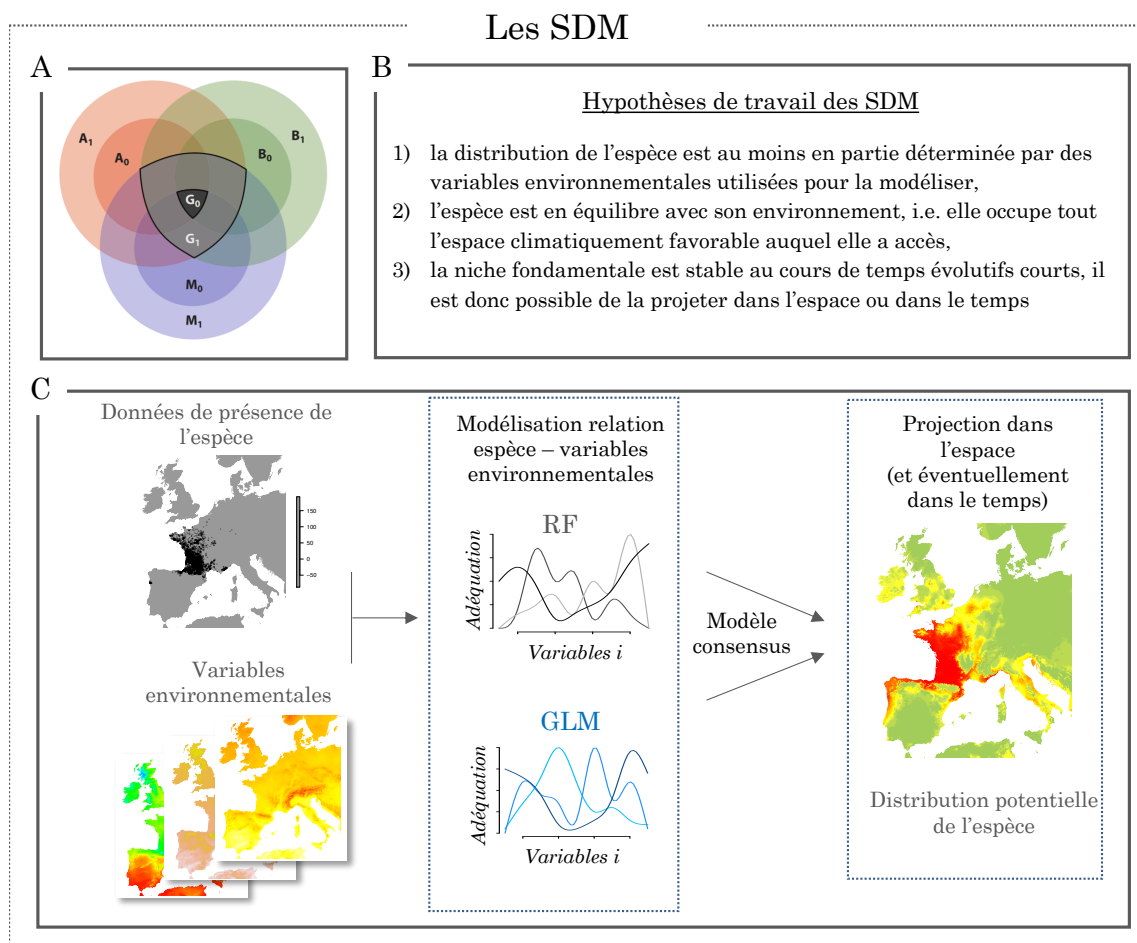


Figure 12 : **(A) Représentation des concepts de niche écologique d'une espèce** (encadré (A) de la figure modifiée d'après (Bebber 2015)). A_1 représente la niche fondamentale, c'est-à-dire l'ensemble des conditions abiotiques favorables au maintien de la population dans le temps. A_0 représente la niche potentielle, c'est-à-dire l'intersection entre la niche fondamentale et les conditions existant dans le monde réel. B_0 représente l'aire dans laquelle les interactions biotiques sont favorables au maintien de l'espèce, et B_1 l'évolution possible de cette aire si l'espèce établit de nouvelles relations biotiques (ex : arrivée d'hôtes, évolution...). M_0 représente l'aire que l'espèce est capable d'atteindre par dispersion, et M_1 l'aire atteignable si les conditions changent (changement climatique, corridors

anthropiques de dispersion, ...). Enfin, G_0 correspond donc à l'aire favorable, disponible et atteignable, c'est la niche réalisée en un endroit donné (et G_1 est l'augmentation possible de la niche réalisée si par exemple les conditions abiotiques disponibles changent, l'espèce évolue, ou sa dispersion est facilitée). **(B) Hypothèses de travail des SDM**, ces trois points sont des hypothèses de travail qui peuvent être plus ou moins validées selon les situations, nécessitant alors des ajustements de la part du modélisateur pour s'y adapter (Araújo and Peterson 2012). **(C) Étapes de construction d'un modèle de distribution potentielle (SDM)**. RF (Forêt aléatoire) et GLM (Modèle linéaire généralisé) représentent deux des multiples algorithmes utilisables pour modéliser la relation espèce – environnement. Le modèle consensus est construit à partir des algorithmes sélectionnés, et est une représentation modélisée de la niche réalisée de l'espèce qui peut ensuite être projeté géographiquement (ou temporellement) afin de visualiser la zone qui est (ou qui sera) climatiquement favorable à l'espèce (Dormann 2007; Elith and Leathwick 2009).

Un SDM peut être construit en se basant sur différents types d'algorithmes (régression, classification, apprentissage automatique...), qui peuvent fournir chacun des estimations différentes des relations espèce-environnement, tout en ayant des performances comparables (Pearson et al. 2006; Guo et al. 2015). Le choix de l'algorithme représente la première source d'incertitude des SDM (Buisson et al. 2010). Il est donc conseillé d'en utiliser plusieurs, puis de sélectionner les plus performants et les plus adaptés à la question ou aux données, et de moyenniser leurs prédictions afin d'obtenir une prédiction consensus, compromis entre plusieurs modèles dont les probabilités d'être correctes sont du même ordre (Araújo et al. 2005b). Pour mesurer la performance de chacun de ces algorithmes, on utilise un jeu de données indépendant de celui ayant servi à calibrer le modèle, qui permet de comptabiliser la proportion de présences réelles effectivement prédites comme présences et la proportion d'absences réelles (ou pseudo-absences) effectivement prédites comme absences par le modèle. Si l'on ne possède pas de jeux de données indépendants de celui utilisé pour calibrer le modèle, il est possible de procéder comme suit : scinder aléatoirement le jeu de données en deux parties, calibrer le modèle avec 70% des données, l'évaluer avec les 30% restants, et répéter cette procédure plusieurs fois. Ces évaluations (appelées *k-fold cross-validations*) peuvent aider à orienter les choix méthodologiques pendant l'élaboration du modèle, en renseignant le modélisateur sur l'impact de différentes décisions méthodologiques sur la performance du modèle. Ces décisions peuvent concerner le choix des algorithmes (Heikkinen et al. 2012; Mainali et al. 2015), le mode de sélection des pseudo-absences (Barbet-Massin et al. 2012), ou encore le choix important (et non sans conséquences sur les prédictions) des variables environnementales ou de leur résolution (Austin and Van Niel 2011; Braunisch et al. 2013; Fourcade et al. 2017). En fin de chapitre 1, nous avons effectivement identifié que l'étape de sélection des variables des SDM que nous avons proposé pouvait bénéficier de quelques

améliorations. Il nous a donc semblé intéressant de consacrer ce chapitre à l'optimisation des choix relatifs aux variables environnementales, dans le cadre des SDM.

Pour ce faire, nous avons sélectionné une espèce envahissante pour laquelle nous avons à disposition un jeu de données de points de présence de qualité : il s'agit du frelon asiatique (*Vespa velutina nigrithorax*). Le frelon asiatique est une espèce envahissante, arrivée en 2004 de Chine (Arca et al. 2015), vraisemblablement par transport de poteries, qui depuis a colonisé la grande majorité de la France et s'étend en Espagne, Portugal, Italie, Allemagne, Grande Bretagne et Belgique (López et al. 2011; Grosso-Silva and Maia 2012; Witt 2015; Bertolino et al. 2016; Keeling et al. 2017). Les adultes de la colonie se nourrissent de nectar et de pollen, mais ils chassent des insectes pour nourrir les larves, et parmi ces insectes, on retrouve l'abeille domestique (*Apis mellifera*) (Monceau et al. 2014). Le frelon asiatique est capable de voler de façon stationnaire devant la ruche, et de prélever des centaines de butineuses en une journée, qu'il attrape lorsqu'elles prennent leur envol, reviennent à la ruche ou sont posées sur la planche de vol ou sur le sol (Fig. 13) (Monceau et al. 2013).



Figure 13 : Le frelon asiatique en vol stationnaire devant la ruche (gauche) et en train de rapporter une abeille domestique butineuse pour nourrir les larves de son nid (droite).

L'objectif de ce chapitre est double. Tout d'abord, il était important pour nous de mieux connaître la distribution potentielle du frelon asiatique, compte tenu du risque qu'il représente pour les apiculteurs. Bien que des modèles de niche existent déjà pour cette espèce (Villemant et al. 2011; Barbet-Massin et al. 2013), aucun d'eux n'a mis en place une étape de sélection des variables climatiques les plus performantes pour prédire la distribution de cette espèce en particulier, et le seul d'entre eux prenant en compte l'habitat en plus de climat ne couvre que l'Espagne (Bessa et al. 2016). Notre deuxième objectif était de répondre au besoin méthodologique mentionné ci-dessus et d'apporter des outils généraux et transférables à toute autre étude permettant d'améliorer la sélection et la combinaison de différents types de variables environnementales (Sirami et al. 2016).

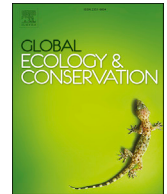
Les interrogations qui ont retenu notre attention sont : quelles variables choisir ? A quelle résolution sont-elles les plus performantes pour prédire la distribution de l'espèce ? Comment les combiner si leurs échelles spatiales sont différentes ? Comment les pondérer si l'une d'elle conditionne plus la distribution de l'espèce que les autres ? Pour répondre à ces questions, nous avons choisi deux groupes de variables : des variables climatiques continues et des variables catégorielles d'utilisation du sol, chacun de ces groupes étant pertinent pour expliquer la distribution des espèces à des échelles spatiales différentes. Ensuite, nous avons développé un cadre méthodologique permettant de les combiner pour prédire la distribution potentielle du frelon asiatique en Europe. La problématique de thèse étant de chercher à identifier l'apport des modèles pour prédire, et éventuellement apporter des clefs pour mieux gérer les invasions biologiques, ce chapitre va chercher à apporter un élément de réponse en explorant comment améliorer les prédictions d'aire de distribution des espèces envahissantes, pour ensuite cibler les mesures de gestion éventuelles. Ce travail a fait l'objet d'une publication intitulée « *Predicting species distribution combining multi-scale drivers* », par Fournier A., Barbet-Massin M., Rome Q., Courchamp F. et parue dans *Global Ecology and Conservation*.



ELSEVIER

Contents lists available at ScienceDirect

Global Ecology and Conservation

journal homepage: <http://www.elsevier.com/locate/gecco>

Original Research Article

Predicting species distribution combining multi-scale drivers

Alice Fournier^{a,*}, Morgane Barbet-Massin^a, Quentin Rome^b,
Franck Courchamp^a^a Ecologie, Systématique et Evolution, Univ. Paris-Sud, CNRS, AgroParisTech, Université Paris-Saclay, Paris, 91400 Orsay, France^b UMS 2006 Patrimoine Naturel – AFB, CNRS, MNHN – Muséum national d'Histoire naturelle, CP50, 57 Rue Cuvier, 75235, Paris Cedex 05, France

ARTICLE INFO

Article history:

Received 28 September 2017

Received in revised form 9 November 2017

Accepted 10 November 2017

Keywords:

Climatic variables

Spatial scale

Environmental filtering

Habitat

SDM

Yellow-legged hornet

ABSTRACT

Species Distribution Models (SDMs) are often used to predict the potential range of invasive species. Unfortunately, most studies do not evaluate variables relevance before selecting them to fit their models. Moreover, multiple variables such as climate and land use may drive species distribution at different spatial scales but most studies either use a single type of drivers, or combine multiple types without respecting their operating scale. We propose a three steps framework to overcome this limitation. First, use SDMs to select the most relevant climatic variables to predict a given species distribution, at continental scale. Then, characterize the species-habitat relationships, at a local scale, to produce species and area specific habitat filters. Finally, combine both information, each obtained at a relevant scale, to refine climatic predictions according to habitat suitability. We illustrate this framework with 14,794 Asian hornet (*Vespa velutina nigrithorax*) records. We show that integrating multiple drivers, while still respecting their scale of effect, produced a potential range 55.9% smaller than that predicted using the climatic model alone, suggesting a systematic overestimation in many published predictions. This general framework illustrated by a well-documented invasive species is applicable to other taxa and scenarios of future climate and land-cover changes.

© 2017 The Authors. Published by Elsevier B.V. This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

1. Introduction

Species distribution models (SDMs) are regularly used to generate predictions of species presence; they rely on correlations between environmental variables and geo-localized species records to understand the environmental variables that drive species presences (Blach-Overgaard et al., 2010) and delineate potential species distributions (Araújo and Guisan, 2006; Araújo and Peterson, 2012). An extensive number of environmental datasets are available nowadays for fitting SDMs; but only a limited number of them should be included when running SDMs. Indeed, although increasing the number of predictors increases the chance of having ecologically relevant ones, it also inflates the risk of overfitting the model (Merow et al., 2014) and of collinearity issues between variables (Dormann et al., 2013a). Restricting the number of variables and choosing only the most appropriate ones for a species is thus crucial to maximize the performance of SDMs and the accuracy of the predictions (Araújo and Guisan, 2006; Araújo and Peterson, 2012; Barbet-Massin and Jetz, 2014; Braunisch et al., 2013). Ideally, this choice should rely on expert knowledge concerning the ecological requirements of the species, but such knowledge is

* Corresponding author.

E-mail address: alice.fournier@u-psud.fr (A. Fournier).

hardly ever available. Predictor selection thus remains a key challenge when running SDMs (Araújo and Guisan, 2006), and despite its proven and important effect on the predictions, has received too little attention (Austin and Van Niel, 2011; Syphard and Franklin, 2009; Tulloch et al., 2016).

Another challenge of SDMs, linked to the selection of the most appropriate variables, is to combine multiple variables that may drive species distribution at different spatial scales. Niche modelling has always lacked unifying theories and methods to bring together multi-scale drivers, which reduces their accuracy and their appropriateness for conservation planning. Notably, studies integrating climatic and land use variables at different scales remain extremely rare, despite evidences of their necessity (Sirami et al., 2016). Most biodiversity scenarios focus on climatic models and fail to integrate other environmental filters, which also have significant impacts on species distributions (Sirami et al., 2016; Titeux et al., 2016), or mix all predictors at the same resolution (Bucklin et al., 2014; Gallardo et al., 2015). These filters may be related to climate, topography, primary production or land use (Milbau et al., 2009). Furthermore, many studies have now come to the agreement that species–environment relationships are strongly scale dependent; species presence results from an interplay between climate, which governs their distributions at continental scales (Blach-Overgaard et al., 2010), and for instance habitat, which drives species' occupancy at finer spatial resolution (Luoto et al., 2007; Monceau and Thiéry, 2017; Virkkala et al., 2005). Each of these drivers, acting as a filter that shapes the species distribution as a special spatial scale, must thus be identified and included in the model at the appropriate resolution (Cabra-Rivas et al., 2015; Luoto et al., 2007; Milbau et al., 2009; Pearson et al., 2004, 2003). Very few studies have provided theoretical bases to bring together climate and habitats predictors in a hierarchical manner (Kelly et al., 2014; Milbau et al., 2009; Pearson et al., 2003; Sirami et al., 2016). They represent valuable theoretical starting points, but methods carefully selecting the regional habitat filters to be considered and put this theory into practice are needed to improve the accuracy of climate-driven models (Thuiller et al., 2004; Zhu et al., 2017). Therefore, a key challenge now is to develop a practical method to integrate multi-scale predictors and capture more accurately their environmental niche (Virkkala et al., 2005).

We present here a framework to select the most relevant climatic variables, at a global scale, build species-specific habitat suitability filters, at a local scale, and combine both information to produce refined suitability maps. We illustrate this framework with the case of the invasive Asian hornet, *Vespa velutina nigrithorax*. The crucial step of variable selection has never been addressed to predict this species potential range, and previous predictions have been obtained with climatic variables only. The Asian hornet arrived accidentally in France from China in 2004 (Arca et al., 2015), and since then has invaded almost the whole of France and other European countries (Spain, Portugal, Italy, Belgium Germany and UK). Due to its predatory behavior on insects, and particularly honey bees (Monceau et al., 2014), there are great concerns about its potential impacts on the native biodiversity (Choi et al., 2012), on the beekeeping industry and on pollination services overall (Monceau et al., 2014). It is necessary to develop tools to better predict its future invasion range and help stop its spread and reduce its impacts efficiently. The method is generalizable to any other taxa, and can be used to combine as many environmental layers as needed, as it provides tools to deal with both continuous and categorical layers.

2. Materials & methods

2.1. Distributional data

We used the GPS records from the INPN biodiversity database (<http://inpn.mnhn.fr>), maintained by the French National Natural History Museum, and based on a participative science program (<http://frelonasiatique.mnhn.fr>), as in Barbet-Massin et al. (2013). The database totaled to 14,794 records of Asian hornet colonies, from the invaded range (France, Italy, Germany, Spain & Portugal, Belgium), spanning from 2004 to 2016. We did not include presence data from the native range for two reasons. Firstly, this invasion results from a single introduction event (Arca et al., 2015), of one female only, that gave rise to the whole European population of Asian hornets. A single organism cannot encompass the whole population genetic and phenotypic diversities. Furthermore, altered species–climate relationships during invasion are recurrent for insects, due to their ability to respond quickly to novel environments (Hill et al., 2017). The niche conservatism assumption is highly unlikely to be met and the niche overlap between native and invasive ranges expected to be poor (Early and Sax, 2014; Medley, 2010). In this context, a conservative framework is favored, which consists in using only invasive occurrences to build the model. A recent study on the Asian hornet showed that the predictive accuracy of the SDM was significantly better when models were calibrated with invasive data only, excluding native data (Barbet-Massin et al., unpublished results). Secondly, there were only 68 occurrences available from its native range, some of which of uncertain and unequal quality compared to the invasive range data. For these reasons, we preferred to rely on invasion occurrences only.

2.2. Environmental data

We used a set of 19 climatic variables (averaged from 1950 to 2000) available from the worldclim database (<http://www.worldclim.org/>) at 2.5 arc min (~4 km) resolution (Hijmans et al., 2005). These variables represent a combination of means, extremes, variability and seasonality of temperature and precipitation data that are known to influence species distribution (Root et al., 2003).

We used the CORINE (Coordination of Information on the Environment) Land Cover 2006 dataset to study the suitability of each habitat for the hornet (The European Environment Agency (EEA), 2010). This dataset is characterized by its high-spatial

(100 m resolution) and thematic resolution. It is composed of 44 different land cover classes (hereafter habitat), each belonging to one of the four following broad categories: artificial surfaces (urban, roads, industrial units, etc.), agricultural areas (non-irrigated arable land, pastures, fruit trees, etc.), natural areas (coniferous forest, bare rocks, etc.) and wetlands and marine areas (estuaries, salines, etc.). We considered that both of these datasets (Worldclim between 1950 & 2000, and CORINE 2006 dataset) are representative of current climatic and land use conditions.

2.3. Species distribution modelling

Ranking of climatic variable. The first step of our framework was to select the most relevant climatic variables to predict the hornet's distribution (Fig. 1-A). To avoid running models using correlated variables, we separated the 19 variables into two uncorrelated groups; the temperature variables group and the precipitation one. Any variable from one of them is uncorrelated to any variable from the other. We then run a series of models, testing all possible combinations of two variables, with one variable from the temperature and the other from the precipitation group. This totaled to 88 possible combinations (eleven temperature variables times eight precipitation variables). For each model, we used seven different SDM algorithms within the 'biomod2' package (Thuiller et al., 2014), using the R platform (R Development Core Team, 2013): Generalized Linear Model (GLM), Flexible Discriminant Analysis (FDA), Artificial Neural Network (ANN), Random Forest (RF), Generalized Boosting Model (GBM), Classification tree analysis (CTA) and Multiple Adaptive Regression Splines (MARS) (Fig. S7 for the models parameters and pseudo absences selection procedure). These seven algorithms were used to build an ensemble model, to account for the variability between the seven SDMs and provide the central tendency (Araújo and New, 2007). The ensemble model, or final consensus distribution, was the weighted mean, proportional to the accuracy evaluation, of the seven modelling techniques.

Two metrics were used to evaluate the accuracy of each SDM; the True Skill Statistics (TSS) (Allouche et al., 2006) and the Area Under the receiver operating characteristic Curve (AUC) (Fielding and Bell, 1997). AUC has been criticized (Lobo et al., 2008) because of its dependence on the prevalence and the spatial extent, but it was used here to compare models with a constant prevalence and geographical extent (only the sets of predictors varied). The TSS accounts for both sensitivity (i.e., correctly predicted presences/[correctly predicted presences + predicted absences]) and specificity (i.e., correctly predicted absences/[correctly predicted absences + predicted presences]) of the model. To calculate TSS and AUC, we used a random subset of 70% of the data to calibrate the model and the remaining 30% to evaluate it. We chose the threshold that maximizes the TSS for its calculation. The data splitting approach was repeated five times. We ranked the climatic variables according to the mean TSS and AUC measures of all ensemble models run with each variable.

2.4. Projection of potential climatically suitable range

The next step of the framework was to select, among the variables with better predictive accuracy, the ones that were not correlated to avoid collinearity issues and overfitted models (Dormann et al., 2013b). We measured the correlation between our 19 bioclim variables similarly to Bellard et al. (2016) method (S1, A). It is a hierarchical classification method based on a distance metric (Pearson's correlation coefficient) at a threshold of 0.7. This resulted in nine "correlation groups" (S1); nine was thus the maximum number of variables that could be chosen for the final climatic prediction. Based on our ranking of climatic variables (section above), we identified the most relevant variables from each of the nine groups of correlated variables. But because using a small number of variables in SDM reduces the risk of overfitting and collinearity issues, we looked for a tradeoff between fewer variables and a highly accurate prediction. We compared the accuracy and the output of the ensemble models run with either the best 9, 8, 7 or 6 variables (Fig. S3) to see how this modified the predictions. These models were all as accurate (similar TSS and AUC values) and produced similar spatial projections (Pearson's correlation between the maps comprised between 1 and 0.97, Figs. S3–C). There was, however, a slight drop in AUC and TSS when using 6 variables (Figs. S3–B). Therefore, for the final climatic suitability prediction we choose to use only the 7 most powerful and uncorrelated variables (TSS > 0.8) (Fig. S1). This final subset of seven variables enabled us to produce a robust ensemble forecast (TSS = 0.907 and AUC = 0.990), which gave us the climatic suitability for the hornet, in each 2.5 arc min grid cell, under current conditions in Europe. It is noteworthy that the approach presented here is the most complete and robust for variable selection. One could want a different time-quality tradeoff by selecting good variables but not necessarily the best ones. This could be done simply by forming the correlation groups from the start, automatically taking the variables that are not correlated with others, and thus reducing the number of variables combinations to test.

2.5. Identification of suitable habitat

Our next aim was to combine the climatic suitability (obtained above) with the habitat related requirements of the species. To measure the suitability of each of the 44 habitats for the hornet, we compared the observed number of *V. v. nigrithorax* nests in a given habitat to the number expected by chance, if the nests were randomly distributed (Fig. 1-B). We also measured the across-all-habitats suitability of each of the four groups of habitats (artificial surfaces, agricultural areas, forests & natural areas and wetlands & water bodies) following the same method. To obtain the expected number of nests in any given habitat, we did a bootstrap; i.e. repeated 10,000 random samplings of 14,794 points (the same number as hornet's presences) and counted the number of random points sampled in each habitat (Fig. 1-B). Following this method, we built the density plots of

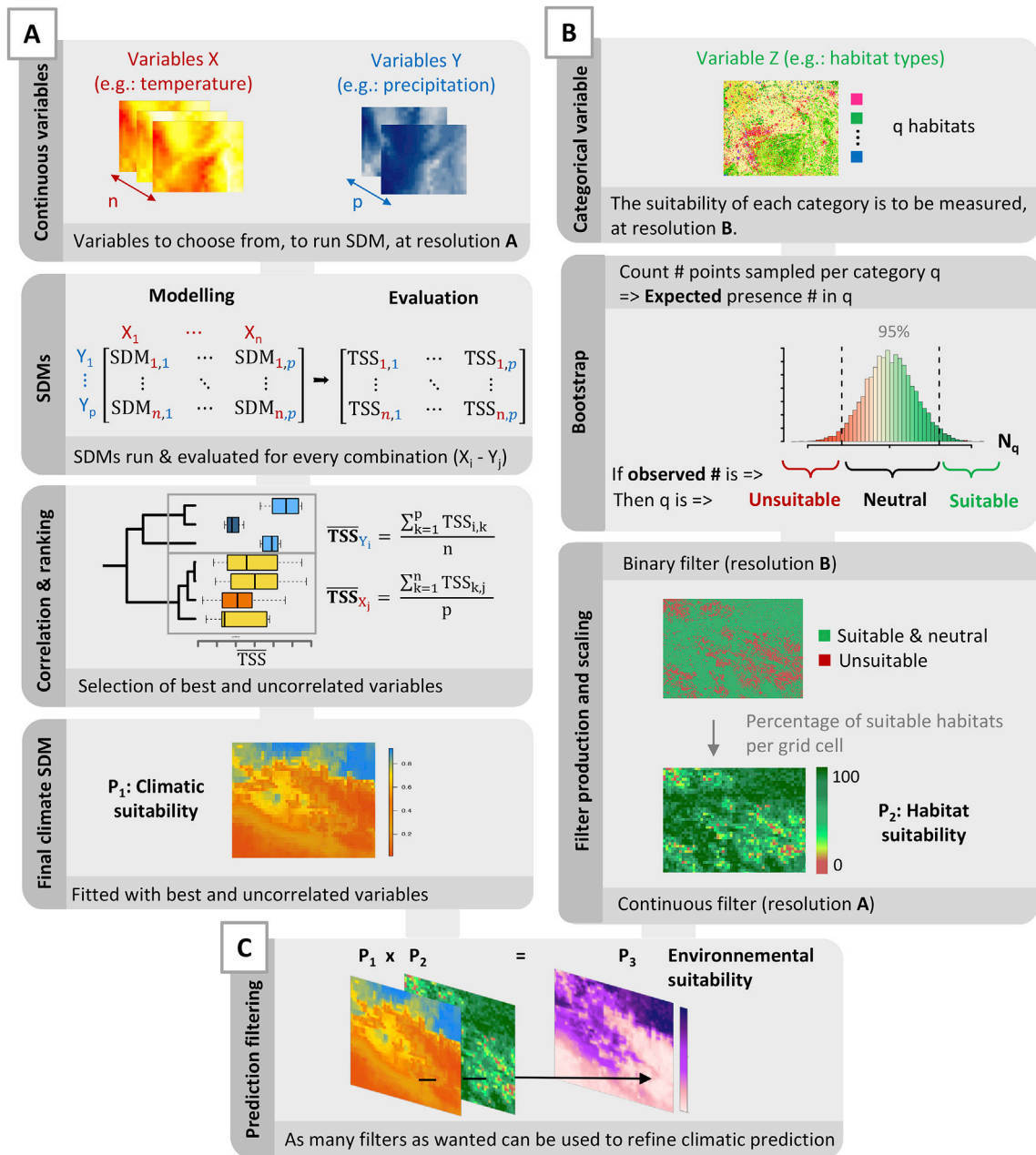


Fig. 1. Computational framework to refine species distribution predictions using multiscale filters. (A) **Continuous variable selection.** Any number of groups of variables can be tested (here; two), where variables from one group are uncorrelated with those in the other groups. We propose to run a SDM with every possible combination of two variables, evaluate the accuracy of the models (TSS), and use each variable TSS to rank them (Fig. S1). Only the best variable from each correlation group is finally retained for the climatic suitability ensemble modelling. (B) **Filter construction from categorical variables.** A bootstrap gives us the number of presences expected by chance in each category (Fig. 2 and Fig. S4), to which we compare the observed presences, to estimate each category suitability for the species. We produce binary filters, at the resolution that is the most relevant for this variable, and then upscale them to match the coarser climatic variables resolution. (C) **Filters combination.** As many filters can be multiplied, each of them representing independent probabilities, to refine initial climatic predictions (Fig. 3).

expected number of presence in each of the 44 habitats (Fig. 2 & Fig. S4). The habitat analysis concerned only the habitats present in the climatically suitable part of Europe (climatic suitability > 0.5, i.e. area in which the probability to find a hornet is greater than random). This geographical restriction relied on the assumption that climate and habitat drivers interact in a hierarchical manner; climate drives the species presence at a broad scale, and then, within the climatically suitable area, the habitat drives the species settlement locally (Milbau et al., 2009).

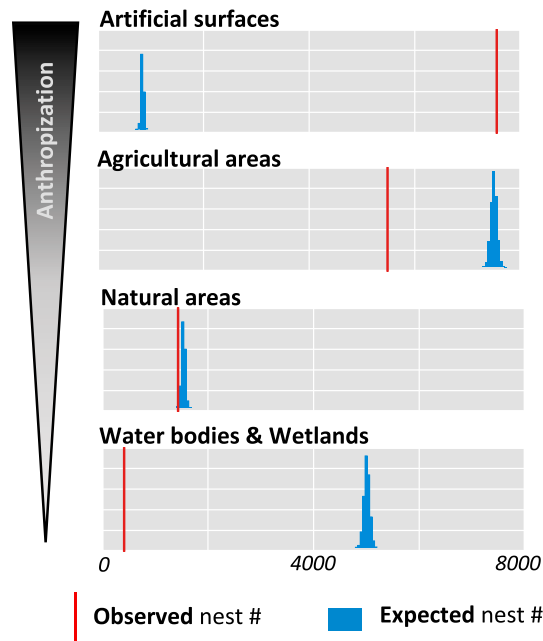


Fig. 2. Identification of habitat-type suitability for the hornet. Histograms showing, in each habitat-type, the number of nests expected if the hornet was randomly distributed (blue bars) and the observed number of nests (red vertical line). Random samplings were repeated 10,000 times, with the same number as hornet's nests ($n = 14,791$) drawn each time. Similar figures depicting the density plots for each of the 44 habitat are available in Fig. S4. Habitat-types where the hornet's number of nests is in the upper (resp. lower) 2.5% of the random distribution, are suitable (resp. unsuitable). Artificial surfaces are highly suitable for the hornet and probably play a major role in shaping its distribution. (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

For each of these density plots, we analyzed in which quantile of the expected distribution the actual number of hornet presences occurred. If the hornet's number of presences was in the upper (resp. lower) 2.5% of the distribution, we classified this habitat as suitable (resp. unsuitable). When the observed number of nest was comprised between 2.5 and 95.5% of the distribution, it was not significantly different from the random distribution, and thus qualified as neutral for the species. This method is illustrated in Fig. 1-B.

Second, to control that our sampling was not biased towards human-dense areas (where observations may be more likely), we performed the same analysis in an area where the hornet's nests were exhaustively searched for (i.e., where we had true absences) (Fig. S5). This study area, in the North of Chizé, is a research facility managed by the CEBC research unit (*Zone Atelier Plaine et Val de Sèvre, Centre d'Études Biologiques de Chizé*, 46°15'N, 0°30'W). This 45,000 ha, area gave us complementary information on some of the land use type where hornets were present and absent. It enabled us to strengthen our conclusions regarding habitats suitability and avoid a possible observer bias.

2.6. Combining climate and habitat

The final step of the framework was the combination of the climatic and habitat suitabilities into a unique and refined prediction of environmental suitability (Fig. 1-C). We constructed a habitat filter, as the percentage of suitable and neutral habitats per grid cell, at the same resolution as the climatic suitability map. This filter corresponds to the probability to find a suitable habitat in each grid cell. We included the neutral habitats when building the filter, in order to make our prediction as conservative as possible. The climatic suitability and the percentage of suitable habitats per grid cell are two independent events, so we multiplied these two probabilities, which gave us the environmental suitability, i.e. the probability of presenting both a suitable climate and habitat. This multi-filter combination can be done with as many filters as required, according to the species, to increase the accuracy of the prediction.

3. Results

3.1. Climatic variables selection

The TSS of all models were comprised between 0.735 and 0.859, and AUC between 0.932 and 0.978 (Fig. S2). The rankings obtained either with the TSS and the AUC were similar (Figs. S2–A). Variables related to temperature or precipitation performed similarly; the mean TSS of all temperature variables (0.805, ± 0.029) and the mean TSS of all precipitation variables

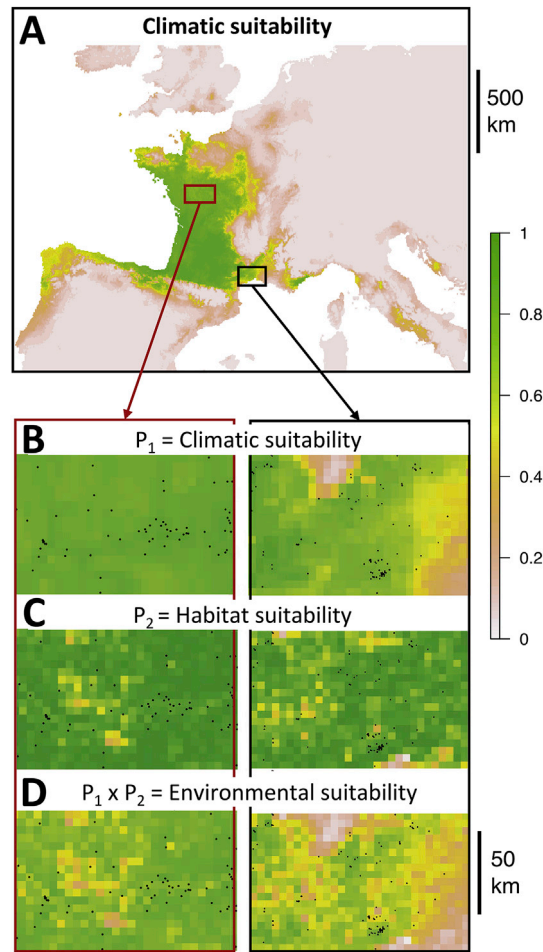


Fig. 3. Two-filters approach applied to *V. velutina* to refine its environmental suitability prediction. (A) Predicted current climate suitability for *V. velutina* in Western Europe (ensemble consensus across eight SDM algorithms), (B) climatic suitability zooms in, located in the middle and on the edge of the distribution, (C) corresponding habitat suitability (percentage of suitable habitat per grid cell). The multiplication P_1 and P_2 is the probability of both of them occurring in each grid cell, called here environmental suitability (D). Black dots represent hornet nests.

(0.803, ± 0.030) were not significantly different (ANOVA; $F_{1, 175} = 0.067$, $P = 0.796$). Using temperature or precipitation variables is equally relevant to predict the Asian hornet's distribution.

Variable performances among the precipitation group were not significantly different from one another (ANOVA; $F_{7, 80} = 0.793$, $P = 0.595$); all precipitation variables seemed to perform similarly in predicting the hornet's distribution. Precipitation variables formed three groups of correlation (Fig. S1). Choosing any three precipitation variables, one from each correlation group, would provide similarly accurate hornet's distributions, while reducing collinearity problems.

On the contrary, variables performances among the temperature group were significantly different (ANOVA; $F_{11, 77} = 38.6$, $P < 0.001$); the choice of the temperature variable used in the model has an impact on the accuracy of the distribution. Bio1 (annual mean temperature) performed significantly better than all other predictors in the temperature group (post hoc Tukey test, $P < 0.005$). Bio1 was highly correlated with bio 6, 9 and 11 (temperature maximum of warmest month, mean temperature of driest quarter and mean temperature of coldest quarter); although these three other variables provided accurate predictions, they could not be used jointly with bio1 in a SDM. So bio1 was retained as a relevant variable to predict the hornet's distribution, and bio6, 9 and 11 were left out. The final set of relevant and uncorrelated variables retained were bio1,3,4,10,12,15 and 17 (Fig S1 and S2-B).

The most climatically suitable areas (suitability values > 0.7) were mainly located in France and in the western part of Southern Europe: Spain, Italy and Portugal (Fig. 3-A). These climatically highly suitable areas represented 28.96% of France.

3.2. Habitat suitability

Our analysis of the four habitat groups showed that the artificial surfaces (group with highest level of anthropization) were significantly more attractive than the agricultural areas, forest and natural areas and wetlands, which did not, overall, enable the settling and persistence of hornets' nests (Fig. 2).

When looking at each habitat separately, we found that 22 (out of 44) habitats are suitable for the hornet, i.e. there are significantly more hornets within these habitats than if the nests were randomly distributed (Table 1, Table 2 and Fig. S3). 68% of these suitable habitats belong to the most anthropized categories of habitats, according to CORINE classification (i.e. artificial surfaces and agricultural areas). Only two habitats were neutral (mineral extraction sites and construction sites), that is, the number of nest was not significantly different from the one expected by chance. Finally, 14 habitats appeared as unsuitable by the hornet (Table 2), and only two of them were anthropized. There remained six extremely rare habitats (ex: Coastal lagoons, burnt areas, glaciers ...) for which we had no suitability information (no nest in them and none of the 10,000 bootstraps sampled points fell in them). Overall, the suitable habitats for the hornet represent 72.60% of Western Europe.

Not all habitats were present in the exhaustively studied zone of Chizé (Table S1). But those present enabled us to confirm the result obtained Europe wide (same habitats found as suitable or unsuitable), and also reject any observer structural bias in favor of areas with dense human population (S5 and Table S1).

3.3. Combining climatic and habitat suitabilities

Areas with a high (>0.7) environmental suitability (combining climate and habitat) were located mainly in France (except in the mountainous areas) and in the North of Italy, Spain and Portugal (Fig. S6). They represented 16.20% of the French territory. Therefore, this refining led to a reduction of the predicted highly suitable area (>0.7) by 55.9%. The areas the most concerned by this filtering were the pine forest in the south west of France and the Cantabria region of Spain.

4. Discussion

In this study, we suggest and illustrate a framework to select and combine continuous (e.g.: climatic) and categorical (e.g.: habitat) variables, while respecting their scale of effect. This approach enabled us to select the seven most relevant climatic variables to predict our species distribution, and identify 22 suitable habitats for this species. These habitats represent 72.6% of Europe. We refined the climatic suitability map, using the habitat filter we constructed, which reduced the predicted suitable area of the species by 55.9%.

4.1. Climatic drivers of the hornet

The choice of variables has an important impact on the predictions obtained when using SDM (Araújo and Peterson, 2012; Austin and Van Niel, 2011; Braunsch et al., 2013). However, our study is the first to compare the accuracy of the predictions obtained with different sets of climatic variables, while controlling for collinearity between them, to assess their relative importance for the Asian hornet. Most studies simply rely on commonly used sets of variables in the literature, without examination of their power in predicting their species distribution (Bessa et al., 2016; Medley, 2010; Villemant et al., 2011) and therefore risk major overestimation of predictions. Our framework is thus highly valuable and applicable to any studies relying on SDMs. The reliability of our ranking is further reinforced by the fact that it was similar for both accuracy measures (TSS and AUC, Figs. S2–A) and across all modelling techniques used (Figs. S2–C). One must be careful when interpreting the variables in terms of ecological meaning though; a powerful variable may be a proxy for another relevant variable, not included in the model. Yet, this method enabled us to select the climatic predictors that produce the most accurate predictions, and which are likely to influence key phases of the life cycle of *V. v. nigrithorax*. Further tests could be done to assess how well the climatic variables performances can be extrapolated spatially (in other continents) and temporally (in the future).

It is noteworthy that this species being invasive, it may not be at equilibrium with its environment, which may result in an underestimated potential range (Gallien et al., 2012). Yet, it does not alter the climatic variables selection process. Our method, that refines climatic prediction according to habitat suitability, is thus especially valuable in the context of biological invasions. It enables the improvement of SDMs, which already provide conservative predictions of invasive species distribution, and allows for more effective monitoring programs for these invasions. There are no such issues when modelling non-invasive species distribution, which are considered at equilibrium with their environment, but our method remains nonetheless valuable to improve these predictions.

4.2. Habitat drivers for the hornet

Our framework also includes a method to construct habitat suitability filters for the studies species. Applying this to the Asian hornet, we demonstrated the high suitability of anthropized environments for this species. This result is in accordance with previous works, showing a positive correlation between the degree of urbanization and the abundance of *V. v. nigrithorax* (Choi et al., 2012). But previous studies either failed to study the hornet-habitat relationship at a local scale or did not consider

Table 1

Ranking of the 21 suitable habitats for *Vespa velutina nigrithorax*. The ranking is based on the ratio between the observed number of nests and the number expected by chance (obtained by random sampling). The higher the ratio, the more suitable the habitat. The Level of anthropization corresponds to first level of classification of the Corine Land Cover database categories. The higher the level, the most anthropized the habitat (and the darker the shade); (1) Water bodies; (2) Forests and natural areas, (3) Agricultural areas and (4) Artificial surfaces. Most of the suitable habitats are from the categories 3 and 4; human mediated habitats seem crucial to shape the distribution of the Asian hornet.

Land cover type	Observed		Expected		Observed Expected	Level of anthropization
	Count	% ^a	Count ^b	% ^c		
Continuous urban fabric	391	2,64	1	0,01	391	4
Vineyards	150	1,01	0	0,00	150	3
Green urban areas	55	0,37	0	0,00	55	4
Annual & permanent crops	36	0,24	0	0,00	36	3
Water courses	105	0,71	3	0,02	31	1
Fruit trees and berry plantations	80	0,54	3	0,02	25	3
Discontinuous urban fabric	6841	46,24	448	3,03	15	4
Natural grasslands	47	0,32	5	0,03	10	2
Sclerophyllous vegetation	8	0,05	0	0,00	8	2
Permanently irrigated land	7	0,05	0	0,00	7	3
Port areas	7	0,05	1	0,01	5	4
Industrial or commercial units	355	2,40	73	0,49	5	4
Road and rail networks	23	0,16	6	0,04	4	4
Sport and leisure facilities	129	0,87	34	0,23	4	4
Burnt areas	3	0,02	0	0,00	3	2
Airports	10	0,07	3	0,02	3	4
Agriculture, with significant areas of natural vegetation	497	3,36	245	1,66	2	3
Olive groves	2	0,01	0	0,00	2	3
Complex cultivation patterns	2769	18,72	1415	9,56	2	3
Transitional woodland-shrub	124	0,84	75	0,51	2	2
Mixed forest	189	1,28	162	1,09	1	2
Broad-leaved forest	758	5,12	675	4,56	1	2

^a Percentage of all recorded presences found in this habitat.

^b Mean count averaged over the 10000 random samplings.

^c Percentage of all randomly drawn points found in this habitat.

a sufficiently high thematic resolution to make it applicable for management planning, or did not have access to enough occurrences to identify general hornets-habitat patterns (Bessa et al., 2016; Choi et al., 2012; Monceau and Thiéry, 2017).

The suitability of urban areas can be explained by the fact that buildings provide shelter for primary nest establishment (Franklin et al., 2017), and that the hornet is an opportunistic forager attracted by food scraps (bins, market places with seafood ...) available in urban areas (Monceau and Thiéry, 2017). Previous studies pointed out to the fact that honeybees represent at least a third of *V. velutina* diet (Monceau et al., 2014). One hypothesis could be that the recent phenomenon of placing high densities of beehives in cities increases the suitability of this habitat for the hornet, by providing it with abundant

Table 2

Ranking of the 16 land cover types unsuitable by *Vespa velutina nigrithorax*. The ranking is based on the ratio between the observed number of nests and the number expected by chance (obtained by random sampling). The higher the ratio, the more suitable the habitat. The Level of anthropization corresponds to first level of classification of the Corine Land Cover database categories. The higher the level, the most anthropized the habitat (and the darker the shade): (1) Water bodies; (2) Forests and natural areas, (3) Agricultural areas and (4) Artificial surfaces. Only two of the unsuitable habitats belong to the artificial surfaces habitat groups; the others are either agricultural or natural habitats.

Land cover type	Observed		Expected		Observed Expected	Level of anthropization
	Count	% ^a	Count ^b	% ^c		
Construction sites	5	0,03	2	0,02	2,5	4
Mineral extraction sites	20	0,14	20	0,14	1	4
Pastures	1115	7,54	1610	10,88	0,7	3
Moors and heathland	16	0,11	31	0,21	0,5	2
Inland marshes	6	0,04	12	0,08	0,5	1
Water bodies	11	0,07	28	0,19	0,4	1
Coniferous forest	84	0,57	387	2,62	0,2	2
Non-irrigated arable land	947	6,40	4505	30,45	0,2	3
Estuaries	2	0,01	12	0,08	0,2	1
Intertidal flats	2	0,01	5024	33,96	0	1
Beaches, dunes, sands	0	0,00	4	0,03	0	2
Salt marshes	0	0,00	9	0,06	0	1

^a Percentage of all recorded presences found in this habitat.

^b Mean count averaged over the 10000 random samplings.

^c Percentage of all randomly drawn points found in this habitat.

food sources. Our result is in accordance with [Cabra-Rivas et al. \(2015\)](#) and [Monceau and Thiéry \(2017\)](#) work, which highlight the relevance of including human mediated disturbances when modelling invasive species distribution.

Agricultural areas were also mostly suitable for *V. v. nigrithorax*: especially complex and heterogeneous cultivation patterns and fruit crops. These types of agricultural areas are mainly composed of small-sized fields associated with agroforestry units (suitable nesting support and wood fibers for nest construction), and the types of crops grown on them - vineyards, fruits and berry plantations - represent valuable food sources for the colony. Indeed, sugar and nectar are essential carbohydrates sources for the founder queens, the workers and the males ([Richter, 2000](#)). Furthermore, these habitats have been proven to host the great diversity and abundance of wild pollinators ([Deguines et al., 2012](#)), which also represent significant food sources for the larvae. This result goes along with [Franklin et al. \(2017\)](#) observation that >75% of primary nests are found on man-made structures, and 73% of the secondary nests are located in trees.

A strength of our result is that it is unlikely to be affected by observation biases. Indeed, we used data from two complementary sampling protocols: a large-scale, citizen-based database and a local exhaustive search for nests in Chizé. Data analyses from both sampling methods were concordant and showed the same habitats as suitable for the hornet. This enabled us to conclude that the suitability of anthropized habitats, identified Europe wide, was unlikely due to a greater detection probability in those areas. Yet, this analysis would benefit from complementary nest search to re-evaluate some habitats suitabilities for the hornet. Altogether, these results provide a valuable management tool; knowing the suitability of each habitat for the Asian hornet will help to efficiently detect nests, at a very local scale, and take action to mitigate this invasion.

4.3. Relevance of the multi-scale framework

Our method enabled us to filter the climatic prediction according to the suitability and availability of habitats present locally; both drivers are complementary and combining these information is crucial to identify areas where special attention is needed. SDMs that do not consider species–habitat relationships may produce unrealistic and overestimated predictions

(Hattab et al., 2014). None of the previous studies on *V. velutina* distribution considered the species-habitat relationships, which is particularly important at the scale at which the species can be monitored; the local scale (Barbet-Massin et al., 2013; Hattab et al., 2014; Villemant et al., 2011). One hypothesis is that its dispersion results from a trade-off between the climate, which operates at continental scale, and the habitat, which operates at local scale by regulating the availability of nesting and foraging resources (Bucklin et al., 2014; Luoto et al., 2007; Sohl, 2014). From this perspective, it is critical to identify each driver at the scale at which it significantly influences the distribution of the species; several kilometers for climate and around a hundred meters for nesting and foraging resources (Milbau et al., 2009; Pearson et al., 2003).

Our framework considerably improves the accuracy of the prediction, which is highly valuable for invasive species management planning, in order to efficiently measure local vulnerabilities, prioritize areas for early detection and control, and limit their impact. The framework we propose here to integrate multi-scales filters goes beyond the simple description of each driver's importance (Roura-Pascual et al., 2011), as it uses and combines them to refine the species distribution prediction. It has a broad range of possible applications; it can be applied anywhere else, under current and future conditions, for other species (invasive or not), to generate accurate maps of potential establishment. It can be used with as many predictors as wanted, continuous or categorical, each relevant at a different resolution, to better suit the focal species. In this paper, we illustrate the framework by upscaling the habitat filter to match the resolution of the climatic prediction (Fig. 1-B). According to the management strategy, one could also do the opposite, and downscale the climatic suitability map, to match that of the habitat filter. All filters, as long as they are built using information at the most relevant scale for the species distribution, can be up- or down-scaled to be combined. For instance, instead of the percentage of favorable habitats per grid cells, one could use other landscape metrics if these are more relevant regarding the biology of the suited species (connectivity of the patches, Shannon's Diversity Index, heterogeneity of the landscape ...). Another application of our method could be to include biotic interactions to refine the predictions; additional filters representing hosts, preys or predators could easily be combined to the existing framework, or Bayesian networks could be coupled to SDMs (Staniczenko et al., 2017). Further analyses could also consider species dispersal and demographic parameters (Keeling et al., 2017; Robinet et al., 2016) to refine the predictions. Finally, combining future climate and land use changes (Rounsevell et al., 2006) datasets would be interesting, in order to evaluate how the interplay between the two drivers will impact the focal species.

5. Conclusion

Following the recommendation of Milbau et al. (2009) to study invasibility at different scales, we propose a framework to identify various drivers, respecting the scale at which they operate, and combine them to produce environmental suitability maps. We used this framework to identify, for the first time, the most relevant climatic variables and the most suitable habitats for the Asian hornet. This gave us a more comprehensive picture of the species environmental requirements in its invasion range, and led to a refining of the predicted highly suitable areas by ~56%. Our method is generalizable to any taxa, any scenarios of global change, and can be used to combine as many environmental layers as needed, by providing tools to deal with both continuous and categorical layers. It takes us a step closer to capturing species full ecological niche, and produce significantly more accurate distribution maps.

Data accessibility

All environmental layers (climate and habitat) are available publicly.

Vespa Velutina presence points are available by filling in the request form available at <https://inpn.mnhn.fr/contact/contacteznous?lg=en> and aggregated data (number of nests by 10 × 10 km grid cells) are freely available.

The output of our model, i.e. the environmental suitability in each grid cell in Europe. It is available at: http://max2.ese.u-psud.fr/epc/conservation/pages/Franck/docs/env_suitability.csv.

Acknowledgments

We are most thankful to all persons and organizations that provided records of hornet nests in France and the SPN (Service du Patrimoine Naturel, MNHN) who supported the process. The records from Chizé proceed from a project funded by the European Community program (797/2004) for French beekeeping coordinated by the French Ministry of Agriculture (convention FranceAgriMer 14-03R). We thank Claire Villemant, Fabrice Requier, Benoît Geslin, Damien Decante for their useful advice and discussions concerning *Vespa Velutina* biology. We are also thankful to Céline Bellard for her essential help and suggestions to improve this work. This work was supported by grants from the ANR (14-CE02-0021-01), the Fondation BNP Paribas (INVACOST), BiodiverSA Eranet (FFII) and the French Ministry of Ecology.

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data related to this article can be found at <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2017.11.002>.

References

- Allouche, O., Tsoar, A., Kadmon, R., 2006. Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *J. Appl. Ecol.* 43, 1223–1232. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01214.x>.
- Araújo, M.B., Guisan, A., 2006. Five (or so) challenges for species distribution modelling. *J. Biogeogr.* 33, 1677–1688. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01584.x>.
- Araújo, M.B., New, M., 2007. Ensemble forecasting of species distributions. *Trends Ecol. Evol.* 22, 42–47. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.09.010>.
- Araújo, M.B., Peterson, A. T., 2012. Uses and misuses of bioclimatic envelope modeling. *Ecology* 93, 1527–1539. <https://doi.org/10.1890/07-1861.1>.
- Arca, M., Mougél, F., Guillemaud, T., Dupas, S., Rome, Q., Perrard, A., Muller, F., Fossoud, A., Capdevielle-Dulac, C., Torres-Leguizamon, M., Chen, X.X., Tan, J.L., Jung, C., Villemant, C., Arnold, G., Silvain, J.F., 2015. Reconstructing the invasion and the demographic history of the yellow-legged hornet, *Vespa velutina*, in Europe. *Biol. Invasions* 17, 2357–2371. <https://doi.org/10.1007/s10530-015-0880-9>.
- Austin, M.P., Van Niel, K.P., 2011. Improving species distribution models for climate change studies: variable selection and scale. *J. Biogeogr.* 38, 1–8. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02416.x>.
- Barbet-Massin, M., Jetz, W., 2014. A 40-year, continent-wide, multispecies assessment of relevant climate predictors for species distribution modelling. *Divers. Distrib.* 20, 1285–1295. <https://doi.org/10.1111/ddi.12229>.
- Barbet-Massin, M., Rome, Q., Muller, F., Perrard, A., Villemant, C., Jiguet, F., 2013. Climate change increases the risk of invasion by the Yellow-legged hornet. *Biol. Conserv.* 157, 4–10. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.09.015>.
- Barbet-Massin, M., Rome, Q., Villemant, C., Courchamp, F., unpublished results. Can species distribution models really predict the expansion of invasive species?. *PLoS One*.
- Bellard, C., Cassey, P., Blackburn, T.M., 2016. Alien species as a driver of recent extinctions. *Biol. Lett.* 12, 20150623 <https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.0623>.
- Bessa, A.S., Carvalho, J., Gomes, A., Santarém, F., 2016. Climate and land-use drivers of invasion: predicting the expansion of *Vespa velutina nigrithorax* into the Iberian Peninsula. *Insect Conserv. Divers.* 9, 27–37. <https://doi.org/10.1111/icad.12140>.
- Blach-Overgaard, A., Svenning, J.C., Dransfield, J., Greve, M., Balslev, H., 2010. Determinants of palm species distributions across Africa: the relative roles of climate, non-climatic environmental factors, and spatial constraints. *Ecography (Cop.)* 33, 380–391. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06273.x>.
- Braunisch, V., Coppes, J., Arlettaz, R., Suchant, R., Schmid, H., Bollmann, K., 2013. Selecting from correlated climate variables: a major source of uncertainty for predicting species distributions under climate change. *Ecography (Cop.)* 36, 971–983. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.01038.x>.
- Bucklin, D.N., Basille, M., Benscoter, A.M., Brandt, L.A., Mazzotti, F.J., Romanach, S.S., Speroterra, C., Watling, J.L., 2014. Comparing species distribution models constructed with different subsets of environmental predictors. *Divers. Distrib.* 21, 1–13. <https://doi.org/10.1111/ddi.12247>.
- Cabra-Rivas, I., Saldaña, A., Castro-Díez, P., Gallien, L., 2015. A multi-scale approach to identify invasion drivers and invaders' future dynamics. *Biol. Invasions* 18, 411–426. <https://doi.org/10.1007/s10530-015-1015-z>.
- Choi, M.B., Martin, S.J., Lee, J.W., 2012. Distribution, spread, and impact of the invasive hornet *Vespa velutina* in South Korea [WWW Document]. *J. Asia. Pac. Entomol.* <https://doi.org/10.1016/j.aspen.2011.11.004>.
- Deguines, N., Julliard, R., de Flores, M., Fontaine, C., 2012. The whereabouts of flower visitors: contrasting land-use preferences revealed by a country-wide survey based on citizen science. *PLoS One* 7, 1–9. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0045822>.
- Dormann, C.F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., Marquéz, J.R.G., Gruber, B., Lafourcade, B., Leitão, P.J., Münkemüller, T., McClean, C., Osborne, P.E., Reineking, B., Schröder, B., Skidmore, A.K., Zurell, D., Lautenbach, S., 2013a. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography (Cop.)* 36, 027–046. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>.
- Dormann, C.F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., Marquéz, J.R.G., Gruber, B., Lafourcade, B., Leitão, P.J., Münkemüller, T., McClean, C., Osborne, P.E., Reineking, B., Schröder, B., Skidmore, A.K., Zurell, D., Lautenbach, S., 2013b. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography (Cop.)* 36, 027–046. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>.
- Early, R., Sax, D.F., 2014. Climatic niche shifts between species' native and naturalized ranges raise concern for ecological forecasts during invasions and climate change. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 23, 1356–1365. <https://doi.org/10.1111/geb.12208>.
- Fielding, A.H., Bell, J.F., 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environ. Conserv.* 24, 38–49. <https://doi.org/10.1017/S0376892997000088>.
- Franklin, D.N., Brown, M.A., Datta, S., Cuthbertson, A.G.S., Budge, G.E., Keeling, M.J., 2017. Invasion dynamics of Asian hornet, *Vespa velutina* (Hymenoptera: Vespidae): a case study of a commune in south-west France. *Appl. Entomol. Zool.* <https://doi.org/10.1007/s13355-016-0470-z>.
- Gallardo, B., Zieritz, A., Aldridge, D.C., 2015. The importance of the human footprint in shaping the global distribution of terrestrial, freshwater and marine invaders. *PLoS One* 10, 1–17. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0125801>.
- Gallien, L., Douzet, R., Pratte, S., Zimmermann, N.E., Thuiller, W., 2012. Invasive species distribution models - how violating the equilibrium assumption can create new insights. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 21, 1126–1136. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2012.00768.x>.
- Hattab, T., Albouy, C., Lasram, F.B.R., Somot, S., Le Loc'h, F., Leprieux, F., 2014. Towards a better understanding of potential impacts of climate change on marine species distribution: a multiscale modelling approach. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 23, 1417–1429. <https://doi.org/10.1111/geb.12217>.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G., Jarvis, A., 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol.* 25, 1965–1978. <https://doi.org/10.1002/joc.1276>.
- Hill, M.P., Gallardo, B., Terblanche, J.S., 2017. A global assessment of climatic niche shifts and human influence in insect invasions. *Glob. Ecol. Biogeogr.* <https://doi.org/10.1111/geb.12578>.
- Keeling, M.J., Franklin, D.N., Datta, S., Brown, M.A., Budge, G.E., 2017. Predicting the spread of the Asian hornet (*Vespa velutina*) following its incursion into Great Britain. *Sci. Rep.* 7, 6240. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-06212-0>.
- Kelly, R., Leach, K., Cameron, A., Maggs, C. a., Reid, N., 2014. Combining global climate and regional landscape models to improve prediction of invasion risk. *Divers. Distrib.* 20, 884–894. <https://doi.org/10.1111/ddi.12194>.
- Lobo, J.M., Jiménez-valverde, A., Real, R., 2008. AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 17, 145–151. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00358.x>.
- Luoto, M., Virkkala, R., Heikkinen, R.K., 2007. The role of land cover in bioclimatic models depends on spatial resolution. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 16, 34–42. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2006.00262.x>.
- Medley, K. a., 2010. Niche shifts during the global invasion of the Asian tiger mosquito, *Aedes albopictus* Skuse (Culicidae), revealed by reciprocal distribution models. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 19, 122–133. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00497.x>.
- Merow, C., Smith, M.J., Edwards, T.C., Guisan, A., McMahon, S.M., Normand, S., Thuiller, W., Wuest, R.O., Zimmermann, N.E., Elith, J., 2014. What do we gain from simplicity versus complexity in species distribution models? *Ecography (Cop.)* 37, 1267–1281. <https://doi.org/10.1111/ecog.00845>.
- Milbau, A., Stout, J.C., Graae, B.J., Nijs, I., 2009. A hierarchical framework for integrating invasibility experiments incorporating different factors and spatial scales. *Biol. Invasions* 11, 941–950. <https://doi.org/10.1007/s10530-008-9306-2>.
- Monceau, K., Bonnard, O., Thiéry, D., 2014. *Vespa velutina*: a new invasive predator of honeybees in Europe. *J. Pest Sci.* (2004) 87, 1–16. <https://doi.org/10.1007/s10340-013-0537-3>.
- Monceau, K., Thiéry, D., 2017. *Vespa velutina* nest distribution at a local scale: an 8-year survey of the invasive honeybee predator. *Insect Sci.* 24, 663–674. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12331>.
- Pearson, R.G., Dawson, T.P., Liu, C., 2004. Modelling species distributions in Britain: a hierarchical integration of climate and land-cover data. *Ecography (Cop.)* 27, 285–298. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2004.03740.x>.
- Pearson, R.G., Dawson, T.P., Pearson, R.G., Dawson, T.P., 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of Species: are bioclimate envelope models Useful. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 12, 361–371. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822X.2003.00042.x/pdf>.

- R Development Core Team, 2013. R: a Language and Environment for Statistical Computing, vol. 1. R Found. Stat. Comput., Vienna, Austria <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>.
- Richter, M.R., 2000. Social wasp (hymenoptera: Vespidae) foraging behavior. *Annu. Rev. Entomol.* 45, 121–150.
- Robinet, C., Suppo, C., Darrouzet, E., Robinet, C., 2016. Rapid spread of the invasive yellow-legged hornet in France: the role of human-mediated dispersal and the effects of control measures. *J. Appl. Ecol.* 1–32. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12724>.
- Root, T.L., Price, J.T., Hall, K.R., Schneider, S.H., 2003. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421, 57–60. <https://doi.org/10.1038/nature01309.1>.
- Rounsevell, M.D.A., Reginster, I., Araújo, M.B., Carter, T.R., Dendoncker, N., Ewert, F., House, J.I., Kankaanpää, S., Leemans, R., Metzger, M.J., Schmit, C., Smith, P., Tuck, G., 2006. A coherent set of future land use change scenarios for Europe. *Agric. Ecosyst. Environ.* 114, 57–68. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2005.11.027>.
- Roura-Pascual, N., Hui, C., Ikeda, T., Leday, G., Richardson, D.M., Carpintero, S., Espadaler, X., Gomez, C., Guenard, B., Hartley, S., Krushelnycky, P., Lester, P.J., McGeoch, M.A., Menke, S.B., Pedersen, J.S., Pitt, J.P.W., Reyes, J., Sanders, N.J., Suarez, A.V., Touyama, Y., Ward, D., Ward, P.S., Worner, S.P., 2011. Relative roles of climatic suitability and anthropogenic influence in determining the pattern of spread in a global invader. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 108, 220–225. <https://doi.org/10.1073/pnas.1011723108>.
- Sirami, C., Caplat, P., Popy, S., Clamens, A., Arlettaz, R., Jiguet, F., Brotons, L., Martin, J.-L., 2016. Impacts of global change on species distributions: obstacles and solutions to integrate climate and land use. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 1–10. <https://doi.org/10.1111/geb.12555>.
- Sohl, T.L., 2014. The relative impacts of climate and land-use change on conterminous United States bird species from 2001 to 2075. *PLoS One* 9. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0112251>.
- Staniczenko, P.P.A., Sivasubramaniam, P., Suttle, K.B., Pearson, R.G., 2017. Linking macroecology and community ecology: refining predictions of species distributions using biotic interaction networks. *Ecol. Lett.* 693–707. <https://doi.org/10.1111/ele.12770>.
- Syphard, A.D., Franklin, J., 2009. Differences in spatial predictions among species distribution modeling methods vary with species traits and environmental predictors. *Ecography (Cop.)* 32, 907–918. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.05883.x>.
- The European Environment Agency (EEA), 2010. Corine Land Cover 2006 raster data [WWW Document]. <http://www.Eea.Europa.Eu/Data-and-Maps/Data/Corine-Land-Cover-2006-Raster>.
- Thuiller, A.W., Georges, D., Engler, R., Georges, M.D., Thuiller, C.W., 2014. biomod2: Ensemble Platform for Species Distribution Modeling.
- Thuiller, W., Araújo, M.B., Lavorel, S., 2004. Do we need land-cover data to model species distributions in Europe? *J. Biogeogr.* 31, 353–361. <https://doi.org/10.1046/j.0305-0270.2003.00991.x>.
- Titeux, N., Henle, K., Mihoub, J.B., Regos, A., Geijzendorffer, I.R., Cramer, W., Verburg, P.H., Brotons, L., 2016. Biodiversity scenarios neglect future land-use changes. *Glob. Chang. Biol.* 22, 2505–2515. <https://doi.org/10.1111/gcb.13272>.
- Tulloch, A.I.T., Sutcliffe, P., Naujokaitis-Lewis, I., Tingley, R., Brotons, L., Ferraz, K.M.P.M.B., Possingham, H., Guisan, A., Rhodes, J.R., 2016. Conservation planners tend to ignore improved accuracy of modelled species distributions to focus on multiple threats and ecological processes. *Biol. Conserv.* 199, 157–171. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.04.023>.
- Villemant, C., Barbet-Massin, M., Perrard, A., Muller, F., Gargominy, O., Jiguet, F., Rome, Q., 2011. Predicting the invasion risk by the alien bee-hawking Yellow-legged hornet *Vespa velutina nigrithorax* across Europe and other continents with niche models. *Biol. Conserv.* 144, 2142–2150. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.04.009>.
- Virkkala, R., Luoto, M., Heikkinen, R.K., Leikola, N., 2005. Distribution patterns of boreal marshland birds: modelling the relationships to land cover and climate. *J. Biogeogr.* 32, 1957–1970. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01326.x>.
- Zhu, G., Li, H., Zhao, L., 2017. Incorporating anthropogenic variables into ecological niche modeling to predict areas of invasion of *Popillia japonica*. *J. Pest Sci.* (2004) 90, 151–160. <https://doi.org/10.1007/s10340-016-0780-5>.

SYNTHÈSE DU CHAPITRE

D'un point de vue méthodologique, cette étude a répondu à plusieurs des questions que nous nous posions en préambule de ce chapitre. Nous y proposons une série d'étapes permettant de :

1/ Sélectionner ou fabriquer les variables environnementales les plus pertinentes pour une espèce donnée. Dans le cas des variables climatiques continues, nous montrons comment obtenir le score d'une variable, c'est-à-dire sa capacité à prédire la distribution de l'espèce, permettant ensuite de classer les variables, et de prendre les plus puissantes d'entre elles, tout en veillant à ne pas inclure dans le même modèle des variables corrélées entre elles. Dans le cas de variables catégorielles, comme les types d'utilisation des sols, nous proposons une façon d'utiliser des techniques de *Bootstrap* afin d'identifier les catégories favorables à l'espèce et de fabriquer à partir de ces informations des variables environnementales appropriées à cette espèce.

2/ Combiner plusieurs variables ayant des résolutions spatiales pertinentes différentes. Par exemple, on lit dans la littérature que le climat influence la distribution des espèces à des résolutions spatiales de l'ordre de plusieurs kilomètres, alors que l'habitat a un effet à des résolutions de l'ordre de la centaine de mètres (Milbau et al. 2009). Nous proposons dans cette étude de prendre en compte à la fois les préférences climatiques et d'habitat d'une espèce pour produire une unique carte de distribution potentielle. Pour cela, nous caractérisons la relation espèce-environnement à la résolution spatiale à laquelle les variables sont pertinentes pour expliquer la distribution des espèces, puis nous projetons les résultats dans l'espace - ce qui nous donne des cartes de probabilités de présence en fonction d'un type de variables – et enfin, nous mettons ces différentes prédictions à la même résolution pour les combiner en les multipliant.

3/ De comparer quantitativement la préférence du frelon pour différents éléments de paysage. En effet, cette étude nous a fourni de précieux éléments sur les préférences écologiques du frelon asiatique et sur la distribution des aires qui lui sont potentiellement favorables, puisque nous y confirmons la grande affinité du frelon pour les milieux anthropisés : milieu urbain et milieux agricoles (Choi et al. 2012; Monceau and Thiéry 2016). Ce constat peut être expliqué par le fait que le milieu urbain fournit au frelon de nombreux lieux de nidification abrités et des ressources nutritives (déchèteries, marchés, etc.) utilisés par les fondatrices de frelon asiatique pour y construire leur nid primaire (Franklin et al. 2017; Fleming and Bateman 2018). Les milieux agricoles qui ressortent comme favorables au frelon asiatique sont les milieux arborés (oliviers, vignes, agroforesterie, vergers, etc.) où le frelon pourra trouver un support pour nicher, des

matières premières pour faire son nid (fibres de bois) et des ressources sucrées (fruits) (Monceau et al. 2014). Une des forces de ce résultat tient au fait que pour une zone géographique particulière en France (Chizé, Deux-Sèvres), nous possédions des relevés exhaustifs de nids de frelons, issus des campagnes de terrain de trois années successives. Ces données nous ont permis de confirmer que le frelon présentait bien une grande affinité pour les milieux anthropisés (et en particulier urbains), et qu'il ne s'agissait pas là d'un biais d'observation (plus de chances de découvrir et déclarer un nid dans les zones à fortes densité humaines).

La multiplication de la carte d'adéquation climatique par celle d'adéquation de l'utilisation des sols a permis de restreindre la prédiction de l'aire potentiellement favorable de 55% par rapport à une prédiction climatique seule. Il s'agit là d'un outil performant et utile pour obtenir des cartes de distribution fiables et précises utilisables directement par les gestionnaires de l'invasion (par exemple, pour optimiser les campagnes de recherche et de destruction de nids). Nous avons illustré cette méthode en utilisant deux types de variables environnementales, et nous combinons donc deux cartes entre elles, mais il est possible d'effectuer la même procédure avec autant de types de variables que nécessaire. Les scripts fournis en Annexe 2 rendent cette méthode facilement reproductible et applicable à tout autre taxon, tout lieu géographique, et toute autre époque. De plus, les cartes obtenues sont en libre accès et téléchargeables sur le site du journal où nous avons publié l'article. Elles peuvent être utilisées par les communes, pour aider à la prise de décision concernant la mise en place de moyens de lutte contre le frelon asiatique.

Notre travail se rapproche d'études aux objectifs méthodologiques assez proches des nôtres, où les auteurs ont cherché à combiner climat et habitat pour affiner les prédictions d'aires de distribution d'espèces (Hattab et al. 2014; Cabra-Rivas et al. 2015; Bessa et al. 2016). Cependant on pourra noter des limites dans leurs approches que nous avons cherché à combler : Hattab et al. (2014) proposent de (1) transformer les prédictions en cartes binaires avant de les combiner, et (2) ils établissent une hiérarchie entre les facteurs environnementaux. Ils font donc en sorte que lorsqu'un facteur jugé important dans leur hiérarchie (le climat) prédit qu'une zone est défavorable, alors quelle que soit l'adéquation obtenue avec les autres facteurs, la zone sera classée comme totalement inadéquate pour l'espèce. Cabra-Rivas et al. (2016) eux testent différentes résolutions de variables pour prédire la distribution potentielle des espèces qu'ils modélisent, mais en mettant climat et habitat à la même résolution pour calibrer les modèles de niche. Enfin, Bessa et al (2016) cherchent eux aussi à inclure des variables d'habitat pour prédire la distribution du frelon asiatique, mais ils ne testent qu'une seule résolution spatiale et

mettent toutes les variables à cette unique résolution pour calibrer leur GLM. Dans notre modèle, nous avons voulu conserver les probabilités de présence continues, car le passage en cartes binaire représente une perte d'information que nous souhaitons éviter (Barbosa 2015). De plus, nous n'avons pas voulu établir de hiérarchie entre les facteurs environnementaux telle que celle utilisée par Hattab et al (2014) : cette hypothèse de travail nous semblait trop forte puisque toutes les études ne s'accordent pas sur le fait que le climat est le premier facteur de contrôle de la distribution des espèces (Rich and Currie 2018). Pondérer les filtres successifs me semblerait être une approche plus parcimonieuse pour un utilisateur qui souhaiterait leur accorder une importante différence.

Un aspect peu abordé dans cette publication et qui pourrait mériter des approfondissements concerne la prise en compte des incertitudes associées aux prédictions. Nous reviendrons plus en profondeur sur ce point en discussion, dans la partie abordant les limites transversales de cette thèse, mais je souhaite apporter ici quelques éléments complémentaires spécifiques de cette étude. Bien que ces analyses n'aient pas été incluses à la publication, j'ai souhaité les faire *a posteriori*, et je les présente dans la box 1. Ces informations permettront aux utilisateurs de mesurer la confiance qu'ils peuvent avoir en la prédiction publiée, selon la zone géographique qui les intéresse

Box 1 : Mesures quantitatives et qualitatives des incertitudes liées au degré de similitude entre les différents modèles.

L'incertitude des prédictions issues de SDM peut provenir : 1/ des données (collecte des données, prévalence et autocorrélation des points de présence, paramètres de sélection des pseudo-absences, choix des variables environnementales...) (Luoto et al. 2005; Naimi et al. 2011; Barbet-Massin et al. 2012; Braunisch et al. 2013; Naimi et al. 2014; Porfirio et al. 2014; Guo et al. 2015; Fourcade et al. 2017) et 2/ du modèle (choix des techniques de calibration, choix des algorithmes de SDM, choix des méthodes de consensus...) (Barry and Elith 2006; Pearson et al. 2006; Guo et al. 2015; Zhang et al. 2015). Il existe plusieurs façons de mesurer ou de visualiser l'incertitude des prédictions, et la figure 14 ci-dessous présente quelque unes de ces analyses, appliquées au modèle de distribution potentielle du frelon asiatique présenté dans la publication.

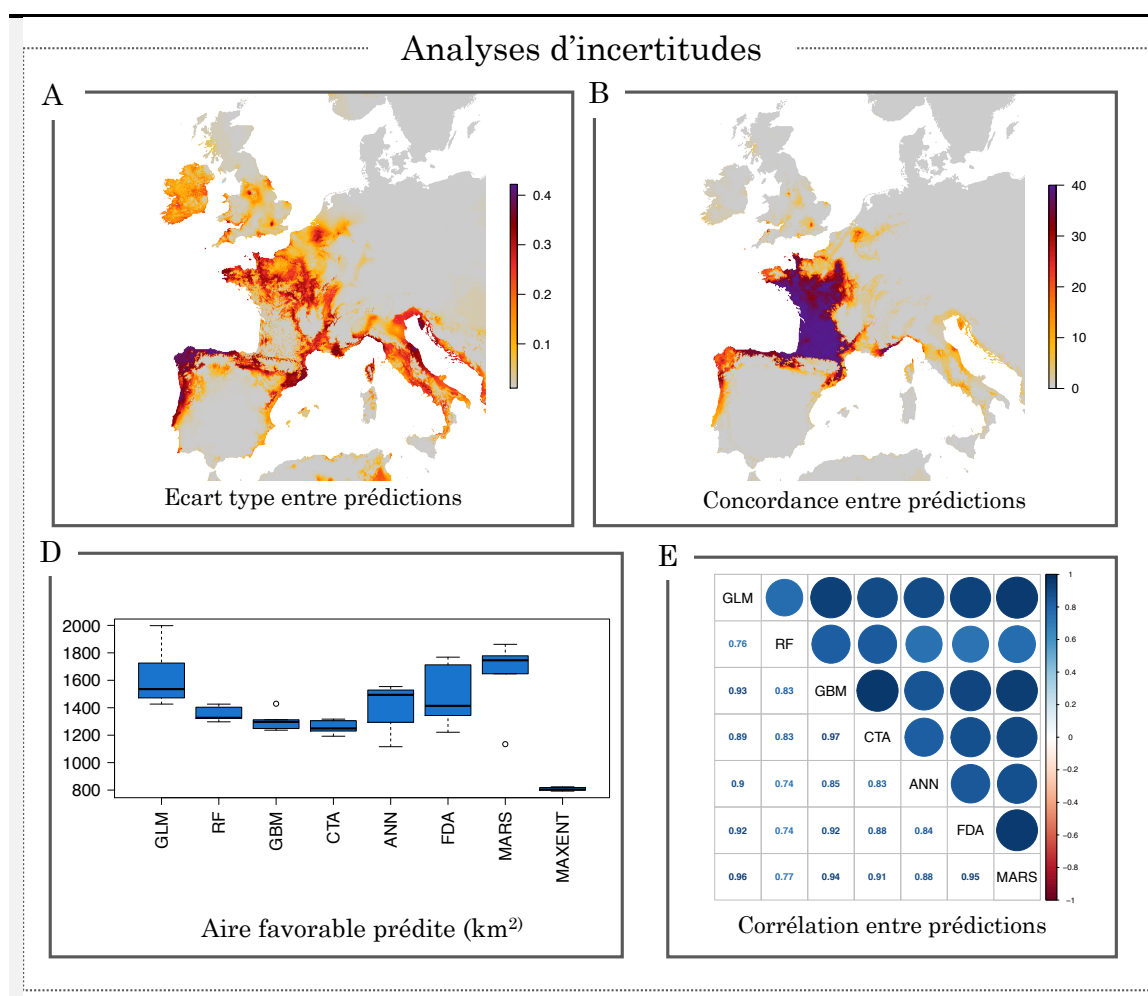


Figure 14 : (A) écart type entre les prédictions obtenues avec chacun des modèles, (B) concordance entre les prédictions (c'est-à-dire somme des cartes de prédiction binaires : la valeur de chaque cellule correspond au nombre de modèles qui prédisent cette cellule comme favorable. Au total il y a 40 modèles, car 5 sets de pseudo-absences testés par algorithme), (C) aire favorable prédite par les différents algorithmes et (D) corrélation entre les prédictions obtenues.

L'incertitude des prédictions est la plus grande en bordure de l'aire prédite : on y mesure un plus grand écart type (A) et un nombre plus faible de prédictions qui s'accordent (B). Ces zones sont celles où le frelon asiatique a moins de chances de s'installer. Néanmoins, la corrélation entre les prédictions obtenues avec les différents algorithmes est toujours supérieure à 0.74 : ces cartes fortement corrélées prévoient donc des distributions proches les unes des autres. Enfin, on remarque que le modèle MAXENT se distingue nettement des autres en prévoyant une aire favorable au frelon asiatique nettement plus faible que les autres algorithmes. Dans une optique de gestion de l'invasion du frelon, ces informations sont utiles et complémentaires de la seule carte de distribution potentielle de l'espèce : elles invitent à faire preuve de plus de précaution dans l'exploitation des prédictions si la zone d'intérêt se situe en bordure de la zone favorable à l'espèce. Il pourrait être intéressant

d'étudier spécifiquement le comportement des différents algorithmes dans ces zones de plus grande incertitude.

Il existe deux sources d'incertitudes liées aux variables utilisées pour ce modèle : d'une part le choix de leur résolution spatiale et d'autre part leur résolution temporelle. Concernant le premier aspect, nous avons souligné en préambule de ce chapitre la grande importance du choix d'une résolution spatiale pertinente des variables pour prédire la distribution des espèces. Pour ce faire, nous avons utilisé les informations disponibles dans la littérature (Luoto et al. 2007; Milbau et al. 2009; Bucklin et al. 2014; Sohl 2014; Suárez-castro et al. 2018) concernant l'échelle spatiale à laquelle chaque type de variable influence la distribution des espèces. Une piste d'amélioration pourrait être d'inclure dans le cadre méthodologique proposé une étape d'analyse des relations espèce-environnement, en fonction de la résolution spatiale, pour chaque type de variables. Ceci permettrait d'identifier pour chaque espèce et pour chacune des variables que l'on souhaite utiliser la résolution la plus appropriée. Ensuite, concernant la résolution temporelle des variables, on pourra mentionner l'existence d'un écart entre la date des données de présence et les variables environnementales ; les dates des déclarations de nids de frelons s'étendaient de 2004 à 2016, alors que les données climatiques sont des moyennes de 1950-2000 et les données d'utilisation des sols datent de 2006. Il est donc possible que le frelon asiatique se soit installé dans un environnement légèrement différent de celui que nous utilisons pour modéliser sa niche, et ce biais temporel a pu introduire de l'incertitude (que nous ne pouvons quantifier) dans nos prédictions. Il pourrait être intéressant de reproduire les analyses lorsque des données environnementales plus récentes seront à notre disposition.

Toujours concernant les analyses d'incertitudes, il serait intéressant d'étudier plus en détail l'étape de combinaison des différentes prédictions. En effet, pour obtenir la carte finale d'adéquation environnementale nous avons transformé les cartes d'adéquation climatique et d'habitat pour qu'elles aient la même échelle, avant de les multiplier, en nous basant sur le fait que la probabilité que deux événements indépendants se réalisent est égale au produit de leurs probabilités respectives. Les deux probabilités étant comprises entre 0 et 1, il n'a pas été nécessaire de les redimensionner. Il serait donc intéressant de s'interroger sur le comportement des incertitudes lors du changement d'échelle des prédictions (Keil et al. 2014) et lors de leur multiplication, c'est à dire, chercher à étudier comment elles se combinent et elles se propagent elles au cours de ces étapes.

Parmi les hypothèses de travail des SDM (Fig. 12), deux ne sont pas toujours respectées dans le cadres des invasions biologiques : celle selon laquelle la distribution de l'espèce est en équilibre avec l'environnement, et celle postulant que la niche est stable, et donc transférable dans le temps ou dans l'espace (Uden et al. 2015). En effet, l'hypothèse d'équilibre ne semble pas être totalement validée dès lors que la distribution d'une espèce (qu'elle soit envahissante ou pas), certes déterminée par les conditions environnementales, l'est aussi par ses capacités de dispersion et les interactions biotiques qu'elle entretient avec les autres espèces présentes dans le milieu (Gallien et al. 2015). L'intensité de ces deux facteurs (dispersion et interactions) vient moduler l'équilibre entre l'espèce et son environnement, et donc la validité de cette hypothèse de travail des SDM. Cela ne nous empêche pas d'utiliser des SDM dans le cadre des invasions biologiques, mais cela nous pousse à faire preuve de prudence lors de la construction du modèle et de l'interprétation des prédictions (Araújo and Peterson 2012; Gallien et al. 2012; Uden et al. 2015). Dans le cas de l'invasion du frelon asiatique, espèce récemment arrivée, il y a de fortes chances qu'elle n'ait pas encore eu le temps de coloniser toute la zone qui lui soit climatiquement favorable (limite de dispersion). Une étude récente (Barbet-Massin et al. 2018a) a cependant permis de valider la fiabilité des prédictions obtenues avec des SDM concernant l'invasion du frelon asiatique en Europe, malgré le risque de déséquilibre avec l'environnement. Cette étude a montré qu'en utilisant les points de présence du début de l'invasion (2004 à 2010) on parvenait à bien prédire la distribution actuelle de l'espèce (2010 à 2016). La distribution du frelon asiatique est donc déterminée en grande partie par le climat, et la carte de distribution potentielle que nous proposons dans ce chapitre est une estimation certes conservatrice mais non moins valide de la zone potentielle d'invasion de la sous-population de frelon asiatique d'Europe.

Concernant l'hypothèse de la stabilité de la niche entre zone native et zone d'invasion, et donc de la légitimité de la transférer à travers l'espace, nous avons fait le choix de n'utiliser que les points de la zone d'invasion pour estimer la niche de l'espèce en Europe. En effet, une seule femelle fondatrice de frelon asiatique est à l'origine de la totalité de la population envahissante d'Europe, donc bien qu'elle ait été fécondée par plusieurs mâles, elle n'a emporté qu'une très faible portion de la diversité génétique de l'espèce (Snyder and Evans 2006) , c'est à dire seulement une sous-partie des phénotypes possibles ; et il est très probable que la niche réalisée en Europe soit divergente de celle de la zone native (Broennimann et al. 2007; Medley 2010). Dans ce contexte de faible pression de propagule, inclure l'ensemble des points de la zone native risquerait de surestimer la niche potentielle de la sous-population invasive. Comme nous souhaitons construire un outil de gestion prédisant une correspondance la plus étroite possible avec les nids de

frelons à éradiquer, nous nous sommes limités aux points de la zone d'invasion (Loo et al. 2007; Gallien et al. 2010). Enfin, un argument supplémentaire pour ne pas utiliser les données de la zone native provient de leur faible qualité (source et précision incertaines). Les points de la zone native pourraient être utilisés pour la calibration si nous réussissions à en obtenir de plus fiables et si de nouvelles introductions de frelon asiatique avaient lieu en Europe et venaient enrichir le patrimoine génétique de la sous-population envahissante européenne (Broennimann and Guisan 2008). L'étude Barbet-Massin et al. (2018) est venue confirmer notre hypothèse, en montrant qu'à ce stade-là de l'invasion, la niche potentielle du frelon asiatique en Europe était mieux prédite en utilisant les points de la zone d'invasion uniquement (Barbet-Massin et al. 2018a).

Une piste d'amélioration qu'il pourrait être intéressant de considérer serait d'enrichir ces prédictions en prenant en compte la dispersion de l'espèce, sa démographie et ses interactions biotiques (Guisan and Thuiller 2005). Le premier point permettrait d'affiner la carte de distribution potentielle de l'espèce en tenant compte de la capacité de dispersion et de la vitesse avec laquelle elle peut parcourir les distances nécessaires au remplissage de sa niche potentielle (selon la structure du paysage, la présence de barrières physiques, l'utilisation des voies de transport humaines par exemple) (Kehlenbeck et al. 2012; Gallien et al. 2015; Haran et al. 2015; Robinet et al. 2017; Keeling et al. 2017). Le second point permettrait de moduler l'étendue de la niche environnementale du frelon asiatique en fonction des interactions biotiques qu'il peut établir avec d'autres espèces, ces dernières pouvant être de nature compétitrice, mutualiste, ou de type proies – prédateur (ex : l'abeille domestique). La construction de tels modèles hybrides permettrait d'atteindre des estimations plus réalistes de la niche réalisée des espèces (Gallien et al. 2010; Travis et al. 2011; Svenning et al. 2014; Fordham et al. 2017) et donc de gagner en utilité pour leur utilisation en gestion des invasions (Sinclair et al. 2010; Guisan et al. 2013). Là encore, nous reviendrons sur ce point dans la discussion générale.

Au cours de ce chapitre, nous nous sommes intéressés au frelon asiatique en tant qu'espèce envahissante, afin de réfléchir à des pistes d'amélioration possibles des modèles de distribution. Il est aussi possible de s'intéresser aux impacts de cette espèce, qui s'avèrent être préoccupants pour plusieurs acteurs sociétaux : les apiculteurs craignent que ce le frelon asiatique n'augmente le rythme des pertes de colonies, les particuliers ont peur des risques pour la santé qu'engendrent les piqûres, les institutions gouvernementales redoutent des coûts de lutte importants et la communauté scientifique se questionne sur la participation du frelon asiatique au déclin des pollinisateurs et sur son impact potentiel sur le frelon Européen (Snyder and Evans 2006; Cini et al. 2018). Plus de 15 ans après son introduction en France, aucune étude n'a encore été en mesure

d'apporter des réponses concrètes face à ces inquiétudes. Nous consacrons donc le chapitre suivant à étudier une de ces inquiétudes en développant un modèle permettant d'estimer l'impact potentiel que pourrait avoir le frelon asiatique sur la mortalité des colonies d'abeilles domestiques en France.

CHAPITRE 3

PRÉDIRE LES IMPACTS DES ESPÈCES ENVAHISSANTES

PRESENTATION DU CHAPITRE

Nous avons terminé le chapitre 2 en soulignant qu'il pourrait être utile de renforcer les estimations des impacts causés par les espèces envahissantes. Pour poursuivre ce raisonnement, nous allons donc à présent chercher à savoir **quels sont les apports des modèles pour estimer et prédire les impacts causés par les espèces envahissantes**. Nous nous questionnerons aussi sur l'apport potentiel de ces modèles pour optimiser la gestion des invasions biologiques. Dans ce chapitre, nous présentons deux approches que nous avons adoptées pour répondre à cette question : une approche de synthèse et d'analyse des travaux existants sur les coûts économiques causés par ces invasions (**caractérisation**), et une approche de modélisation visant à produire une estimation spatialisée de l'impact du frelon asiatique sur les colonies d'abeilles (**prédiction et gestion**).

La première étude a consisté en la recherche de travaux publiés (articles, chapitres de livres, littérature grise) abordant la question du coût économique des insectes envahissants. Nous avons pour cela récolté et analysé 737 articles. Les objectifs étaient multiples : (1) compiler toutes les estimations de coûts ayant été faites jusqu'à aujourd'hui pour obtenir un chiffre d'impact économique global des insectes envahissants, (2) évaluer le caractère reproductible (c'est-à-dire précisant la source des chiffres et les méthodes employées de façon claire) des études trouvées afin de savoir la part de ces chiffres pouvant être considérée comme fiables et éventuellement extrapolables et (3) classer ces estimations selon les domaines d'impact, les zones géographiques et les insectes envahissants. Ce travail a fait l'objet d'un article intitulé « *Massive yet grossly underestimated global costs of invasive insects* », publié dans *Nature Communication* par Bradshaw, C.J.A., Leroy, B., Bellard, C., Albert, C., Roiz, D., Barbet-Massin, M., Fournier, A., Salles, J.-M., Simard, F. et Courchamp, F. Ma contribution à cet article a consisté en la recherche et la lecture d'articles, afin de compléter la base de données rassemblant toutes les estimations de coûts et ayant servi aux analyses. Plus particulièrement, j'avais en charge de rassembler toutes les informations publiées et disponibles sur les impacts économiques chiffrés affectant les services écosystémiques ou le fonctionnement des écosystèmes. Il s'est avéré très difficile de trouver des estimations et des mesures de ces types d'impacts ; nous y reviendrons dans la synthèse de ce chapitre et nous réfléchirons aux implications de cette quasi-absence d'estimations dans la discussion générale de cette thèse.

La deuxième étude de ce chapitre a cherché à préciser quels pouvaient être les apports de la modélisation pour prédire les impacts du frelon asiatique (*V. velutina nigritorax*) sur les abeilles domestiques (*Apis mellifera*) en France. Plusieurs études ont souligné la nécessité d'améliorer nos estimations et nos prédictions des impacts biologiques dus aux espèces envahissantes (Dehnen 2012; Jeschke et al. 2014), et en particulier ceux affectant la pollinisation (Stout and Morales 2009; Vanbergen et al. 2018). En effet, les abeilles domestiques et les pollinisateurs sauvages à travers le monde entier sont actuellement menacées par de multiples facteurs de stress (pesticides, manque de ressources de nectar et de pollen, pathogènes multiples, ...) (Ellis and Munn 2005; Cox-Foster et al. 2007; Goulson et al. 2015; Thorbek et al. 2017). On parle de crise de la pollinisation pour désigner cette diminution inquiétante du nombre et de la santé des pollinisateurs à l'échelle mondiale. À terme, cette diminution pourrait menacer la pollinisation de certaines cultures et la production des denrées alimentaires associées (Aizen and Harder 2009). Le frelon asiatique, par son comportement de prédation sur les abeilles domestiques, semble pouvoir se combiner avec les causes précitées et représenter un facteur de stress supplémentaire pouvant conduire à l'effondrement des colonies d'abeilles (Monceau et al. 2014). Les frelons asiatiques, en prélevant des abeilles devant la ruche, peuvent avoir deux types d'impacts sur le comportement de la colonie. Quand ils sont présents en faible quantité, on observe que les ouvrières ont tendance à continuer leur activité de butinage. Les frelons induisent alors une diminution des effectifs de butineuses en les capturant en vol et déséquilibrent ainsi la démographie de la ruche. Quand les frelons sont présents en grands nombres, ils peuvent causer un comportement de paralysie de la colonie d'abeilles au cours duquel plus aucune abeille ne sort. Ce deuxième comportement entraîne une consommation des ressources nutritives stockées dans la ruche, sans nouvel apport de la part des butineuses, et donc une déplétion des stocks nutritifs avant l'entrée en hiver. Ces deux comportements sont des sources de stress pour la colonie d'abeille, ils l'affaiblissent, et peuvent contribuer à son effondrement pendant l'hiver ou au moment de la reprise de l'activité au printemps (Monceau et al. 2017; Requier et al. 2018).

Le frelon asiatique a été détecté en France en 2004 pour la première fois (Arca et al. 2015). Depuis cette date, apiculteurs et gestionnaires locaux observent la présence du frelon, remarquent son comportement de prédation et perçoivent, pour certains, des impacts sur la survie de leurs colonies d'abeilles. Étant directement confrontés au risque, ces acteurs sont contraints de prendre des décisions rapides pour tenter de limiter les impacts du frelon asiatique (mise en place de pièges ou de muselières devant les ruches

(Fig. 20), nourrissage des colonies, destruction des nids...). Plus de 15 ans après le début de cette invasion en France, la recherche n'a toujours pas apporté d'estimation de ces impacts, estimations qui pourtant pourrait aider les différents acteurs à prendre des décisions de gestion les plus stratégiques possibles. Nous avons donc cherché à pallier à ce manque de données sur, en proposant une cartographie du risque de mortalité des colonies d'abeilles en lien avec le frelon Asiatique.

Pour obtenir cette carte, nous avons besoin de trois éléments : la densité de ruches, la densité de nids de frelons, et un modèle mathématique reliant les densités relatives de frelons/ruches à la probabilité de survie des colonies d'abeilles. Concernant la densité des ruches, nous avons obtenu l'accès aux données du Ministère de l'Agriculture, rassemblant les déclarations (obligatoires) du nombre de ruches par les apiculteurs. Ces données sont disponibles à une résolution temporelle annuelle et à la résolution spatiale des communes françaises. Ensuite, nous avons modélisé la densité de nids de frelon asiatiques en France en utilisant un modèle de type forêt aléatoire.

Les modèles de forêts aléatoires sont des modèles d'apprentissage automatisé. Ils permettent, à partir d'observations et d'un jeu de variables explicatives, de prévoir la valeur d'une variable d'intérêt pour chacune de ces observations. Par exemple, dans notre cas, le but est de prévoir le nombre de nids de frelons par km² (variable d'intérêt) à partir de variables environnementales (les variables explicatives), disponibles pour chaque unité de surface (les observations). Le nom « forêt » provient du fait que la prédiction finale résulte d'un apprentissage effectué sur de multiples arbres décisionnels. Un arbre décisionnel consiste en une série de prises de décisions visant à découper l'ensemble des observations en sous-groupes les plus homogènes possibles (Fig. 15). Pour cela, à chaque nœud de l'arbre, on cherche donc quelle variable (et quel seuil de valeur pour cette variable) permet de scinder le sous-ensemble des observations en deux groupes les plus homogènes possibles. L'arbre cesse de grandir quand l'homogénéité de la branche-parent est égale à celles des branches-enfants (soit quand rajouter des nœuds n'améliore plus l'homogénéité des groupes).

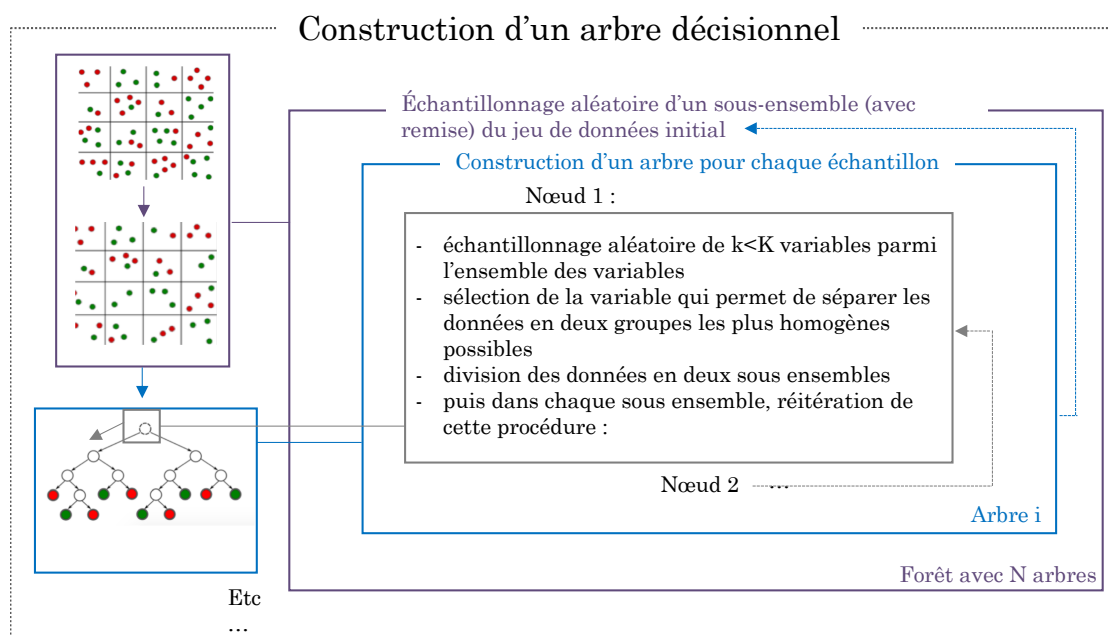


Figure 15 : Étapes itératives de la construction d'un arbre décisionnel. A chaque nœud, on répète les mêmes étapes sur un nouvel sous-ensemble des observations. L'objectif est à chaque fois de scinder les observations en groupes les plus homogènes possibles. L'arbre cesse de grandir quand les nouveaux nœuds n'augmentent plus l'homogénéité des sous-groupes. Les couleurs rouge et verte représentent les deux valeurs possibles que peuvent prendre les observations dans cette situation schématisée simplifiée.

Le terme « aléatoire » désigne le fait que l'échantillonnage servant à calibrer chacun des arbres est tiré au hasard parmi l'ensemble des observations (bootstrap), et que le nombre de variables testé à chaque nœud est lui aussi échantillonné de façon aléatoire parmi toutes les variables possibles. Chacun des arbres décisionnels construits estime une valeur pour chaque observation pour la variable que nous cherchions à prédire (ici, la densité de nids de frelons). Il est possible d'évaluer le pouvoir prédictif de chaque arbre en utilisant les observations « out-of-bag », c'est à dire non échantillonnées pour construire les arbres. On compare alors leur valeur prédite par l'arbre à leur valeur observée. La valeur prédite pour chaque individu est la moyenne (ou classe remportant le plus de votes) sur l'ensemble des arbres de la forêt (Fig. 16). L'utilisation de ces observations out-of-bag permet de paramétrer la forêt : choix du nombre d'arbre, de la taille des échantillonnages aléatoires et du nombre de variables testées à chaque nœud. L'importance d'une variable correspond à l'augmentation moyenne d'homogénéité qu'elle permet sur l'ensemble de la forêt (on calcule pour chaque arbre l'augmentation d'homogénéité cumulée permise par chaque variable, puis on moyenne ces mesures sur l'ensemble de la forêt). Il est ensuite possible de prédire la valeur de nouvelles observations, en les faisant passer à travers

chacun des arbres de la forêt et en moyennant les valeurs prédites par chacun des arbres (Fig. 16).

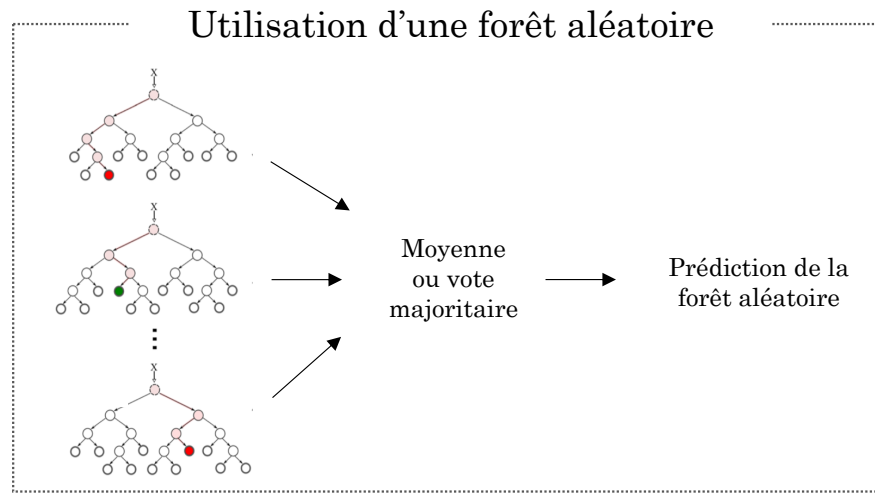


Figure 16 : Étapes pour prédire la valeur d'une observation : (1) l'observation parcourt chacun des N arbres de la forêt jusqu'à un nœud terminal et (2) la valeur finale qui lui est assignée est la moyenne tous les nœuds terminaux qu'elle atteint.

Enfin, le troisième élément nécessaire à la construction de cartes de risques est le modèle reliant les densités relatives de frelons et de ruches à la probabilité de mortalité des colonies d'abeilles. Pour développer un tel modèle, nous avons utilisé le modèle BEEHAVE, que nous avons adapté à notre étude. BEEHAVE est un modèle de ruche numérique (disponible librement à l'adresse : <http://beehave-model.net>) pouvant prendre en compte différents paramètres pour mesurer la probabilité de mortalité des colonies d'abeilles selon différents scénarios (Becher et al. 2014; EFSA 2015; Rumkee et al. 2015; Henry et al. 2017). La Figure 17 schématise les étapes et le fonctionnement de ce modèle agent-centré. Le modèle est composé de plusieurs modules : le premier module représente l'état démographique et nutritif de la ruche (Fig. 17. A : nombre d'individus de chaque cohorte d'âge, taux de ponte de la reine, quantité de réserves de nectar et de pollen, taux de protéines dans la gelée royale...). Sur ce module de ruche initial, il est possible de greffer d'autres modules (Fig. 17. B.) : le taux de varroa (le varroa est un ectoparasite qui se développe et se reproduit sur les larves et transmet des virus qui se répandent dans la population d'ouvrières), l'environnement floral (type de ressources, quantité, distance), la météo (qui conditionne la durée du butinage), les pratiques apicoles (fréquence de prélèvement du miel, taux de traitement contre le varroa) ou tout autre facteur de stress pouvant affecter la survie de la colonie. Le principe des simulations est ensuite le suivant : à chaque pas de temps, on choisit les paramètres extérieurs que l'on souhaite faire agir

sur la ruche, on les fait agir (ex : on applique un stress lié au varroa), et on mesure le nombre d'individus restants suite à ce pas de temps (Fig. 17. C.). Dans notre cas, nous avons choisi un pas de temps journalier. Il est ainsi possible de tester l'effet de plusieurs stress en combinaison, à des niveaux d'intensité variables afin de déterminer le point de rupture au-delà duquel la colonie s'effondre. On considère qu'en dessous d'un seuil de 4 000 individus la colonie ne sera pas capable de survivre (courbe rouge Fig. 17. C). Nous avons choisi de modéliser l'impact du frelon asiatique par une diminution du nombre de butineuses (celles capturées devant la ruche) et une diminution de l'activité des butineuses restantes (celles qui ne sortent plus de la ruche).

L'impact du frelon asiatique sur une colonie d'abeilles dépend du nombre de frelons qui volent devant la ruche et y prélèvent des butineuses. Or, le nombre de frelons comptés devant les ruches dépend de la taille du nid dont ils viennent. N'ayant pas à disposition la taille des nids de frelons, nous avons modélisé les pertes de colonies d'abeilles selon deux scénarios représentant les extrêmes de taille de nids possibles. Cas 1 : le nid de frelon est de petite taille, on dénombre alors en permanence au moins un frelon issu de ce nid en train de capturer des butineuses. Cas 2 : le nid est de grande taille, et on compte alors 30 frelons en train de voler devant la ruche, présents de façon simultanée et permanente pendant toute la durée d'activité des abeilles. Ces deux extrêmes ont été choisis à partir de données d'observation de terrain trouvées dans la littérature (Monceau et al. 2013; Monceau et al. 2017; Requier et al. 2018). Ainsi, en combinant ces trois types d'informations (densité de frelons, de ruches et lien entre leur ratio et la mortalité des colonies), nous avons pu cartographier le risque de mortalité des colonies d'abeilles dans toute la France.

La perte de colonies d'abeilles peut réduire la quantité de miel récoltée par les apiculteurs et ainsi affecter leurs revenus. Quantifier l'ampleur des pertes économiques qu'ils vont subir peut représenter une façon efficace d'alerter les pouvoirs publics au sujet de l'urgence de la situation et la nécessité d'agir. Nous avons cherché à quantifier et cartographier l'ampleur des pertes économiques liées au frelon asiatique en France. Pour cela, nous avons combiné les données de production de miel avec celles de probabilité de mortalité des colonies. Les données de production de miel n'étant disponibles qu'à une échelle régionale, nous avons réalisé cette analyse pour chacune des 13 régions françaises. Cela nous a permis d'estimer spatialement les pertes économiques des apiculteurs liées à l'action du frelon asiatique. Cette étude fait l'objet d'un manuscrit réalisé par A. Fournier, F. Requier, Q. Rome, S. Pointeau et F. Courchamp, intitulé « *Spatial prediction of Asian*

hornet impacts on honey bees», qui sera sous peu soumis au journal *Journal of Environmental Management*.

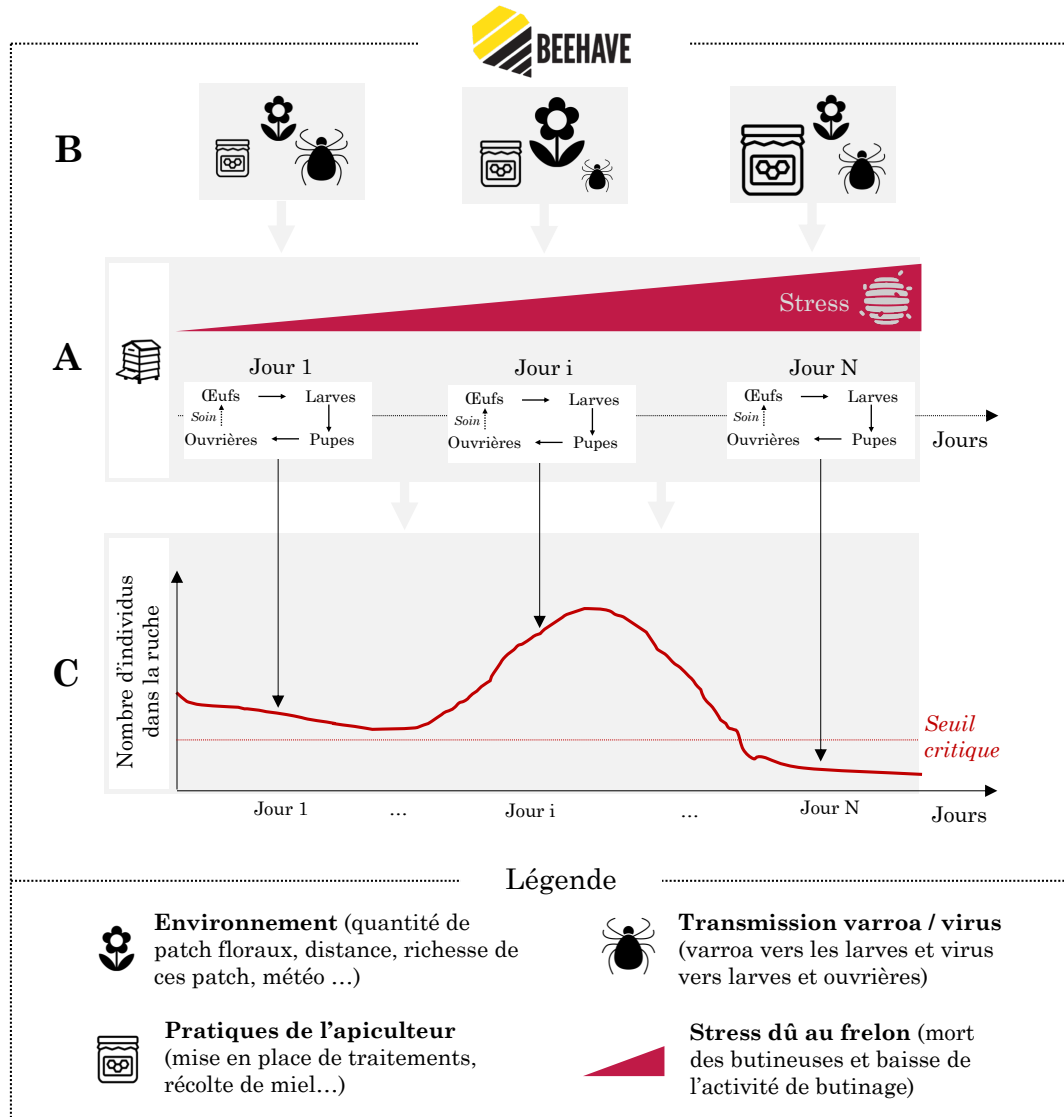


Figure 17 : Principe du modèle BEEHAVE utilisé pour prédire l'impact du frelon asiatique sur la mortalité des colonies. Le module (A) modélise la ruche numérique (nombre d'individus de chaque caste) et le module (B) modélise les facteurs environnementaux choisis par l'utilisateur. Chaque jour, on applique les facteurs environnementaux (que l'on peut faire varier au cours du déroulement de l'année) et on suit leur impact sur la démographie de la colonie (C). Selon l'intensité des facteurs de stress appliqués, il peut arriver que la colonie s'effondre (courbe rouge en C : le nombre d'individus est passé sous le seuil critique de 4 000 individus). L'impact du frelon asiatique est modélisé par une diminution du nombre de butineuses (celles capturées devant la ruche) et une diminution de l'activité des butineuses restantes (celles qui sont paralysées et ne sortent plus de la ruche).

ARTICLE

Received 13 Feb 2016 | Accepted 18 Aug 2016 | Published 4 Oct 2016

DOI: 10.1038/ncomms12986

OPEN

Massive yet grossly underestimated global costs of invasive insects

Corey J.A. Bradshaw^{1,2}, Boris Leroy^{1,3}, Céline Bellard^{1,4}, David Roiz^{5,*}, Céline Albert^{1,*}, Alice Fournier¹, Morgane Barbet-Massin¹, Jean-Michel Salles⁶, Frédéric Simard⁵ & Franck Courchamp^{1,7,8}

Insects have presented human society with some of its greatest development challenges by spreading diseases, consuming crops and damaging infrastructure. Despite the massive human and financial toll of invasive insects, cost estimates of their impacts remain sporadic, spatially incomplete and of questionable quality. Here we compile a comprehensive database of economic costs of invasive insects. Taking all reported goods and service estimates, invasive insects cost a minimum of US\$70.0 billion per year globally, while associated health costs exceed US\$6.9 billion per year. Total costs rise as the number of estimate increases, although many of the worst costs have already been estimated (especially those related to human health). A lack of dedicated studies, especially for reproducible goods and service estimates, implies gross underestimation of global costs. Global warming as a consequence of climate change, rising human population densities and intensifying international trade will allow these costly insects to spread into new areas, but substantial savings could be achieved by increasing surveillance, containment and public awareness.

¹Ecologie, Systématique et Evolution, Université Paris-Sud, CNRS, AgroParisTech, Université Paris-Saclay, 91400 Orsay, France. ²School of Biological Sciences, University of Adelaide, Adelaide, South Australia 5005, Australia. ³UMR 7208 Biologie des Organismes et des Ecosystèmes Aquatiques, Muséum National d'Histoire Naturelle, Université Pierre et Marie Curie, Université de Caen Basse-Normandie, CNRS, IRD, Sorbonne Universités, 43 rue Cuvier, 75005 Paris, France. ⁴Department of Genetics, Evolution and Environment, Centre for Biodiversity and Environment and Research, University College London, London WC1E 6BT, UK. ⁵MIVEGEC, Université de Montpellier-IRD224-CNRS5290, 911 Avenue Agropolis, 34394 Montpellier, France. ⁶Laboratoire Montpellierain d'Économie Théorique et Appliquée, Centre national de recherche scientifique, Institut national de recherche agronomique, SupAgro, Université de Montpellier, UPVM3, 34060 Montpellier, France. ⁷Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of California, 621 Young Drive South, Los Angeles, California 90095-1606, USA. ⁸Center for Tropical Research, Institute of the Environment and Sustainability, La Kretz Hall, University of California Los Angeles, California 90095, USA. * These authors contributed equally to this work. Correspondence and requests for materials should be addressed to C.J.A.B. (email: corey.bradshaw@adelaide.edu.au) or to F.C. (email: franck.courchamp@u-psud.fr).

For millennia, insects have been responsible for spreading devastating infectious diseases in both humans¹ and livestock², ravaging crops and food stocks³, damaging forests⁴, destroying infrastructure⁵, altering ecosystem functions⁶ and weakening the resilience of ecosystems to other disturbances⁷. This single invertebrate class (~2.5 million species⁸) is therefore probably the costliest animal group to human society.

A global challenge this century will be meeting the world's food requirements while maintaining economic productivity and conserving biodiversity. Globally, insect pests have been reported to reduce agricultural yields by 10–16% before harvest, and to consume a similar amount following harvest⁹. In fact, the largest food-producing countries, China and the United States, exhibit the highest potential losses from invasive insects¹⁰. Several other insect pests defoliate trees⁴ and degrade plant biodiversity, threaten commercial forestry and hamper climate change mitigation via increased tree mortality and associated increases in greenhouse-gas emissions¹¹. Many other insects are nuisance species or disease vectors that directly erode public health—from the Seventeenth to Twentieth centuries, insect-borne diseases caused more human disease and death than all other causes combined¹².

Insects are also among the most pervasive of invasive species. For example, 87% of the ~2,500 non-native terrestrial invertebrates in Europe are insects¹³. Yet, reliable estimates of their impacts are difficult to obtain, in particular for economic assessments. Most cost estimates are disparate, regionally focused, cover variable periods and are not always grounded in verifiable data (see Methods). The types of costs also vary and include both direct and indirect components (Fig. 1). Consequently, extrapolating local costs to global scales is challenging and few have attempted to overcome the many inherent flaws in this approach.

Reliable global cost summaries therefore remain a major challenge. Indeed, there are currently only 86 insect species listed in the International Union for Conservation of Nature (IUCN) Global Invasive Species Database¹⁴, and of those there are no cost estimates for 81.4%, while 12.8% of them have insufficient (unsourced) estimates. We therefore compiled the most comprehensive database of economic costs for invasive insects available to date (737 screened articles, chapters and reports), standardizing historical estimates as annual 2014 US dollars (US\$; Methods).

We determined the reproducibility of each study's cost estimates by identifying the source of all values used to extrapolate regional costs. When values were based on actual measures as opposed to non-sourced estimates and had a clear methodology provided, we deemed the resulting costs 'reproducible' (although we did not assess quality *per se* because of a lack of standard, objective criteria to assess the accuracy of published estimates; Methods). We categorized studies that did not meet these criteria as 'irreproducible'. We further divided all costs into two main categories: 'goods and services' (including production of agricultural and forestry goods, and cultural services; Fig. 1) and 'human health', further splitting the former into agriculture, forestry, infrastructure, mixed or urban categories, and the latter into seven disease categories (Methods).

Taking all reported goods and services estimates, and avoiding the extrapolation of limited data, invasive insects cost a minimum of US\$70.0 billion per year globally, while associated health costs exceed US\$6.9 billion per year. Total costs rise as the number of estimates increases; therefore, the true costs of invasive insects to human society are substantially larger (but by a currently unquantifiable amount) than we report here. Further, future costs are likely to increase as invasive insects expand their ranges in response to climate change, as well as to increasing human movements and international trade.

Results

Goods and services. We determined that invasive insects cost a minimum of US\$70.0 billion per year globally for goods and services, of which US\$25.2 billion per year comes from reproducible studies (Fig. 2 and Supplementary Data 1). There was no temporal pattern in annual cost rates (Supplementary Fig. 1), and most estimates were direct measures (although estimated costs were higher for extrapolated costs; see 'Expenditure types and targets' in the Supplementary Methods and Supplementary Fig. 2). Regionally, North America reported the highest annual costs (> US\$27.3 billion), followed by Europe (US\$3.6 billion per year; Fig. 2a,b), although this is likely more a function of the intensity of research effort (see 'Research effort' below) rather than a true reflection of relative regional costs. The 10 costliest species change little whether including all or only reproducible estimates (Fig. 2e,f).

According to a single study⁵, the most expensive insect is purportedly the Formosan subterranean termite *Coptotermes formosanus* estimated at > US\$30.2 billion per year globally (Fig. 2e). However, that irreproducible estimate is based on a single non-sourced value of US\$2.2 billion per year for the United States of America, a personal communication supporting a ratio of 1:4 of control:repair costs in a single US city (New Orleans) and an unvalidated assumption that the US costs represent 50% of the global total⁵. A more realistic ranking based on the reproducible estimates only (Fig. 2f) places the diamondback moth *Plutella xylostella* as the most expensive (US\$4.6 billion per year)¹⁵. Other costly insects include the brown spruce longhorn beetle *Tetropium fuscum* (US\$4.5 billion per year in Canada), the gypsy moth *Lymantria dispar* (US\$3.2 billion per year in North America) and the Asian long-horned beetle *Anoplophora glabripennis* (US\$3.0 billion per year in North America and Europe; Fig. 2f).

Human health. Global health costs directly attributable to invasive insects exceed US\$6.9 billion per year (Fig. 3); however, these exclude malaria costs because that disease is not due to the invasion of an insect vector throughout most of its distribution (although malaria cases 'imported' into non-endemic areas do incur treatment and prophylaxis costs¹⁶). Our summary also excludes the economic impacts on productivity, income, tourism, blood-supply system, personal protection and quality of life (Supplementary Note 1), as well as historical epidemics of yellow fever and dengue because no relevant cost estimates exist (Methods). Most health-related estimates are a combination of direct and indirect costs (79% and 93% for all estimates and reproducible-only estimates, respectively; see Supplementary Note 1), represent actual estimates as opposed to extrapolations or model predictions (66% and 77%, respectively) and are primarily related to medical care (75% and 88%, respectively; see 'Expenditure types and targets' in the Supplementary Methods and Supplementary Figs 3 and 4). Dengue (from a virus transmitted by *Aedes albopictus* and *Ae. aegypti*) costs represent 84% of total health costs, followed by 15% for West Nile virus transmitted by *Culex* spp. (Fig. 3c,d). Asia (US\$2.84 billion) and North America (US\$2.06 billion) and Central/South America (US\$1.85 billion) recorded the highest annual health costs (Fig. 3a,b).

Research effort. The regional summaries for both goods and services and health costs belie a strong positive relationship between total costs and the number of individual estimates (see 'Sampling bias' in the Supplementary Methods and Supplementary Fig. 5). Across regions, goods and services costs increase by 10 times for each additional 5.5 (reproducible-only) or

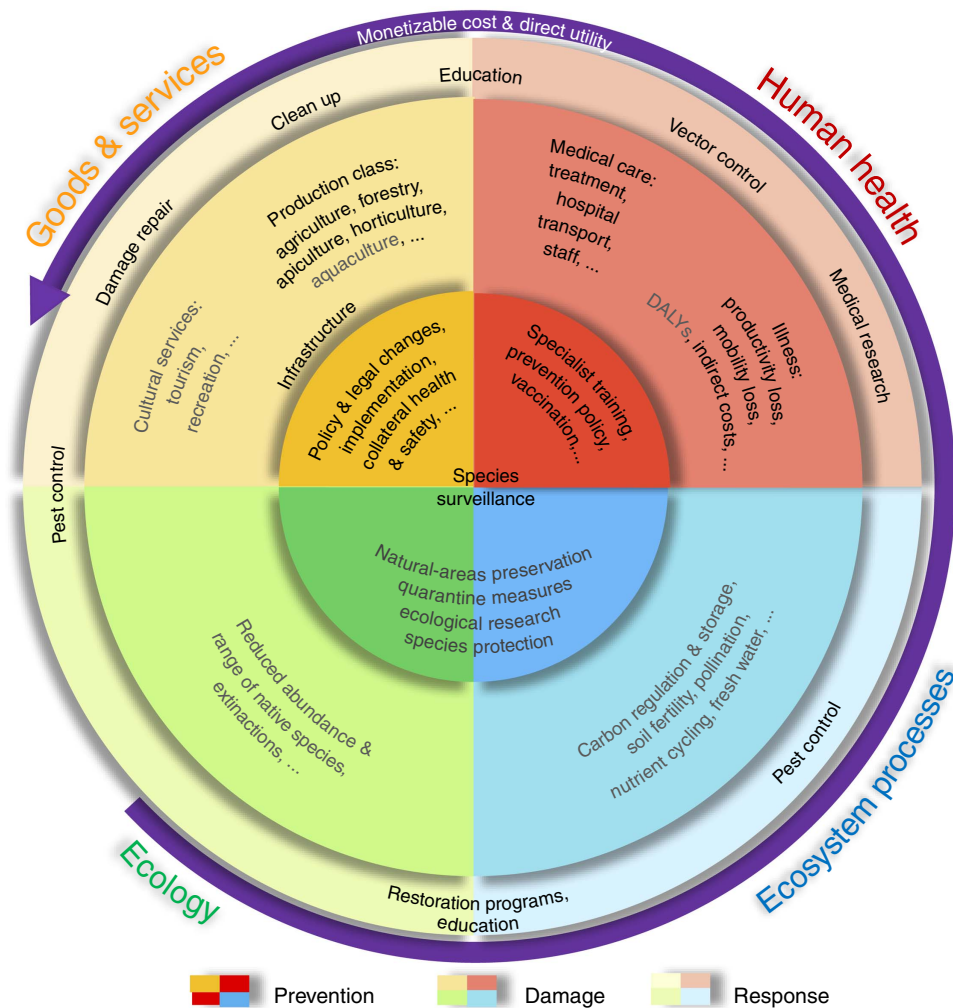


Figure 1 | Market and non-market cost categories associated with invasive insect damages. Costs are subdivided into ‘goods and services’ (yellow) and ‘human health’ (red), ‘regulating services’ (*sensu non-commercial*, but potentially monetizable, such as carbon regulation and pollination not otherwise quantified in agricultural yield estimates; blue) and ‘ecological’ costs (not typically monetizable; green). Owing mainly to a lack of monetary estimates, we could not compile costs for the categories and subcategories coloured in grey. The inner circle (darkest colours) encapsulates costs associated with prevention; the middle circle (mid-range colours) includes costs associated with damage from invasive insects; the outer circle (lightest colours) covers costs associated with responses or follow-up to invasive insect incursions. The outermost purple arrow indicates the general increase in our ability to estimate monetizable costs, and the direct relevance to human commerce and well being. DALY, disability-adjusted life year (lifespan lost because of burden of insect-borne disease; not assessed).

13.0 (all) estimates (Supplementary Fig. 5a,b). This strong positive relationship remains when expressed across species (Supplementary Fig. 6), but is necessarily more variable, given that most species have only one cost estimate each. The same type of relationship also exists for health costs, with total costs increasing by 10 times for each additional 18.5–19.1 estimates (Supplementary Fig. 6c,d). This regional bias in sampling corroborates the established phenomenon of a spatial mismatch between invader impacts on threatened species and research publications¹⁷, suggesting that large additional costs because of invasive insects remain to be estimated in lesser-sampled regions of the world, and reinforcing our hypothesis that the total costs have been grossly underestimated.

Cumulative costs. Given that the regions to which these sums apply do not have the same spatial area, have different climates, have important crop and infrastructure differences, and are likely to experience different insect invasion and detection probabilities,

extrapolating regional costs to correct for potential under-sampling is dubious. We therefore expressed total costs and the number of associated estimates as temporally cumulative values to identify possible thresholds within the sampled regions and categories (see ‘Sampling bias’ in the Supplementary Methods and Fig. 4). For both global goods and services and human health costs, there was evidence for an asymptote among the sampled species based on fitted logistic models (Fig. 4); however, reproducible-only goods and services costs had more support for a non-asymptotic linear model (Fig. 4b). This asymptotic behaviour is driven principally by North American goods and services costs (Supplementary Table 1 and Supplementary Fig. 7); in contrast, asymptotic behaviour was more prevalent across compared regions for human health costs (Supplementary Table 1 and Supplementary Fig. 8). For human health costs dominated by those associated with dengue fever, potential undersampling appears less problematic than for clearly underestimated costs from reproducible studies of goods and services. This variable asymptotic behaviour means that only some regions and cost

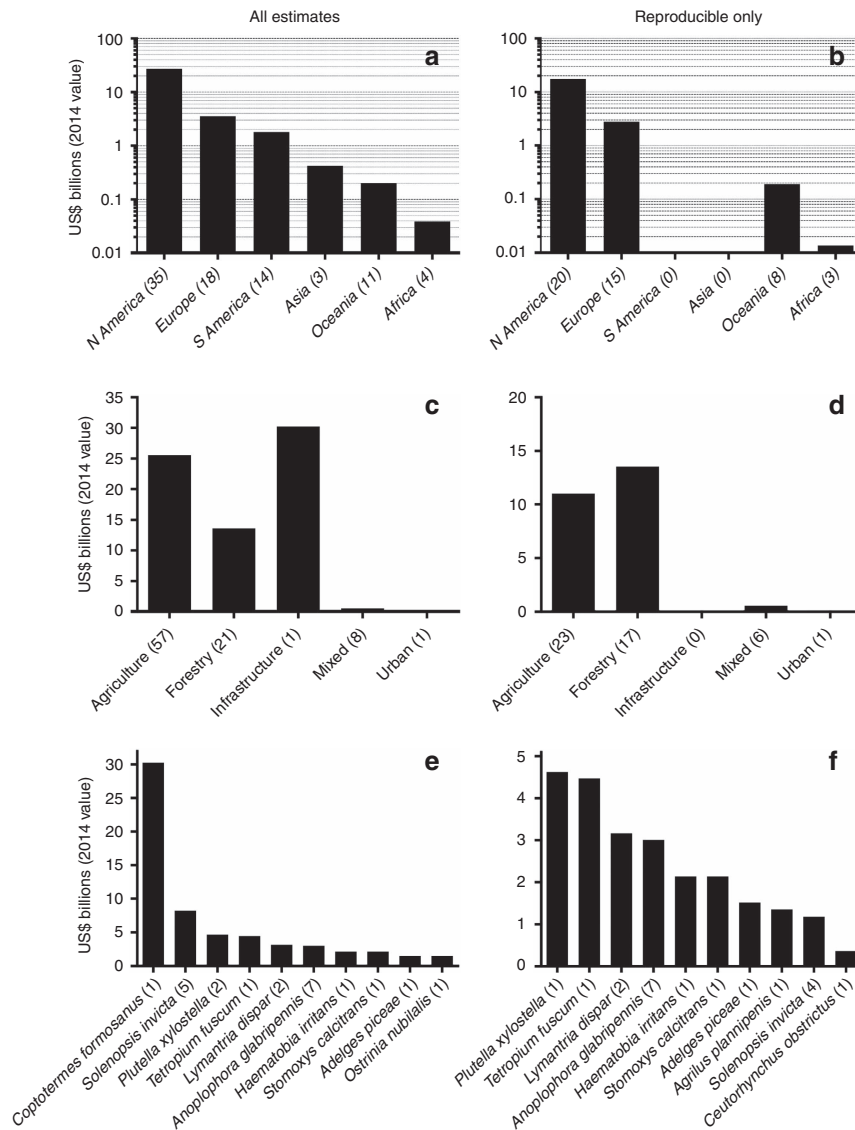


Figure 2 | Goods and services costs associated with invasive insects. Direct goods and services costs are categorized by major region (**a,b**) and by the 10 costliest insects (**e,f**) and by the 10 costliest insects (**e,f**). The first column includes all estimates regardless of reproducibility (**a,c,e**), whereas the second only includes costs for which estimates can be verified ('reproducible'; **b,d,f**). All costs expressed as annual 2014 US dollars. Bracketed numbers in the x axis labels indicate the number of estimates per category.

types demonstrate possible evidence of decelerating accumulation rates (that is, the costliest insects are assessed initially, with smaller damages estimated thereafter).

Discussion

The estimated total global costs, even after attempting to correct for sampling bias, are therefore necessarily gross underestimates. We found only 86 (goods and services) and 117 (health) estimates globally, of which only 55% of the former ($n = 47$) and 85% of the latter ($n = 99$) we deemed reproducible. Ecosystem-regulating services, which have high economic value worldwide¹⁸, are notoriously difficult to estimate¹⁹; hence, estimating the cost of their erosion arising from invasive insects is still unknown. In fact, we identified only one study²⁰ that provided reproducible economic costs of the erosion of ecosystem-regulating services (that is, costs not directly associated with goods and services or health, such as the erosion of pollination; Fig. 1) because of invasive insects (two *Vespula* wasps in New Zealand). That study

showed that damages arising mainly from reduced pollination are comparable to the direct costs to goods and services (for example, lost apicultural production and control) and are much higher than associated health costs²⁰.

While many non-native species are clearly beneficial to human society (Supplementary Fig. 9) by providing food, fibre, ecosystem services and even ecological benefits (habitats and resources for native species²¹; *ex situ* conservation²²; increasing reproductive success of native plants²³), the net outcome from non-native insects is strongly negative. This net outcome arises because most invasive non-native insects are not directly consumed or used in any way by humans, and their overall benefits to society remain limited²⁴.

There are two main phenomena leading to an increased frequency of introductions and potentially expanding distributions of the costliest insect invaders: international trade²⁵ and global warming⁹. Invasions and subsequent expansions are exacerbated by rising human populations, movement, migration, wealth and international trade²⁵, despite more national and

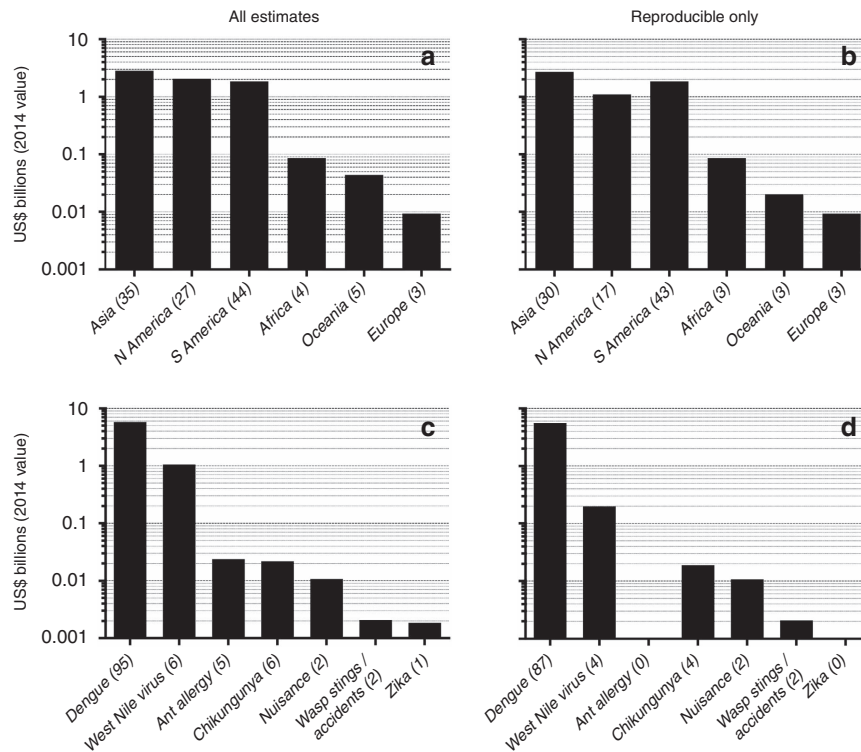


Figure 3 | Human health costs associated with invasive insects. Direct human health costs are categorized by major region (a,b) and disease (c,d). The first column includes all estimates regardless of reproducibility (a,c), whereas the second only includes costs for which estimates can be verified ('reproducible'; b,d). All costs expressed as annual 2014 US dollars. Bracketed numbers in the x axis labels indicate the number of estimates per category.

international policies targeting invasive species²⁶. Climate change projections to 2050 also predict a net average increase of 18% in the area of occurrence of current arthropod invaders²⁷.

Given that available economic estimates are sporadic, spatially incomplete (especially outside Europe and North America), of variable reproducibility and are likely to increase as the planet warms and international trade expands, we conclude that the costs of invasive insects to human society are underestimated and will escalate with time. The available data describe only the costliest insects of mainly industrial and/or biosecurity concern, and non-market costs are rarely estimated (but see Supplementary Note 1), even though they can at times exceed market costs (for example, for forest pests²⁸). In contrast, summaries of direct costs at the scale of the broader economy might not always adequately capture the true net costs of invasive insects because some investments can potentially lead to savings arising from mitigation (for example, costs of purchasing pesticides resulting in reduced damage from targeted pests). It is therefore difficult to estimate total costs from different values of direct and indirect categories of invasive insects impacts; therefore, we recommend that cost summaries always be reported by type and target (for example, Supplementary Figs 2 and 3).

Effective, early response and vigilant biosecurity are often cheaper (by up to 10 times for mosquito-borne disease²⁹) than waiting to pay for accrued damages^{4,9}, although this might not always be the case when prevention investment occurs long before any impacts are experienced³⁰. In the rare cases where those responsible for novel invasions are identified, 'polluter pays' legislation has been proposed³¹. However, most costs appear to be borne ultimately by individuals via out-of-pocket expenses³², higher consumer prices and taxes to fund management³¹, thus reinforcing the poverty-illness nexus³³. In addition to improving guidelines for estimating the full costs of invasive insects, vigilant

planning, public-awareness campaigns and community participation could potentially relieve society of billions of dollars of annual expense, and reduce the contribution of invasive insects to human suffering.

Methods

Literature review. We began our review of the literature on the economic impacts of invasive insects using the ISI Web of Science database with a specific search string to identify relevant papers (see below). We then used the Web of Science's 'refine' function to restrict the studies identified to the relevant fields, yielding 488 sources from 1911 to January 2014. We analysed each source to reject irrelevant papers and retained those containing economic estimates. We completed our database with 267 relevant studies up to December 2015 (including grey literature) opportunistically gathered. In total, we screened 737 sources, 470 of which were relevant to the economic impacts of invasive insects and from which 158 yielded useable economic estimates (Supplementary Data 1 and 2). When economic values were cited from studies not already included in the database, we searched and gathered papers, reports or chapters providing the initial estimates. For each value, we extracted the estimation methodology, and spatial and temporal coverage (full databases available in Supplementary Data 1 and 2). Owing to the diversity of the methods reviewed, we classified the reproducibility of economic values as 'reproducible' or 'irreproducible' based on qualitative criteria because of the diversity of methods reviewed (see 'Determining cost estimate reproducibility' below). We attributed 'reproducible' to values with demonstrated calculation methodologies, including uncertainties, and with available original references. 'Irreproducible' values were those without calculation methodologies, uncertainty estimates or unavailable original references (see 'Determining cost estimate reproducibility' below). We expressed all costs in 2014 US\$³⁴. We averaged multiple values (for example, to provide an annual average over a specified period) or uncertainty ranges before conversion to 2014 US\$. In many cases we deemed some of the multiple estimates for the same invasive insect species/disease and region as redundant (that is, generally older, obsolete, incomplete or irreproducible estimates). If monetary costs were provided as a range, we used the median value for each estimate. Detailed calculations for each estimate are available in Supplementary Data 1 and 2.

For health costs, we limited the criteria for invasive vector-borne diseases and their related vector mosquitoes following Juliano and Lounibos³⁵, based on several life-history traits such as desiccation-resistant eggs, development in small, human-made containers, occupying human-dominated habitats, diapause and autogeny.

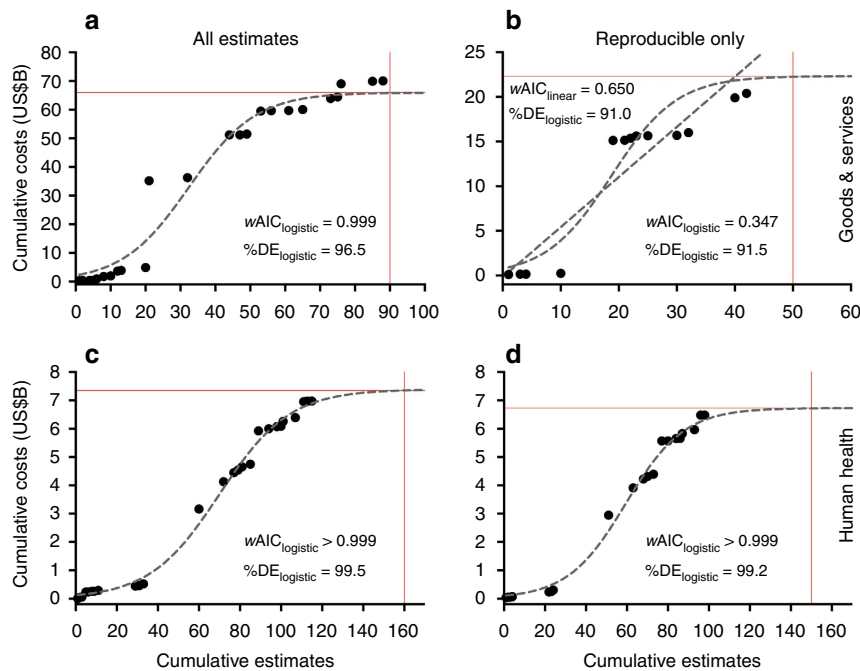


Figure 4 | Global cumulative costs due to invasive insects. Costs are expressed relative to the number of estimates for goods and services (**a,b**) and human health-related (**c,d**) costs, and for all estimates (**a,c**) and reproducible-only estimates (**b,d**). For a given year t , we summed all values (costs and number of estimates) up to t (see ‘Sampling bias’ in the Supplementary Methods for model fitting and comparison methods). We fitted linear, exponential, logarithmic and logistic models to each curve to examine evidence for asymptotic behaviour (identified by the dominance of a logarithmic or logistic model). For all categories except reproducible-only goods and services costs (**b**), the logistic model (curvilinear grey dashed lines) had the highest Akaike’s information criterion (AIC) weights ($wAIC \approx$ relative model probability) and explained $>96\%$ of the deviance in the data ($\%DE \approx$ coefficient of determination). For reproducible-only goods and services costs (**b**), the linear model (straight grey dashed line) had the highest $wAIC$, indicating that the logistic asymptote was likely an underestimate. For each fit, we also show the approximate asymptotic cost and the associated number of cumulative estimates required to achieve the asymptote (red lines). See also Supplementary Figs 7 and 8 for accumulation curves expressed by region. All costs expressed as 2014 US dollars.

We added chikungunya and zika and excluded historical epidemics of yellow fever, dengue and malaria in South America because no estimates of these exist. Most of the economic estimates of invasive mosquito-borne diseases that we obtained concerned dengue, while only a few concerned West Nile, chikungunya and zika viruses (Fig. 3c,d), and we therefore considered the costs of these diseases to be under-represented. For this reason, we could not evaluate the many costs of epidemics (zika, chikungunya, yellow fever and dengue). Nor did we include estimates of the contribution of each disease to disability-adjusted life years (Fig. 1) because these rarely include associated financial components. To estimate annual health costs based on the outbreaks of particular diseases covering multiple years, we calculated national outbreak frequencies (annual probabilities) of disease epidemics arising from invasive insects (Supplementary Data 3).

Search criteria for constructing the costs databases. We searched on Web of Science in February 2014 and extracted records from 1911 to January 2014. Our search string was composed of three elements: ‘invasive’ AND ‘insects’ and ‘economic impacts’. For each element we used a range of synonyms widely found in the literature. For example, for ‘invasive’ we used *invasi**, *invader*, *alien*, *exotic*, *non-native*, *introduced*, *naturaliz**. For ‘insects’, we also specified the names of a range of taxa that we identified *a priori* as having potentially important economic impacts. In addition, the search string included exclusion terms to reject irrelevant studies, for example, those related to medicine. We completed the search for citations in Google Scholar and internal government reports.

Full search string: $TS = (invasi^* \text{ OR } invader \text{ OR } alien \text{ OR } exotic \text{ OR } non\text{-}native \text{ OR } introduced \text{ OR } naturaliz^*) \text{ AND } TS = (insect^* \text{ OR } hymenoptera \text{ OR } ant \text{ OR } coleoptera \text{ OR } mosquito^* \text{ OR } lepidoptera \text{ OR } diptera \text{ OR } hemiptera \text{ OR } Anoplophora \text{ chinese} \text{ OR } Anoplophora \text{ glabripennis} \text{ OR } Dendroctonus \text{ ponderosae} \text{ OR } Diabrotica \text{ virgifera} \text{ OR } Harmonia \text{ axyridis} \text{ OR } Leptinotarsa \text{ decemlineata} \text{ OR } Trogoderma \text{ granarium} \text{ OR } Aedes \text{ aegypti} \text{ OR } Aedes \text{ albopictus} \text{ OR } Anopheles \text{ gambiae} \text{ OR } Ceratitis \text{ capitata} \text{ OR } Culex \text{ pipiens} \text{ OR } Culex \text{ quinquefasciatus} \text{ OR } Liriomyza \text{ huidobrensis} \text{ OR } Aphis \text{ gossypii} \text{ OR } Bemisia \text{ tabaci} \text{ OR } Linopithema \text{ humile} \text{ OR } Solenopsis \text{ invicta} \text{ OR } Vespa \text{ velutina} \text{ OR } Wasmania \text{ auropunctata} \text{ OR } Cameraria \text{ ohridella} \text{ OR } Helicoverpa \text{ armigera} \text{ OR } Lymantria \text{ dispar} \text{ OR } Plutella \text{ xylostella} \text{ OR } Spodoptera \text{ littoralis} \text{ OR } Frankliniella \text{ occidentalis} \text{ OR } Coptotermes \text{ formosanus}) \text{ AND } TS = (economy^* \text{ OR } monetary \text{ OR } dollar^*)$

$NOT \text{ TS} = (cancer^* \text{ OR } cardio^* \text{ OR } surg^* \text{ OR } carcin^* \text{ OR } engineer^* \text{ OR } operation \text{ OR } medic^* \text{ OR } rotation \text{ OR } ovar^* \text{ OR } polynom^* \text{ OR } purif^* \text{ OR } respirat^* \text{ OR } invasive \text{ technique})$.

Removing potential double counts. We made every effort to eliminate redundant amounts from the monetary values we used to estimate cost sums. First, we removed values that were obvious re-estimates of older values (with the more recent estimates tending to be more reproducible than older ones; for example, Supplementary Data 1, column E). We further separated costs into ‘extrapolation’ versus ‘actual estimate’ categories (columns G and H in Supplementary Data 1, respectively). Further removing those estimates already deemed irreproducible (column F), column I indicates with absolute certainty which estimates should be retained to avoid any potential case of double counting (that is, species with reproducible estimates that do not include both extrapolated and actual estimates).

The sum of estimates in column I (\$22,629,029,314) versus our sum of the total costs (US\$25,166,603,981) reported in the main text is only 10.1%, which suggest that even in the unlikely case of double counting, the bias is minimal, and well within the margin of error expected for a sum of median cost rates across the globe. It is essential to note that even if a species includes both extrapolations and actual values, it does not necessarily equate to double counting because often the different estimates apply to different regions of the insect’s distribution or different economic components of their costs. However, this does not exclude the possibility of double counting within the irreproducible category, simply because we cannot verify how the estimates were derived to check for instances of potential double counting.

Validity of annual cost rate metric. It is possible that the impact rate of any invasive species will vary over time, with rates being initially low following original establishment, and then increasing as the species expands its range and possibly declining as hosts are eliminated or humans adapt to the invasion. Consequently, a simple sum of rates from many species that invaded at different points in time might not provide a practical measure of standardized costs. However, ascertaining the year of invasion of all species we examined was impossible or suspect, given a lack of monitoring data for many species. To examine the potential problem indirectly, we

plotted the cost rates versus the applicable year (median or publishing year for most goods and services estimates; initial year of reporting interval for human health estimates) for the goods and services and human health estimates separately. The subsequent bivariate plots (Supplementary Fig. 1) do not reveal any relationship with time. We therefore consider the use of cost rates as an appropriate metric for standardizing costs across species, regions and time intervals.

Determining cost estimate reproducibility. We determined the reliability of the cost estimates given in each study by identifying the source of all the figures used to extrapolate regional costs. When monetary values were based on available calculation methodologies, traceable original references and clearly identified uncertainties, we deemed the resulting final costs to be 'reproducible'. This reproducibility is not an assessment of quality or realism of the estimation; rather, it is a qualitative assessment of whether the initial values, assumptions and methodology applied to obtain the monetary value can be fully understood (and ideally repeated). Conversely, we defined as 'irreproducible' any monetary values that could not be fully traced, clearly understood or justified. Thus, we deemed a monetary value to be irreproducible when it was not properly referenced, was not traceable, was derived from a potentially subjective source (for example, a personal communication or a web page with no supporting references), did not have the full details of the calculations or did not provide a clear list of the underlying assumptions. We assessed reproducibility for every monetary value we found in the literature; hence, some values might be reproducible and others irreproducible in the same study (for example, ref. 36).

We could not apply the criteria in the same way to all types of monetary values. For example, assumptions and calculations are necessary when monetary values result from extrapolations (for example, see the calculations in Table 3 of ref. 37 or the values in ref. 38), but not when they are reports of raw expenses and costs (for example, values reported in ref. 39). The attribution of reproducibility was therefore a qualitative procedure specific to each monetary value. As a consequence, we supported our choices with narrative details about each value in the database (see, for example, 'detailed notes' worksheet in Supplementary Data 1).

The attribution of reproducibility to monetary estimates was clear in most cases. For example, values provided in refs 28,37,38 were explained clearly with respect to details, methodologies, assumptions and limits; therefore, we classified them as 'reproducible'. Conversely, values for *Ae. albopictus* were classified as irreproducible in ref. 6 because they were associated to a reference on *Anopheles glabripennis*. Likewise, some values in ref. 7 were either non-sourced or were associated with personal communications, and were thus deemed irreproducible. However, in some cases, the attribution was less certain. For example, in several cases we were not able to obtain the sources of the estimates, especially for non-English sources; therefore, we conservatively decided to attribute irreproducibility to these (for example, the various values in ref. 8), although we acknowledge that they might in fact be reproducible. In the case of raw reports of expenses and costs, we generally classified values provided by official institutions as reproducible (for example, those in ref. 4), and from uncertain sources such as personal communications with no more details than the name (for example, those in ref. 8) or from conferences (for example, those in ref. 9) as irreproducible.

Data availability. The authors declare that all data supporting the findings of this study are available within the article and its Supplementary Information files.

References

- World Health Organization. *World Malaria Report 2015* (World Health Organization, 2015).
- Mellor, P. S., Boorman, J. & Baylis, M. Culicoides biting midges: their role as arbovirus vectors. *Annu. Rev. Entomol.* **45**, 307–340 (2000).
- Oerke, E.-C. Crop losses to pests. *J. Agric. Sci.* **144**, 31–43 (2006).
- Aukema, J. E. *et al.* Historical accumulation of nonindigenous forest pests in the continental United States. *BioScience* **60**, 886–897 (2010).
- Su, N. Y. Novel technologies for subterranean termite control. *Sociobiology* **39**, 95–101 (2002).
- Kenis, M. *et al.* Ecological effects of invasive alien insects. *Biol. Invasions* **11**, 21–45 (2009).
- Charles, H. & Dukes, J. in *Biol. Invasions. Vol. 193. Ecological Studies* (ed. Wolfgang, N.) Ch. 13, 217–237 (Springer, 2007).
- Mora, C., Tittensor, D. P., Adl, S., Simpson, A. G. B. & Worm, B. How many species are there on Earth and in the ocean? *PLoS Biol.* **9**, e1001127 (2011).
- Bebber, D. P., Ramotowski, M. A. T. & Gurr, S. J. Crop pests and pathogens move polewards in a warming world. *Nat. Clim. Change* **3**, 985–988 (2013).
- Paini, D. R. *et al.* Global threat to agriculture from invasive species. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **113**, 7575–7579 (2016).
- Kurz, W. A. *et al.* Mountain pine beetle and forest carbon feedback to climate change. *Nature* **452**, 987–990 (2008).
- Gubler, D. J. Resurgent vector-borne diseases as a global health problem. *Emerg. Infect. Dis.* **4**, 442–450 (1998).
- Roques, A. *et al.* in *Handbook of Alien Species in Europe. Vol. 3. Invading Nature - Springer Series in Invasion Ecology* Ch. 5, 63–79 (Springer, 2009).

- Invasive Species Specialist Group. *Global Invasive Species Database* www.iucngisd.org/gisd/ (2015).
- Zalucki, M. P. *et al.* Estimating the economic cost of one of the world's major insect pests, *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae): just how long is a piece of string? *J. Econ. Entomol.* **105**, 1115–1129 (2012).
- Widmer, L. L., Blank, P. R., Van Herck, K., Hatz, C. & Schlägenhauf, P. Cost-effectiveness analysis of malaria chemoprophylaxis for travellers to West-Africa. *BMC Infect. Dis.* **10**, 279–279 (2010).
- Bellard, C. & Jeschke, J. M. A spatial mismatch between invader impacts and research publications. *Conserv. Biol.* **30**, 230–232 (2016).
- Costanza, R. *et al.* Changes in the global value of ecosystem services. *Global Environ. Change* **26**, 152–158 (2014).
- Nunes, P. A. L. D. & van den Bergh, J. C. J. M. Economic valuation of biodiversity: sense or nonsense? *Ecol. Econ.* **39**, 203–222 (2001).
- Macintyre, P. & Hellstrom, J. *An Evaluation of the Costs of Pest Wasps (Vespa species) in New Zealand* 1–44 (New Zealand Department of Conservation and Ministry for Primary Industries, 2015).
- Rodriguez, L. F. Can invasive species facilitate native species? Evidence of how, when, and why these impacts occur. *Biol. Invasions* **8**, 927–939 (2006).
- Li, D.-Z. & Pritchard, H. W. The science and economics of *ex situ* plant conservation. *Trends Plant Sci.* **14**, 614–621 (2009).
- Sanguinetti, A. & Singer, R. B. Invasive bees promote high reproductive success in Andean orchids. *Biol. Conserv.* **175**, 10–20 (2014).
- Aizen, M. A. *et al.* When mutualism goes bad: density-dependent impacts of introduced bees on plant reproduction. *New Phytol.* **204**, 322–328 (2014).
- Pyšek, P. *et al.* Disentangling the role of environmental and human pressures on biological invasions across Europe. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **107**, 12157–12162 (2010).
- Butchart, S. H. M. *et al.* Global biodiversity: indicators of recent declines. *Science* **328**, 1164–1168 (2010).
- Bellard, C. *et al.* Will climate change promote future invasions? *Glob. Change Biol.* **19**, 3740–3748 (2013).
- Holmes, T. P., Aukema, J. E., Von Holle, B., Liebhold, A. & Sills, E. Economic impacts of invasive species in forests. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* **1162**, 18–38 (2009).
- Vazquez-Prokopec, G. M., Chaves, L. F., Ritchie, S. A., Davis, J. & Kitron, U. Unforeseen costs of cutting mosquito surveillance budgets. *PLoS Negl. Trop. Dis.* **4**, e858 (2010).
- Olson, L. J. & Roy, S. The economics of controlling a stochastic biological invasion. *Am. J. Agric. Econ.* **84**, 1311–1316 (2002).
- Jenkins, P. T. Paying for protection from invasive species. *Issues Sci. Technol.* **19.1**, 67–72 (2002).
- Xu, K. *et al.* Household catastrophic health expenditure: a multicountry analysis. *Lancet* **362**, 111–117 (2003).
- Saraswathy Gopalan, S. & Das, A. Household economic impact of an emerging disease in terms of catastrophic out-of-pocket health care expenditure and loss of productivity: investigation of an outbreak of chikungunya in Orissa, India. *J. Vector-Borne Dis.* **46**, 57–64 (2009).
- World Bank. *World Bank Open Data* data.worldbank.org (2015).
- Juliano, S. A. & Philip Lounibos, L. Ecology of invasive mosquitoes: effects on resident species and on human health. *Ecol. Lett.* **8**, 558–574 (2005).
- Dosdall, L. M. *et al.* Insect invasions of agroecosystems in the western Canadian prairies: case histories, patterns, and implications for ecosystem function. *Biol. Invasions* **13**, 1135–1149 (2011).
- Colautti, R. I., Bailey, S. a., van Overdijk, C. D. A., Amundsen, K. & MacIsaac, H. J. Characterised and projected costs of nonindigenous species in Canada. *Biol. Invasions* **8**, 45–59 (2006).
- Aukema, J. E. *et al.* Economic impacts of non-native forest insects in the continental United States. *PLoS ONE* **6**, e24587 (2011).
- Haack, R. A., Hérard, F., Herard, F., Sun, J. & Turgeon, J. J. Managing invasive populations of Asian longhorned beetle and citrus longhorned beetle: a worldwide perspective. *Annu. Rev. Entomol.* **55**, 521–546 (2010).

Acknowledgements

We thank B. Geslin and F. Chiron for discussion and direction on building the database. This work is supported in part by grants from BNP-Paribas and ANR InvaCost grants, and the Australian Research Council (FT110100306).

Author contributions

C.J.A.B. and F.C. conceived and designed the study. B.L., M.B.-M., C.A. and A.F. compiled the database. C.J.A.B. and C.B. did the analyses. C.J.A.B. and F.C. wrote the manuscript with input from all contributing authors.

Additional information

Supplementary Information accompanies this paper at <http://www.nature.com/naturecommunications>

Competing financial interests: The authors declare no competing financial interests.

Reprints and permission information is available online at <http://npg.nature.com/reprintsandpermissions/>

How to cite this article: Bradshaw, C. J. A. *et al.* Massive yet grossly underestimated global costs of invasive insects. *Nat. Commun.* 7, 12986 doi: 10.1038/ncomms12986 (2016).



This work is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License. The images or other third party material in this article are included in the article's Creative Commons license, unless indicated otherwise in the credit line; if the material is not included under the Creative Commons license, users will need to obtain permission from the license holder to reproduce the material. To view a copy of this license, visit <http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>

© The Author(s) 2016

Spatial prediction of Asian hornet impact on honeybees

Fournier Alice^{1,‡}, Requier Fabrice^{2,3,‡}, Pointeau Sophie⁴, Rome Quentin⁵, Courchamp Franck¹.

¹Ecologie, Systématique et Evolution, Univ. Paris-Sud, CNRS, AgroParisTech, Université Paris-Saclay, Paris, 91400 Orsay, France

²Instituto de Investigaciones en Recursos Naturales, Agroecología y Desarrollo Rural (IRNAD), Sede Andina, Universidad Nacional de Río Negro (UNRN) and Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Mitre 630, CP 8400, San Carlos de Bariloche, Río Negro, Argentina

³Department of Animal Ecology and Tropical Biology, Biocenter, University of Würzburg, Am Hubland, 97074 Würzburg, Germany

⁴ITASP – Institut de l'abeille, Domaine Saint-Paul, CS 40509, 84914 Avignon, France

⁵UMS 2006 Patrimoine Naturel - AFB, CNRS, MNHN - Museum national d'Histoire naturelle, CP50, 57 Rue Cuvier, 75235, Paris Cedex 05, France

‡Equal contribution

Keywords: *Apis mellifera*, bee colony modelling, BEEHAVE, biological invasion, colony mortality, spatial modelling, yellow-legged hornet

ABSTRACT

Spatially explicit predictions are useful to efficiently manage invasive species: they can be used to prioritize actions where these species are likely to become established and where their impacts will be most severe. The Asian hornet (*Vespa velutina nigrithorax*) is an invasive predator of honeybee that has invaded France and part of the rest of Europe. In the actual context on pollinator crisis, where honeybees are already threatened by multiple combined stressors (lack of resources, pesticides, pathogens...), the Asian hornet might represent an additional stress leading to colony collapse. This invasive predator of honeybees raises concerns about the extent of its impacts on the beekeeping activity. Here, we combine niche modelling technics and agent-based models to assess the probability of honeybee's colonies mortality due to the Asian hornet, in a spatially explicit way. Our model is calibrated with realistic hornet and honeybee colony densities and with field observations of hornet's impact on honeybee colony survival. We provide a range of predictions based on different working hypotheses and estimate that as much as 41 % of honeybee colonies are likely to die due to Asian hornet predation. We also evaluate the

Asian hornet-related economic losses and find that 86,8 million euros per year might be lost in France only due to honey production shortfalls. The risk maps we provide are powerful prediction tools to visualize where the species might have the highest impacts, target the species management in the most effective way and adapt beekeeping practices in order to limit the impacts.

INTRODUCTION

Biological invasions, in combination with other anthropogenic drivers (Brook et al., 2008; Dukes and Mooney, 1999), are responsible for many socio-economic and ecological impacts worldwide, including massive economic costs (Bradshaw et al., 2016), health related issues (Mazza et al., 2014; Schindler et al., 2015) and concerning ecological impacts such as biodiversity loss and species extinctions (Bellard et al., 2017, 2016; Clavero and García-Berthou, 2005; Kenis et al., 2008). This situation is likely to worsen since more and more species are being moved and introduced throughout the world (Seebens et al., 2018, 2017). Among other ecosystem services, invasive alien species are known to affect wild plants and crops pollination: they can modify plant-pollinator networks, reduce nutritional resources availability for pollinators and facilitate pathogens spread from one species to another (Campbell et al., 2015; Schweiger et al., 2010; Vanbergen et al., 2018). Biological invasions take part in the current pollination crisis as an additional cause of pollinator decline (Aizen and Harder, 2009; Arbetman et al., 2013; Goulson et al., 2015).

In Western Europe, the invasion of *Vespa velutina nigrithorax* (called Asian hornet hereafter) greatly concerns beekeepers and governmental policies, as this predator of honeybees (*Apis mellifera* L.) may represent an additional risk factor involved in the mortality of currently declining bee colonies (Potts et al., 2010; Goulson et al., 2015). This decline is manifested by high honeybee colony mortality rates during winter (Carreck and Neumann, 2010) and is probably caused by a combination of multiple stresses that weaken colonies, including parasites, pesticides, and lack of flowers (Ellis and Munn, 2005; Potts et al., 2010; Goulson et al., 2015).

The Asian hornet arrived accidentally in France in 2004 from China (Arca et al., 2015). Since its arrival, the Asian hornet has rapidly spread across most of the French territory, and to other neighbouring Western European (Bertolino et al., 2016; Garigliany et al., 2017; Keeling et al., 2017; Witt, 2015). Asian hornet predation disturbs European honeybee colonies in two ways. First, their predation on foraging honeybees at the beehive entrances causes a depletion in the colonies adult population size (Monceau et al., 2014, 2013;

Requier et al., under review). Second, the presence of Asian hornets hovering in front of the beehives disturbs the global flight activity behavior of the honeybee colony and causes a syndrome called “foraging paralysis” (Monceau et al., 2017; Requier et al., under review). Foraging paralysis consists in honeybee colonies stopping their foraging flight activity, which leads to reduced colonies’ food intakes and storage. These disturbances (decreased adult population size and reduced food supply) occur during the critical pre-wintering season for honeybees and therefore increase the probability of winter colony mortality (Requier et al., under revision). Asian hornet-related mortality risk, for honeybee colonies, varies with the load of Asian hornets hovering in front of beehives, which suggest that honeybee colony mortality risk could be estimated and predicted by to the joint distributions of this invasive species and honeybee colonies.

Risk predictions represent useful tools to communicate with stakeholders and policy makers in order to target prevention or management actions, and reduce the possible negative impacts associated with that risk (Behdarvand et al., 2014; Liang et al., 2014; Ostfeld et al., 2005; Treves, 2004; Uffill-Brown et al., 2014; Venette et al., 2010). A risk can be defined as a measure of the probability and severity of adverse effects due to a threat (Aven, 2011). In our case, Asian hornets represent a threat (or risk factor) for honeybee colonies survival, and the risk is the probability that honeybee colonies will die due to the Asian hornet’s predatory impact. Evidence of honeybee colony mortality risk, due to Asian hornet, was recently shown in a non-spatially explicit way (Requier et al., under revision). We now need mortality risk maps to help beekeepers and policy makers anticipate and mitigate the impacts of this invasion. The aim of this study is therefore to fill this gap and propose the first spatially explicit risk prediction of honeybee colony mortality due to the Asian hornet. The study was carried out over the French territory as it is the first and most invaded European country by the Asian hornet. Since honeybee colony mortality is also suspected to economically affect professional beekeepers through a decrease in beehive livestock, and subsequently a decrease in honey production, we also aimed at providing the first Asian hornet-related and spatially explicit economic losses evaluation in France.

In this study, we develop ecological niche models for predicting the Asian hornet abundance in France. Then, using beehive locations in France and an agent-based model of honeybee colony dynamics we assess the risk of bee colony mortality related to Asian hornet nest densities. Lastly, we combine yearly honey production data and potential honeybee colony mortality rates to evaluate the potential honey production decreases and economic losses due to the Asian hornet. Overall, combining these different modelling

approaches resulted in a spatial prediction of the Asian hornet-related bee colony mortality and economic impact in France. This prediction will be helpful to identify the most threatened areas and prioritize Asian hornet management plans effectively.

MATERIALS & METHODS

The construction of risk map requires two components: (1) maps of the risk factor (i.e. distribution of hornet nests in our study) and risk target (i.e. honeybee colonies distribution) distributions and (2) a model linking the level of risk factor to the probability of adverse effect (i.e. modelling the hornet impact on honeybee colonies according to varying levels of predation pressure) (Fig. 1).

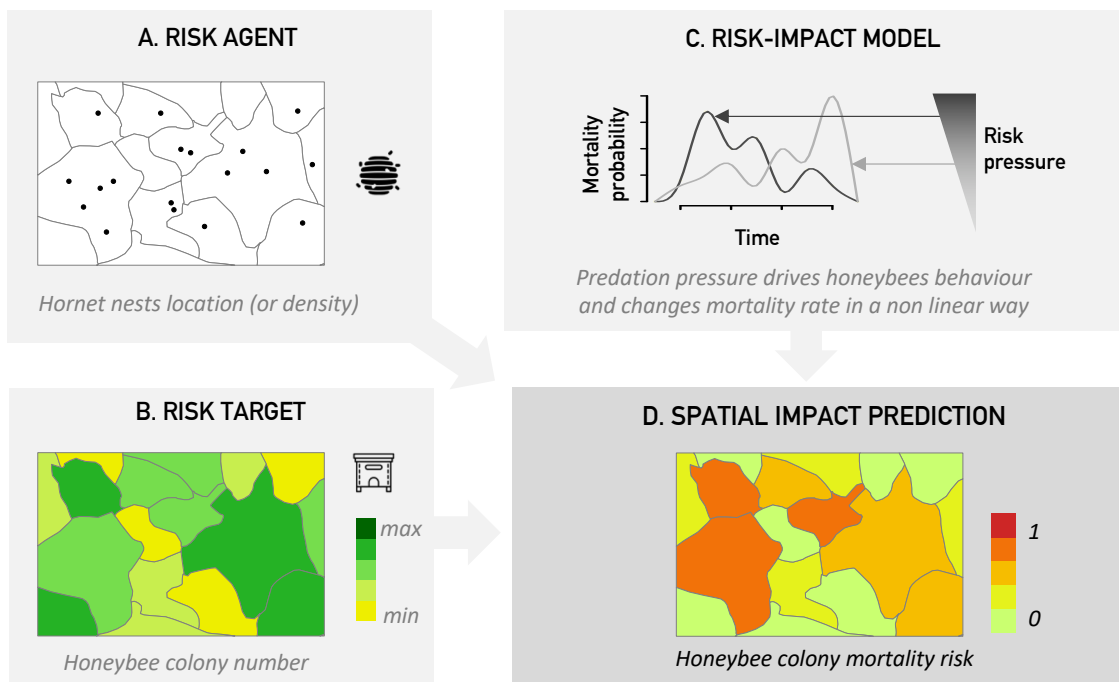


Figure 1: Components needed to produce spatially explicit impact risk estimations. (A) Risk agent: can be the GPS location of what causes the risk, buffers corresponding to the range of action of the agent, or even be a probability of presence of the risk agent modelled using occurrence data and environmental variables. (B) Risk target: can be GPS locations, density or presence probability. (C) Risk impact model: this essential element is constructed using field data and modelling techniques. It can be nonlinear and complex, and it describes what happens to the risk-target in a range of scenarios. (D) spatial impact prediction: a projection of the model result's corresponding to every possible realistic combined condition of risk agent and target.

1. Asian hornet nest density

1.1 *Asian hornet occurrence data*

Asian hornet observed nest number data were obtained from field work programs carried out in four French departments: *Pyrénées Atlantiques*, *Vendée*, *Morbihan*, *Deux Sèvres*, from 2014 to 2017 (RISQAPI and ITSAP-MNHN programs) (Fig. S1.B). The nest detection protocol set up by this program was based on two methods: (1) travelling along all the public roads of the departments and searching for Asian hornet nest using binoculars, and (2) drawing 3 km radius circles around randomly selected locations in the selected departments and walking to cover their whole 28 km² area searching for nest. Overall, 90 circles were randomly drawn and searched (see Fig. S1.B for their location). The precise GPS locations of each detected hornet nest was recorded. Overall, this dataset totaled to 525 nests records distributed over a 28,348 km² searched area. This observed nest number, available in four departments, can be considered as an exhaustive nest number in these areas: all nests present in the departments are highly likely to have been detected.

1.2 *Calibration of Asian Hornet density model*

We used these observed nest numbers to calibrate an abundance model and predict hornet nest density across the whole French territory. To do so, we followed Hill et al. (2017) method: we used random forest regressions to model the relationship between the species density and a set of explanatory variables and we projected this relationship across space to predict the species potential density over France. A random forest is an ensemble classification method which consists in (1) sampling a subset of the training data at random with replacement (i.e., bootstrap), (2) growing decision trees to build the forest, (3) averaging the predictions from each tree to obtain the consensus prediction and (4) measuring the model accuracy using the data that was not used for training (called Out-Of-Bag (OOB) data) (Breiman, 2001; Segal, 2004; Prasad et al., 2006).

We downloaded Fournier et al (2017) published Asian hornet suitability maps (climatic, habitat and environmental suitabilities) and included them as explanatory variables in our abundance model, as it was shown to increase abundance models quality (Hill et al., 2017). The other variables used were related to climate (temperature, precipitation, wind), topography (altitude), level of anthropization (human footprint index and percentage of urban area per pixel) and percentage of tree cover. See the Table S1 for more details on the explanatory variables resolution and source. For each variable, we calculated the increased node purity: this variable-specific index measures the improvement of the prediction (i.e., the decrease in mean squared error) when this variable is randomly

permuted at a node. The variable increased node purity is calculated as the averaged value over all trees that use this variable.

The random forest parameters we chose were 500 trees per forest and 10 randomly sampled variables at each node, out of the 39 available variables (Fig. S2 for the details on the parameters selection). We used the R^2 score and the root-mean-square error (RMSE) to evaluate the accuracy of our model (Chai and Draxler, 2014). RMSE is a measure that estimates the model's error by comparing predicted values to Out-Of-Bag (OOB) data left out before model calibration (10 % of the data randomly sampled for each run and left out). The lower the RMSE value, the better the model accuracy. RMSE was calculated using 10-fold cross-validations. To evaluate the uncertainty of our model, i.e. construct prediction intervals, we followed Wager et al. (2014) infinitesimal jackknife procedure for variance estimation (Wager et al., 2014). This model provided us with the potential number of *V. velutina* nests per squared km in France, under current climatic conditions, called *estimated nest density* hereafter.

2. Honeybee colony mortality risk

2.1 *Honeybee colonies occurrence data*

The French ministry of agriculture holds yearly records of honeybee colony numbers per township (i.e. the municipality area), across the whole French territory (French ministry of Agriculture, 2017). This dataset is based on mandatory beekeeper declarations of their beehives number. We considered the 2015 last year available of the national database, which totaled to 1,056,314 honeybee colonies distributed across France. Among the 36,571 French townships (i.e. the finest spatial resolution of this study), 23,870 of them contained records of managed bee colonies in 2015 (i.e. 65.2 % of the French townships and 77.0 % of the French territory). The data deficient townships probably correspond to areas where beekeepers haven't declared their activity. Overall, the number of declared honeybee colonies per township ranged from 0 to 2,377.

2.2 *Calibration of honeybee colony mortality model*

We used the BEEHAVE model (Becher et al. 2014) to assess the risk of honeybee colony mortality related to Asian hornet impact. We performed 1,000 simulations to predict the daily growth of a honeybee colony population from the beginning of January to the end of

May of the following year. This time period was chosen to include a complete winter season, which corresponds to the time of year when most of the mortality occurs.

The model was calibrated following Becher et al.'s (2014) initial colony settings, except that we increased the stochasticity in four key colony parameters to improve the representativeness of real field-condition variability. These four parameters were: (i) the maximal egg-laying rate of the queen, randomly drawn from 1,900 to 2,300 eggs per day, (ii) the initial adult population size, ranging from 10,000 to 14,000 bees, (iii) the *Varroa destructor* infestation, varying from 2 to 4 mites and (iv) the prevalence of virus-infected mites (virus can be the black queen cell virus, deformed wing virus, acute bee paralysis virus,...) drawn from 0 to 100% on the first day of simulation (Becher et al., 2014). We also took into account usual beekeeping management practices using the ad-hoc options, including *Varroa* treatments and honey harvests.

To implement the Asian hornet predation impacts in the model, we followed Requier et al. (under revision) methods consisting in modifying the two parameters “forager mortality” and “maximal foraging distance allowed for the colony”, from the day 240 (August 28th) to the day 310 (November 6th). These two parameters mimic Asian hornet related disturbances of honeybee colonies activity, such as the predation pressure on foraging honeybees and the colony foraging paralysis (Monceau et al., 2017; Requier et al. under revision). Along the 1,000 simulations, we gradually decreased the maximal daily foraging distance allowed for the colony flight activity from the default value of 7,299 km per day down to 0 (no foraging activity), and we increased the forager mortality probability from the default value of $1.00e-05$ to $2.00e-05$ per second (Requier et al. under revision). Each of these simulations reproduced a different level of hornet predation pressure, ranging from null (no hornet predating at the beehive entrance) to high (many hornets simultaneously predating at the beehive entrance).

Simulations were classified based on whether they predicted colony collapse during winter. Collapse events were defined following two thresholds (Becher et al. 2014): (i) simulations that predict a population size smaller than 4,000 adult bees during winter, and (ii) simulations that predict a total depletion of honey stock during winter.

2.3 Spatial prediction of Asian hornet-related bee colony mortality

We used the estimated hornet nest density (Fig.1.A), the declared honeybee colony density (Fig.1.B) and the colony mortality model (Fig.1.C) to evaluate spatially Asian hornet-related bee colony mortality risk (Fig.1.D). *V. velutina* impact on honeybee colonies

depends on the relative densities of predators (Asian hornets) and prey (honeybee colonies) in the same area. If there are more honeybee colonies in an area, then Asian hornet impact is diluted among them and honeybee colonies are less at risk of collapsing.

Given that we did not have exact beehive GPS locations, and instead only had the number of honeybee colonies per township, we had to make the hypothesis that hornets could reach all beehives located in the same township as their nest. This assumption relies on the fact that the flight range for hornets are comprised between 8 km and 30 km per day, depending on the studies (see e.g. Bertolino et al., 2016; Bessa et al., 2016; Monceau and Thiéry, 2016; Robinet et al., 2016), and that the mean size of a French townships is a 3.87 km side length square (varying from 3 to 75,780 hectares, with a mean area is 1,500 hectares). Hornets are probably able to also reach beehives located in adjacent townships, and not only those present in the same township as them, meaning that our working hypothesis is likely to be very conservative.

In each township, we used the estimated Asian hornet nest and honeybee colony densities to calibrate the BEEHAVE model and estimate colony mortality probability under realistic predation pressure conditions. Mortality rates depend on two parameters: the size of the hornet nests and the ratio between the nest and beehive densities. These two parameters modulate the number of Asian hornets actively capturing honeybees in front of the beehives. Given that we had no information about the size of the hornet nests, we calibrated the model according to two extreme scenarios representing small vs large nests. We considered that when a small nest is located near a beehive, there is constantly at least one hornet from that nest capturing honeybees in front of the hive entrance. Respectively, when a large nest is located near a beehive, then 30 hornets from that nest are constantly flying in front of the hive and predating on honeybees. This range of values (1 to 30 hornets) was chosen based on literature data (Arca et al., 2014; Monceau et al., 2017) and field work observations (RISQAPI program). To account for these two extreme scenarios, we propose spatial predictions of mortality rates obtained either with the conservative scenario (low predation pressure = small nests) or a worst-case scenario (high predation pressure = large nests). We also took into account the predator dilution factor, i.e. the ratio between the number of hornet nests and the number of beehives in each township. These steps enabled us to predict the probability of honeybee colony mortality in each township.

2.4 Asian hornet-related potential economic losses

France is divided in 13 administrative regions (the finest spatial resolution of this economic analysis), and the French ministry of agriculture holds records of honey production in each of these regions. We obtained the 2015 regional honey production data from the ministry. The total honey production in France reached 14,493 tons on a national basis and ranged from 137 to 3,188 tons per region (in *Normandie* and *Nouvelle Aquitaine* respectively). According to the French ministry of agriculture, the national profits from honey industry amounts to 115 million euros. Therefore, the average profit that beekeepers gain from honey production and sale is 8.0 €/kg in France.

The previous steps provided us with the hornet-related colony mortality in each French township. We averaged these data regionally to estimate regional hornet-related colony mortality. Then, in each region, we multiplied the colony mortality probability by the amount of honey production. This gave us a spatially explicit estimate of the potential honey-related profits that might be lost due to the Asian hornet.

RESULTS

1. Asian-hornet nest density estimation

Our abundance model was successful in estimating hornet nests density accurately ($R^2 = 0.523$ and $RMSE = 0.136$). Fig. S2 shows the distribution of the difference between the estimated and observed nest densities (per km^2). The mean difference between the estimated and observed densities is 0.076 (sd = 0.156, min = 0, max = 2.81). The rounded estimated nest densities and the observed nest densities are exactly similar in 97.6 % of the exhaustively study area.

We projected our model over France to predict the potential Asian hornet nest density in every French township. The mean hornet nest number per township was 15.5 (sd = 15.9, min = 0, max = 282) and the mean density was 1.08 nest / km^2 (sd = 0.467, min = 0 and max = 36.5).

The top 5 variables that were the most powerful in predicting hornet nests density were the amount of urban cover (22.4 % of increased node purity), the percentage of suitable habitats (13.9 %), the environmental suitability (11.8 %) and temperature related variables (mean temperature of warmest quarter (11.0 %) and annual mean temperature (10.7 %)). The variable “hives density” was ranked 27th among the 39 variables and its mean increased the node purity value was only 2.80 %.

The average prediction uncertainty was 0.0310 (sd = 0.0650, min = 0.00486, max = 4.59), and we calculated it using an infinitesimal jackknife procedure (Wager et al., 2014). Fig. S3 shows the spatial distribution of the prediction uncertainty values.

2. Asian hornet-related bee colony mortality risk

The mean number of declared honeybee colonies per township was 44.3 (sd = 79.0, min = 1 and max = 2,377). The townships in which we have no honeybee data (34.7%) may correspond to real absences of hives or to areas where beekeepers have not declared their hives. The areas where beehives are the more numerous are the South-East and the Western part of France (Fig S1). Honeybee colony mortality depends on the ratio between Asian hornet nests and beehives densities per township; the mean ratio is 1.69 (sd = 3.51), and it ranges from 0 to 146 in France. 96.3 % of honeybee colonies have at least one hornet nest in the township where they are located. We then used the estimated nest density, the honeybee colonies number and the colony mortality model to estimate honeybee colony mortality risk in each of the French townships for which we had data. To our knowledge, this is the first spatially explicit and quantitative estimation of *V. velutina* potential impact on honeybee colonies mortality, and it is based on realistic beehive/hornet nest density per township. We describe this mortality risk below.

2.1 Risk magnitude

We estimated honeybee colonies mortality risk according to two predation pressure scenarios, low and high, accounting for hornet nests range size through the season (Fig. 2). Under the low predation scenario (1 hornet foraging in front of the beehives), 2.03% of the colonies (21,460 colonies) have a mortality probability > 0.75 and are thus highly likely to die (Fig. 3). Under the high predation scenario (30 hornets per nest simultaneously foraging in front of the beehives), this number reaches 41.0 % of the colonies (433,403 honeybee colonies) (Fig. 3). The mean mortality probabilities are 0.384 (sd = 0.111) and 0.768 (sd = 0.292) for the low and high predation pressures respectively.

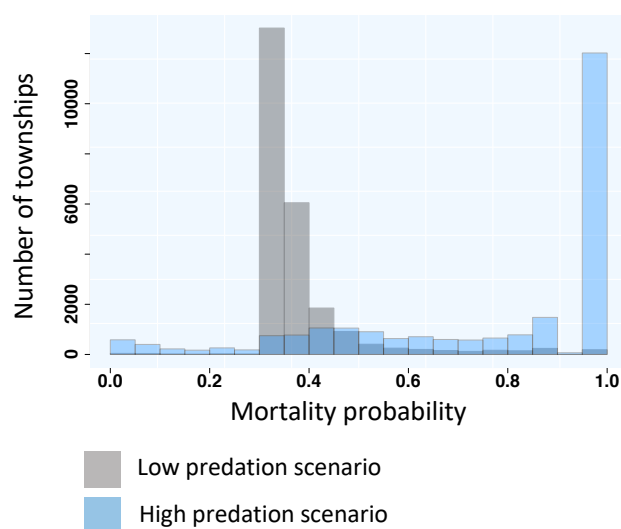


Fig. 3: Frequency distribution of honeybee colony mortality probability according to two predation scenarios. The Y axis corresponds to the frequency with which each probability is estimated among all French townships, grey shading the low predation (small nest) situation and blue shading the high predation (large nests) situation.

The mean size of the prediction confidence interval for the low predation scenario was 0.274 (sd = 0.102, min = 0 and max = 0.377) and it was 0.098 for the high predation scenario (sd = 0.070, min = 0, max = 0.377). The maps showing the spatial distribution of the mortality prediction uncertainty and the histograms of the corresponding values are presented in Fig. S4.

2.2 Risk distribution

The honeybee colony mortality risk maps highlight areas that are likely to be the most at risk from the Asian hornet (Fig. 2). Under a low predation scenario, mortality risk is below 0.5 across most of France, and honeybee colonies have a mortality probability > 0.75 in only 2.79 % of the French territory. Under a high predation pressure scenario, honeybee colonies mortality probability is > 0.75 in 47.5 % of France. These highly threatened colonies are spread out across France.

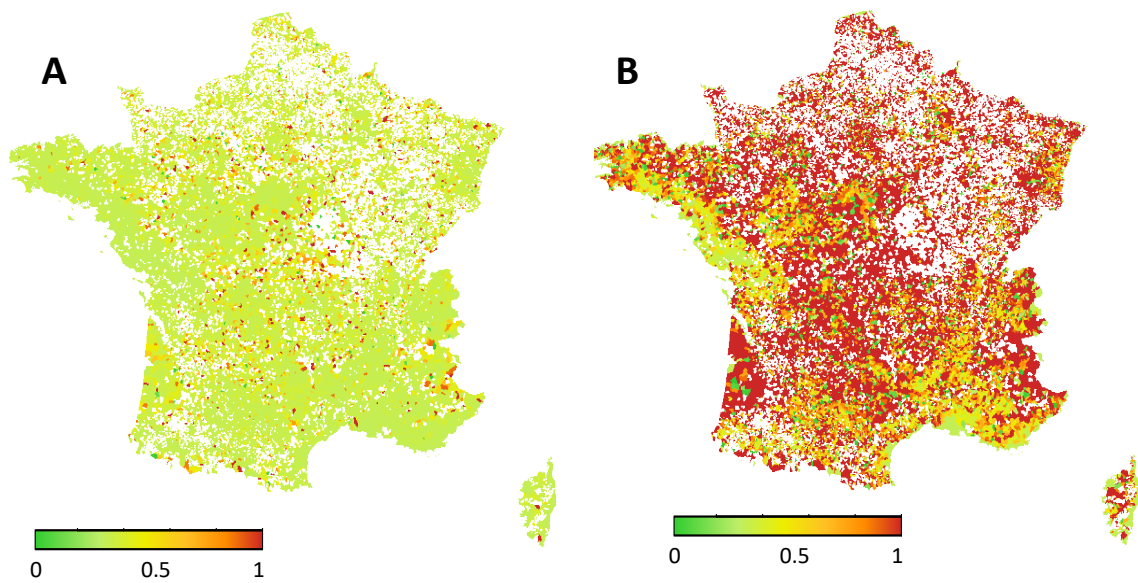


Fig. 2: Honeybee colony mortality probability, due to the Asian hornet, under (A) low and (B) high predation scenario (i.e. 1 to 30 hornets from each nest being simultaneously capturing honeybees in front of the hives). These two maps provide a range of extreme predictions, the most likely outcome probably lies between them. These maps were obtained using the estimated Asian hornet nest density and 2015 honeybee colony numbers per township. White areas represent areas for which we had no hive data.

3. Asian hornet-related potential economic losses

To estimate the potential Asian hornet impact on the French honey industry, we multiplied the predicted honeybee colony mortality by the spatially explicit honey production data. We found that honey production losses may reach 10,851 tons nationally, ranging from 153 tons in *Hauts-de-France* to 2,430 tons in *Nouvelle Aquitaine* (Table S2). From an economic perspective and based on the 8€/kg national average benefit, we found that the beekeeping industry losses due to the Asian hornet amount to 86,8 million euros. At the regional scale, the economic losses vary from 0.923 to 19.4 million euros (*Hauts-de-France* and *Nouvelle Aquitaine* regions respectively, See Table S2 for each region's value). Fig. 4 shows the geographic distribution of these estimated economic losses in France.

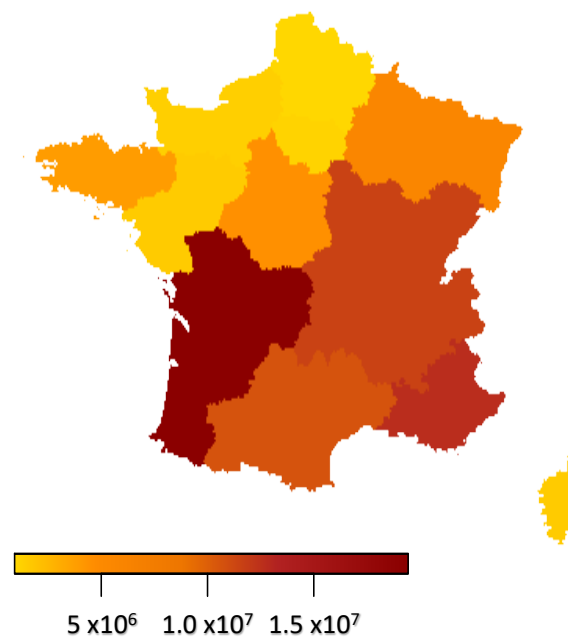


Fig. 4: Spatial distribution of economic losses due to the Asian hornet. These losses correspond to honey production deficits due to hornet-related honeybee colony mortality.

DISCUSSION

This study represents the first spatially explicit assessment of the Asian hornet impact on honeybee colony mortality and beekeeping industry. We found that the Asian hornet potential distribution might cover the whole of France under current climatic conditions, with varying nest densities depending on the area. We estimated that as much as 41% of the honeybee colonies are likely to die due to the Asian hornet in France. This represents an amount of potential loss of €86,8M nationally for beekeepers. The highest economic losses are predicted to happen in the South-West of France.

Previous works have already mapped the Asian hornet potential distribution in France and worldwide (Barbet-Massin et al., 2013; Fournier et al., 2017; Villemant et al., 2011), but the novelty of our model is that it does not predict a probability of presence but rather it estimates the potential density of the species, i.e. the nests number per km². A recent study showed that including the climatic suitability of the species - obtained with a species distribution model (SDM)- as an explanatory variable in the random forest improved the model quality and predictive ability (Hill et al., 2017). We followed this recommendation and combined published Asian hornet suitability maps (Fournier et al., 2017) with other environmental covariates to calibrate a random forest model. A random forest is an

ensemble classification method (Breiman, 2001; Segal, 2004; Prasad et al., 2006) which has the advantage of being unaffected by large number of potentially collinear variables, thus robust to overfitting, and have been showed to outperform other regression techniques for ecological modelling, making it a well-suited method for our purpose (Breiman, 2001; Cutler et al., 2007; De'ath et al., 2000; Prasad et al., 2006). This abundance model enabled us to generate a comprehensive Asian hornet density map across France. Our predictive model also enabled us to rank the environmental variables according to their ability to predict Asian hornet nests density (Fig. S2). Anthropogenic elements of the landscape came out as the first explanatory variable; this result confirms previous works that proved the high affinity of the Asian hornet for human-modified environments (Choi et al., 2012; Fournier et al., 2017; Monceau and Thiéry, 2016; Robinet et al., 2016). Climatic and environmental suitabilities (Fournier et al., 2017) were also powerful predictors of nest density: this confirms Hill et al. (2017) result, who found a strong relationship between tree species distribution and abundance.

As highlighted by Venette et al. (2010), ideally, a risk model and map should not only predict the risk agent potential presence, but also the possible consequences of its presence. Our study is in accordance with this recommendation as it provides the first objective, spatially explicit and quantitative estimation of *V. velutina* potential impact on honeybee colonies, based on realistic beehive/hornet nest density per township. To obtain it, we benefited from recent agent-based ecological modelling technics, which have matured over the last decade towards more predictive and flexible models and are increasingly used for solving a wide range of applied problems (Henry et al., 2017; Stillman et al., 2015). We highlight area where acute risk is expected, which should be of great use for many stakeholders. Beekeepers will be able to know if the current threat level in their area has reached its potential maximum level and may use this information to adapt their working habits (hives location, colony feeding patterns...), anticipate high winter losses or fight locally against hornets. Local governance might use these predictions to decide where and how much they should invest in nest detection and destruction. National and European policy makers now have an estimation of the potential impact of the Asian hornet on the beekeeping activity and can use this knowledge to anticipate how much financial support beekeepers might need. The range of mortality values we obtained was higher than that obtained by a recent survey of national levels of winter mortality rates from European beekeepers (Brodschneider et al., 2016). However, their study only covered part of France (488 beekeepers compared to the 24,352 beekeepers in our study), did not

include the Asian hornet as potential factor of colony mortality and used a very coarse map resolution.

The economic costs of invasive species can be divided into three main categories: costs related to the prevention, fighting and damage caused by the species (Bradshaw et al., 2016). In this study, we provide the first damage-related cost estimation of the Asian hornet. This spatially explicit estimation is based on governmental honey production data and is available at the regional scale across France. It is noteworthy that a colony may die during the winter, and still produce honey during the previous spring: our estimation anticipates the deficits honey productions that may affect beekeepers the during the following season. Beekeepers also benefit economically from hive products other than honey (pollen, royal jelly, beeswax, propolis, swarm and queen sales), but we did not have the corresponding data to include them in our estimation. Nevertheless, the government has estimated that honey sales represent 86.2% of the beekeepers' income (France AgriMer, 2012; FranceAgriMer, 2016).

Our estimation therefore is a slight underestimation of the total potential economic impact of the Asian hornet for the French beekeeping industry. In addition to beekeepers, crop growers may also be economically impacted by honeybee colony mortality since they directly benefit from the pollination services that honeybees provide (Breeze et al., 2016; Gallai et al., 2009; Vanbergen et al., 2013). The part of the French agricultural production directly depending on insect pollination in France amounted 2.3 to 5.3 billion euros in 2010 (Beyou et al., 2016). We can already anticipate that expanding the Asian hornet economic impact evaluation to include the cost of pollination services would lead to massive costs. A study has recently evaluated the cost estimates for the control of the yellow-legged hornet invasion (nest removal): they found that the cost of this invasion reached €13.6M in France (Barbet-Massin et al., under revision). We can point to the fact that damage costs (evaluated in our study) greatly exceed control costs. Robinet et al. (2017) report that only 30-40% of detected nest are being destroyed, and that doubling the number of nests destructed could reduce the spread of the species by 17% and its nest density by 29% (Robinet et al., 2016). Overall, these studies suggest that investing in setting up a planned nest destruction scheme, rather than relying on opportunistic nests removals, would be a cost-efficient strategy to face the Asian hornet invasion. Lastly, the Asian hornet has not yet reached the USA, South America and Australia, although these areas are climatically suitable for this species (Barbet-Massin et al., 2013; Villemant et al., 2011). These continents rely heavily on domestic honeybees for their agricultural economy, which relies both on hive products (honey...) and pollination services for crop production: for example,

the economic benefit of honeybees as pollinators in the USA alone has been estimated to be up to \$15 billion yearly (Gallai et al., 2009). If the Asian hornet was to become invasive there too, the economic costs would be tremendous, and ecological damages probably beyond estimation. This emphasizes the high necessity to control the Asian hornet invasion and invest (including economically) in protection measures in these countries in order to avoid these potential costs (Finnoff et al., 2007).

The structure and the resolution of the honeybee colonies data represent two sources of uncertainty. First, the spatial resolution of the beehive data (one value per township) forced us to make the hypothesis that hornets foraging capacities enabled them to reach all of the beehives present within the township of their nest. This assumption seems conservative, according to flight range data that can be found in the literature (Bertolino et al., 2016; Bessa et al., 2016; Monceau and Thiéry, 2016; Robinet et al., 2016), meaning that hornets can probably also forage on beehives located in adjacent townships, and that we therefore probably underestimated the risk. The “high” scenario therefore seems more likely to be close to real mortality patterns to us. And second, honeybee colony numbers are declarative, meaning that they probably underestimate number of beehives per township, and that hornet related impact might thus be overestimated in our analysis. Our Asian hornet data was also a source of uncertainty for our predictions, since the impact on honeybees depends on hornet nest size, for which we had no information. We therefore produced two mortality scenarios, based on the hypothesis that all nests are either small or large. The reality probably lies between these two estimations. Our uncertainty analysis could be improved in two ways: (1) by measuring the combined uncertainty of the two models used (instead of dealing with each model separately as we did), and (2) by evaluating the relative contribution of each source of uncertainty to the final uncertainty, in order to target the ones that are worth fixing (e.g. collecting more data, including nest size to the data collection process...) (Buisson et al., 2010; Coulston et al., 2016; Heuvelink P., 2002). Furthermore, there remained some unexplained residual variation in our abundance model: this variation could be reduced by adding other covariates, such as hornet specific covariates relating to its life cycle or foraging requirements. Some of the unexplained variance may also come from the fact that our model is static; including dynamic components to our model could be a way to improve the predictions, for instance by including information on dispersal rate, demography, and landscape features that affect the Asian hornet dispersal (types of patches, landscape matrix surrounding them, spatial relationship between patches...) (Haran et al., 2015;

Keeling et al., 2017; Robinet et al., 2016; Vimercati et al., 2017). Overall, apart from these suggested improvements, we provide a robust and rather conservative risk estimation.

Building predictive models that can effectively be used to manage invasive species requires adjustments compared to producing models for scientific publication only (Schmolke et al., 2010; Voinov and Bousquet, 2010). Modelers need to communicate with the stakeholders, provide explicit information on the situations in which the predictions are valid, the hypothesis made, the methodological framework used, and the uncertainty that comes with the predictions, in order to ensure that managers will interpret rightly the prediction and make sound use of them (Dehnen, 2012; Schmolke et al., 2010; Voinov and Bousquet, 2010). Our aim was to work in good accordance with these guidelines and provide a practical starting point to prioritize Asian hornet mitigation actions (McGeoch et al., 2016). In this study, in addition to the prediction map, we provided the uncertainty associated with each of the predictions and supplied the annotated code developed for the study (Fig. S3 & S4). These uncertainty analyses confirm the good performance of the model and its ability to be used as a valid tool for management of Asian hornet impact on honeybees. Communication with the stakeholders though, before, during and after the modelling process, is one component of our work that needs to be reinforced to ensure its usefulness for the Asian hornet management (Jönsson et al., 2015; Theobald et al., 2000)

A perspective from this work could be to collect data from beekeepers and research programs, that have evaluated the efficiency of prevention and protection measures on colony survival probability, in order to integrate this knowledge into our model. This would enable us to take its applicability a step further by providing precise recommendations of the most cost-effective mitigation measure for each level of risk (Booy et al., 2017). Also, we recommend that future assessments of the Asian hornet impacts should not only include honeybees but also the rest of the biodiversity, i.e. the impact of its predation on insect preys and the level of competition that it exerts on the European hornet (Cini et al., 2018). Indeed, although mortalities of managed honeybees are concerning, maintaining wild pollinator population is equally important for maintaining pollination services and therefore also need informed conservation measures (Breeze et al., 2011; Colla and MacIvor, 2016).

GENERAL CONCLUSION

Our study is the first to predict honeybee mortality risk due to the Asian hornet predation impact in a spatially explicit way. To obtain this mortality risk map, we first estimated

the Asian hornet nest density across France. Then, we calibrated an agent-based model to predict the probability of honeybee colony mortality in relation to different levels of hornet predation pressure. Finally, we combined the hornet nest density map, the beehives density map and our model linking the two of them to predict honeybee colonies mortality in every French township under field realistic conditions. We estimate that up to 41% of the honeybee colonies are likely to collapse due to the Asian hornet in France. If all of these colonies die, the economic impact for beekeepers do to honey production deficit may reach 86.8 million euros in France.

SUPPLEMENTARY MATERIALS

Fig. S1: Hives and hornet nest density maps

Fig. S2: Parametrization of the abundance model

Fig. S3: Evaluation of the abundance model

Fig. S4: Prediction confidence interval of the honeybee mortality model

Table S1: Variables used for the random forest abundance model and sources

Table S2: Estimation of regional honey production losses due to the Asian hornet.

ACKNOWLEDGMENTS

We would like to thank the French ministry of agriculture for sharing the beehives location data. We address a special thank go to M. Becher, F. Brun and M. Henry for constructive comments on the simulations, and to A. Decourtye and C. Villemant for their supports in field data collection. Also, part of the exhaustive occurrence data we used came from work supported by the European Community program (797/2004) for French beekeeping coordinated by the French Ministry of Agriculture (RISQAPI project) which we would like to thank. Finally, we thank the Foundation BNP Paribas for supporting the project thanks to the Invacost grant.

REFERENCES

Aizen, M. a., Harder, L.D., 2009. The Global Stock of Domesticated Honey Bees Is Growing Slower Than Agricultural Demand for Pollination. *Curr. Biol.* 19, 915–918. doi:10.1016/j.cub.2009.03.071

Arbetman, M., Meeus, I., Morales, C., Aizen, M., Smagghe, G., 2013. Alien parasite hitchhikes to

Patagonia on invasive bumblebee. *Biol. Invasions* 15, 489–494. doi:10.1007/s10530-012-0311-0

Arca, M., Mougél, F., Guillemaud, T., Dupas, S., Rome, Q., Perrard, A., Muller, F., Fossoud, A., Capdevielle-Dulac, C., Torres-Leguizamon, M., Chen, X.X., Tan, J.L., Jung, C., Villemant, C.,

- Arnold, G., Silvain, J.F., 2015. Reconstructing the invasion and the demographic history of the yellow-legged hornet, *vespa velutina*, in Europe. *Biol. Invasions* 17, 2357–2371. doi:10.1007/s10530-015-0880-9
- Arca, M., Papachristoforou, A., Mougel, F., Rortais, A., Monceau, K., Bonnard, O., Tardy, P., Thiéry, D., Silvain, J.F., Arnold, G., 2014. Defensive behaviour of *Apis mellifera* against *Vespa velutina* in France: Testing whether European honeybees can develop an effective collective defence against a new predator. *Behav. Processes* 106, 122–129. doi:10.1016/j.beproc.2014.05.002
- Aven, T., 2011. On Some Recent Definitions and Analysis Frameworks for Risk, Vulnerability, and Resilience. *Risk Anal.* 31, 515–522. doi:10.1111/j.1539-6924.2010.01528.x
- Barbet-Massin, M., Rome, Q., Muller, F., Perrard, A., Villemant, C., Jiguet, F., 2013. Climate change increases the risk of invasion by the Yellow-legged hornet. *Biol. Conserv.* 157, 4–10. doi:10.1016/j.biocon.2012.09.015
- Becher, M. a., Grimm, V., Thorbek, P., Horn, J., Kennedy, P.J., Osborne, J.L., 2014. BEEHAVE: A systems model of honeybee colony dynamics and foraging to explore multifactorial causes of colony failure. *J. Appl. Ecol.* 51, 470–482. doi:10.1111/1365-2664.12222
- Behdarvand, N., Kaboli, M., Ahmadi, M., Nourani, E., Salman Mahini, A., Asadi Aghbolaghi, M., 2014. Spatial risk model and mitigation implications for wolf-human conflict in a highly modified agroecosystem in western Iran. *Biol. Conserv.* 177, 156–164. doi:10.1016/j.biocon.2014.06.024
- Bellard, C., Cassey, P., Blackburn, T.M., 2016. Alien species as a driver of recent extinctions. *Biol. Lett.* 12, 20150623. doi:10.1098/rsbl.2015.0623
- Bellard, C., Rysman, J.F., Leroy, B., Claud, C., Mace, G.M., 2017. A global picture of biological invasion threat on islands. *Nat. Ecol. Evol.* 1, 1862–1869. doi:10.1038/s41559-017-0365-6
- Bertolino, S., Lioy, S., Laurino, D., Manino, A., Porporato, M., 2016. Spread of the invasive yellow-legged hornet *Vespa velutina* (Hymenoptera: Vespidae) in Italy. *Appl. Entomol. Zool.* 51, 589–597. doi:10.1007/s13355-016-0435-2
- Bessa, A.S., Carvalho, J., Gomes, A., Santarém, F., 2016. Climate and land-use drivers of invasion: predicting the expansion of *Vespa velutina nigrithorax* into the Iberian Peninsula. *Insect Conserv. Divers.* 9, 27–37. doi:10.1111/icad.12140
- Beyou, W., Darses, O., Puydarrieux, P., Tallandier-Lespinasse, S., Hubert, S., 2016. EFESSE, le service de pollinisation. Minist. l'environnement.
- Booy, O., et al., 2017. Risk management to prioritise the eradication of new and emerging invasive non-native species. *Biol. Invasions* 19, 2401–2417. doi:10.1007/s10530-017-1451-z
- Bradshaw, C.J.A., Leroy, B., Bellard, C., Albert, C., Roiz, D., Barbet-Massin, M., Fournier, A., Salles, J.-M., Simard, F., Courchamp, F., 2016. Reviewer's Comments Massive yet grossly underestimated global costs of invasive insects. *Nat. Commun.* 6, 2011. doi:10.1038/ncomms12986
- Breeze, T.D., Bailey, A.P., Balcombe, K.G., Potts, S.G., 2011. Pollination services in the UK: How important are honeybees? *Agric. Ecosyst. Environ.* 142, 137–143. doi:10.1016/j.agee.2011.03.020
- Breeze, T.D., Gallai, N., Garibaldi, L.A., Li, X.S., 2016. Economic Measures of Pollination Services : Shortcomings and Future Directions. *Trends Ecol. Evol.* xx, 1–13. doi:10.1016/j.tree.2016.09.002
- Breiman, L., 2001. Random Forest. Cambridge University Press, Cambridge. doi:10.1017/CBO9781107415324.004
- Brodtschneider, R., et al., 2016. Preliminary analysis of loss rates of honeybee colonies during winter 2015/16 from the COLOSS survey. *J. Apic. Res.* 55, 375–378. doi:10.1080/00218839.2016.1260240
- Brook, B.W., Sodhi, N.S., Bradshaw, C.J. a., 2008. Synergies among extinction drivers under global change. *Trends Ecol. Evol.* 23, 453–460. doi:10.1016/j.tree.2008.03.011
- Buisson, L., Thuiller, W., Casajus, N., Lek, S., Grenouillet, G., 2010. Uncertainty in ensemble forecasting of species distribution. *Glob. Chang. Biol.* 16, 1145–1157. doi:10.1111/j.1365-2486.2009.02000.x
- Campbell, C., Yang, S., Albert, R., Shea, K., 2015. Plant-pollinator community network response to species invasion depends on both invader and community characteristics. *Oikos* 124, 406–413. doi:10.1111/oik.02039
- Carreck, N., Neumann, P., 2010. Honeybee colony losses. *J. Apic. Res.* 49, 1. doi:10.3896/IBRA.1.49.1.01
- Chai, T., Draxler, R.R., 2014. Root mean square error (RMSE) or mean absolute error (MAE)? - Arguments against avoiding RMSE in the literature. *Geosci. Model Dev.* 7, 1247–1250. doi:10.5194/gmd-7-1247-2014

- Choi, M.B., Martin, S.J., Lee, J.W., 2012. Distribution, spread, and impact of the invasive hornet *Vespa velutina* in South Korea [WWW Document]. *J. Asia. Pac. Entomol.* doi:10.1016/j.aspen.2011.11.004
- Cini, A., Cappa, F., Petrocelli, I., Pepiciello, I., Bortolotti, L., Cervo, R., 2018. Competition between the native and the introduced hornets *Vespa crabro* and *Vespa velutina* : a comparison of potentially relevant life-history traits. *Ecol. Entomol.* doi:10.1111/een.12507
- Clavero, M., García-Berthou, E., 2005. Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends Ecol. Evol.* 20, 110. doi:10.1016/j.tree.2005.01.003
- Colla, S.R., MacIvor, J.S., 2016. Questioning public perception, conservation policy, and recovery actions for honeybees in North America. *Conserv. Biol.* doi:10.1111/cobi.12839
- Coulston, J.W., Blinn, C.E., Thomas, V.A., Wynne, R.H., 2016. Approximating Prediction Uncertainty for Random Forest Regression Models. *Photogramm. Eng. Remote Sens.* 82, 189–197. doi:10.14358/PERS.82.3.189
- Cutler, D.R., Edwards, T.C., Beard, K.H., Cutler, A., Hess, K.T., Gibson, J., Lawler, J.J., 2007. Random Forests for Classification in Ecology. *Ecology* 88, 2783–2792. doi:10.1890/07-0539.1
- De'ath, G., Fracricius, K.E., Fabricius, K.E., 2000. Classification and regression trees: A powerful yet simple technique for ecological data analysis. *Ecology* 81, 3178–3192. doi:10.2307/177409
- Dehnen, K., 2012. TEASIng apart alien species risk assessments : a framework for best practices 1475–1493. doi:10.1111/ele.12003
- Dukes, J.S., Mooney, H.A., 1999. Does global change increase the success of biological invaders? *Trends Ecol. Evol.* 14, 135–139. doi:10.1016/S0169-5347(98)01554-7
- Finnoff, D., Shogren, J.F., Leung, B., Lodge, D., 2007. Take a risk: Preferring prevention over control of biological invaders. *Ecol. Econ.* 62, 216–222. doi:10.1016/j.ecolecon.2006.03.025
- Fournier, A., Barbet-Massin, M., Rome, Q., Courchamp, F., 2017. Predicting species distribution combining multi-scale drivers. *Glob. Ecol. Conserv.* 12, 215–226. doi:10.1016/j.gecco.2017.11.002
- France AgriMer, 2012. Audit économique de la filière apicole Française. *Les synthèses Fr. AgriMer* 1–32.
- FranceAgriMer, 2016. Observatoire de la production de miel et gelée royale. *Les synthèses Fr. AgriMer* 4.
- French ministry of Agriculture, 2017. Beehive declarative form and procedure [WWW Document]. URL <http://mesdemarches.agriculture.gouv.fr/demarches/exploitation-agricole/obtenir-un-droit-une-autorisation/article/declarer-la-detention-et-l-294> (accessed 3.30.18).
- Gallai, N., Salles, J.M., Settele, J., Vaissière, B.E., 2009. Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecol. Econ.* 68, 810–821. doi:10.1016/j.ecolecon.2008.06.014
- Garigliany, M., Taminiau, B., El Agrebi, N., Cadar, D., Gilliaux, G., Hue, M., Desmecht, D., Daube, G., Linden, A., Farnir, F., De Proft, M., Saegerman, C., 2017. Moku virus in invasive Asian Hornets, Belgium, 2016. *Emerg. Infect. Dis.* 23, 2109–2112. doi:10.3201/eid2312.171080
- Goulson, D., Nicholls, E., Botías, C., Rotheray, E.L., 2015. Bee declines driven by combined stress from parasites, pesticides, and lack of flowers 2010, 1–16.
- Haran, J., Roques, A., Bernard, A., Robinet, C., Roux, G., 2015. Altitudinal Barrier to the Spread of an Invasive Species : Could the Pyrenean Chain Slow the Natural Spread of the Pinewood Nematode? 1–25. doi:10.1371/journal.pone.0134126
- Henry, M., Becher, M.A., Osborne, J.L., Kennedy, P.J., Aupinel, P., Bretagnolle, V., Brun, F., Grimm, V., Horn, J., Requier, F., 2017. Predictive systems models can help elucidate bee declines driven by multiple combined stressors. *Apidologie* 48, 328–339. doi:10.1007/s13592-016-0476-0
- Heuvelink P., G. and B., 2002. Developments in statistical approaches to spatial uncertainty and its propagation. *Int. J. Geogr. Inf. Sci.* 16, 111–113.
- Hill, L., Hector, A., Hemery, G., Smart, S., Tanadini, M., Brown, N., 2017. Abundance distributions for tree species in Great Britain: A two-stage approach to modeling abundance using species distribution modeling and random forest. *Ecol. Evol.* 7, 1043–1056. doi:10.1002/ece3.2661
- Jaekel, L., 1972. The infinitesimal Jackknife. *Bell Lab. Memo.* MM, 11–72.
- Jönsson, A.M., Anderbrant, O., Holmér, J., Johansson, J., Schurgers, G., Svensson, G.P., Smith, H.G., 2015. Enhanced science–stakeholder communication to improve ecosystem model performances for climate change impact assessments. *Ambio* 44, 249–255. doi:10.1007/s13280-014-0553-4

- Keeling, M.J., Franklin, D.N., Datta, S., Brown, M.A., Budge, G.E., 2017. Predicting the spread of the Asian hornet (*Vespa velutina*) following its incursion into Great Britain. *Sci. Rep.* 7, 6240. doi:10.1038/s41598-017-06212-0
- Kenis, M., Auger-Rozenberg, M.-A., Roques, A., Timms, L., Péré, C., Cock, M.J.W., Settele, J., Augustin, S., Lopez-Vaamonde, C., 2008. Ecological effects of invasive alien insects. *Biol. Invasions* 11, 21–45. doi:10.1007/s10530-008-9318-y
- Liang, L., Clark, J.T., Kong, N., Rieske, L.K., Fei, S., 2014. Spatial analysis facilitates invasive species risk assessment. *For. Ecol. Manage.* 315, 22–29. doi:10.1016/j.foreco.2013.12.019
- Mazza, G., Tricarico, E., Genovesi, P., Gherardi, F., 2014. Biological invaders are threat to human health: an overview. *Ethol. Ecol. Evol.* 26, 112–129.
- McGeoch, M.A., Genovesi, P., Bellingham, P.J., Costello, M.J., McGrannachan, C., Sheppard, A., 2016. Prioritizing species, pathways, and sites to achieve conservation targets for biological invasion. *Biol. Invasions* 18, 299–314. doi:10.1007/s10530-015-1013-1
- Monceau, K., Arca, M., Leprêtre, L., Bonnard, O., Arnold, G., Thiéry, D., 2017. How *Apis mellifera* Behaves with its Invasive Hornet Predator *Vespa velutina*? *J. Insect Behav.* doi:10.1007/s10905-017-9658-5
- Monceau, K., Arca, M., Leprêtre, L., Mougél, F., Bonnard, O., Silvain, J.F., Maher, N., Arnold, G., Thiéry, D., 2013. Native Prey and Invasive Predator Patterns of Foraging Activity: The Case of the Yellow-Legged Hornet Predation at European Honeybee Hives. *PLoS One* 8. doi:10.1371/journal.pone.0066492
- Monceau, K., Bonnard, O., Thiéry, D., 2014. *Vespa velutina*: A new invasive predator of honeybees in Europe. *J. Pest Sci.* (2004). 87, 1–16. doi:10.1007/s10340-013-0537-3
- Monceau, K., Thiéry, D., 2016. *Vespa velutina* nest distribution at a local scale: An eight-year survey of the invasive honeybee predator. *Insect Sci.* 24, Accepted Article. doi:10.1111/1744-7917.12331
- Ostfeld, R.S., Glass, G.E., Keesing, F., 2005. Spatial epidemiology: An emerging (or re-emerging) discipline. *Trends Ecol. Evol.* 20, 328–336. doi:10.1016/j.tree.2005.03.009
- Prasad, A.M., Iverson, L.R., Liaw, A., 2006. Newer classification and regression tree techniques: Bagging and random forests for ecological prediction. *Ecosystems* 9, 181–199. doi:10.1007/s10021-005-0054-1
- Requier, F., Rome, Q., Chiron, G., Decante, D., Marion, S., Ménard, M., Muller, F., Villemant, C., Henry, M., under review. Predating Asian hornet affects foraging activity and survival of Western European honeybees. *Proc. R. Soc. B.*
- Robinet, C., Suppo, C., Darrouzet, E., Robinet, C., 2016. Rapid spread of the invasive yellow-legged hornet in France: the role of human-mediated dispersal and the effects of control measures. *J. Appl. Ecol.* 1–32. doi:10.1111/1365-2664.12724
- Schindler, S., Staska, B., Adam, M., Rabitsch, W., Essl, F., 2015. Alien species and public health impacts in Europe: a literature review. *NeoBiota* 27, 1–23. doi:10.3897/neobiota.27.5007
- Schmolke, A., Thorbek, P., DeAngelis, D.L., Grimm, V., 2010. Ecological models supporting environmental decision making: A strategy for the future. *Trends Ecol. Evol.* 25, 479–486. doi:10.1016/j.tree.2010.05.001
- Schweiger, O., et al., 2010. Multiple stressors on biotic interactions: How climate change and alien species interact to affect pollination. *Biol. Rev.* 85, 777–795. doi:10.1111/j.1469-185X.2010.00125.x
- Seebens, et al., 2018. The global rise in emerging alien species results from increased accessibility of new source pools. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 1–10. doi:10.1073/pnas.1719429115
- Seebens, et al., 2017. No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nat. Commun.* 8, 14435. doi:10.1038/ncomms14435
- Segal, M.R., 2004. Machine Learning Benchmarks and Random Forest Regression. *Biostatistics* 1–14.
- Stillman, R.A., Railsback, S.F., Giske, J., Berger, U., Grimm, V., 2015. Making predictions in a changing world: The benefits of individual-based ecology. *Bioscience* 65, 140–150. doi:10.1093/biosci/biu192
- Tan, K., Radloff, S.E., Li, J.J., Hepburn, H.R., Yang, M.X., Zhang, L.J., Neumann, P., 2007. Bee-hawking by the wasp, *Vespa velutina*, on the honeybees *Apis cerana* and *A. mellifera*. *Naturwissenschaften* 94, 469–472. doi:10.1007/s00114-006-0210-2
- Tan, K., Wang, Z., Chen, W., Hu, Z., Oldroyd, B.P., 2013. The “I see you” prey-predator signal of *Apis cerana* is innate. *Naturwissenschaften* 100, 245–248. doi:10.1007/s00114-013-1019-4
- Theobald, D.M., Hobbs, N.T., Bearly, T., Zack, J.A., Shenk, T., Riebsame, W.E., 2000. Incorporating biological information in local land-use decision making for conservation planning. *Landsc. Ecol.* 15, 35–45. doi:10.1023/a:1008165311026

- Treves, A., 2004. Predicting Human-Carnivore Conflict: a Spatial Model Derived from 25 Years of Data on Wolf Predation on Livestock. *Conserv. Biol.* 18, 114–125. doi:10.1111/j.1523-1739.2004.00189.x
- Upfill-Brown, A.M., Lyons, H.M., Pate, M.A., Shuaib, F., Baig, S., Hu, H., Eckhoff, P.A., Chabot-Couture, G., 2014. Predictive spatial risk model of poliovirus to aid prioritization and hasten eradication in Nigeria. *BMC Med.* 12. doi:10.1186/1741-7015-12-92
- Vanbergen, A.J., Espíndola, A., Aizen, M.A., 2018. Risks to pollinators and pollination from invasive alien species. *Nat. Ecol. Evol.* 2, 16–25. doi:10.1038/s41559-017-0412-3
- Vanbergen, A.J., et al., 2013. Threats to an ecosystem service: pressures on pollinators. *Front. Ecol. Environ.* 11, 251–259. doi:10.1890/120126
- Venette, R.C., Kriticos, D.J., Magarey, R.D., Koch, F.H., Baker, R.H.A., Worner, S.P., Gómez Raboteaux, N.N., McKenney, D.W., Dobesberger, E.J., Yemshanov, D., De Barro, P.J., Hutchison, W.D., Fowler, G., Kalaris, T.M., Pedlar, J., 2010. Pest Risk Maps for Invasive Alien Species: A Roadmap for Improvement. *Bioscience* 60, 349–362. doi:10.1525/bio.2010.60.5.5
- Villemant, C., Barbet-Massin, M., Perrard, A., Muller, F., Gargominy, O., Jiguet, F., Rome, Q., 2011. Predicting the invasion risk by the alien bee-hawking Yellow-legged hornet *Vespa velutina nigrithorax* across Europe and other continents with niche models. *Biol. Conserv.* 144, 2142–2150. doi:10.1016/j.biocon.2011.04.009
- Vimercati, G., Hui, C., Davies, S.J., Measey, G.J., 2017. Integrating age structured and landscape resistance models to disentangle invasion dynamics of a pond-breeding anuran. *Ecol. Modell.* 356, 104–116. doi:10.1016/j.ecolmodel.2017.03.017
- Voinov, A., Bousquet, F., 2010. Modelling with stakeholders. *Environ. Model. Softw.* 25, 1268–1281. doi:10.1016/j.envsoft.2010.03.007
- Wager, S., Hastie, T., Efron, B., 2014. Confidence Intervals for Random Forests: The Jackknife and the Infinitesimal Jackknife. *J. Mach. Learn. Res.* 15, 1625–1651. doi:10.1016/j.surg.2006.10.010.Use
- Witt, R., 2015. Erstfund eines Nestes der Asiatischen Hornisse *Vespa velutina* Lepeletier, 1838 in Deutschland und Details zum Nestbau (Hymenoptera, Vespinae). *Ampulex* 42–53.

SYNTHÈSE DU CHAPITRE

La première des deux études de ce chapitre cherchait à estimer et caractériser les types d'impacts économiques causés par les insectes envahissants. Cette étude nous a d'abord permis d'aboutir à une classification généralisable et exhaustive des types d'impacts que pouvaient causer les espèces envahissantes, réutilisable pour d'autres études de ce genre. Bien que ce type de classification semble essentiel pour étudier les impacts des invasions biologiques de façon standardisée, rien de tel n'avait jusqu'alors été publié. Cette classification fait apparaître quatre secteurs pouvant être affectés : production de biens et de services (agriculture, foresterie, infrastructures, tourisme...), santé (soins aux malades, vaccination, recherche, financement des hôpitaux et des structures de soin...), services écosystémiques (régulation des flux de carbone, fertilité du sol, pollinisation...) et écologie (maintien de la biodiversité, des aires de distribution des espèces natives...). Pour chacun de ces quatre secteurs, on distingue trois niveaux possibles de coûts : ceux liés à la mise en place de mesures de prévention (avant), ceux dus aux réparations des dommages directs et au manque à gagner causés par l'espèce (pendant), ou bien ceux liés à la réparation de ces dégâts (après). Cette classification pourrait être utilisée en complément de cadres méthodologiques existants pour caractériser les impacts de ces espèces avec le plus d'objectivité possible (Hawkins et al. 2015; Evans et al. 2016; Bacher et al. 2017).

De plus, nous proposons une estimation des coûts liés aux insectes envahissants pour deux de ces domaines : la production de biens et de services - 57 milliards d'euros par an – et le domaine de la santé – 5,6 milliards par an. Les espèces responsables des coûts les plus importants sont illustrées ci-dessous (Fig. 18). Un aspect important de ces chiffres, outre le fait qu'ils soient considérables, est qu'ils sous-estiment grandement les valeurs réelles. En effet, à ce jour, la majorité des études n'a quantifié ces coûts qu'aux USA et en Europe, et ces travaux ne ciblent qu'un pourcentage minime de tous les insectes envahissants. C'est volontairement que nous ne nous sommes pas livrés à des extrapolations de ces chiffres (géographiquement ou spatialement) : la couverture géographique et taxonomique trop restreinte des données que nous avons à disposition aurait rendu cet exercice hasardeux. Cependant, l'application d'un modèle logistique aux données de coûts en fonction du nombre d'études réalisées permet de prédire que cette augmentation va se stabiliser pour les coûts liés à la santé, mais pas pour ceux liés à la production de biens et de services. Il est inquiétant de constater que si nous ne ralentissons pas le rythme des transports de marchandises à travers le monde et

l'ampleur des changements globaux, le nombre d'invasions ne cessera d'augmenter et les coûts et impacts liés aussi (Bertelsmeier et al. 2017; Seebens et al. 2017; Seebens et al. 2018).



Figure 18 : Espèces envahissantes à ce jour responsables des coûts économiques quantifiés comme les plus importants (crédit photos de gauche à droite : Olaf Leillinger, Václav Hanzlík, Bob Heckford and Muhammad Mahdi Karim).

La recherche bibliographique que j'ai effectuée pour ce projet avait pour objectif de trouver toutes les estimations économiques d'impacts affectant les écosystèmes. Le nombre d'études comportant des évaluations économiques fiables et reproductibles trouvées à l'issue de ces recherches s'est avéré tellement faible que nous n'avons pu inclure cette catégorie-là de coûts dans le papier. Cette absence de résultat véhicule un message important : l'estimation monétaire que nous proposons n'est qu'une partie infime de l'estimation des impacts causés par les espèces envahissantes, puisque cette estimation ne représente que la partie des impacts qu'il est possible de traduire facilement en termes monétaires, et omet tous les effets sur les espèces, leur distribution, leur biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes. La question de savoir s'il est légitime, possible ou même utile de monétariser les écosystèmes, leurs composantes ou les atteintes qui leurs sont portées, sera discutée dans la synthèse de cette thèse. Renforcer et multiplier les études mesurant les impacts écologiques des espèces envahissantes, indépendamment de la valeur monétaire de ces impacts, nous semble indispensable et c'est ce qui nous a amené à faire la deuxième étude de ce chapitre.

Dans le deuxième projet de ce chapitre, nous avons construit un modèle permettant de prédire spatialement le risque de mortalité des colonies d'abeilles domestiques et le risque de pertes économiques dus à l'activité de prédation du frelon asiatique. Ce modèle

reprend des méthodes préexistantes (forêts aléatoires, SDM, modèle BEEHAVE), les combine, et permet l'obtention d'un outil novateur disponible pour l'étude d'autres invasions biologiques. Les cartes de risque présentées sont les premières estimations publiées et disponibles à échelle nationale du risque que représente le frelon asiatique pour l'activité apicole française. Selon le scénario où les nids sont de grande taille, on estime que jusqu'à 41% des colonies ont de fortes chances de mourir. Cela représente au total plus de 433 000 ruches. Il semble y avoir franchissement d'un seuil d'impact entre l'effet prédit par le scénario « nids de petite taille », selon lequel les colonies sont menacées dans 2,8% des communes françaises, et le scénario « nids de grande taille » selon lequel les colonies menacent de s'effondrer dans 47,5% des communes françaises. Si nous avons à disposition des serveurs de calculs puissants, il serait très judicieux de tester toutes les gammes de tailles de nids de frelon pour déterminer cette valeur seuil de quantité de frelons entraînant un basculement d'une faible vers une forte mortalité des colonies. Cette étude nous a aussi permis d'estimer à plus de 10 000 tonnes par an les pertes de productions de miel dues au frelon asiatique. Cela représente un total de 86,6 millions d'euros à l'échelle nationale, avec des régions plus affectées que d'autres. La région Nouvelle Aquitaine est celle qui semble le plus affectée par les pertes économiques (avec 19.4 millions euros pouvant être perdus à cause du frelon asiatique) alors que la région Hauts-de-France est celle que nous prédisons comme risquant le moins d'être affectée (0.923 millions d'euros). Notons que ces estimations sont basées sur les pertes de miel uniquement, or les apiculteurs peuvent tirer des bénéfices économiques de la récolte et de la vente d'autres produits de la ruche (miel, pollen, gelée royale...), de la vente de produits transformés (pain d'épices, nougat...), de l'élevage (essaïms, reines) et enfin de la pollinisation (location des ruches par les agriculteurs pour assurer une bonne pollinisation de leurs cultures). La part du revenu des apiculteurs assurée par chacune de ces activités est illustrée par la figure 19. La vente de miel représente la plus grande part du revenu des apiculteurs (86% en moyenne), mais pas sa totalité : notre estimation de l'impact économique causé par le frelon Asiatique est donc une sous-estimation du coût potentiel pour les apiculteurs, et cette estimation peut encore être améliorée. Notons aussi que les agriculteurs (producteurs de fruit, légumes, huile de tournesol...) bénéficient du service de pollinisation offert par les abeilles domestiques : en France, la valeur de la production agricole dépendante des insectes pollinisateurs a été estimée entre 2,3 et 5,3 milliards d'euros par an (Beyou et al. 2016). Il est donc fort probable que l'impact économique total du frelon asiatique soit bien plus élevé que celui que nous avons estimé pour la filière apicole seulement.

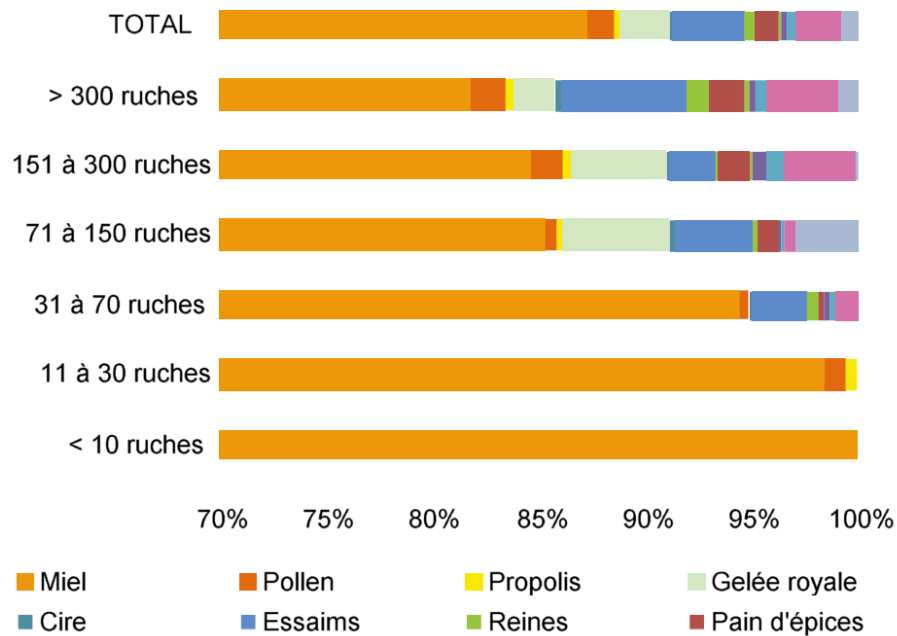


Figure 19 : Part du revenu des apiculteurs que représentent les différentes activités liées à l'apiculture, selon la taille des exploitations. NB : l'axe des abscisses commence à 70% (source : Agrimer 2010).

La résolution des données de ruches est une des sources d'incertitudes de cette étude. Tout d'abord, la résolution temporelle de ces données (annuelle), ne nous a pas permis de prendre en compte l'effet des transhumances saisonnières de ruches, réalisées par les apiculteurs pour suivre les différentes miellées. Ensuite, la résolution spatiale (à l'échelle des communes) nous a contraints à faire l'hypothèse que dès lors qu'un nid de frelon se trouvait dans une commune, alors ses ouvrières pouvaient atteindre chacune des ruches se trouvant dans la même commune. Cette hypothèse semble réaliste compte tenu du fait que la taille moyenne d'une commune française est de 4 x 4 km et que la distance journalière maximale de vol d'un frelon asiatique, selon les sources, varie entre 8 et plusieurs dizaines de kilomètres (Bessa et al. 2016; Robinet et al. 2017; Monceau and Thiéry 2016; Bertolino et al. 2016). Il semblerait donc que le risque d'impact que nous prédisons sous-estime le risque réel, puisque les frelons sont probablement capables d'atteindre les ruches des communes limitrophes en plus des ruches de leur commune. Cependant, si nous avions eu les coordonnées GPS des ruchers, nous aurions pu affiner la résolution spatiale des prédictions et tester différentes hypothèses de distance de vol des frelons asiatiques. De plus, connaître la taille des nids nous aurait permis de réduire l'incertitude quant au nombre de frelons par nids venant chasser devant les ruches et de proposer un intervalle plus resserré entre les scénarios possibles. Enfin, il serait intéressant de chercher à mesurer la contribution de ces sources d'incertitude à

l'incertitude finale, nous y reviendrons dans la discussion générale de cette thèse (Brown and Heuvelink 2005; Barry and Elith 2006; Hartley et al. 2006; Naimi et al. 2014).

Afin que ces prédictions puissent être utilisées à bon escient par les gestionnaires, nous avons fourni avec l'article les codes ayant permis de construire le modèle et la valeur des incertitudes autour des prédictions (Annexes 4) (Voinov and Bousquet 2010; Schmolke et al. 2010b). Cette étude apporte un élément de réponse à la problématique du chapitre, à savoir que les modèles prédictifs peuvent être des outils intéressants et performants pour prédire les impacts des espèces envahissantes. Ici, nous avons prédit la distribution du risque d'impact, l'intensité de ce risque, et ses potentielles répercussions économiques, qui sont autant d'éléments qui pourront permettre aux apiculteurs et aux gestionnaires de prendre des décisions stratégiques pour lutter contre le frelon asiatique (Venette et al. 2010). L'utilité de notre modèle et son appropriation par les acteurs de terrain pourraient bénéficier d'une communication renforcée entre chercheurs, apiculteurs et gestionnaires, tout au long du processus de modélisation et de gestion (Voinov and Bousquet 2010; Schmolke et al. 2010b; Klinke and Renn 2012; Jönsson et al. 2015; Crowley et al. 2017b). Nous reviendrons sur ce point en détail dans la discussion générale de la thèse.

Contrairement à d'autres études sur le frelon asiatique incluant l'effet de mesures de gestion sur la dynamique de dispersion (Robinet et al. 2017; Keeling et al. 2017), notre étude ne prend pas en compte l'effet d'éventuelles mesures de gestion sur la réduction du risque de mortalité des colonies. L'effet de ces mesures sur les populations de frelons et sur la survie des colonies d'abeilles n'est pas encore assez connu pour que nous ayons pu l'inclure au modèle. Les méthodes de lutte actuellement disponibles sont le piégeage des frelons (avec ou sans appât), la destruction des nids (mais ils ne sont souvent détectés qu'en hiver, quand les feuilles tombent, et il est alors devenu inutile de les détruire car ils sont vides à cette saison) ou les méthodes de lutte chimique (avec des poisons dans les appâts) (Monceau et al. 2014; Kishi and Goka 2017). Une équipe de recherche a récemment identifié une souche de champignon pathogène affectant *V. velutina*. Cette souche pourrait à l'avenir servir à mettre en place un programme de lutte biologique contre le frelon. Cependant, des tests doivent d'abord être réalisés pour estimer le risque d'effets collatéraux sur les autres espèces proches (Poidatz et al. 2018). Toutes les méthodes de lutte présentent un coût de mise en place et bien souvent des risques pour les espèces non ciblées (Delfosse 2005). Une étude récente a calculé les coûts économiques liés à la lutte contre le frelon asiatique en France (destruction de nids principalement) : leur valeur estimée est de 13.6 millions d'euros par an (Barbet-Massin et al., under revision). Notre carte peut permettre de cibler les zones prioritaires d'action où il est utile et nécessaire de

mettre en place des mesures de lutte, afin de maximiser leur efficacité et de minimiser les impacts économiques et écologiques.

Une mesure de gestion préventive qu'il pourrait être intéressant de développer serait de travailler sur la sélection comportementale des colonies d'abeilles. En effet, on observe chez les abeilles asiatiques (*Apis cerana*) ayant coévolué avec le frelon asiatique des comportements de répulsion du frelon (signal honnête adressé au frelon sur la capacité de la ruche à se défendre) et des comportements de défense tel que le *heat-balling* (Tan et al. 2012; Tan et al. 2013). Ces comportements ne sont pas (ou peu) observés chez les abeilles Européennes en conditions naturelles (Tan et al. 2005; Tan et al. 2007; Arca et al. 2014), mais une étude a montré qu'en conditions contrôlées, les abeilles européennes pouvaient parfois mettre en place des comportements de défense contre le frelon (Arca et al. 2014). Chercher à sélectionner ce type de comportement chez l'abeille domestique Européenne pourrait peut-être conférer à la filière apicole française une meilleure résistance face au frelon que d'essayer de lutter et d'éradiquer cette espèce qui semble déjà bien ancrée sur le territoire. Une autre mesure de protection des ruches actuellement testée dans plusieurs régions est la mise en place de muselières devant les ruches (Fig. 20). L'avantage de cette mesure de gestion est qu'une fois les abeilles habituées à traverser ce grillage, l'impact sur la biodiversité environnante est nul.



Figure 20 : une muselière, installée devant le trou de vol d'une ruche, avec des abeilles rentrant et sortant et des frelons posés sur le grillage qu'ils ne peuvent traverser (Source de la photo : GDSA 85).

Ce travail ouvre la voie vers de nouvelles questions quant à l'impact du frelon Asiatique sur la biodiversité : quelle est l'identité et le pourcentage des insectes sauvages faisant partie de ses proies ? Quel est l'impact indirect des mesures de piégeage sur les insectes non ciblés ? Quel est l'impact sur les réseaux plantes-pollinisateurs et la pollinisation en général de ces deux sources de pertes d'insectes (Biesmeijer et al. 2006; Breeze et al. 2011) ? Quel est l'impact de la compétition qu'il exerce sur les populations de frelon européen (*Vespa crabro*) (Snyder and Evans 2006; Choi et al. 2012; Cini et al. 2018) ?

De cette façon, ce chapitre apporte donc un éclairage supplémentaire à la réponse à la problématique générale de la thèse, en montrant une fois de plus comment les modèles peuvent aider à améliorer les prédictions concernant les invasions biologiques, et en particulier l'estimation de leurs impacts. Sans le modèle développé dans ce chapitre, nous n'aurions que des estimations ponctuelles d'impact du frelon asiatique sur la mortalité des colonies, dans quelques ruchers expérimentaux, mais nous n'aurions pas d'image globale de l'ampleur du phénomène ni d'information sur la distribution spatiale des impacts et donc des zones où la prise en charge de l'invasion est la plus urgente. Ce type de modèle peut servir à nourrir des classifications d'impacts avec des mesures objectives, évitant ainsi les incertitudes sémantiques (Blackburn et al. 2014; Hawkins et al. 2015; Evans et al. 2016; Nentwig et al. 2016). Le recours à des classifications d'impact standardisées est de plus en plus recommandé, il permet de comparer les espèces envahissantes entre elles sur la base de leurs impacts. De plus, ces classifications peuvent compléter les bases de données internationales et partagées d'impacts d'espèces envahissantes et ainsi offrir aux chercheurs l'opportunité de mieux comprendre et prédire les changements macro-écologiques en cours (Hudson et al. 2014; ISSG 2017b).



Courchamp & Ughetti 2018

DISCUSSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES

Dans le cadre de cette synthèse et discussion générale, « nous » sera utilisé pour parler des résultats construits en interaction avec l'équipe et « je » pour ce qui concerne mes propres choix et analyses dans cette partie finale.

BILAN ET AVANCÉES

Synthèse des travaux

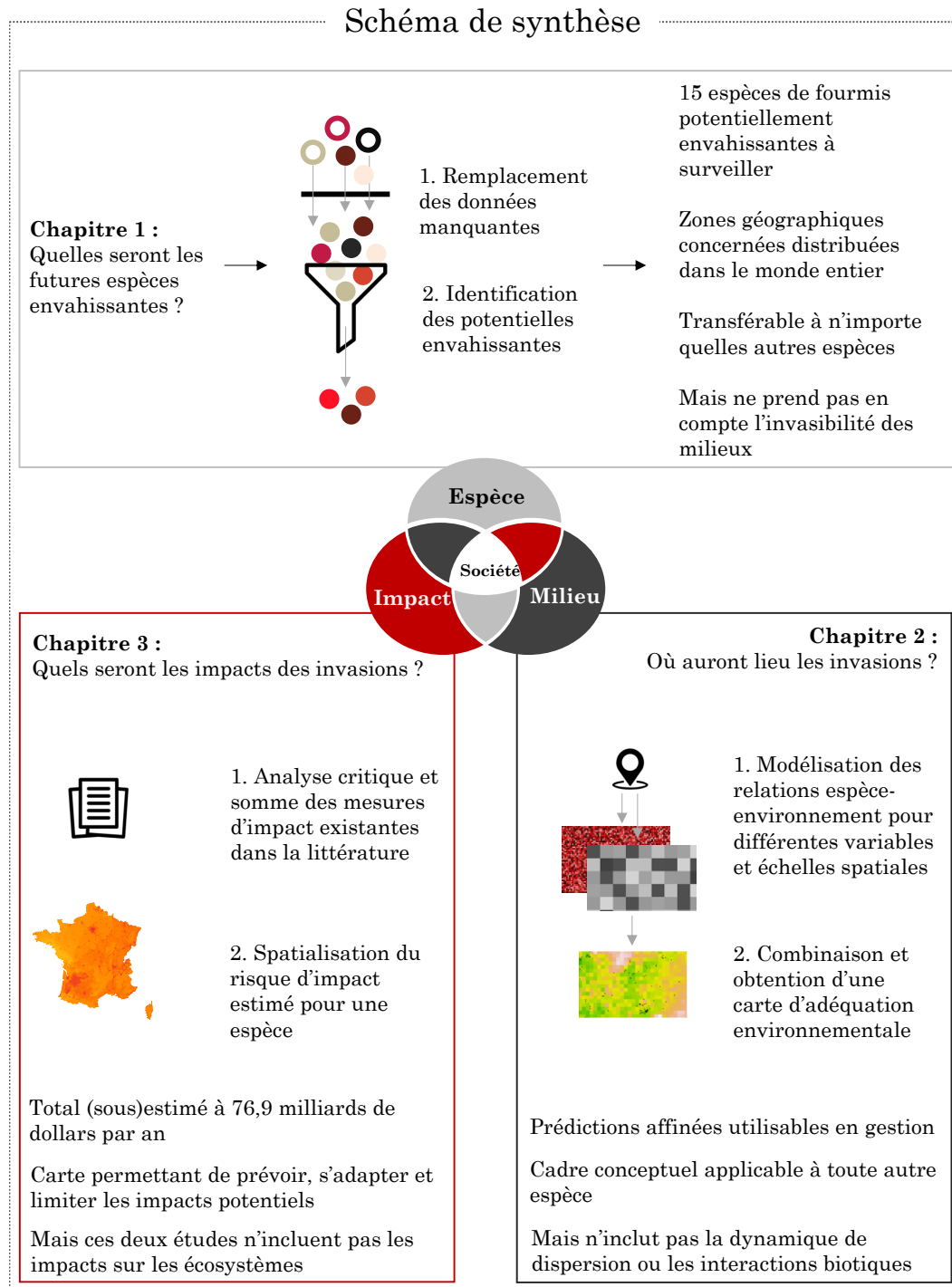


Figure 21 : Questionnements, cheminements et principaux résultats et limites atteints au cours de la thèse pour répondre à la problématique : quels sont les apports de la modélisation pour prédire et gérer les invasions biologiques ?

Cette thèse se proposait de sélectionner, combiner et approfondir diverses méthodes de modélisation afin de les ajuster à la prédiction des invasions biologiques et de démontrer leur force dans la compréhension, la prédiction et la gestion de ces phénomènes complexes. La problématique générale à laquelle j'ai cherché à répondre était : quels sont les apports de la modélisation pour prédire les invasions biologiques ? La figure 21 ci-dessus résume les grandes lignes des questionnements abordés et les principaux résultats obtenus. Elle vise aussi à illustrer la diversité des modèles développés et adaptés dans cette thèse pour répondre spécifiquement aux questions posées au sujet des invasions biologiques.

Le premier chapitre de cette thèse apporte un éclairage nouveau sur les outils de prédiction des futures invasions biologiques. Depuis des décennies, les chercheurs des sciences de l'invasion ont cherché à identifier les espèces risquant de devenir envahissantes, avant même qu'elles ne le soient. Mais faute de jeux de données assez grands ou de méthodes statistiques adéquates, de telles études et de telles prédictions sont jusqu'alors restées hors de notre portée. L'étude que je présente dans ce premier chapitre est le premier modèle connu à ce jour qui permette d'obtenir une liste des espèces à surveiller de près car présentant une forte probabilité de devenir envahissantes. Cette liste, non exhaustive, est une information puissante pour optimiser les mesures de limitation des nouvelles introductions d'espèces. Il existe déjà dans certains pays (Australie et Nouvelle-Zélande par exemple) des programmes d'interception d'espèces, pour limiter l'introduction d'espèces à risque (Armstrong and Ball 2005; Chapple et al. 2013). La France fait partie des États s'étant engagés à mettre en œuvre le plan stratégique pour la biodiversité 2011-2020 et à remplir les objectifs d'Aichi. Ce plan tient compte, entre autres, des espèces envahissantes, et définit même comme objectif (objectif 11, cible 9) que : « d'ici à 2020, les espèces exotiques envahissantes et les voies d'introduction soient identifiées et classées en ordre de priorité, les espèces prioritaires soient contrôlées ou éradiquées et des mesures soient en place pour gérer les voies de pénétration, afin d'empêcher l'introduction et l'établissement de ces espèces » (Ministère de l'Ecologie du Développement Durable et de l'Energie 2011). Notre outil sera d'une grande utilité pour réussir à atteindre un tel objectif. Il pourra aider à mettre en place des réglementations internationales sur les invasions, basées sur des listes d'espèces communes, et éviter de reproduire la situation ayant conduit à l'invasion des bourdons en Amérique du sud due à un manque de coordination entre les états sur leur politique face aux espèces envahissantes (Aizen et al. 2018). D'un point de vue technique, nous avons utilisé deux types d'algorithmes préexistants (des forêts aléatoires pour

comblent les données manquantes et des modèles linéaires généralisés (GLM) pour repérer les futures envahissantes), en nous attardant sur les méthodes de calibration de ces modèles, afin de minimiser les erreurs de prédiction. Ce premier chapitre nous a permis d'apporter des éléments de réponse à la problématique générale, en apportant une approche innovante de modélisation permettant d'améliorer la **prédiction** d'un des aspects des invasions (les futures espèces potentielles) et en illustrant la force de ce type de modèle pour améliorer un des aspects de la **gestion** (limiter les introductions) des invasions biologiques.

Le deuxième chapitre de cette thèse se focalise sur la caractérisation d'une invasion déjà identifiée comme telle, et explore la relation qu'entretient une espèce avec son environnement. Pour ce faire, nous nous sommes basés sur des modèles de niche, que nous avons cherché à enrichir afin d'améliorer les prédictions d'aire potentielle de distribution des espèces. Notre méthode permet d'une part de sélectionner (parmi des variables environnementales existantes et déjà disponibles) les plus judicieuses pour modéliser la distribution d'une espèce, et d'autre part de fabriquer de nouvelles variables spécifiquement adaptées à cette espèce. Cette étape de sélection/fabrication des variables peut être réalisée à partir de variables continues comme catégorielles, tout en respectant la résolution spatiale à laquelle chacune d'entre elles influence la distribution de l'espèce (Milbau et al. 2009). Enfin, nous proposons de combiner les prédictions obtenues par ces deux méthodes, qui agissent alors comme des filtres successifs conditionnant la présence possible de l'espèce. Cette étape de combinaison accroît notre connaissance de la niche réalisée de l'espèce, et donc les chances pour que la projection dans l'espace ou dans le temps s'approche de la distribution potentielle de l'espèce. Notre approche est innovante en ce sens qu'elle propose des outils pour répondre à deux des limites couramment rencontrées au sujet des modèles de niche : (1) comment inclure d'autres variables environnementales que le climat (Pearson et al. 2004; Hattab et al. 2014; Kelly et al. 2014) et (2) comment combiner plusieurs types de variables tout en respectant, pour chacune, l'échelle à laquelle elle influence la distribution de l'espèce (Milbau et al. 2009; Austin and Van Niel 2011; Cabra-Rivas et al. 2015). Au-delà des cartes de distribution, l'étape de fabrication des variables repose sur des techniques de *Bootstrap* qui permettent à l'utilisateur de visualiser l'affinité de l'espèce pour chacun des éléments de l'environnement (ex : pour chacun des types d'utilisation des sols). Nous avons appliqué ce chapitre au frelon asiatique, et l'un des résultats majeurs de notre étude est qu'elle confirme sa grande affinité pour les milieux anthropisés, qui semblent lui apporter des ressources et des supports adéquats pour nicher (Choi et al. 2012; Bessa et al. 2016;

Monceau and Thiéry 2016; Fleming and Bateman 2018). Ce chapitre permet de répondre à la problématique posée en faisant la démonstration de comment les modèles peuvent nous aider à mieux connaître les **caractéristiques** d'une espèce envahissante (quelle est son affinité pour chacun des habitats présents dans une région donnée ?), afin de mieux **prédire** l'invasion (quelle est la zone potentielle d'invasion ?) et d'aider à cibler la **gestion** d'une invasion en cours (où chercher les individus pour contrôler leur population ?).

Le chapitre 3 de cette thèse comporte deux volets : un volet d'analyse des études d'impacts publiées dans la littérature, et un volet de prédiction et de caractérisation spatiale des impacts du frelon asiatique. Le premier volet nous a permis de proposer une estimation du coût économique des insectes envahissants : coûts de prévention, de réparation et de gestion. Le coût total obtenu est de 57 milliards d'euros par an concernant la production de biens et de services et 5.6 milliards pour le domaine de la santé. La nouveauté de cette analyse est qu'elle n'a pris en compte que les données chiffrées issues de travaux reproductibles (c'est à dire détaillant leur protocole ou citant leurs sources de façon précise), éliminant ainsi le risque de compter plusieurs fois les mêmes estimations d'impact, ou de comptabiliser des valeurs répandues dans la littérature mais n'ayant jamais été vérifiées ou démontrées comme valides (ex : une étude a proposé que le coût des termites *Coptotermes formosanus* était de 22,2 milliards de dollars par an pour les USA (Su 2002), et depuis ce chiffre est repris, cité, extrapolé à l'échelle mondiale dans de nombreuses études, quand bien même cette première estimation économique reste floue). Le chiffre final auquel nous arrivons sous-estime largement les coûts réels, car il n'existe des analyses d'impacts fiables et reproductibles que pour moins de 1% des insectes envahissants. Un résultat important de notre analyse a aussi été la quasi absence d'évaluation monétaire reproductible concernant les impacts écologiques ou touchant aux services écosystémiques. Nous reviendrons sur cette notion de monétarisation de la nature dans la suite de la discussion. Des modèles simples nous ont permis de prévoir que la somme des coûts estimés devrait finir par cesser d'augmenter au fur et à mesure que des études supplémentaires sur les coûts économiques des insectes envahissants continueront d'être faites. Augmenter nos efforts dans ces évaluations des coûts économiques liés aux impacts permettra donc d'atteindre cette asymptote et d'avoir une idée du coût global. Ce travail nous a donc permis de mieux **caractériser** un aspect des invasions biologiques (le coût économique) et de **prédire** l'évolution possible de cette évaluation.

Le deuxième volet de ce chapitre répond au besoin de connaître l'impact du frelon Asiatique sur la mortalité des ruches en France. En effet, il s'est écoulé près de 15 ans depuis l'arrivée de cette espèce en France, et bien que des impacts sur les colonies d'abeilles aient été rapportés par les apiculteurs, il n'existe aucune estimation officielle, nationale et publiée de l'impact du frelon asiatique la mortalité des colonies d'abeilles. Nous avons donc construit un modèle prédisant d'abord le nombre potentiel de nids de frelon par commune en France, puis utilisant cette information ainsi que le nombre de ruches dans les mêmes communes, nous avons estimé l'impact de la pression de prédation du frelon sur les colonies d'abeilles et la probabilité de mortalité de ces colonies. Enfin, nous avons combiné les prédictions de probabilité de mortalité des colonies avec les données de production de miel de la même année, afin d'estimer l'ampleur des pertes économiques liées au frelon pouvant affecter les apiculteurs en France. Cette étude met en évidence comment le développement et la combinaison de plusieurs modèles peuvent apporter des **prévisions** utiles aux acteurs de terrain pour optimiser la **gestion** des invasions.

Prise en compte de la variabilité des prédictions

Pour répondre à une question scientifique donnée, il existe souvent plusieurs modèles mathématiques utilisables, ou bien plusieurs façons de paramétrer un même modèle, sans que l'une de ces alternatives soit plus vraie que les autres. Par exemple, modéliser la niche d'une espèce, il est possible d'utiliser des modèles de régression, des méthodes de classification ou des méthodes d'apprentissage automatique. Aucune de ces méthodes n'est meilleure que les autres en toutes circonstances : chacune présente des avantages et des limites selon les situations et les données disponibles (prévalence de l'espèce, type de variables, données de présence seulement ou d'absence / présence...) (Franklin and Miller 2010; Zhang et al. 2015). Différents modèles peuvent faire preuve d'une performance similaire dans une même situation, tout en donnant des résultats différents (Guo et al. 2015) : comment, dans ce cas-là, choisir entre eux ? Une approche généralement recommandée en modélisation consiste à sélectionner le meilleur sous-ensemble de modèles, éventuellement pondérer leurs prédictions, avant de les moyennner pour obtenir une prédiction consensus (Araújo and New 2007; Grueber et al. 2011; Richards et al. 2011; Schomaker and Heumann 2014). Ce type d'approche est utilisable pour obtenir un modèle consensus à partir d'algorithmes différents (ex : cas des SDM) ou bien à partir d'un seul algorithme paramétré de plusieurs façons (ex : multiples GLM

calibrés avec des variables différentes). Un autre avantage apporté par l'utilisation de plusieurs modèles, est que cela permet d'associer à chaque valeur une variabilité, issue des résultats des différentes prédictions, et ainsi d'estimer un intervalle de confiance des prédictions (Buisson et al. 2010). Par exemple pour les prédictions spatiales, on peut ainsi visualiser les zones où les différents modèles s'accordent et là où les prédictions sont plus hétérogènes. La figure 22 illustre l'intérêt de produire des résultats moyens prenant en compte différents modèles et scénarios, plutôt que d'en choisir un seul. Pour les chapitres 1 et 2 de ma thèse, j'ai utilisé plusieurs types de modèles (chapitre 2 : les SDM pour la prédiction des aires potentielles) ou des modèles calibrés avec des variables différentes (chapitre 1 : les GLM pour la prédiction des futures espèces envahissantes), et j'ai choisi de mettre en place des techniques de consensus à partir des nombreuses prédictions. Ces méthodes présentent des limites, notamment parce qu'elles peuvent conduire à une perte d'information par rapport à une approche dans laquelle on garderait chacune des prédictions individuelles, mais elles permettent d'interpréter rapidement et facilement une grande quantité d'information (Araújo and New 2007; Franklin and Miller 2010).

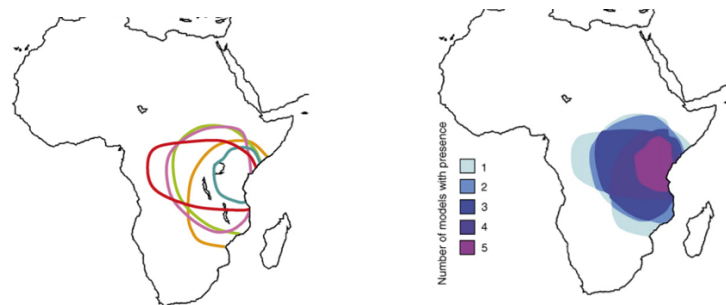


Figure 22 : illustration de la différence entre choisir d'analyser plusieurs prédictions individuelles (gauche) ou bien opter pour une méthode de consensus permettant d'obtenir une unique carte synthétique (droite). Les couleurs sur la carte du bas correspondent au nombre de modèles prédisant une même aire comme favorable (tirée de Araújo and New, 2007).

Validations des modèles

Il existe de multiples définitions et approches dans la littérature, et peu de consensus sur les termes employés et les méthodes de validation des modèles (Rykiel 1996; Bellocchi et al. 2010; Augusiak et al. 2014). Qu'est-ce que valider ? vérifier ? évaluer ? Pour clarifier ces termes, je me suis basée sur les quelques études ayant

cherché à uniformiser ces définitions (Jakeman et al. 2006; Bennett et al. 2013; Sargent 2013; Augusiak et al. 2014), et j'ai représenté chacun de ces termes sur un schéma synthétique (Fig. 23).

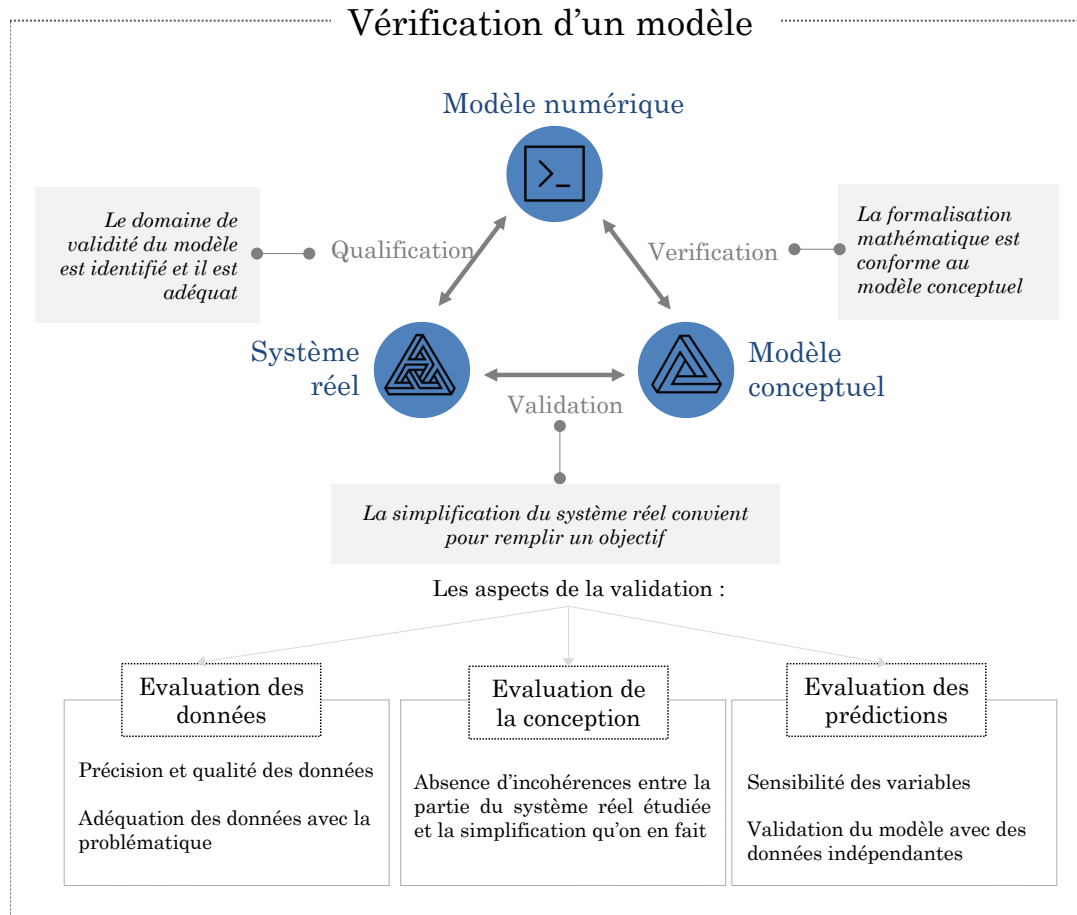


Figure 23 : Validation, vérification et qualification d'un modèle : chacun de ces termes concerne la qualité d'une des transformations de l'objet étudié (de l'objet réel à l'objet conceptualisé et à l'objet codé). Toutes ces étapes peuvent ne pas être vérifiées, pour des raisons de limites techniques, il est alors important de le préciser de façon transparente. La validation comporte elle-même trois volets, qui consistent en vérifier que les données, le modèle et les prédictions correspondent bien à ce pour quoi on les utilise.

Si l'on remonte à la définition du Larousse (Collectif 2017), on trouve comme définition de « valider » : déclarer valable et légitime, authentifier. Tout modèle est une représentation simplifiée de la réalité, construite à partir d'un nombre restreint de paramètres du système réel, jugés pertinents pour répondre à une problématique donnée. Valider un modèle consiste en s'assurer qu'il est une représentation assez fidèle de la réalité pour, dans des conditions données, répondre aux objectifs d'application de

l'utilisateur (Rykiel 1996). En d'autres termes, il s'agit de s'assurer que le modèle reproduise fidèlement les comportements d'intérêt des données utilisées pour le calibrer, et qu'il est capable de nous informer avec précision sur certains des motifs recherchés dans les données non utilisées pour la calibration (Sargent 2013). La validation d'un modèle consiste donc à démontrer qu'il répond aux attentes formulées, ce qui n'implique pas qu'il soit la meilleure représentation du système réel qui existe (Bellocchi et al. 2010). Aucun modèle n'est vrai ou faux dans l'absolu mais différentes méthodes de validation peuvent permettre de vérifier différents critères et de décider si un modèle est adéquat ou pas pour répondre à une question donnée (Rykiel 1996). Si l'on remonte à la définition du mot « vérifier », on trouve : « consiste en s'assurer de son exactitude et de sa véracité », ce qui, par définition, est impossible pour un modèle (Oreskes et al. 1994). Dans le domaine de la modélisation numérique, on désigne par vérifier l'action de démontrer que la formalisation mathématique du modèle est correcte, c'est à dire qu'elle ne comporte pas d'erreur dans le code ou dans la logique (Rykiel 1996).

Pour que les résultats des modèles puissent être utilisés à bon escient par les gestionnaires, il est important que les analyses de validations leur soient communiquées de façon transparente, en précisant quels aspects du modèle elles légitiment, dans quelles conditions, et à quelles réponses sur le système réel les modèles permettent de répondre (Augusiak et al. 2014). Dans le cadre de ma thèse, l'objectif était de construire des modèles permettant de prédire les invasions biologiques pour éventuellement apporter des outils pour améliorer leur gestion. Pour cela, j'ai cherché à appliquer les protocoles de modélisation les plus robustes possibles, en me basant sur les recommandations de la littérature, j'ai décrit chacune des étapes correspondant à des choix méthodologiques et j'ai intégré des phases de validation. Tous ces éléments sont présentés directement dans les articles ou dans les annexes correspondantes. Parmi les méthodes utilisées pour cette thèse, on pourra mentionner les techniques de validation croisée, de Bootstrap, l'utilisation de jeux de données indépendants issus de programmes de recherche différents de ceux utilisés pour calibrer les modèles (Bennett et al. 2013) ou le recours à des indices de validation spécifiques de certains modèles comme l'AUC (Area Under the receiving operating Curve) ou le TSS (True Skill Statistics) pour les modèles de distribution. Les techniques de validation croisée reposent sur la partition des données en plusieurs groupes ; un groupe sert à la calibration, les autres servent à la validation, et chacun des groupes est utilisé à tour de rôle pour calibrer. Nous avons utilisé cette méthode pour les études présentées aux chapitres 1 et 2, en veillant à répéter plusieurs fois l'étape de partition des données, car cette étape peut influencer sur la

performance et la précision du modèle. Dans le chapitre prédisant quelles seront les futures espèces potentiellement envahissantes (chapitre 1), les validations croisées nous ont permis d'estimer le taux d'erreur lors du remplacement des données manquantes : il était de 0.013 %. Pour l'étude modélisant la distribution potentielle du frelon (chapitre 2), nous avons utilisé cette méthode pour calculer deux indices couramment employés dans le cadre des SDM : le TSS et l'AUC (Fielding and Bell 1997; Allouche et al. 2006). Le TSS et le l'AUC tiennent compte de la sensibilité (les « vrais-positifs », soit la proportion de présence observée correctement prédite) et de la spécificité (les « faux-négatifs », soit la proportion de pseudo-absence « observée » incorrectement prédite). L'avantage de l'AUC est qu'il ne dépend pas d'un seuil arbitraire, contrairement au TSS, mais son inconvénient est qu'il est très dépendant du nombre de données de présences utilisées, ainsi que de l'étendue spatiale considérée (Lobo et al. 2008). Les valeurs de TSS et d'AUC du modèle final étaient de 0.907 et 0.990 respectivement, attestant de son pouvoir de prédiction élevé (le TSS est compris entre 0 (prédiction aléatoire) et 1 (prédiction parfaite, et l'AUC est compris entre 0,5 (prédiction aléatoire) et 1 (prédiction parfaite)). A posteriori, une approche plus satisfaisante serait de répéter l'étape de partition des données en faisant aussi varier la taille des groupes formés, car cela peut également affecter la performance du modèle (Arlot and Celisse 2009), et de comparer ces mesures de validation avec d'autres méthodes complémentaires existantes pour les modèles de distribution (Araújo et al. 2005a). Enfin, au cours du chapitre 3, pour évaluer l'impact potentiel du frelon sur les abeilles domestiques, nous avons utilisé des méthodes de bootstrap pour orienter les choix lors de la construction des forêts aléatoires. Les différentes valeurs d'évaluation de performance des modèles obtenues étaient élevées, témoignant de la pertinence des choix méthodologiques qui ont été faits, de la robustesse de nos modèles pour répondre aux problématiques choisies et donc de la solidité de nos résultats.

Certaines de ces étapes de validation peuvent parfois ne pas être réalisables pour des raisons de manque de données adéquates ou de moyens techniques. Ces limites doivent être explicitées par le modélisateur, afin que l'utilisateur (ex : le gestionnaire) puisse être conscient des zones d'incertitude du modèle qu'il s'apprête à utiliser. Il est important de préciser que ces étapes de validation ne fournissent pas une réponse binaire et tranchée sur le fait qu'un modèle soit adéquat pour la gestion d'une invasion, mais elles permettent de renforcer la confiance que le gestionnaire pourra avoir en un modèle donné pour comprendre et prédire la situation qui l'intéresse (Augusiak et al. 2014). Au-delà de la façon dont la validation des modèles devrait être faite pour assurer leur bonne

utilisation en gestion, il existe un certain nombre de travaux précisant les bonnes pratiques qui peuvent être mises en place pour les étapes de construction des modèles et de communication des résultats, afin là encore de garantir leur utilisation adéquate en gestion (Schmolke et al. 2010b; Guisan et al. 2013). Nous y consacrons une partie plus loin dans cette discussion.

Généralisation et reproductibilité des résultats

Le fait qu'une étude scientifique soit reproductible, c'est à dire que les auteurs fournissent assez d'information pour qu'une équipe de recherche indépendante puisse refaire les manipulations pour confronter leurs résultats à ceux publiés, est un critère important pour évaluer la validité de l'étude et donc attester de sa qualité (Jasny et al. 2011). Dans le domaine de la modélisation, cette étape nécessite que les auteurs mettent à disposition de la communauté scientifique au moins les codes ayant servi à la construction du modèle et si possible les données utilisées, comme illustré sur la figure 24 (Peng 2011). Peng (2011) suggère que chaque scientifique pourrait mettre en commun ses codes et données sur des plateformes telles que CodeMed ou DataMed, qui seraient analogues au PubMed des publications et qui permettrait de référencer et de partager facilement toutes ces informations. Les éditeurs des journaux pourraient aussi jouer un rôle en faveur de la reproductibilité des études, en proposant des solutions pour mettre en ligne données et codes facilement lors de la publication d'une étude et en encourageant la publication de ce type de travail.

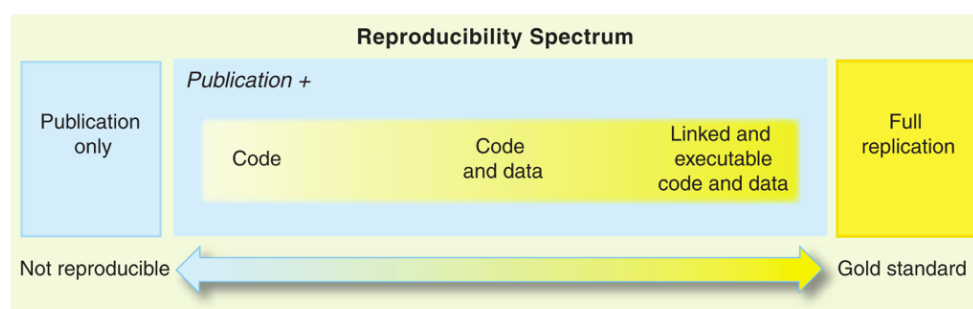


Figure 24 : Fournir les codes et les données ayant servi à réaliser les études est nécessaire pour permettre leur reproductibilité (Peng 2011).

Le fait qu'une étude soit reproductible permet à d'autres auteurs de vérifier les résultats (bien que cela soit très peu encouragé par le système de publication actuel et peu permis par la pression de productivité qui pèse sur les chercheurs aujourd'hui), ou de réutiliser et d'améliorer les codes pour les appliquer à leur objet d'étude, et ainsi

d'augmenter plus vite le socle de connaissances du domaine de recherche considéré. Ce type d'approche est vivement recommandé par de nombreux auteurs des sciences de l'invasion, qui prônent une mise en commun de nos données et de nos outils de travail en un réseau mondial de connaissances qui permettra d'améliorer notre compréhension, nos prédictions et la définition de nos priorités de recherche dans le domaine des invasions (Hudson et al. 2014; Packer et al. 2017). C'est dans cette direction là que nous avons souhaité agir, en mettant à disposition l'intégralité de nos codes utilisés pour cette thèse. Les données ayant servi à chacun de ces modèles sont par ailleurs disponibles sur demande auprès de leurs détenteurs (pour la plupart d'entre elles, nous ne sommes pas les propriétaires, et avons signé une charte nous engageant à ne pas les diffuser). Ainsi, le modèle du chapitre 1 pourra être utilisé pour passer au crible n'importe quel autre taxa et tenter d'y détecter les futures espèces potentiellement envahissantes. Le modèle du chapitre 2 peut non seulement être utilisé pour toute autre espèce envahissante, qu'elle soit native ou exotique, afin d'étudier les déplacements de niches, mais son application peut aussi être étendue à la caractérisation de la distribution d'une espèce non envahissante, par exemple, pour optimiser le plan de gestion d'une espèce menacée. Le modèle du chapitre 3 quant à lui peut être repris pour cartographier tout autre risque environnemental pour lequel on connaît la nature de l'agent du risque : distribution des vecteurs responsables de risques épidémiologiques (Ostfeld et al. 2005), distribution des ravageurs menaçant certaines cultures (Venette et al. 2010) ou encore distribution de prédateurs, comme le loup, pouvant entrer en conflit avec l'homme (Behdarvand et al. 2014). En réponse à la problématique initiale, la modélisation permet bien de prédire les invasions biologiques, et ce d'autant plus que les codes sont partagés de façon transparente, permettant alors d'étendre rapidement les développements méthodologiques réalisés sur une étude à d'autres études comparables. De plus en plus d'initiatives appellent à ce que nous mettions en commun, à l'échelle mondiale, les informations que nous possédons sur les espèces exotiques ou envahissantes (Hudson et al. 2014; Latombe et al. 2017). Ces projets permettront d'accéder à une meilleure compréhension des mécanismes macro-écologiques concernant les invasions, leur survenue et leurs impacts, et ils pourront augmenter le caractère transférable et la robustesse de certains des modèles généralistes mentionnés ci-dessus.

Utilisation des modèles pour améliorer la gestion des invasions

Cette thèse avait pour objectif d'apporter des améliorations aux modèles actuellement disponibles pour prédire les invasions biologiques, et de faire en sorte que ces développements méthodologiques puissent aider à mettre en place une meilleure gestion des invasions biologiques (Matzek et al. 2015). Nous allons donc à présent examiner les applications et les utilisations concrètes possibles des modèles développés dans cette thèse.

La première étude de cette thèse nous a permis d'établir une liste, la première qu'il soit, d'espèces de fourmis ayant de fortes chances de devenir envahissantes dans différentes régions du globe. Cette liste, non exhaustive, est une information puissante pour optimiser les mesures de limitation de nouvelles introductions d'espèces. Nous l'avons déjà mentionné plusieurs fois : limiter les introductions d'espèces est le moyen le plus efficace de réduire la pression de propagule et donc les chances pour que de nouvelles invasions voient le jour (Kolar and Lodge 2001). Utiliser des listes d'espèces à risque de devenir envahissantes pour empêcher leur introduction est une mesure de gestion rapide (son effet est immédiat), facile à mettre en place (nécessite seulement d'assurer la formation des personnes en charge des contrôles aux points d'entrées pour qu'ils puissent reconnaître les espèces) et peu coûteuse (ne nécessite pas de moyens techniques sophistiqués, de produits phytosanitaires, ...). Il existe déjà des programmes d'interception d'espèces envahissantes dans quelques pays, et ces programmes ont fait leurs preuves quant à leur efficacité pour limiter les introductions d'espèces exotiques (Lester 2005; Liebhold et al. 2006; Chapple et al. 2013). De plus, ce type de programme a de fortes chances d'être bien accepté par la société et de ne pas susciter trop de controverses quant à sa légitimité. En effet, contrairement aux programmes d'éradication dirigés contre certaines espèces (Jones et al. 2016), qui soulèvent des questions éthiques complexes (Delfosse 2005), il s'agit ici de limiter les introductions d'espèces effectuées par l'homme en ciblant les efforts de détections sur les espèces / les zones géographiques qui semblent les plus à risque. En effet, nous avons associé à chaque espèce de la liste des futures envahissantes une carte de distribution potentielle, obtenue avec des modèles de niche, permettant de visualiser les zones climatiquement favorables à ces espèces de fourmis. Il est ainsi possible de savoir quels pays sont à risque, à quel niveau de risque, et face à quelles espèces. Au-delà de la liste de fourmis que nous proposons, l'utilisation de ce modèle peut être facilement étendue et transférée à tout autre groupe taxonomique que celui des fourmis, en appliquant les codes fournis en

Annexe 1. Chaque pays pourrait par exemple reproduire ces analyses pour chacun des groupes taxonomiques pour lesquelles il existe des données adéquates et obtenir ainsi une liste d'espèces à surveiller sur son territoire.

L'étude du chapitre 2 fournit des éléments pour cibler la gestion du frelon asiatique en France et une méthodologie applicable à la gestion de toute autre espèce d'intérêt. Cette méthodologie permet l'obtention de cartes de distribution potentielle à partir de variables environnementales de nature et de résolution variées. En plus des cartes de distribution, le cadre méthodologique que nous proposons comporte une étape permettant à l'utilisateur de mesurer l'affinité de l'espèce pour chacun des éléments de l'environnement (par exemple, pour chacun des types d'utilisation des sols). Cette information est importante, dans le contexte des invasions biologiques, car elle procure aux gestionnaires et aux gouvernements locaux une liste et un classement précis des caractéristiques environnementales que l'espèce affectionne particulièrement : cela peut permettre de cibler les actions de lutte et ainsi de limiter leur coûts et leurs dégâts collatéraux sur les autres espèces du milieu (McGeoch et al. 2016). Dans le cas de l'invasion du frelon asiatique, il n'existe actuellement aucune stratégie de détection et de destruction des nids, malgré le fort coût - 13.6 millions d'euros par an en France - de cette mesure de lutte (Barbet-Massin et al. 2018b). Or, il a été montré que si l'on doublait le nombre de nids détruits par an la densité des nids serait réduite de 29% (Robinet et al. 2017). Notre étude peut permettre d'atteindre de tels objectifs à un moindre coût en ciblant efficacement les zones stratégiques de détection de nids.

L'étude réalisée en troisième partie de cette thèse a permis l'obtention des premières estimations spatiales d'impact du frelon asiatique à l'échelle de la France, basées sur des densités réalistes de ruches et de frelons. Nous fournissons dans cette étude des estimations prédictives au sujet de trois aspects de l'invasion du frelon asiatique en France : le risque de présence de l'espèce (la densité potentielle des nids), le risque d'impact biologique (le risque de mortalité des colonies d'abeilles) et le risque d'impact économique (correspondant à l'ampleur des pertes de production de miel). Nous souhaitons, en construisant ce modèle, proposer un outil prédictif innovant dont les résultats pourraient être utilisables par les apiculteurs, les communes et les instances gouvernementales pour optimiser la gestion de cette invasion et en réduire les impacts. Qu'elle est donc l'articulation entre l'estimation du risque potentiel (ce que nous faisons) et sa gestion (ce à quoi nous souhaitons que notre modèle serve) ? En effet, identifier un risque précède mais diffère de l'action de gérer un risque (Aven 2016).

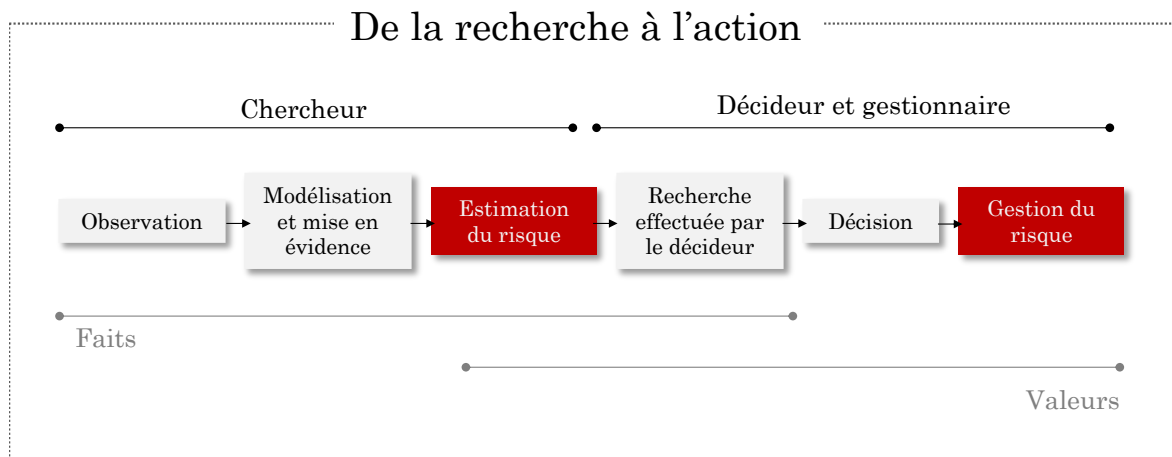


Figure 25 : modèle conceptuel permettant de faire le lien entre les domaines d'expertise du chercheur et celui du gestionnaire. Figure traduite et adaptée à partir d'Aven (2016).

La figure 25 montre un chevauchement entre les étapes de mesure du risque et celles de gestion de ce risque. Ce chevauchement représente la zone de compétences communes entre chercheurs et gestionnaires, leur permettant d'échanger et d'adapter leurs pratiques en fonction des connaissances qu'ils peuvent s'apporter de façon réciproque (Matzek et al. 2015). Je me suis donc interrogée sur l'existence de ce chevauchement dans le modèle de risque présenté dans ce chapitre 3 pour identifier dans quelle mesure les cartes de risque de mortalité d'abeilles pourraient permettre aux acteurs de terrain d'orienter leurs choix concernant l'invasion par le frelon asiatique. J'ai alors pu identifier plusieurs types d'actions pouvant bénéficier de nos prédictions. Les apiculteurs disposent d'une gamme d'actions possibles pour agir face au frelon asiatique : ils peuvent décider de renforcer les colonies d'abeilles en les nourrissant avec du sirop de sucre, essayer de faire diminuer la pression en frelon en disposant des pièges à proximité des ruchers, modifier les lieux vers lesquels ils effectuent leur transhumance et anticiper l'ampleur des pertes hivernales qu'ils auront à compenser par de nouveaux essaims. Ces actions peuvent avoir des répercussions sur leur activité : trop nourrir augmente le risque que les abeilles stockent le sirop et qu'il soit récupéré au moment de la récolte, mettre des pièges peut entraîner des dégâts collatéraux sur les autres insectes et changer les lieux de transhumance implique une réorganisation profonde des stratégies de travail et de récolte. Le choix d'intervenir pour limiter les impacts du frelon asiatique n'est donc pas sans conséquences pour les apiculteurs. Notre modèle peut aider les apiculteurs à décider et anticiper leurs actions de façon stratégique.

Ce type de choix se pose aussi pour les communes, qui doivent peser le pour et le contre concernant les subventions des destructions de nids, et si oui à quel montant. Le coût des destructions de nids en France représente un coût important chaque année, et notre estimation peut aider les décideurs à établir des priorités d'action entre les différentes invasions qu'ils ont à gérer. Ils pourront aussi s'en servir pour hiérarchiser les zones d'intervention sur le terrain et les zones d'aides financière à l'échelle du territoire. Notre modèle et les estimations qui en découlent semblent donc représenter une source d'outils et d'informations utiles pour optimiser la gestion des invasions. Un élément qui pourrait favoriser le chevauchement de compétences et la communication entre chercheurs et gestionnaires (Fig. 25) serait l'existence de professionnels dédiés à effectuer cette étape de transmission des outils et des savoirs. En effet, il est rare que les porteurs d'enjeu, les décideurs ou les acteurs de terrain (apiculteurs, douanes...) aient accès à la littérature scientifique. Peut-être serait-il judicieux de former des intermédiaires spécialisés dans la communication des résultats de façon adaptée (Kueffer and Larson 2014) entre chercheurs et acteurs de terrain afin de décloisonner le savoir et de faciliter sa mise en application.

Deux aspects limitent peut-être l'utilisation de notre modèle pour la gestion du frelon asiatique : (1) le délai trop long entre la production de ce modèle et le début de l'invasion, puisque ce modèle arrive 15 ans après l'arrivée du frelon, après que la plupart des acteurs ont eu à décider des actions à mettre en place (Matzek et al. 2015), (2) le fait qu'il n'informe pas les acteurs sur les conséquences possibles de leurs choix de gestion et ne formule donc pas de recommandation applicable directement. Il serait donc intéressant ici de continuer à développer notre modèle en y incluant l'effet des mesures de gestion, afin de prévoir leur efficacité (Booy et al. 2017). Il existe quelques exemples d'études modélisant les voies d'entrée et de dispersion des espèces envahissantes et incluant l'effet de mesures de gestion ou de détection sur ces invasions (Surkov et al. 2008; Robinet et al. 2017; Keeling et al. 2017; Day et al. 2018) ; ce type d'approche me semble particulièrement intéressant et complémentaire du travail effectué dans cette thèse dans une optique d'aide à la prise de décision.

Décentrons-nous à présent de ce troisième chapitre de thèse afin de considérer dans quelles conditions les applications mentionnées dans ces trois chapitres pourraient effectivement voir le jour. Une analyse de Schmolke et al (2010) identifie les aspects des modèles développés en recherche qui limitent leur utilisation en gestion, et propose un cadre de travail pour y remédier, appelé TRACE, pour *TR*ansparent *And* *C*omprehensive

Ecological modeling. Le but de ce cadre de travail est de permettre aux gestionnaires de comprendre les tenants et les aboutissants des outils qu'ils utilisent et d'aider les modélisateurs à être plus transparents sur les conditions dans lesquelles leurs modèles sont applicables en gestion et sur la confiance que les gestionnaires peuvent accorder aux prédictions. Les auteurs soulignent l'importance de prendre conscience des décalages pouvant exister entre chercheurs et gestionnaires afin de limiter les erreurs de communications. Ces décalages peuvent concerner les objectifs de chacun (le chercheur est encouragé à produire de la nouveauté et n'est pas pressé par le temps, alors que le gestionnaire doit agir vite et bénéficiera d'avoir plusieurs modèles caractérisant une même situation) mais aussi les compétences (chacun possède son jargon et connaît les contraintes de son domaine d'action) (Schmolke et al. 2010b). Ces décalages, s'ils ne sont pas adressés, peuvent conduire les gestionnaires à faire des erreurs de décision (Gross 2005; Patterson and Murray 2008; Sinclair et al. 2010). J'ai donc cherché à évaluer la capacité qu'ont les modèles développés dans cette thèse à répondre à des attentes de gestion, et j'ai pour cela évalué de façon qualitative dans quelle mesure ils respectaient les critères de bonnes pratiques formulées dans le cadre TRACE (Tableau 3).

Tableau 3 : Liste des bonnes pratiques de modélisation permettant d'assurer l'utilisation adéquate des modèles en gestion. Les cases colorées en vert signifient que cette étape est respectée dans le chapitre concerné et en rouge que cette étape mérite d'être améliorée voire mise en place si elle est totalement absente. Pour rappel, le chapitre 1 présente le modèle de prédiction des futures espèces envahissantes (illustré avec les fourmis), le chapitre 2 celui de la prédiction des aires favorables à l'installation d'une espèce (illustré avec le frelon asiatique) et le chapitre 3 fait une cartographie des risques dus au frelon asiatique.

Étapes du TRACE	Chapitre 1	Chapitre 2	Chapitre 3
Formuler des objectifs clairs sur les attentes de ces modèles : la façon dont ils pourront être utilisés par les décideurs, les données dont ils ont besoin...			
Choisir la meilleure approche de modélisation possible parmi plusieurs disponibles			
Utiliser plusieurs algorithmes différents pour construire le modèle consensus (et pas seulement plusieurs répétitions d'un même algorithme avec des paramètres différents)			

Vérifier que les choix de calibration sont optimisés et que les étapes du modèle sont correctes			
Analyser la sensibilité des paramètres			
Quantifier les incertitudes			
Valider en utilisant des jeux de données indépendants			
Documenter tous les choix faits aux différentes étapes de façon transparente			
Inclure les acteurs concernés pendant les étapes de construction du modèle (définition des objectifs) et les étapes de validation.			

Il ressort de cette analyse qualitative que deux aspects de mes modèles pourraient être améliorés : ils ne comportent pas d'analyse de sensibilité et n'intègrent pas des acteurs (leurs connaissances, leurs besoins, leur avis) au cours du processus de modélisation. Il serait donc intéressant de développer et d'incorporer des notions de modélisation participative à ce travail de thèse (Voinov and Bousquet 2010; Jönsson et al. 2015). Malgré ces limites, notons que les modèles construits dans cette thèse répondent aux objectifs formulés par McGeoch et al. (2016), sur le rôle que les modèles peuvent remplir pour aider à prioriser les actions de gestion, c'est à dire agir avant l'invasion (chapitre 1) en construisant des listes d'espèces et de lieux à surveiller, et agir pendant l'invasion (chapitres 2 et 3) en précisant les endroits où le besoin de gestion est le plus pressant (McGeoch et al. 2016). La modélisation remplit les rôles d'alerter sur les changements observés et/ou prédits, de communiquer sur les changements à venir, et donc d'aider à optimiser les mesures de contrôle mises en place par les instances gouvernementales (Guisan et al. 2013). Je m'intéresserai à nouveau aux interactions entre modélisation et gestion dans la dernière partie de cette discussion, au cours de laquelle j'adopterai un point de vue plus général que le cadre de cette thèse pour réfléchir aux passerelles existantes entre ces deux domaines et aux moyens de les renforcer.

LIMITES TRANSVERSALES

Prendre en compte la dynamique de dispersion et la structure du paysage

Les trois chapitres présentés dans cette thèse étudient les invasions biologiques sous un angle statique. Ils ne prennent pas en compte les aspects suivants : vecteurs d'introduction (Essl et al. 2015), modes de dispersion des espèces (Kehlenbeck et al. 2012), paramètres démographiques et influence du paysage sur leur capacité à coloniser un territoire (Haran et al. 2015; Vimercati et al. 2017). Inclure de la dynamique aux modèles d'invasions développés dans cette thèse pourrait apporter des informations complémentaires intéressantes (Buchadas et al. 2017). Dans l'étude prédisant l'identité des futures espèces de fourmis envahissantes (chapitre 1), prendre en compte les vecteurs, les points d'entrée et la démographie des espèces de fourmis repérées comme à risque de devenir envahissantes permettrait d'affiner la carte des zones à risque, en pondérant l'adéquation climatique par la probabilité que ces espèces y soient transportées (Koch et al. 2011; Travis et al. 2011). Le chapitre consacré au développement du cadre conceptuel permettant d'intégrer différents types de variables environnementales (chapitre 2) bénéficierait de comporter une étape intégrant la capacité de dispersion de l'espèce considérée (Robinet et al. 2012; Roques et al. 2016). Cela permettrait de visualiser la dispersion au cours du temps et l'occupation progressive de la niche par l'espèce au cours de l'invasion (Gallien et al. 2012). Enfin, pour l'étude portant sur les impacts du frelon asiatique à la filière apicole (chapitre 3) nous avons considéré les données de présence de ruches d'une année (2015) et le nombre de nids prédits par commune ; or une partie des ruches est déplacée de façon saisonnière au cours de l'année, et le nombre de nids de frelons prédits est celui qui sera potentiellement atteint quand sa distribution sera en équilibre avec l'environnement. Prédire la dynamique de dispersion du frelon et disposer de données de ruches mensuelles nous aurait permis d'améliorer la résolution temporelle de nos cartes de risques. La prise en compte de la dynamique des invasions dans mes études permettrait donc d'affiner les prédictions et d'augmenter l'efficacité des mesures de gestion en ciblant les zones et les espèces d'action prioritaires (Travis et al. 2011; Essl et al. 2015; Buchadas et al. 2017; Day et al. 2018) ou à l'inverse en identifiant les invasions non prioritaires qui seront limitées par la dispersion ou l'effondrement démographique (Robinet et al. 2008; Strayer et al. 2017). Connaître la structure, la composition et la connectivité du paysage, c'est à dire sa capacité à assurer des fonctions de barrière ou de corridor au déplacement des

espèces, peut aussi apporter des informations utiles pour établir des priorités de gestion (Ricci et al. 2009; Kinezaki et al. 2010; Veres et al. 2013). Prenons l'exemple d'une espèce envahissante dépendante d'un type d'arbres particulier pour son cycle de développement (ex : la chenille processionnaire de pin, *Thaumetopoea pityocampa*) : étudier l'impact de la fragmentation des patchs forestiers et le rôle de la connectivité assurée par les arbres isolés sur la dispersion de la chenille nous renseignera sur le besoin et la façon de prendre des mesures efficaces pour limiter cette dispersion (Samalens and Rossi 2011). Cela nécessite donc d'avoir à disposition des données sur les capacités de dispersion des espèces selon le paysage (en termes de structure et composition).

Inclure les interactions biotiques

Plusieurs filtres conditionnent le succès d'une invasion : l'espèce doit pouvoir se déplacer (filtre de dispersion), atteindre un environnement adéquat (filtre environnemental) et réussir à s'intégrer à la communauté d'accueil (filtre biotique) (Blackburn et al. 2011; Gallien et al. 2015). Ces différents filtres peuvent agir à différents stades de l'invasion et peuvent interagir entre eux, par exemple lorsque les interactions biotiques limitent la dispersion des espèces envahissantes (Richardson and Pyšek 2006; Theoharides and Dukes 2007; Lavergne et al. 2010; Svenning et al. 2014). Deux cas de figure sont possibles : (1) l'espèce envahissante peut occuper une niche vacante, et donc réussir à s'installer quelle que soit sa capacité à établir des relations biotiques avec la communauté d'accueil (opportunité de niche, par exemple si des perturbations ont laissé le sol nu), ou bien (2) l'espèce s'installe car elle est un meilleur compétiteur, prédateur ou mutualiste que les espèces locales occupant la même place dans le réseau biotique, et cela lui confère une meilleure valeur sélective (par exemple lorsqu'une première invasion en facilite une suivante on parle de *invasional meltdown*) (Mitchell et al. 2006; Richardson and Pyšek 2006; Pantel et al. 2017). Il n'est pas facile d'intégrer la dimension biotique aux modèles prédisant la distribution des espèces, et seules de très rares études ont réussi à le faire, et à des échelles assez locales (Pollock et al. 2014; Staniczenko et al. 2017). Dans le chapitre étudiant les zones mondiales menacées par les potentielles futures envahissantes (chapitre 1), j'ai pris en compte le climat pour délimiter les zones favorables aux différentes espèces de fourmis, mais j'aurais aussi aimé, en théorie, pouvoir prendre en compte la composition des communautés d'accueil dans l'évaluation de l'invasibilité des différentes zones géographiques (Richardson and Pyšek 2006). En pratique, il s'agit dans cette étude de prédire la distribution de 15 espèces différentes de

fourmis à l'échelle globale ; il semble difficilement réalisable de connaître et d'inclure toutes les interactions biotiques pouvant exister entre ces 15 espèces et l'ensemble des communautés d'accueil possibles à l'échelle de la planète. Il faudrait pour cela avoir à disposition une très grande quantité de données sur les communautés d'accueil et les interactions fourmis – autres espèces à travers le monde qui pour le moment, à ma connaissance, ne sont pas disponibles ou pas accessibles. Par contre, localement et pour une espèce choisie, par exemple dans une zone protégée ou vulnérable, il semble possible de réunir de telles données et d'analyser le filtre biotique afin de préciser la probabilité de l'invasion. L'invasibilité d'un écosystème correspond à la facilité avec laquelle des espèces envahissantes réussissent à s'y installer et s'y répandre (Alpert et al. 2000). Inclure le filtre biotique dans la mesure de l'invasibilité d'un écosystème peut être fait via des mesures de similarité entre l'espèce envahissante et la communauté, comme des indices phylogénétiques ou fonctionnels, ou via l'étude des caractéristiques de la communauté, telles que la connectance du réseau biotique local, le nombre d'espèces, leur densité, les relations hiérarchiques existant entre les espèces, etc. (Mitchell et al. 2006; Thuiller et al. 2010; Pantel et al. 2017; Romanuk et al. 2017; Gallien and Carboni 2017). Une autre difficulté vient du fait qu'il n'est ni immédiat ni évident d'inférer des informations sur les réseaux d'interactions et de dégager des règles d'assemblage des espèces à partir de simple données de co-occurrence (Cazelles et al. 2015). Dans la partie consacrée à la prédiction de l'aire de distribution du frelon asiatique, j'aurais aimé aussi que le cadre conceptuel puisse intégrer des filtres biotiques, en plus des filtres environnementaux, pour affiner encore un peu plus les prédictions d'aire potentielle. Les études incluant les interactions biotiques dans les modèles de prédiction de distribution des espèces commencent à se développer de plus en plus (Heikkinen et al. 2007; Meineri et al. 2012; Gallien et al. 2015). Plusieurs façons de procéder existent : ajouter une espèce comme covariable pour calibrer le SDM d'une autre espèce, combiner des prédictions obtenues séparément pour les différentes espèces ou combiner des SDM avec des modèles mécanistes ou des modèles de réseaux (Guisan and Rahbek 2011; Kissling et al. 2012; Keith and Spring 2013; Wisz et al. 2013; Pollock et al. 2014). Dans ce chapitre 2, je discute de l'importance de l'échelle des différentes variables environnementales pour prédire la distribution de l'espèce ; le choix de l'échelle est aussi important pour étudier les interactions biotiques et leur effet sur la distribution ou les trajectoires évolutives des espèces (Araújo and Luoto 2007; Münkemüller et al. 2014; Thuiller et al. 2015). Enfin, le chapitre 3 étudie l'impact potentiel du frelon asiatique sur la mortalité des colonies d'abeilles en France. Il est donc basé sur la modélisation d'un type de relation

biotique : la prédation. De futurs projets étudiant l'impact du frelon asiatique pourraient essayer de mesurer la pression de prédation qu'il exerce sur les autres insectes sauvages, pour mesurer son effet potentiel sur la biodiversité et sur les réseaux plantes pollinisateurs (Aizen et al. 2014; Vanbergen et al. 2018), prendre en compte la compétition qu'il semble exercer sur le frelon européen (*Vespa Crabro*) (Cini et al. 2018) et inclure l'effet des pathogènes de l'abeille dont il est le vecteur (Garigliany et al. 2017), c'est à dire, évaluer son impact sur le réseau biotique dans lequel il s'est inséré (David et al. 2017).

Enfin, il est possible de considérer les interactions biotiques non pas du point de vue des espèces affectées, mais du point de vue inverse : quelles espèces entretiennent des relations avec les espèces envahissantes et pourraient représenter des pistes de biocontrôle de ces invasions (Bentley and O'neil 1997; Fagan et al. 2002; Abram and Moffat 2018)? Par exemple, dans le cas du frelon asiatique, une étude récente a découvert un champignon entomopathogène (*B. bassiana*) qui pourrait permettre de contrôler les populations de *V. velutina* de façon efficace (Poidatz et al. 2018). Les effets possibles de ce champignon sur les autres insectes restent à être évalués, mais le fait que les spores résistent très mal à la sécheresse et aux UV a des chances de limiter les risques de transmission du frelon asiatique vers les autres espèces (Fernandes et al. 2015).

Prendre en compte les incertitudes

L'incertitude est une indication de la confiance que l'on peut avoir dans une prédiction. Il existe trois sources principales d'incertitude : les données, la structure du modèle et l'estimation des paramètres (Brown and Heuvelink 2005). On dit qu'il y a propagation des incertitudes lorsque les incertitudes des données / du modèle / des paramètres se répercutent sur l'incertitude de la valeur prédite. Identifier précisément les sources d'incertitude et quantifier leur contribution à la valeur d'incertitude finale des prédictions permet, s'il l'on cherche à réduire les incertitudes, de sélectionner les sources d'incertitudes sur lesquelles il est à la fois possible et utile d'agir (Brown and Heuvelink 2005). Il peut ne pas être possible d'agir sur la source d'une incertitude lorsqu'elle est par exemple due aux limites techniques d'un appareil de mesure, et il peut ne pas être utile de dépenser des efforts pour agir sur une source d'incertitude si sa contribution à l'incertitude totale est négligeable. Les différents types et les différentes sources d'incertitudes sont représentés sur la figure 26.

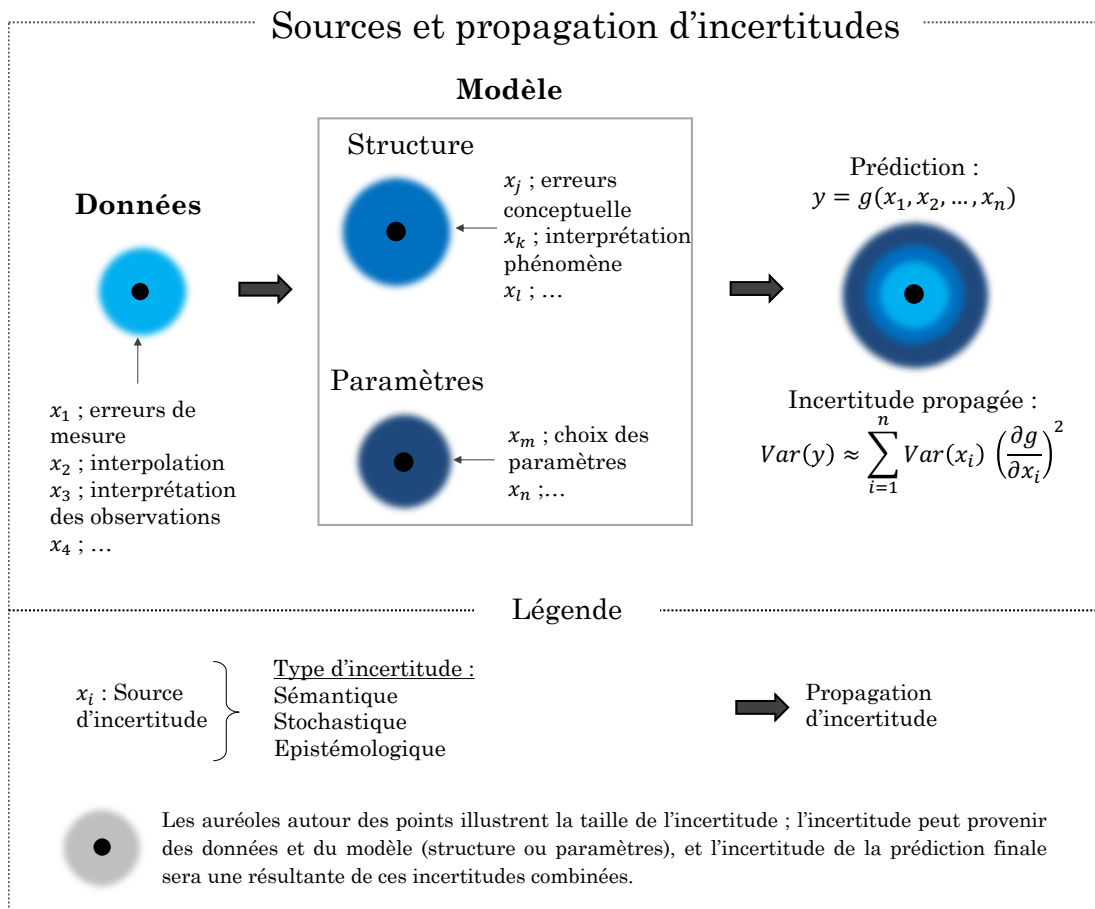


Figure 26 : Une source d'incertitude peut être grande, mais si le modèle y est peu sensible, alors elle contribuera peu à l'incertitude de la prédiction. L'équation présentée pour calculer l'incertitude propagée finale $Var(y)$ est une des façons possibles de la calculer ; elle n'est valable que sous certaines conditions (les erreurs sont non corrélées entre elles et g est dérivable de façon continue).

Le développement des modèles en écologie et en particulier dans le domaine des invasions biologiques est un phénomène récent comparé à l'histoire de l'étude des invasions. Ces développements ont pour la plupart été assurés par des modélisateurs non statisticiens, ce qui a conduit à un écart entre la grande complexité des modèles et le peu d'analyses d'incertitude statistiquement robustes accompagnant leur développement (Mouquet et al. 2015). Les méthodes existantes pour mesurer la propagation des incertitudes et leur contribution à l'incertitude finale de la prédiction n'ont commencé à être développées que de façon très récente par des statisticiens (ex : Séries de Taylor, simulations de type Monte-Carlo ...) (Heuvelink P. 2002; Keil et al. 2014; Coulston et al. 2016). Ces méthodes sont complexes, et ne se sont pas encore démocratisées auprès des biologistes utilisant des techniques de modélisation dont je fais partie, mais il serait intéressant de les appliquer à mes modèles. Par exemple, dans

le cadre des modèles de distribution, les incertitudes des prédictions peuvent provenir des données (nombre de points de présence trop faible, échantillonnage biaisé, erreurs de position, autocorrélation spatiale des points de présence, pas de données d'absence, valeurs et choix des variables environnementales) ou du modèle (erreur conceptuelle dans le choix des équations, choix du paramétrage, choix des paramètres de lissage) ou de l'interaction entre les deux (Barry and Elith 2006; Naimi et al. 2014; Guo et al. 2015). Bisson et al. (2010) ont évalué la contribution des différentes sources d'incertitudes sur les prédictions de distribution d'espèces, et ont trouvé que dans leur cas l'incertitude structurelle du modèle contribuait le plus à l'incertitude finale, venaient ensuite celle liée aux scénarii climatiques puis celle liée aux données de présence (Buisson et al. 2010). Ce type d'analyse pourrait être fait en complément de mes modèles, et serait fourni aux lecteurs dans la partie travaux supplémentaires des articles. Mes deux premiers chapitres de thèse ont pour objectif de montrer des tendances probables et globales et de proposer des approches méthodologiques nouvelles, plutôt que de chercher à donner une valeur précise d'invasibilité par km² et par espèce par exemple. Les analyses d'incertitudes restent nécessaires et utiles dans ce cadre-là, mais elles le sont peut-être moins que pour des analyses spécifiques visant à produire un message de gestion d'une espèce à un endroit (cf. chapitre 3, pour lequel nous avons inclus des mesures d'incertitude des prédictions).

Dans chacun de mes chapitres, j'ai combiné les prédictions de plusieurs modèles pour obtenir les résultats finaux (en multipliant les prédictions entre elles, ou en utilisant les prédictions d'un modèle pour calibrer le suivant). Ce type d'approche combinatoire est couramment employé dans le domaine, et pourtant, la majorité des études ne prennent pas en compte la façon dont les incertitudes se comportent au cours de ces étapes combinatoires (Pearson et al. 2002; Pearson et al. 2004; Hattab et al. 2014; Kelly et al. 2014; Schomaker and Heumann 2014). La Figure 27 illustre cet aspect et y fait apparaître l'incertitude qui n'a pas été quantifiées dans mes études, point qui pourrait être amélioré.

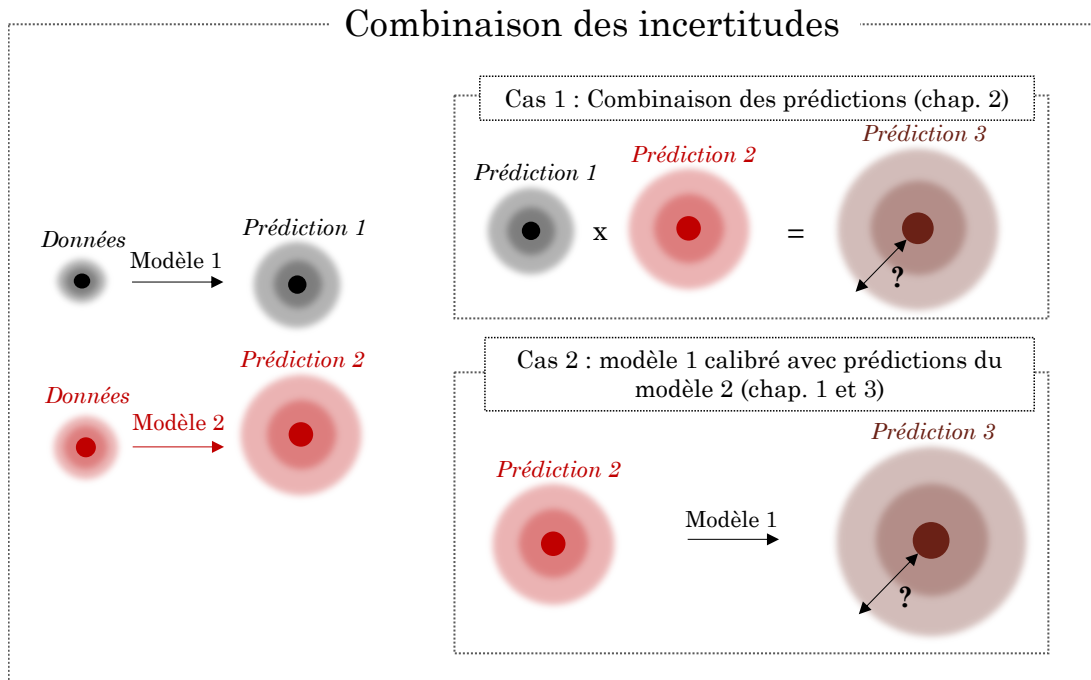


Figure 27 : Les auréoles autour des points illustrent la taille de l'incertitude : l'auréole la plus foncée représente la part de l'incertitude éventuellement quantifiable, et la plus claire autour illustre la part non mesurable par manque de connaissances, d'outils techniques ou de moyens.

Dans les chapitre 1 et 3, j'utilise les prédictions d'un premier modèle pour calibrer le suivant. Une façon d'estimer l'incertitude combinée pour ces chapitres pourrait être de : (1) mesurer l'incertitude des prédictions obtenues avec le modèle de la première étape, et (2) calibrer le modèle de la deuxième étape avec les bornes de ces intervalles d'incertitude (Tableau 4).

Tableau 4 : Solution proposée pour estimer les propagations d'incertitudes lors de la combinaison de plusieurs modèles.

$p_1 = f_1(a)$ $p_1 = p_1 \pm \Delta p_1$	p_1 est la prédiction issue du modèle f_1 calibré avec la donnée initiale a . Δp_1 est l'intervalle d'incertitude de cette prédiction.
$p_{2.1} = f_2(p_1 + \Delta p_1)$ $p_{2.2} = f_2(p_1 - \Delta p_1)$ $\Delta p_2 = [p_{2.1} : p_{2.2}]$	$p_{2.1}$ et $p_{2.2}$ sont les prédictions issues du modèle f_2 calibré avec les bornes de l'intervalle d'incertitude Δp_1 . Δp_2 est l'intervalle d'incertitude combiné de cette prédiction.

Au cours de l'étude prédisant les futures espèces potentiellement envahissantes (Chapitre 1), la première étape consiste à compléter plusieurs fois les données manquantes dans un jeu de données comportant des lacunes, afin d'obtenir 10 tableaux complétés (Stekhoven and Bühlmann 2012; Penone et al. 2014). J'ai choisi de conserver chacun de ces 10 tableaux complétés pour calibrer l'étape suivante, au lieu de moyenniser ces tableaux en seul tableau consensus. Ce choix est préconisé dans la littérature pour limiter les incertitudes et les propagations d'erreurs (Schomaker and Heumann 2014; Nakagawa and Freckleton 2015). Au cours de la deuxième étape, j'applique tous les GLM possibles (avec chacune des combinaisons de variables) sur chacun de ces 10 tableaux et je sélectionne le meilleur sous ensemble de modèles pour chaque tableau de données (Richards et al. 2011). Enfin, je construis un modèle consensus à partir de ces modèles sélectionnés et pondérés en fonction de leur qualité (AIC) et j'obtiens une prédiction consensus finale de la probabilité qu'une espèce soit envahissante. Les étapes que j'ai suivies pour ce chapitre sont celles actuellement acceptées comme satisfaisantes et recommandées par la communauté scientifique pour adresser ce type de questions (Nakagawa and Freckleton 2011; Guénard et al. 2013; Penone et al. 2014; Swenson 2014; Veron et al. 2016). Cependant, une piste d'amélioration possible serait de creuser un peu plus les sources, la propagation et la combinaison des incertitudes de cette étude. Une première approche applicable facilement serait de régénérer les GLM en suivant les étapes proposées dans le tableau 4, c'est à dire en calibrant les GLM avec les jeux de données \pm l'incertitude d'imputation (estimée grâce aux imputations multiples).

D'autre part, dans le chapitre où nous estimons l'impact du frelon sur la mortalité des ruches (chapitre 3), nous faisons d'abord un modèle pour prédire l'abondance du frelon asiatique par km², puis nous convertissons ce nombre de nids par km² en nombre de nids par communes, et enfin, nous utilisons ces prédictions pour évaluer le risque de mortalité des colonies dans chaque commune. Pour compléter ces résultats, j'aurais pu par exemple inclure les étapes présentées dans le tableau 4 ou faire une analyse de Monte-Carlo du modèle de forêts aléatoires pour évaluer son incertitude (Coulston et al. 2016). En plus de produire une carte d'incertitude des prédictions de nids, et une des prédictions de mortalités, nous offririons ainsi une carte des incertitudes combinées, qui serait utile pour les gestionnaires (cf. suite de la discussion plus bas).

La combinaison des incertitudes suit une structure un peu différente dans le chapitre 2 (prédiction de l'aire de distribution potentielle du frelon asiatique), car je n'y utilise pas les prédictions d'un premier modèle pour en calibrer un second, mais je

multiplie les prédictions obtenues via deux modèles différents. Je me suis basée pour cela sur le fait que la probabilité que deux événements indépendants surviennent de façon simultanée (ici, probabilité d'avoir un climat adéquat et probabilité d'avoir un habitat adéquat) est égale au produit de leurs probabilités respectives. Une limite de ce chapitre que j'aimerais aborder serait de tenir compte du comportement des incertitudes lors du produit des probabilités. Les études comparables actuellement disponibles dans la littérature, combinant plusieurs filtres pour délimiter la distribution potentielle d'une espèce, ne tiennent pas compte non plus de la combinaison des incertitudes (Pearson et al. 2002; Pearson et al. 2004; Hattab et al. 2014; Kelly et al. 2014; Cabra-Rivas et al. 2015). Pourtant, il me semblerait très pertinent d'enrichir ce modèle avec une méthode d'estimation de la propagation des incertitudes. Il existe des méthodes statistiques permettant de répondre à ce besoin méthodologique, certaines même sont spécialement développées pour étudier la propagation des erreurs dans le cadre des analyses spatiales (Arabia et al. 1998; Crosetto et al. 2001; Heuvelink P. 2002). Ces méthodes reposent en général sur la définition de fonctions de densité de probabilité (*probability density function*, PDF), représentant la loi de probabilité des erreurs, c'est à dire décrivant le degré de confiance (ou le manque de connaissance) que l'on peut avoir en chaque estimation du domaine de modélisation. L'étude des paramètres de ces fonctions (forme, variance, espérance, entropie de Shannon...) nous permet d'appréhender et d'estimer le comportement de l'incertitude pour chaque modèle (Brown and Heuvelink 2005). Ensuite, le comportement des erreurs lors des étapes combinatoires des modèles successifs peut être étudié via des méthodes de modélisation de la propagation des fonctions de densité (ex : équations de Markov, approximation d'intégrales par Monte Carlo, ...) (ISO and IEC 2008; Joint Committee for Guides in Metrology 2012). Une des pistes d'amélioration de mon travail de thèse sera de chercher à appliquer des outils de mesure de propagation des erreurs à cette étape de multiplication des prédictions entre elles.

Mesurer l'impact sur les écosystèmes

Certaines des études de ma thèse visent à prédire et caractériser l'impact des espèces envahissantes, que ce soit l'impact économique des insectes envahissants en général, ou l'impact du frelon asiatique sur la mortalité des colonies d'abeilles domestiques. Dans ces deux cas, les impacts sur la biodiversité, la structure et le fonctionnement des écosystèmes ne sont que brièvement abordés. Or, le rôle que les

invasions biologiques jouent dans la perte de biodiversité et les extinctions d'espèces a déjà été démontré plusieurs fois pour d'autres espèces (Clavero and García-Berthou 2005; Bellard et al. 2016a; Doherty et al. 2016). Avec plus de temps, j'aurais pu inclure cet aspect à mes modèles : pour le chapitre sur la prédiction des futures espèces de fourmis envahissantes, cela aurait pu être de se demander quels pourraient être leurs impacts potentiels sur les écosystèmes qu'elles risquent d'envahir. Pour les chapitres sur le frelon asiatique (chapitres 2 et 3), nous aurions pu imaginer les questions suivantes : quel est l'impact du comportement de prédation du frelon asiatique sur les insectes pollinisateurs sauvages et sur la pollinisation (Vanbergen et al. 2018) ? Quelles peuvent être les conséquences de la compétition pour les ressources qu'il exerce sur le frelon Européen (Cini et al. 2018) ? A quel point les virus dont il est réservoir, et qui sont des pathogènes de l'abeille domestique, pourront-ils contribuer à l'effondrement des colonies d'abeilles (Garigliany et al. 2017) ? Quelle est la sélectivité des pièges visant à capturer les frelons asiatiques et quel est leur impact sur les espèces non ciblées, en d'autres termes, est-il raisonnable et utile de continuer de les utiliser dans une optique de réduction des impacts des espèces envahissantes ? Ce type d'analyses n'a pas fait partie de ce travail de thèse, de par les difficultés techniques, conceptuelles et matérielles qui caractérisent la mesure des impacts écologiques, et c'est ce dont nous allons discuter à présent.

PISTES DE RECHERCHE ET DE RÉFLÉXION

Peut-on mesurer un impact écologique ?

En préambule de ce chapitre, je souhaiterais souligner la position ambivalente de l'Homme par rapport aux espèces envahissantes. Nous avons vu en introduction comment l'Homme, à travers ses activités, l'intensité de ses transports et les modifications qu'il fait subir aux écosystèmes, est la première cause responsable des invasions biologiques. Cependant, notons que l'Homme est lui-même une des espèces les plus envahissantes, si l'on considère sa capacité de déplacement, de colonisation et de modification des écosystèmes où il s'installe. La lutte et la recherche pour limiter les invasions biologiques et leurs impacts, bien que nécessaires, ne doivent selon moi pas prendre une dimension expiatoire et nous donner l'illusion que, ce faisant, nous compensons ce que nous avons détruit et transformé dans le monde qui nous entoure.

La mesure des impacts dus à une espèce envahissante est une étape importante dans sa caractérisation, car elle détermine souvent la façon dont l'espèce sera considérée par la suite et la mise en place éventuelle de méthodes de lutte (Hulme et al. 2013). Il est donc important que ces mesures d'impact soient faites de la façon la plus objective et précise possible. Déjà, quel est le sens du mot « impact » ? Est-ce synonyme « d'effet » ? Peu de chercheurs prennent le soin de le définir, et parmi ceux qui le font, tous ne sont pas d'accord. Simberloff et al (2013) définissent comme impact tout changement significatif dans la structure ou le fonctionnement d'un écosystème, quel que soit sa valeur perçue (positive ou négative) par les sociétés. D'autres auteurs considèrent que « effet » et « impact » sont différents, et que le second comporte une forte valeur subjective et anthropocentrée (Brown and Sax 2005; Tassin and Kull 2015). Je me placerai dans le cadre de la première définition pour la suite de cette discussion.

La quantification économique de l'impact d'une espèce repose sur la compilation de tous les coûts imputables à cette espèce (Bradshaw et al. 2016). Ces mesures peuvent être faites de façon objective (Soliman et al. 2012) et sont facilement comparables d'une espèce à l'autre puisque quantifiés dans la même unité de mesure. Précisons que quantifier un impact économique (c'est-à-dire faire le total des sommes dépensées pour empêcher une espèce d'entrer, réparer les dommages qu'elle a causés, ou contrôler sa population) est différent de monétariser la nature et les services écosystémiques. Je souhaite ici ouvrir une parenthèse sur cette notion, qui a vu son avènement avec le papier de Costanza et al (1997), mis à jour en 2014, qui ambitionne de mettre un prix sur les services écosystémiques mondiaux (Costanza et al. 1997; Costanza et al. 2014). Les défenseurs de cette monétarisation avancent que la monétarisation des services écosystémiques est non seulement une fatalité à laquelle nous devons nous soumettre pour réussir à communiquer avec les décideurs, mais aussi qu'elle permettra d'améliorer la conservation de la nature (Losey and Vaughan 2006; Hanley et al. 2015). Or, de nombreuses études ont depuis montré que réduire la valeur intrinsèque de la nature à sa partie estimable monétairement produit une estimation très subjective, valable dans le système de valeurs néolibéral actuel uniquement, et représente une entrave à la conservation de la nature dans sa globalité (Adams 2014; Loftus and March 2015; Melathopoulos et al. 2015; Silvertown 2015). De plus cette vision utilitariste de la nature pose des questions morales et éthiques qui relèvent pour moi de l'inacceptable : c'est parce que nous considérons que la nature nous est extérieure, nous sert de décor ou de source de profit, que nous nous permettons de lui donner un prix. Cela m'évoque l'image des esclaves vendus au cours de l'histoire (et qui avaient chacun un prix), ou le cas des

personnes incarcérées (qui ne représentent rien d'autre qu'un capital pour les compagnies privées qui gèrent les prisons) ; l'idée selon laquelle certaines personnes ne font pas partie intégrante de notre société semble nous autoriser à mettre un prix sur leur tête (Sandel 2000; Fourcade and Healy 2007; Hallé et al. 2014). Le fait qu'une partie du vivant s'autorise à monétariser une autre partie du vivant, en s'intéressant à ce qu'elle peut nous rendre comme service sans se questionner sur ce que nous lui faisons subir, relève pour moi de l'inacceptable moralement.

Je referme donc à présent cette parenthèse exprimant mon opinion sur cette tendance actuelle, pour revenir à la question de la mesure des impacts d'une espèce envahissante. Par opposition aux mesures d'impacts économiques, les mesures d'impacts écologiques objectives sont beaucoup plus complexes à obtenir et à comparer entre elles (Hulme et al. 2013; Davidson and Hewitt 2014). De nombreux cadres méthodologiques ont été développés pour classer les impacts des espèces envahissantes disponibles dans la littérature : certains ne considèrent que les impacts écologiques (Hawkins et al. 2015), d'autres les impact socio-économiques (Bacher et al. 2017), d'autres prennent en compte les deux à la fois (Nentwig et al. 2016; Rumlerová et al. 2016) et d'autres détaillent l'analyse du risque selon l'étape de l'invasion (D'hondt et al. 2015). Ces cadres permettent d'uniformiser et donc de rendre comparables entre elles des mesures d'impacts de nature diverse obtenues sur des espèces différentes. Ils présentent néanmoins l'inconvénient d'être sensibles aux critères employés par les utilisateurs lors de la recherche d'informations dans la littérature, et nécessitent donc que l'analyse de la littérature soit la plus exhaustive possible pour être réellement comparables les uns aux autres (Kumschick et al. 2017). De plus, pour une même espèce, les résultats obtenus en utilisant l'un ou l'autre de ces cadres conceptuels peuvent varier ; il est donc suggéré d'utiliser des méthodes de consensus pour obtenir une valeur unique fiable (Turbé et al. 2017). Enfin, ces cadres permettent bien de comparer entre eux les impacts écologiques disponibles de différentes espèces, mais ils ne répondent pas à la première difficulté énoncée plus haut, à savoir : (comment) peut-on mesurer un impact écologique de façon objective ?

Un impact écologique peut être difficile à mesurer pour les raisons suivantes : comment mesurer un impact sur un écosystème si l'on ne possède pas d'état de référence de ce qu'était l'écosystème avant l'arrivée de l'espèce envahissante ? A partir de quel seuil peut-on distinguer des effets observés du bruit de fond des variations écologiques inhérentes à tout écosystème ? Est-ce qu'un impact est différent d'un effet ? Il semblerait

que beaucoup d'espèces soient classées comme sans impact basé sur le simple fait qu'il existe une étude ayant démontré que, dans un contexte donné, l'impact de cette espèce n'est pas significatif (Davidson and Hewitt 2014). Pourtant, l'impact d'une espèce envahissante dépend de la zone et de l'échelle géographique considérées ; il est fréquent de mesurer une augmentation locale de diversité due à l'ajout de l'espèce et une perte de diversité à l'échelle nationale (Lefeuvre 2006b). Enfin, cet impact peut être amené à changer au cours du temps, comme le montre l'exemple de la caulerpe (algue dont la population a connu une explosion en méditerranée, avec un fort impact sur les herbiers à posidonies et les espèces y nichant, avant de se résorber après quelques années) mentionné en introduction (Barbault 2010). Toute caractérisation d'impact ne semble donc pas être absolue ni généralisable à un autre endroit ou autre moment que celui où a été menée l'étude. La nécessité d'objectiver des impacts (Tassin et al. 2011), afin de les comparer et de hiérarchiser les décisions de gestion s'impose ; c'est pourquoi Jeschke et al (2014) identifient quatre points clefs qui, s'ils sont clarifiés lors de la réalisation et de la publication des mesures d'impact, permettront ensuite leur analyse la plus neutre possible (Fig. 28). Je pense que la modélisation peut contribuer à améliorer l'objectivation des mesures d'impact écologique, car elle peut permettre, à partir de données sur différentes espèces à l'extension géographique et temporelle différente, de prédire et de projeter leurs impacts sur une même échelle de temps ou de lieu, et ainsi de les rendre comparables.

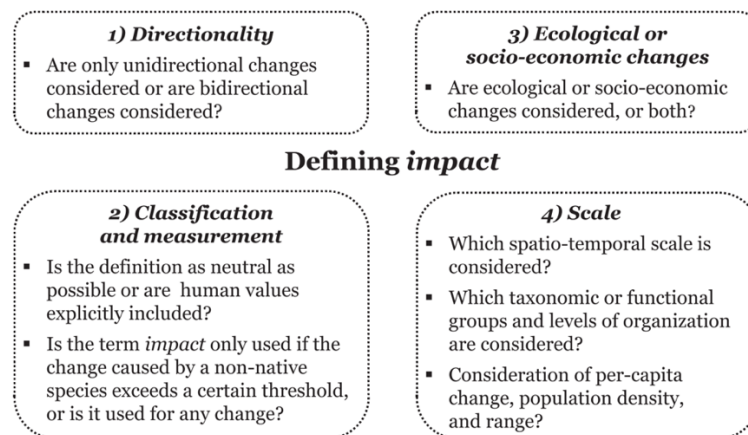


Figure 28 : La prise en compte de ces quatre aspects des mesures d'impact et la description explicite des choix méthodologiques faits pour répondre à chacun d'eux rendra les mesures d'impacts plus facilement comparables entre elles et moins sujettes à la subjectivité de chacun (figure issue de (Jeschke et al. 2014)).

Cependant, même si l'on réussissait à dépasser les limites techniques mentionnées dans cette partie et à standardiser les protocoles afin de mesurer les impacts écologiques de la façon la plus objective possible, il resterait les dimension culturelles et éthiques, intimement liées à ces perceptions d'impact, que l'on ne pourrait ignorer (Tassin and Kull 2012; Tassin and Kull 2015). C'est pourquoi nous allons à présent nous questionner sur la perception des espèces envahissantes et ses conséquences sur la définition et la gestion des invasions biologiques.

Quelle perception avons-nous des espèces envahissantes ?

La gestion des risques environnementaux (ex : tornade, inondation, changement climatique, invasion biologique...) est d'autant plus adéquate et efficace qu'elle implique l'ensemble des acteurs concernés de façon plus ou moins directe par le risque en question (Tran 2006; Martino 2008). Cette discipline nécessite une interaction directe entre les scientifiques prédisant les risques et les acteurs agissant sur le terrain. Cette interaction repose sur une compréhension des perceptions de chacun, de ce sur quoi elles sont construites, et de ce qu'elles impliquent comme stratégie de prévention et attitude face au risque (Moss et al. 2014; Broomell et al. 2015; van der Linden 2015). La perception d'une situation peut être définie par le degré de connaissance que les acteurs en ont, l'importance qu'ils lui accordent ou les attentes qu'ils ont de cette situation (Lamarque et al. 2011; Dewitt et al. 2015). Ces perceptions sont déterminées par différents facteurs sociaux, économiques et environnementaux, et varient selon le rapport à la nature, les connaissances, les impacts de l'espèce sur l'activité professionnelle et les raisons de la présence sur le terrain de chacun d'entre nous (Barbault 2010; Javelle et al. 2010; Martín-López et al. 2012). Comprendre les liens de cause à effet agissant sur la perception et les attitudes des différents individus ou groupes sociétaux peut enrichir la réflexion quant aux leviers d'action disponibles pour augmenter la fréquence des comportements conduisant à une réduction du risque (Weiss et al. 2011; Broomell et al. 2015). Ce type de questionnements est particulièrement important dans le cadre de la gestion des invasions biologiques (cf. papier en introduction de cette thèse sur les difficultés d'acceptabilité et de compréhension spécifiques au domaine des invasions biologiques (Courchamp et al. 2016)). En effet, les points de vue et les attitudes adoptées par les différents groupes de la population au sujet d'une même invasion peuvent être radicalement différents voire même source de conflits (Estévez et al. 2015; Tassin and Kull 2015). Tel est par exemple le cas des nombreuses espèces d'arbres introduites

massivement à travers le monde pour la production forestière ou pour des raisons esthétiques, et autour desquelles se cristallisent maintenant des conflits d'intérêts avec les naturalistes conscients de l'impact environnemental de ces espèces exotiques (Dickie et al. 2014). Les tensions peuvent aussi provenir de l'écart entre la terminologie des programmes de recherche en biologie et les réalités sociales (Menozzi 2010): comment interroger des acteurs sur des espèces qu'ils ne catégorisent pas de la même façon que les scientifiques (invasive vs envahissante, exotique vs naturalisée, utile vs nuisible...) ? Quels facteurs influencent leurs perceptions ? Quel est l'écart entre ces perceptions et les estimations scientifiques ? Comment interagir et communiquer efficacement pour émettre des recommandations de gestion appropriées ?

Dans un article en cours de préparation¹, nous cherchons à analyser les facteurs affectant (i) la perception du risque frelon asiatique par les apiculteurs, (ii) les facteurs contrôlant la mise en action individuelle des apiculteurs pour faire face au risque et (iii) le potentiel écart entre la perception du risque par les apiculteurs et les estimations scientifiques. Aucune estimation de risque dû au frelon asiatique n'a été publiée à ce jour (cf. chapitre 3 pour les premières estimations en passe d'être publiées) : les perceptions et actions des apiculteurs peuvent donc être considérées comme indépendantes des estimations scientifiques du niveau de risque. En d'autres termes, cette analyse nous permet d'analyser les actions des apiculteurs et d'estimer si elles bénéficieraient de l'établissement d'une connexion scientifique. Pour ce faire, nous avons utilisé les résultats d'une enquête menée en 2014, réalisé par l'équipe de l'Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte (Tours). Ce programme de science participative visait à obtenir des informations auprès des apiculteurs sur leur perception du risque frelon et leurs actions face à ce prédateur. Dans ce questionnaire, il était demandé aux apiculteurs de communiquer des informations sur leur statut (taille de leur exploitation, niveau d'études, âge, genre), de relater leurs observations liées au frelon asiatique (s'ils observaient des nids à proximité de leurs ruches, s'ils étaient témoins d'attaques sur leurs ruches ou s'ils constataient un effet sur le comportement des colonies) de qualifier s'ils percevaient le frelon comme un risque potentiel pour la survie des colonies d'abeilles, et enfin, on leur demandait s'ils avaient mis en place des mesures de lutte pour faire face au frelon. Plus de 400 apiculteurs ont répondu au questionnaire (Fig. 29).

¹ Requier F, Fournier A, Darrouzet E. Alien species risk perception and personal actions of stakeholders need science reconnection, *in prep.*

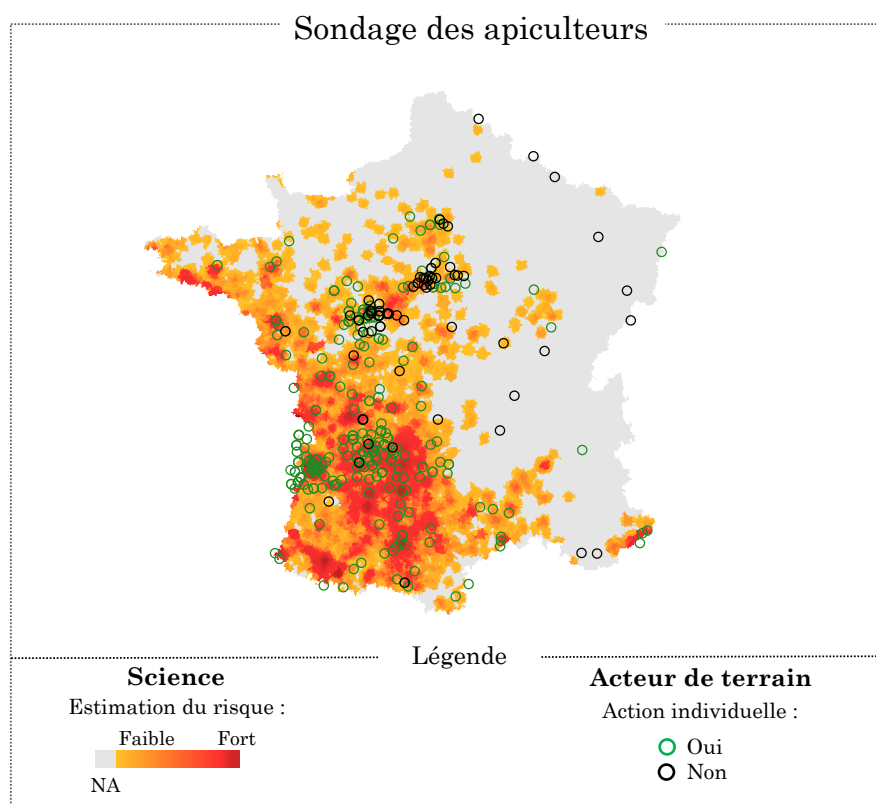


Figure 29 : Répartition spatiale des réponses à l'enquête. Les ronds verts représentent les apiculteurs ayant décidé de mettre en place des actions de lutte (piégeage). Les ronds noirs représentent les apiculteurs qui n'ont pas investi dans des méthodes de lutte contre le frelon asiatique. Le gradient de couleur représente le risque frelon estimé par les scientifiques (programme de sciences participatives du Muséum National d'Histoire, cf. Fournier et al (2017) pour la description du protocole du programme).

L'analyse de ces données d'enquête nous a d'abord permis d'étudier le poids de différents éléments socio-économiques et environnementaux dans la cascade de décision menant de l'observation du facteur de risque à la perception du risque et à la prise d'action des apiculteurs (Fig. 30). À l'aide d'équations structurales (*Structural Equation Modelling, SEM*), nous avons pu mettre en évidence un fort lien de causalité entre l'observation des nids de frelons à proximité des ruches, l'observation des frelons devant la ruche, et la mise en place de méthode de lutte face à ce risque. Les facteurs socio-économiques semblent eux aussi jouer un rôle dans cette cascade de cause à effet. Par contre, la perception du fait que le frelon asiatique représente risque pour les colonies d'abeilles ne semble pas être un facteur déterminant pour conduire les apiculteurs à installer des pièges (Fig. 30). Ce sont les observations concrètes de terrain plutôt que les perceptions liées à cette espèce qui motivent les apiculteurs à agir. Les apiculteurs ont

souvent mentionné dans les questionnaires leurs inquiétudes quant aux effets collatéraux des méthodes de piégeage peu sélectives : captures de frelons européens, de papillons et de diptères non ciblés. Il serait intéressant de mesurer le lien entre l'observation d'effets collatéraux par l'apiculteur et la décision de continuer ou d'arrêter d'installer des pièges à proximité de ses ruches. Cette analyse structurelle nous indique également qu'il existe un fort lien de cause à effet dans la cascade d'action des scientifiques allant de la prédiction d'un risque d'invasion élevé dans une localité à la formulation de recommandations adressées aux acteurs de terrain.

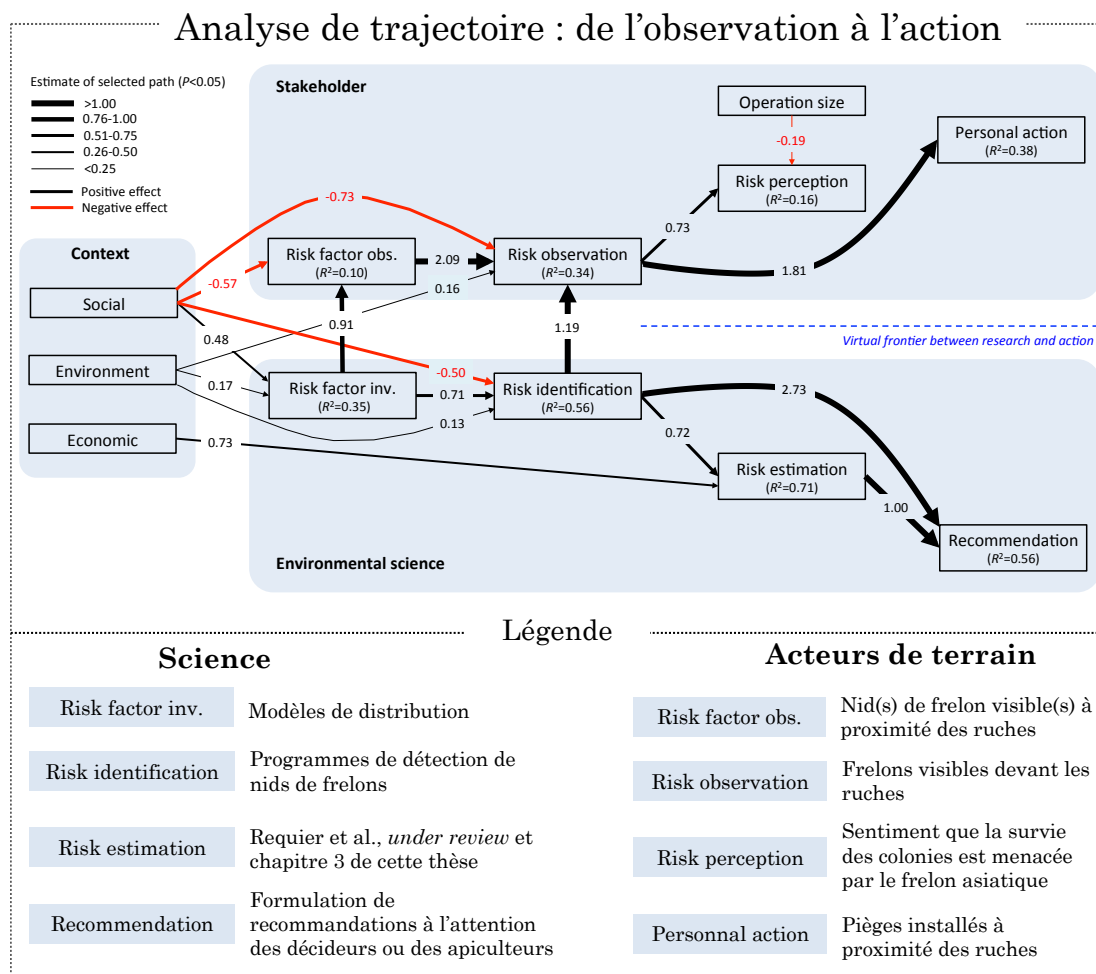


Figure 30 : Liens de causalité identifiés (et force de ces liens) entre différents états des trajectoires des apiculteurs, des chercheurs, et entre les deux cascades. L'existence des liens et leur force a été mesurée avec le modèle d'équations structurelles.

Un aspect intéressant de cette analyse est qu'elle révèle l'existence d'un lien étroit entre les observations faites par les apiculteurs et les scientifiques (Fig. 30, partie gauche de la figure). Cependant, la perception du risque frelon et l'action des apiculteurs

s'écarter des recommandations des scientifiques (Fig. 30, partie la plus à droite des trajectoires). En d'autres termes, les apiculteurs perçoivent un risque lorsqu'il n'y en a pas de preuve scientifique, et agissent lorsque les estimations scientifiques ne l'auraient pas recommandé. Renforcer les liens de communication réciproques entre scientifiques et apiculteurs pourrait permettre d'optimiser les actions des apiculteurs face au risque frelon (Sturgis and Allum 2004). Cette analyse illustre la thèse communément admise selon laquelle la compréhension des attitudes des différents acteurs peut aider les scientifiques à communiquer leurs résultats de façon mieux ciblée, afin de conduire les individus à adopter des comportements de prévention les plus efficaces possibles face aux risques que peuvent représenter les invasions biologiques (Weiss et al. 2011). La compréhension des mécanismes responsables des différentes perceptions des invasions biologiques peut donc nous aider à identifier les leviers dont nous disposons pour dépasser les éventuels blocages autour des questions de gestion des invasions (cf. étude présentée en introduction (Courchamp et al. 2016)). Impliquer les acteurs concernés dans les programmes de gestion des invasions est un élément clef pour non seulement assurer leur réussite, mais aussi renforcer leur acceptabilité et éviter que ces programmes ne résultent de la décision univoque d'un des acteurs concernés (Liu et al. 2011; Koichi et al. 2013; Verbrugge et al. 2013). Cela nécessite de : (1) identifier les acteurs, (2) mettre en place une communication bidirectionnelle renforcée, (3) prendre en compte la diversité des points de vue, de connaissances et l'impact éventuel des mesures de gestion que chacun peut subir et (4) impliquer pleinement l'ensemble des acteurs dans la rédaction, le déroulement et l'évaluation finale des programmes cogérés (Novoa et al. 2016; Crowley et al. 2017b; Novoa et al. 2018). Pour inclure toutes les parties prenantes dans le processus de gestion des invasions et remédier à cette disjonction entre la science et l'action (démontrée dans le cas du frelon asiatique), nous avons besoin d'un nouveau mode de communication prenant en compte les connaissances, l'expérience et la perception qu'a la société d'une situation, plutôt que de les considérer comme ignorants et de tenter de transmettre verticalement un savoir immuable (Nisbet and Scheufele 2009; Groffman et al. 2010; Heger et al. 2013; Moon et al. 2015; Courchamp et al. 2016). La modélisation pourrait participer à ce changement de paradigme : elle pourrait intervenir dès les premières phases des programmes de gestion pour comprendre les différentes perceptions des espèces envahissantes (cf. étude en cours), informer la société sur les impacts et des scénarios possibles (cf. chapitre 3), et ainsi communiquer de façon constructive et objective les recommandations de gestion possibles.

Certes, cela peut être plus long et peut conduire les scientifiques et les décideurs à se heurter à des rejets ou des refontes de leurs projets initiaux, mais les programmes de gestion traversant ces étapes et intégrant la pluralité des points de vue concernés gagneront en légitimité et en efficacité par rapport à ceux décidés par un nombre limité de groupes influents de la société (Sjöberg 2006; Liu et al. 2011; Klinke and Renn 2012; Genovesi et al. 2015; Crowley et al. 2017b). La question de la légitimité est au cœur des problématiques de gestion car les méthodes de lutte présentent généralement des risques (Buckley and Han 2014) et soulèvent des questions éthiques complexes (Bentley and O'neil 1997; McGeoch et al. 2012). Décider du seuil de risque que l'on juge acceptable dépend de la perception de la gravité des impacts, de l'efficacité de la méthode et de ses effets indésirables possibles sur les espèces non ciblées (Delfosse 2005). Il est important que ces évaluations prennent aussi en compte les éventuels effets positifs de certaines invasions (Tassin and Kull 2015) et les effets indirects et à long terme des programmes de gestion (Reynolds et al. 2017). Par exemple, les milieux altérés sont particulièrement favorables aux espèces envahissantes (ex : milieu perturbé par un incendie, sol mis à nu par un chantier...); les espèces envahissantes s'installant dans ces types de milieux peuvent y représenter une ressource nutritive pour les espèces locales, y abriter des espèces natives en danger, et y assurer des fonctions écosystémiques qui sinon seraient détériorées voire totalement absentes (Bulleri et al. 2006; Neilan et al. 2006; Rodriguez 2006; Fischer et al. 2009; Schlaepfer, D. Sax 2011; Aslan et al. 2015). Là encore, la modélisation prédictive peut permettre d'éclairer les choix de gestion en fournissant des informations sur les scénarios futurs possibles et en modélisant des systèmes d'interactions entre espèces trop complexes pour être appréhendés par la simple observation.

En introduction de cette thèse, j'ai choisi de m'inscrire dans le sens de la définition qui me semblait la plus officielle d'une espèce envahissante, c'est à dire celle acceptée par l'IUCN et prenant en compte les impacts dans la définition (IUCN 2000). Les réflexions menées au cours de cette thèse me permettent à présent de revenir sur ce choix et de synthétiser mes arguments en la défaveur de cette définition. La première critique concerne la difficulté voire l'impossibilité d'évaluer quantitativement et objectivement des impacts écologiques, et de les rendre comparables entre eux et aux impacts socio-économiques (Bonnet et al. 2015; Bradshaw et al. 2016). La deuxième critique concerne le fait que les mesures d'impacts négligent en général les possibles impacts positifs : de plus en plus d'études ont montré que les espèces envahissantes pouvaient participer à la restructuration des communautés, des écosystèmes et des

trajectoires évolutives dans des milieux altérés où les espèces natives seraient sinon en danger, et pouvaient ainsi conférer aux écosystèmes et aux sociétés une plus grande résilience face aux changements globaux (Rodriguez 2006; Tassin and Kull 2015). La troisième critique que je voudrais opposer à la prise en compte des impacts dans la définition tient à leur caractère anthropocentré : qu'ils soient qualifiés de positifs ou négatifs, la mesure et la classification des impacts repose sur des jugements de valeur subjectifs qui dépendent des perceptions et des valeurs de chacun (Sagoff 2005; Hattingh 2010). Des impacts perçus comme négatifs d'un point de vue écologique peuvent être perçus comme positifs dans une perspective socio-économique (ex : toutes les espèces envahissantes introduites dans le but de constituer une ressource économique) (Simberloff et al. 2013). Qualifier un impact de positif ou négatif repose sur un jugement de valeur subjectif, et non un fait scientifique objectif. Le rôle des scientifiques est de rassembler des faits, de les interpréter et de les communiquer de la façon la plus objective possible, mais ce n'est pas de porter des jugements éthiques sur la façon dont les espèces envahissantes affectent la vision de la nature à laquelle ils adhèrent (Brown and Sax 2005; Heller and Hobbs 2014). Enfin, la dernière critique de cette définition vise son cadre général de pensée, qui consiste à placer les espèces envahissantes comme conductrices des changements globaux (Bellard et al. 2016a). La perte de biodiversité et l'homogénéisation des écosystèmes sont le résultat de nombreux facteurs en interaction, et il est rare de pouvoir en désigner un seul avec certitude comme unique responsable des effets constatés (Didham et al. 2007; Clavel et al. 2011; Grarock et al. 2014; Olden et al. 2018). Adopter une approche manichéenne face à un problème complexe comporte des risques (Sjöberg 2006), c'est pourquoi nous devrions favoriser des approches intégrées et interdisciplinaires pour mieux comprendre et prédire les invasions biologiques (Kueffer 2010). Nous allons donc à présent réfléchir aux apports possibles de la modélisation dans l'adoption d'une démarche intégrative des invasions biologiques.

Vers plus d'interdisciplinarité autour des invasions ?

Face à la subjectivité des décisions et des définitions autour de la notion d'espèce envahissante, je souhaite que mon travail propose des outils de réflexion plutôt qu'il ne soit vu comme apportant des réponses universelles et valables pour tous les contextes d'invasion. Parmi ces pistes de réflexion possibles, la question de la place que peut occuper la modélisation pour renforcer les liens entre les différents champs disciplinaires concernés par les invasions me semble centrale.

Le fonctionnement de la recherche et le mode de publication actuels ont poussé les chercheurs à devenir des experts de plus en plus pointus de leur domaine (Oksen et al. 2009). Les études menées dans le domaine des invasions biologiques n'échappent pas à la règle, et tant les chercheurs que leurs publications se sont de plus en plus spécialisés et dissociés du reste de l'écologie, bien que cette tendance soit doucement en train de s'inverser (Porter and Rafols 2009). Le succès des journaux spécialisés comme *Biological invasions* et *Diversity and Distributions* illustrent bien ce phénomène de spécialisation. Il est difficile pour un chercheur d'être transdisciplinaire : il doit maîtriser des langages, des démarches et des écoles de pensées différentes, il prend le risque d'être sous-estimé par certains des experts, et il peut faire face à des difficultés pour publier dans les journaux académiques car la plupart d'entre eux sont extrêmement spécialisés (Bühler et al. 2007; Hirsch Hadorn and Kueffer 2007). La modélisation peut être une approche permettant de remédier à ces difficultés et d'établir des liens entre les différentes sous-disciplines du domaine des invasions biologiques. Par exemple, un même modélisateur peut utiliser des données aussi diverses que celles issues de la génomique (Chown et al. 2015), de programmes participatifs (Fournier et al. 2017), de programmes de télédétection d'espèces (Hardion et al. 2016; Juanes 2018), dialoguer avec chacun des chercheurs les ayant récoltées, et toutes les intégrer pour produire un résultat prenant en compte cette multitude d'approches. Les modèles présentent l'avantage de pouvoir intégrer un grand nombre de paramètres explicatifs, permettant ainsi de construire une vision globale, multidisciplinaire et dans la durée des invasions étudiées. De Rosnay (2014) défend l'importance d'une telle approche systémique de la science dans son ouvrage sur « le microscope », outil imaginaire nommé en référence au microscope et au télescope, qui permettrait d'étudier la complexité des systèmes en décroissant les savoirs (De Rosnay 2014). La construction de ponts disciplinaires entre le domaine des invasions et le reste de l'écologie est donc tout à fait judicieuse pour améliorer notre compréhension des phénomènes, et elle peut être facilitée par l'utilisation de modèles intégrant des savoirs multiples.

Le renforcement des interactions entre le domaine des invasions et les sciences humaines et sociales nous permettra aussi de progresser dans notre compréhension de ces phénomènes complexes (Kueffer 2013; Crowley et al. 2017b) : actuellement seules 3.2% des publications portant sur les invasions biologiques adoptent un point de vue transdisciplinaire socio-écologique (Vaz et al. 2017). Or, nous en avons discuté plus haut, les perceptions et les actions de la société à l'égard des espèces envahissantes ont un grand rôle à jouer dans la survenue des invasions d'une part (Richardson 2010; Spear et

al. 2013; Bellard et al. 2016c; Bertelsmeier et al. 2017) et la réussite des programmes de gestion d'autre part (Selge et al. 2011; Estévez et al. 2015). Dissocier la dimension humaine de la dimension écologique pour étudier et gérer les invasions biologiques risque de nous donner une compréhension erronée de ces phénomènes macro-écologiques à très forte composante anthropique (Barbault 2010). Les modèles socio-écologiques, tels que celui en cours de finalisation présenté en discussion, apportent une pierre à la construction d'un savoir et de méthodes transdisciplinaires (Mouquet et al. 2015). Ces modèles intègrent des données sociologiques et des données écologiques, et tentent de les interpréter de façon conjointe, pour obtenir une image multifactorielle de la situation (Carruthers et al. 2011; Gallo and Waitt 2011; Gobster 2011; Selge et al. 2011; Forsyth et al. 2012). Continuer à développer ce type de modèle centré sur l'objet, plutôt que borné par les limites du champ disciplinaire, peut ouvrir des perspectives intéressantes dans le domaine des invasions (Kueffer and Hirsch Hadorn 2008).

La modélisation se situe aussi à l'interface entre la recherche en écologie et gestion des espèces envahissantes. Bien que le débat sur la légitimité de l'homme en tant que gestionnaire de la nature soit très intéressant, je ne prendrai pas le risque ici de le déformer en voulant le résumer, et je laisserai le lecteur se référer aux nombreux textes publiés qui y sont consacrés (Delfosse 2005; Patrick 2009; Heller and Hobbs 2014). Plutôt, je souhaite réfléchir aux apports possibles des modèles mathématiques pour légitimer ou optimiser la gestion des espèces envahissantes. La définition du mot « gérer » selon le Larousse est : « administrer une fortune, un bien, conformément aux intérêts de celui qui les possède ». Dans le contexte d'une invasion, la gestion comporte les éléments suivants : (1) acquisition de connaissances sur les espèces introduites (mode d'introduction, impacts, distribution, biologie...). Quand ces espèces ne sont envahissantes nulle part ailleurs et ne posent problème dans aucun écosystème, alors il y a souvent un déficit de connaissances à leur égard. (2) Surveiller pour évaluer la dynamique de ces espèces et leur capacité à produire des dommages et (3) Agir, en choisissant les modes d'interventions qui peuvent aller de la communication avec le public, à la prévention, jusqu'aux mesures de régulation des populations (Barbault 2010). La modélisation permet en général de comprendre et simplifier des systèmes complexes (Liu et al. 2007). Les différentes étapes du processus de gestion peuvent donc bénéficier de l'apport de ces modèles développés en recherche, pour objectiver leur légitimité, préciser les objectifs des interventions, tester de façon virtuelle ce qui a des chances d'aboutir, hiérarchiser les interventions possibles ou cibler les zones prioritaires (Rose and Cowan 2003; Schmolke et al. 2010a; Robinet et al. 2012; McGeoch et al. 2016;

Booy et al. 2017; Day et al. 2018). Dans la partie « Applications des modèles en gestion » en début de cette discussion nous avons réfléchi aux modalités de modélisation et de gestion qui permettent effectivement d'établir des passerelles entre ces deux domaines. Pour résumer cette réflexion sur l'utilisation des modèles en gestion, je souhaiterais ici formuler quelques recommandations générales, qui dépassent le cadre des études réalisées dans cette thèse. Pour les modélisateurs, les efforts doivent être portés vers plus de transparence sur les choix, les implications méthodologiques et l'interprétation des résultats, et vers plus de communication avec les futurs utilisateurs de leurs modèles tout au long du cycle de construction du modèle (Theobald et al. 2000; Voinov and Bousquet 2010; Schmolke et al. 2010b; Dehnen 2012; Jönsson et al. 2015; Essl et al. 2015). De la part des décideurs, il serait bénéfique qu'ils privilégient l'utilisation de plusieurs modèles dès que cela leur est possible, même si cela rend la décision plus complexe par rapport à la mise en œuvre d'une seule prédiction, qu'ils accordent de l'importance aux valeurs d'incertitude et au cadre d'utilisation du modèle fournis par les modélisateurs (Dehnen 2012) et fassent preuve de flexibilité au cours des programmes de gestion pour intégrer les nouvelles connaissances au fur et à mesure qu'elles sont disponibles (Millar et al. 2007).

Nous avons consacré cette partie à réfléchir à l'importance de renforcer les interactions entre les différents domaines gravitant autour des invasions biologiques ; se pose alors la question du bien-fondé de la dissociation de la biologie des invasions du reste de l'écologie. Cette question est source de nombreux débats au sein de la communauté des scientifiques (Briggs 2017; Russell and Blackburn 2017a; Russell and Blackburn 2017b). Certains regrettent que le domaine des invasions soit réservé aux espèces exotiques seulement et se prive des progrès faits dans le reste de l'écologie, notamment dans le domaine de la dispersion d'espèces natives, et argumentent en faveur d'un élargissement de la focale du domaine, justifié par les changements globaux rapides auxquels nous devons nous adapter (Davis et al. 2001; Valery et al. 2009; Webber and Scott 2012; Valéry et al. 2013; Hoffmann and Courchamp 2016; Nackley et al. 2017). D'autres défendent que les processus de colonisation naturelle et ceux d'une invasion sont trop différents pour être étudiés et gérés de la même façon, et légitiment l'existence du domaine disciplinaire centré sur les invasions (Blondel et al. 2014; Wilson et al. 2016). Enfin, est ce qu'une espèce en danger d'extinction dans sa zone native, mais présentant un risque pour les autres espèces dans sa zone exotique, devrait être considérée et gérée comme une espèce envahissante (Marchetti and Engstrom 2016; Gibson and Yong 2017)? En accord avec les arguments avancés au cours de cette discussion, je pense que le

domaine des sciences de l'invasion bénéficiera de plus d'ouverture et d'échanges avec les autres domaines (écologie, sociologie, économie...), d'un effort de normalisation des définitions (Colautti and Richardson 2009), et je pense que son cloisonnement dans des journaux qui lui sont spécialement dédiés spécialise les chercheurs qui y travaillent et limite ainsi la transmission des savoirs entre champs disciplinaires. Je ne souhaite pas remettre en question la nécessité de continuer la recherche sur les invasions biologiques (Richardson and Ricciardi 2013), mais je pense qu'elle gagnera en qualité et en portée si elle réussit à élargir sa focale, si elle parvient à faire évoluer ses pratiques grâce à l'apport des autres domaines des sciences de l'invasion, et enfin si elle réussit à renforcer ses liens avec le reste de la science (Richardson 2010). Comme exemple de façon d'élargir et de renverser les conceptions habituelles du domaine, on peut citer la caractérisation des invasions non pas en modélisant celles connues et avérées, mais en s'intéressant à celles qui ont échoué (Zenni and Nuñez 2013; Lewis et al. 2017). Le rythme des invasions risque de continuer d'augmenter (Seebens et al. 2018), et revisiter nos pratiques et nos approches de modélisation ne pourra que nous aider à mieux les prédire (Mouquet et al. 2015).

CONCLUSION GÉNÉRALE

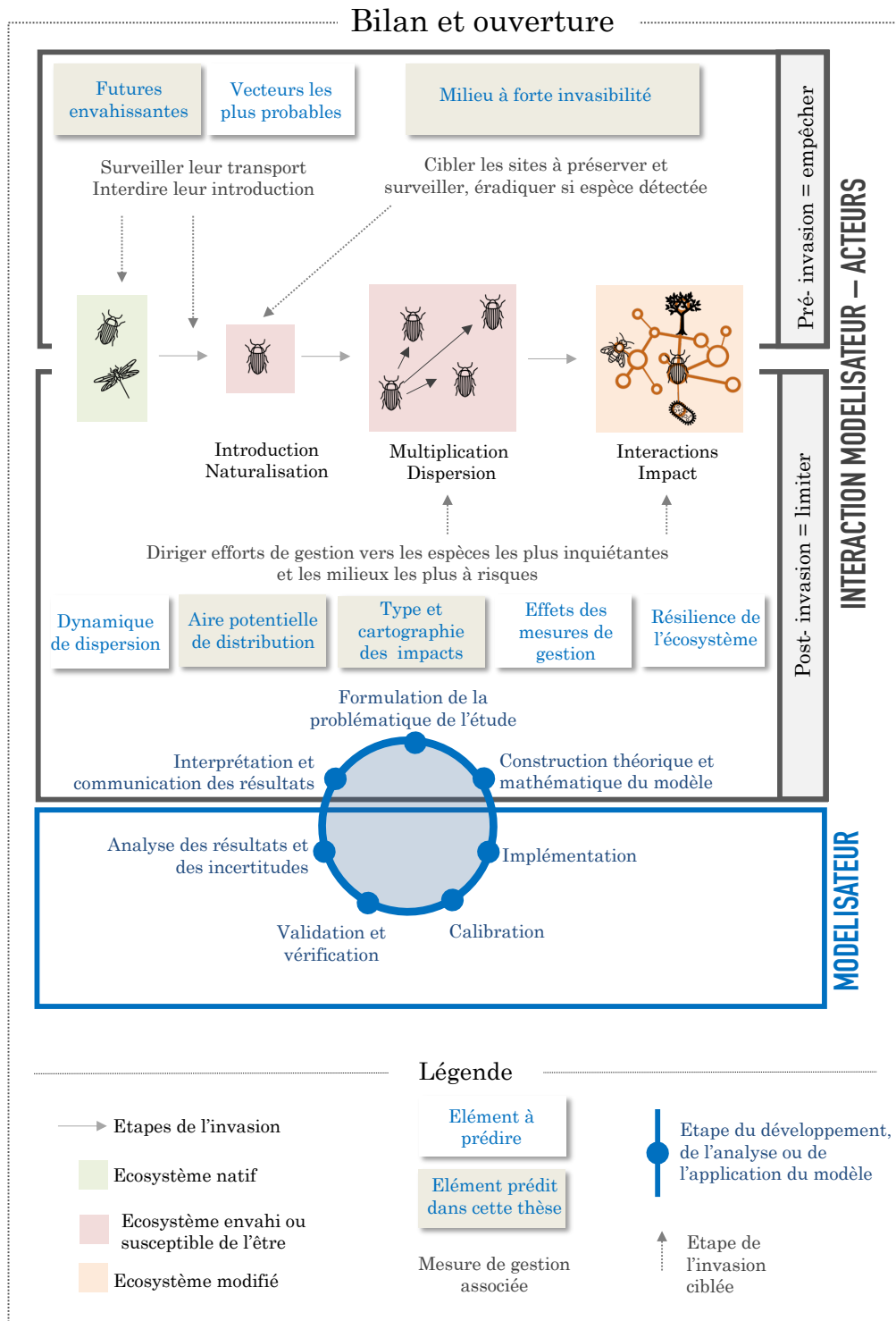


Figure 31 : Synthèse des apports de la modélisation pour mieux prédire et gérer les invasions biologiques (cadre du haut), schématisation des étapes clef de la construction d'un modèle discutées au cours de cette thèse (cadre du bas) et mise en lumière des étapes où il est utile de renforcer les

interactions entre modélisation et gestion des invasions pour augmenter leur qualité et efficacité respectives (cercle à cheval sur les deux cadres).

Pourquoi prédire les invasions ? Pour mieux les comprendre en mettant en regard leurs évolutions futures avec celles passées, pour objectiver les trajectoires qu'elles vont suivre et informer les décideurs, pour éviter les messages alarmistes médiatiques infondés, pour ouvrir la voie à de nouvelles conceptions dans le domaine appliqué de la gestion, et surtout pour anticiper leur survenue et leurs impacts potentiels et ainsi prendre des mesures préventives avant qu'il ne soit trop tard pour agir. Le rapport coût / efficacité de la prévention des invasions est meilleur que celui de toutes les autres actions de limitation de leurs impacts (Wittenberg and Cock 2001; Keller et al. 2007; Kaiser and Burnett 2010), et le nombre d'invasions risque de continuer d'augmenter dans les années à venir (Seebens et al. 2015; Seebens et al. 2017; Seebens et al. 2018). La prédiction répond donc à un triple objectif, celui de mieux comprendre, de mieux empêcher et de mieux gérer les invasions. La modélisation nous offre la liberté de prédire en explorant de multiples scénarios et en prenant en compte des paramètres nombreux et variés, et de faire le pas entre l'écologie théorique et appliquée.

Que peut-on prédire ? Cette thèse apporte quelques pierres à l'édifice des modèles prédictifs dans le domaine des invasions, en proposant des méthodes pour prédire les futures espèces envahissantes, les milieux qui seront potentiellement envahis, et les impacts possibles si nous ne prenons pas des mesures efficaces. D'autres aspects des invasions peuvent être prédits (Fig. 31), comme leur dynamique d'introduction et de dispersion ou l'efficacité de méthodes de lutte. La modélisation, en interaction avec d'autres approches des sciences de l'invasion, peut s'avérer être un outil précieux pour comprendre les mécanismes sous-jacents à la survenue et au déroulement des invasions. Les résultats des modèles ne doivent pas être considérés comme des solutions « clef en main » universelles et applicables sans analyse critique ; plutôt, chaque modèle propose une tendance probable qu'une invasion va suivre, qui peut permettre d'orienter la prise de décision. De plus, chaque contexte d'invasion est différent, il est souvent impossible de transférer directement les résultats obtenus sur une espèce à une autre, mais il est souvent possible d'appliquer un modèle développé pour une espèce à une autre, et l'ensemble de ces modèles contribue à faire croître notre socle de connaissances des sciences de l'invasion.

Comment mieux prédire ? La disponibilité des données est un facteur limitant pour la construction de certains types de modèles : collecter et partager nos données à

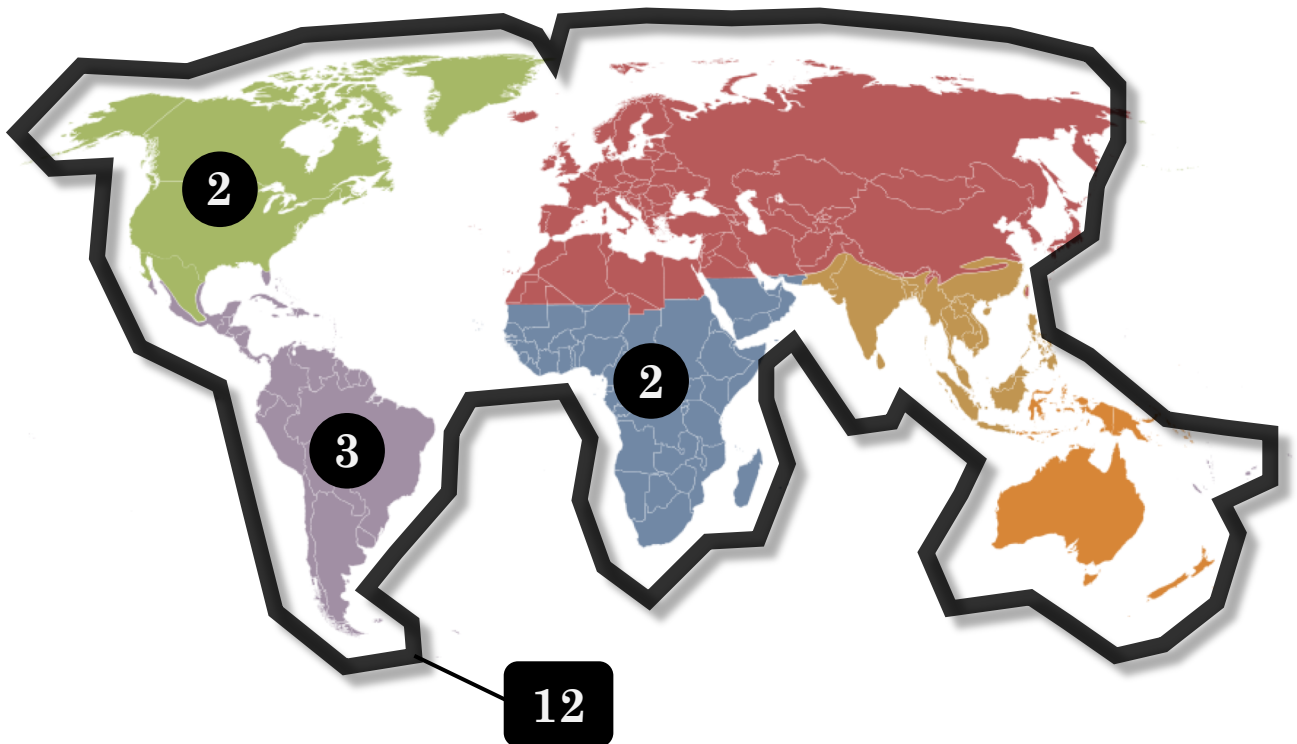
l'échelle mondiale permettra d'augmenter notre compréhension de ces phénomènes multiples et complexes, tant aux échelles de l'espèce que de la macro-écologie. Une autre façon de mieux prédire est de faire progresser le développement de méthodes de prédictions, comme j'ai essayé de le faire dans cette thèse, en combinant de façon novatrice des méthodes préexistantes et en travaillant à leur ajustement précis aux données et aux questions concernées. Chercher à renforcer les liens entre modélisation et gestion me semble aussi être judicieux, et ce changement reposera sur l'établissement d'une communication réciproque entre acteurs de terrain et modélisateur et d'une co-construction du savoir. Le rôle social du modélisateur est de partager, rendre utilisable ses découvertes, et de s'interroger sur la représentation sociale qui va naître de ses prédictions pour ajuster son discours. Pour terminer, je souhaiterais plaider en faveur d'une remise en question perpétuelle de nos pratiques et de nos perceptions ; la gestion adaptative et la préservation du dynamisme des écosystèmes, plutôt que le fixisme idéologique et la quête de conservation d'un état ancestral hypothétique, me semblent être des pistes d'action prometteuses pour chercheurs et gestionnaires (Heller and Hobbs 2014; Schultz et al. 2015). J'espère que cette thèse, via son apport en connaissances et en réflexions, pourra contribuer à renouveler le cadre conceptuel avec lequel les invasions biologiques sont étudiées, prédites et gérées.

ANNEXES

ANNEXE 1 : Matériel supplémentaire du chapitre 1

Link for this study's code : goo.gl/nacKqJ

Figure S1: Geographic distribution of the species included in our model.
Information in black represent invasive species, and in other colors non invasive species.



Number of invasive species

- X** Invasive in more than one ecozone
- Y** Invasive in one ecozone only

Number of non invasive species

- 304
- 88
- 271
- 16
- 140
- 14
- 82 (>1 ecozone)

Figure S2: Taxonomic coverage of our database. Grey tips show ant genus not present in the *antprofiler* database. Dark blue tips show genus present in the *antprofiler* database, but having too many NA (>70 %) to be included in the model (n = 22 genus). Red tips show genus comprising invasive species (n = 15 genus, included in the model), and light blue tips represent all other genus included in the model (n = 113 genus). This tree was adapted from Blanchard *et al.* 2016. The outgroup is the genus *Apis*, in black on this representation.

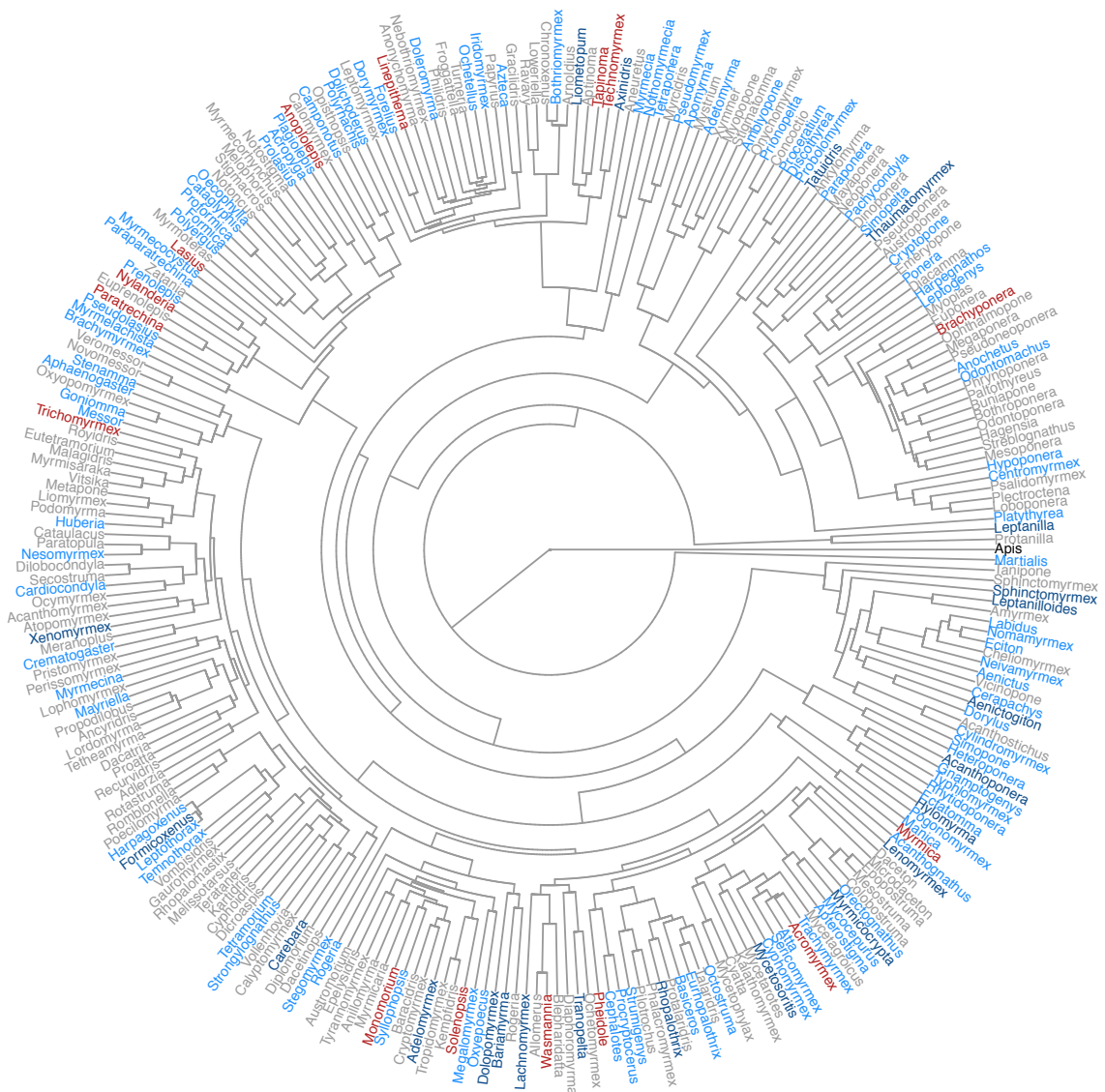


Fig S3: variation in the phylogenetic signal explained by the eigenvectors, for each of the non-continuous traits used in the model .

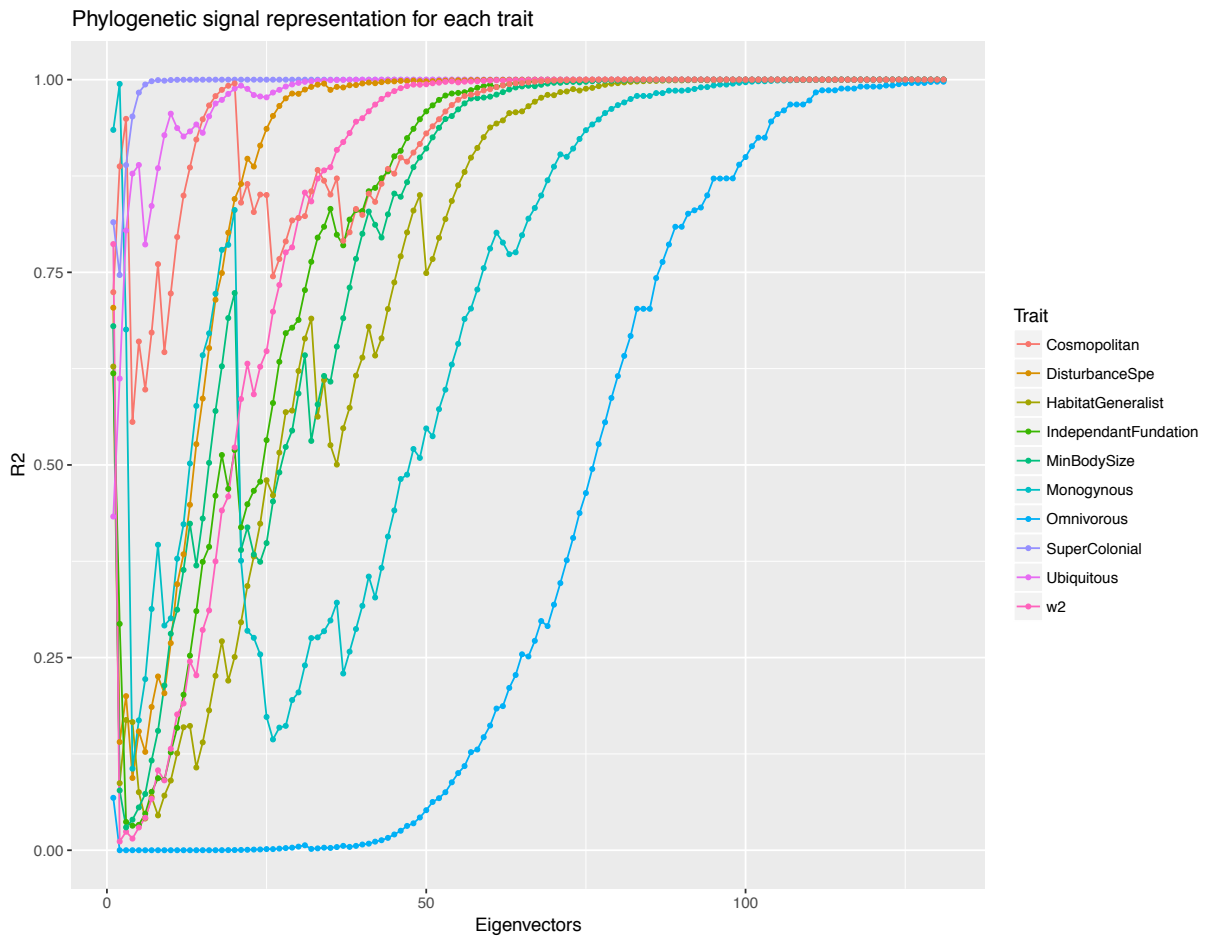


Fig S4: Imputation error (OOB error) according to number of eigenvectors (X axis) used for imputation for the 11 traits.

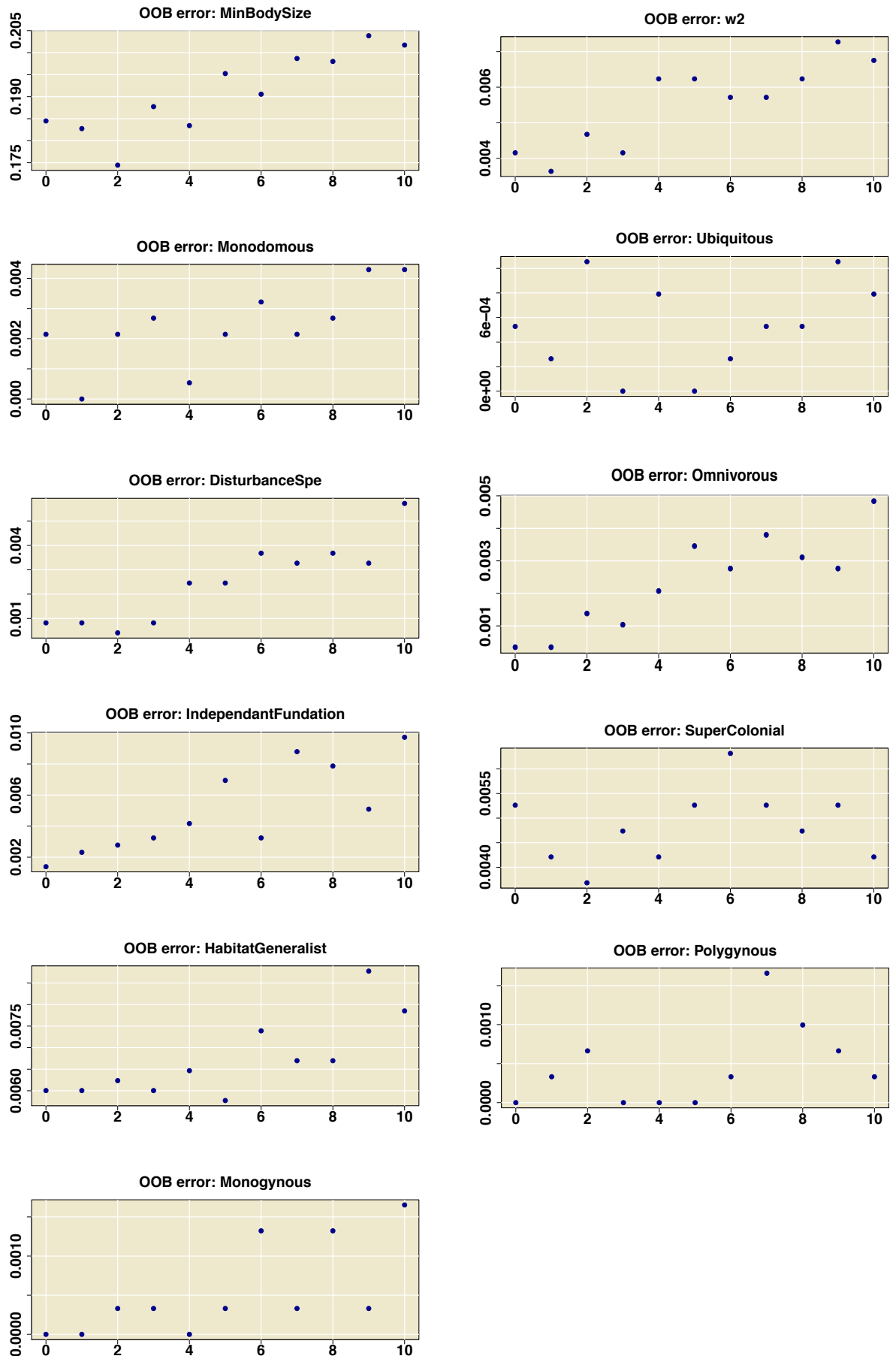


Fig. S5: Steps performed to calibrate MI.**A. Principle of missing value imputation using random forest (missForest)**

Steps repeated for **each trait** (binary);

- 1) Imputation the data using majoritarian value in the column.
- 2) A random forest is fitted using the rest of the variables of the dataset (with $n = 100$ trees and 6 variables tested at each node). Replace NA with the most frequent imputed value in the forest, weighted by proximity.
- 3) Repeat this process iteratively until the stopping criterion is attained, i.e. when the difference between the n^{th} imputed matrix and the $n-1^{\text{th}}$ imputed matrix increases for the first time. The details of the algorithm can be found in Stekhoven & Bühlmann, 2012 (*Missforest-Non-parametric missing value imputation for mixed-type data. Bioinformatics 28:112–118*).

- B. Tuning of parameters** (1) number of trees (*ntree*) to grow in each forest and (2) number of variables randomly selected at each node (*mtry*) to set up the split. The final parameters chosen for the multiple imputation were $ntree = 100$ and $mtry = 6$. OOB error is the Out Of the Bag error.

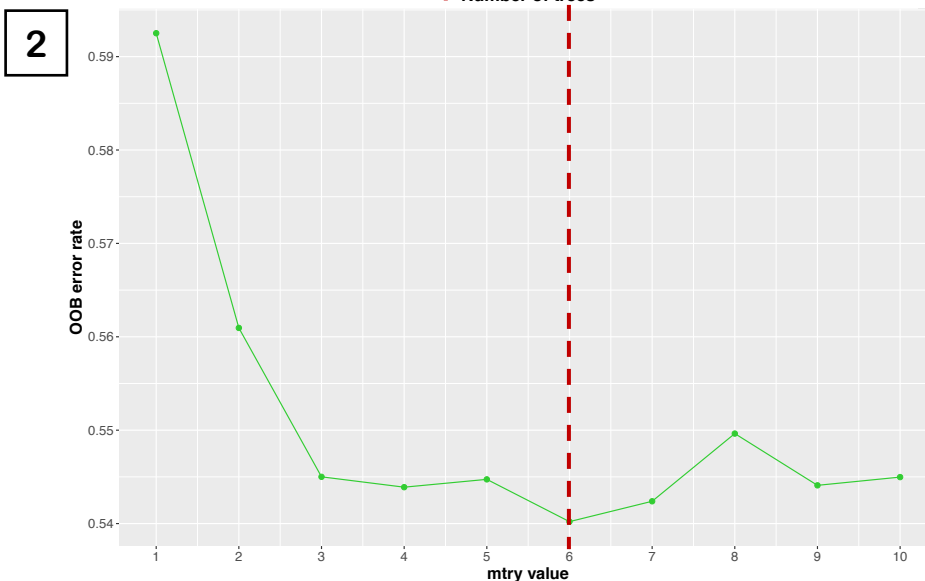
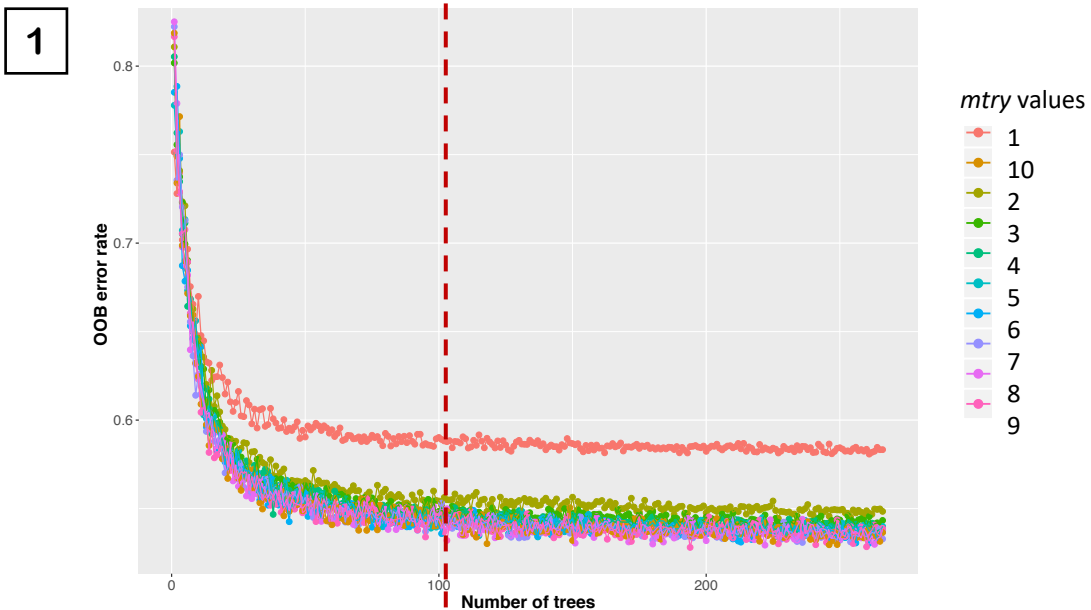
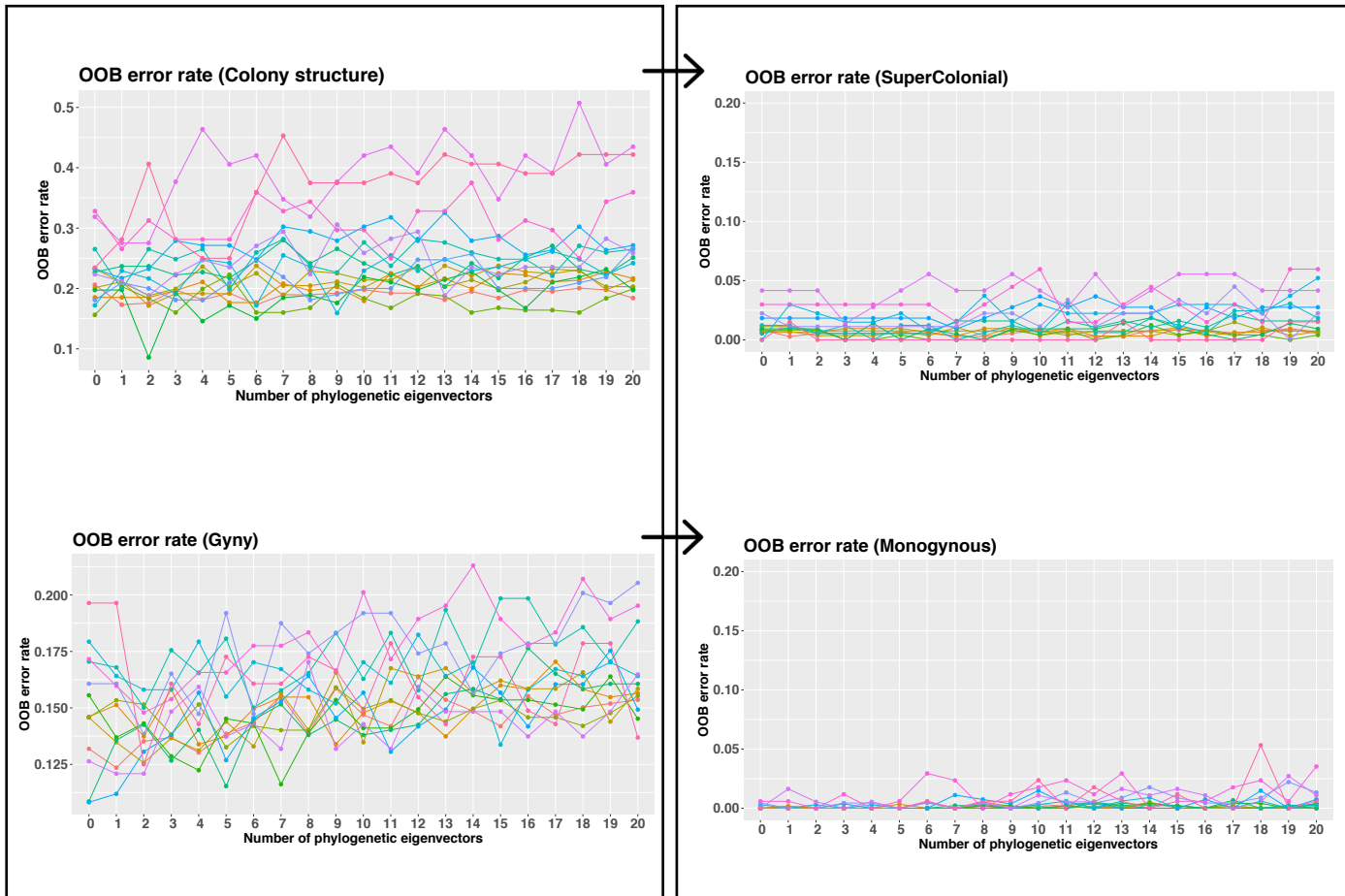


Fig. S6: Comparison of imputation error with categorical traits (left) and their corresponding binary traits (right). Imputation error is an order of magnitude greater when dealing with categorical traits, compared to binary ones. To keep imputation error as low as possible, we transformed the categorical traits “gyny” and “colony structure” into binary traits (Table S1 for the coding rules). All of our 11 traits were scored as binary variables (except worker’s body size) before the imputation and modelling steps.

Categorical

Binary



Number of NA per ant

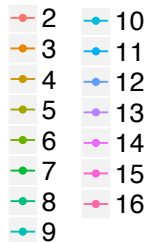


Fig. S7: (A) Visual analysis of missing values repartition among traits (columns) and species (lines) for the 927 ant species used for the model, and (B) evolution of the number of ants retained according to the number of NA tolerated per ant.

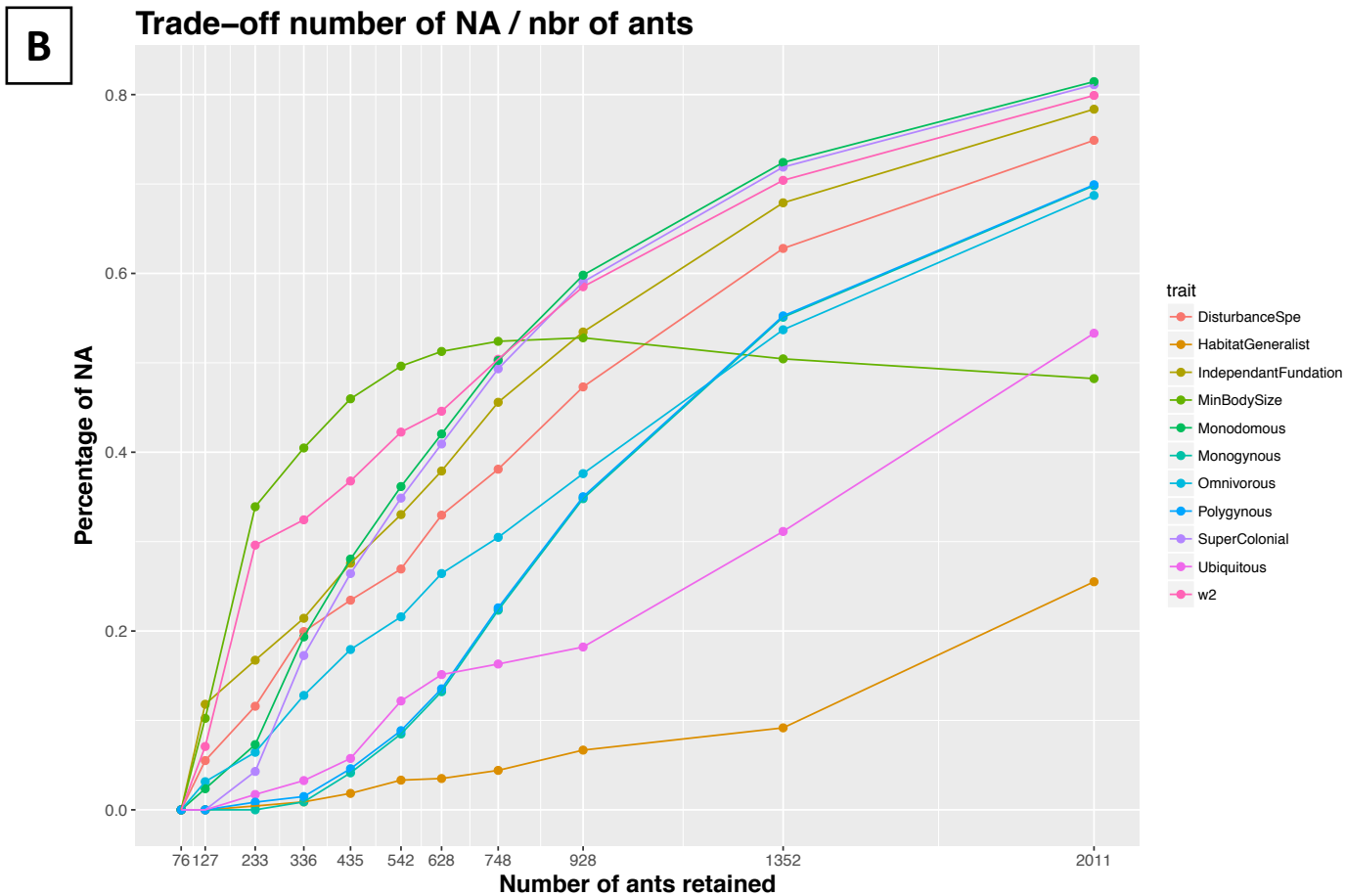
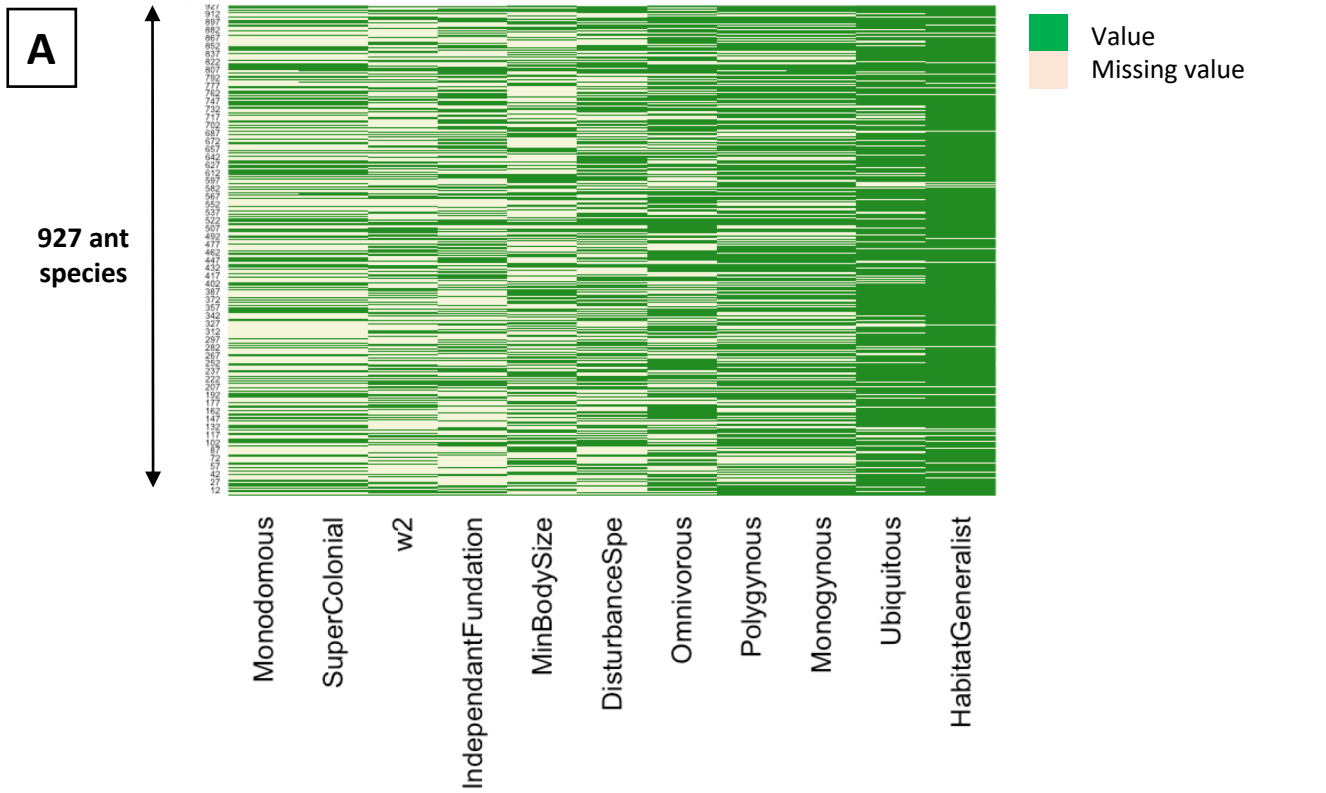
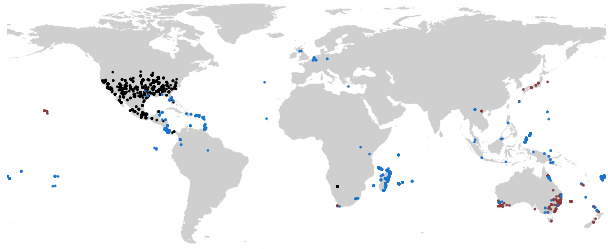
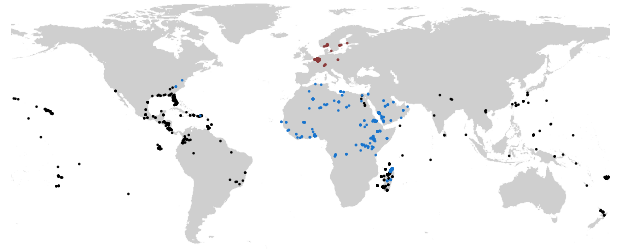


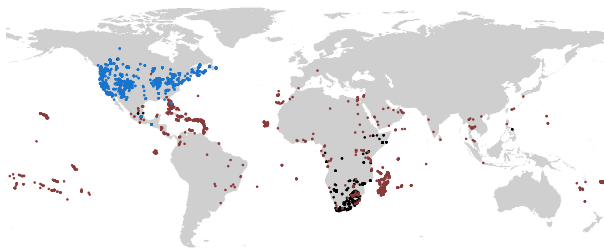
Fig. S8: Occurrences used to build each species's SDM, gathered from GBIF & GABI databases, and from Wetterer's work.



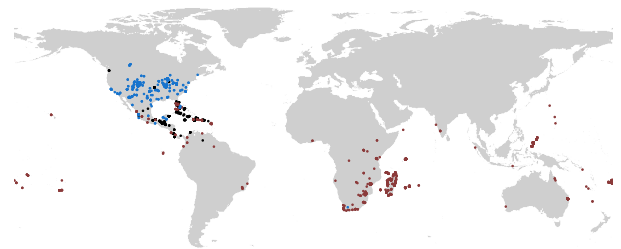
- *Neivamyrmex nigrescens*
- *Ochetellus glaber*
- *Tetramorium bicarinatum*



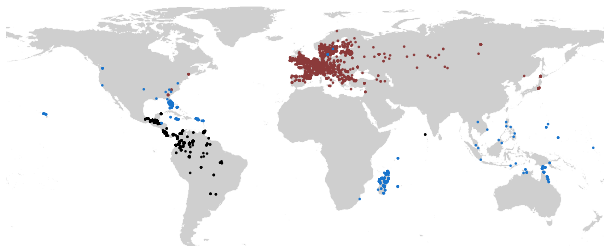
- *Cardiocondyla minutior*
- *Lasius sabularum*
- *Lepisiota canescens*



- *Anoplolepis custodiens*
- *Cardiocondyla emeryi*
- *Tapinoma sessile*



- *Tapinoma litorale*
- *Tetramorium simillimum*
- *Monomorium minimum*



- *Dolichoderus bispinosus*
- *Lasius fuliginosus*
- *Technomyrmex difficilis*

Fig. S9: Correlation groups between climatic variables. Hierarchical ascendant classification based on distance = $(1 - \text{Pearson's } r)$, where red rectangles represent correlated variables at a threshold of 0.8 (i.e. distance < 0.2) and green shaded variables are the ones we used for the SDMs.

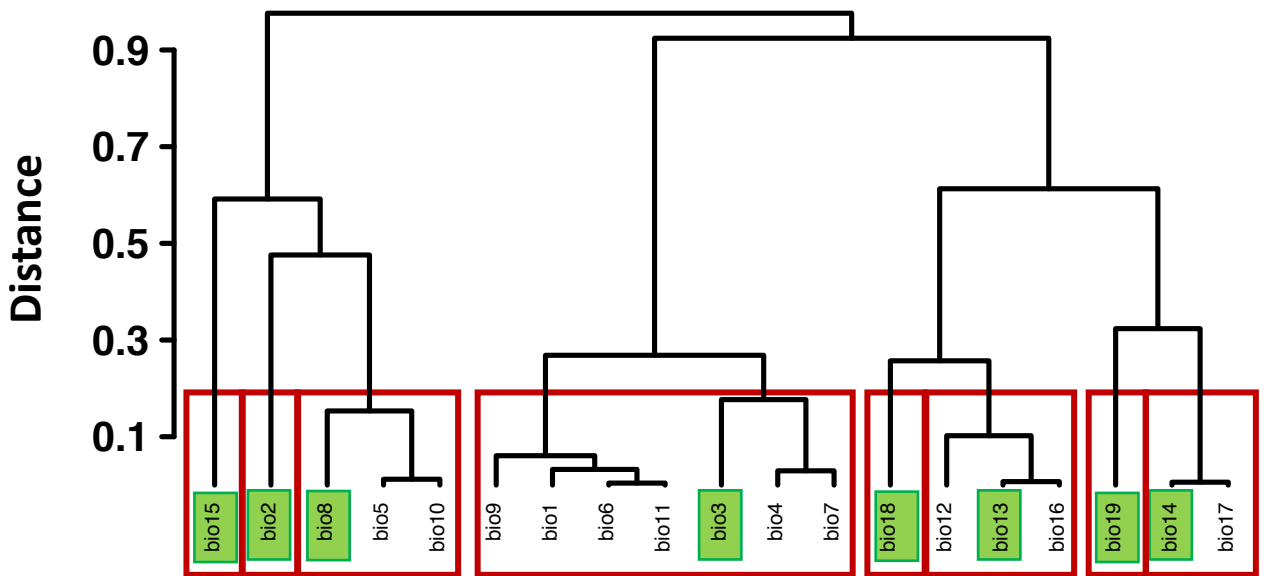
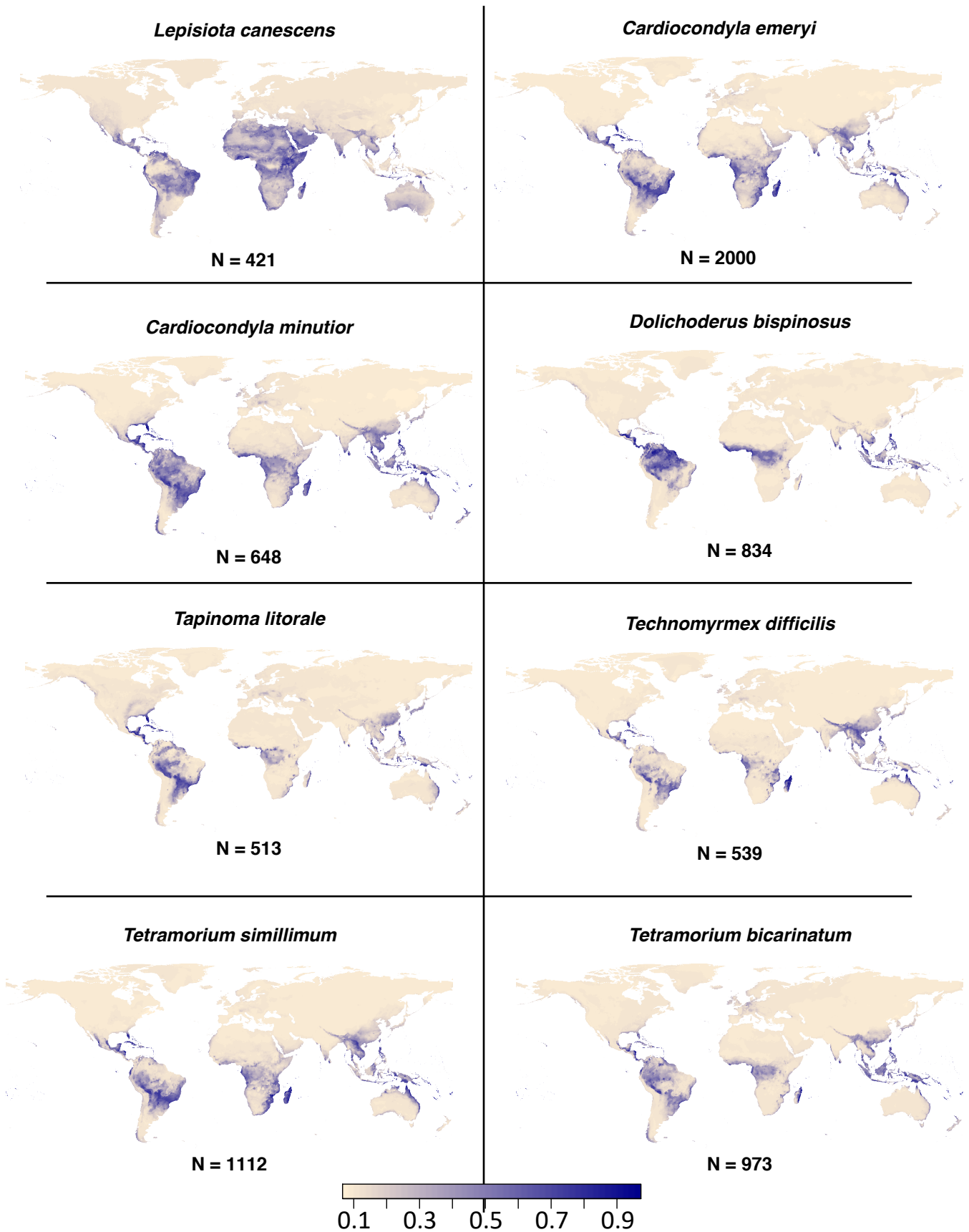
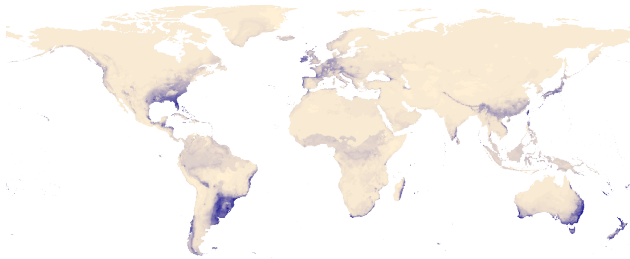


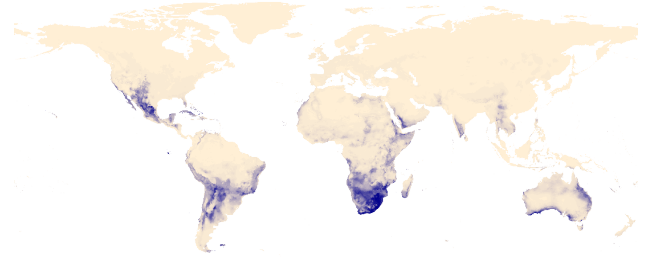
Fig. S10: Predicted climatic suitability distribution map for each of the 15 potential future ant invaders, under current climatic conditions. The figure between brackets corresponds to the number of occurrence points available to run the SDM. The suitability probability is increasing from pale to dark blue, and the colour scale is identical for all maps. Species are grouped according to the similarity of their climatic suitability maps.



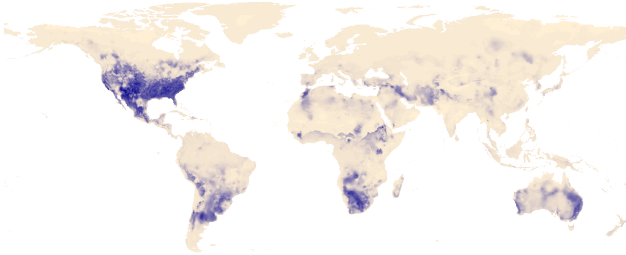
Supplementary Figure S10 (cont.)

Ochetellus glaber

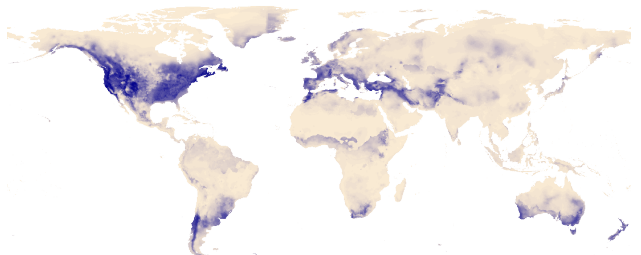
N = 521

Anoplolepis custodiens

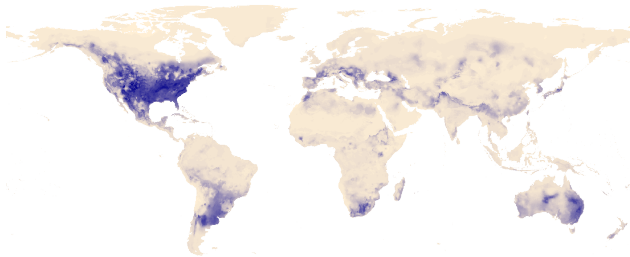
N = 1243

Neivamyrmex nigrescens

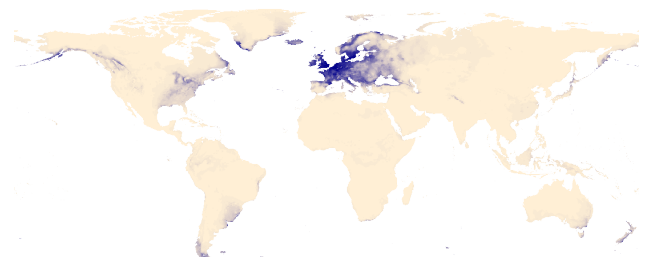
N = 2699

Tapinoma sessile

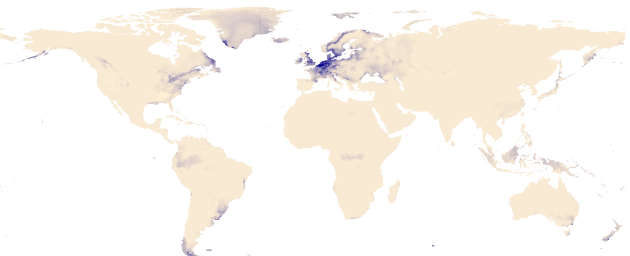
N = 2848

Monomorium minimum

N = 421

Lasius fuliginosus

N = 8663

Lasius sabularum

N = 150



Table S1: Traits used for the model and description of their coding rules.

Traits	% of NA	Coding rules for binary traits
Habitat Generalist	0,31	Yes if species found in > 1 habitat type, No otherwise
MinBodySize	0,43	Continuous trait: size from head to abdomen of the smallest individual in the colony
Generalist nesting type	0,52	Yes if species found in > 1 nesting type, No otherwise
Omnivorous	0,64	Yes if > 1 diet type, No otherwise
Monogyny	0,71	Yes if species with one queen, No if oligo or polygyny
Polygyny	0,71	Yes if many queens, No if oligo or monogyny
Disturbance Specialist	0,72	Yes if preferably found associated in disturbed areas, No otherwise
Colony Foundation	0,77	Yes if independent colony foundation, No otherwise
Workers number	0,8	1 if more than 10^7 workers per colony, 0 otherwise
Super-colonies	0,83	Yes if forms super-colonies, No if mono or polydomous
Monodomous	0,83	Yes if monodomous colonies, No if polydomous or supercolonial

Table S2: Phylogenetic signal calculated for each of the ten traits and based on Blanchard et al (2016) genus level phylogenetic tree. This signal corresponds to the mean R^2 of the phylogenetic eigenvector regressions for categorical and binary traits, and to the Pagel's λ for the only continuous trait (min. body size).

Trait	Phylogenetic signal
Habitat Generalist	0.766
Disturbance Specialist	0.905
Independant colony fundation	0.828
Polygyny	0.935
Super coloniality	0.995
Monodomous	0.816
Nesting generalist	0.980
Monogyny	0.725
Omnivorous (diet generalist)	0.420
Number of workers	0.848
Body Size	0,412

Table S3: List of supercolonial (and not invasive) ant and their predicted invasiveness probability.

Species	Invasiveness probability
<i>Lepisiota canescens</i>	0,8251
<i>Technomyrmex difficilis</i>	0,824
<i>Anoplolepis custodiens</i>	0,6043
<i>Formica yessensis</i>	0,1226
<i>Formica polyctena</i>	0,0732
<i>Formica paralugubris</i>	0,073
<i>Formica truncorum</i>	0,0579
<i>Formica cinerea</i>	0,0556
<i>Formica obscuripes</i>	0,0055
<i>Formica exsecta</i>	0,0042

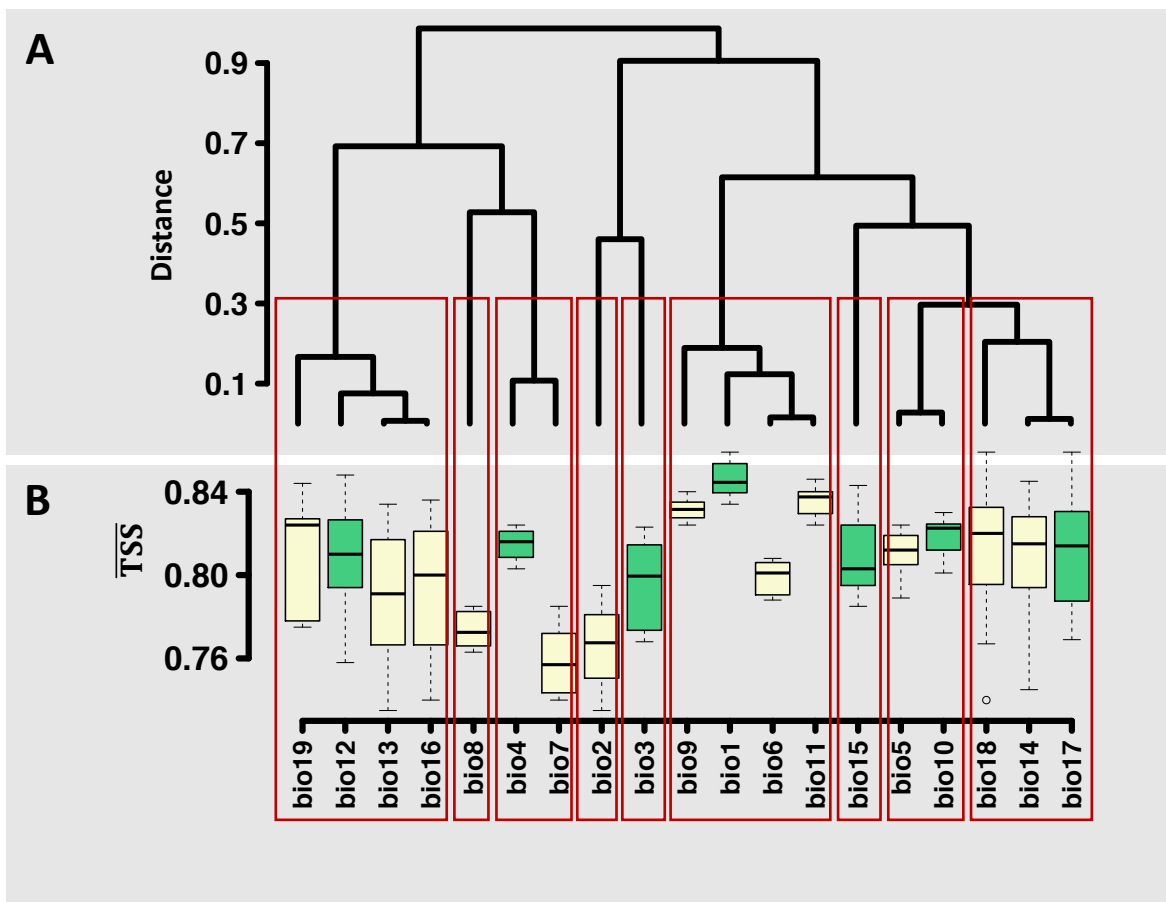
Table S4: Ant species predicted to have an invasiveness probability > 0.07, identified either with the model comprising “supercolonial” in its predictors (left) or not (right).

WITH supercolonial (+ 10 other traits)		WITHOUT supercolonial (only 10 other traits)	
Species	Probability	Species	Probability
<i>Lepisiota_canescens</i>	0,825	<i>Tapinoma_sessile</i>	0,732
<i>Technomyrmex_difficilis</i>	0,824	<i>Technomyrmex_difficilis</i>	0,713
<i>Anoplolepis_custodiens</i>	0,604	<i>Lepisiota_canescens</i>	0,692
<i>Dolichoderus_bispinosus</i>	0,220	<i>Dolichoderus_bispinosus</i>	0,672
<i>Tetramorium_simillimum</i>	0,188	<i>Tetramorium_simillimum</i>	0,258
<i>Tapinoma_sessile</i>	0,178	<i>Monomorium_minimum</i>	0,231
<i>Tapinoma_litorale</i>	0,167	<i>Tapinoma_litorale</i>	0,207
<i>Monomorium_minimum</i>	0,162	<i>Pheidole_teneriffana</i>	0,201
<i>Cardiocondyla_emeryi</i>	0,157	<i>Azteca_alfari</i>	0,196
<i>Cardiocondyla_minutior</i>	0,149	<i>Cardiocondyla_emeryi</i>	0,185
<i>Ochetellus_glaber</i>	0,147	<i>Pheidole_fervens</i>	0,171
<i>Lasius_sabularum</i>	0,144	<i>Anoplolepis_custodiens</i>	0,170
<i>Lasius_fuliginosus</i>	0,143	<i>Cardiocondyla_minutior</i>	0,154
<i>Tetramorium_bicarinatum</i>	0,140	<i>Azteca_flavigaster</i>	0,153
<i>Neivamyrmex_nigrescens</i>	0,136	<i>Lasius_fuliginosus</i>	0,151
<i>Neivamyrmex_pilosus</i>	0,124	<i>Ochetellus_glaber</i>	0,150
<i>Formica_yessensis</i>	0,123	<i>Azteca_velox</i>	0,145
<i>Aphaenogaster_spinosa</i>	0,122	<i>Azteca_schimperi</i>	0,141
<i>Azteca_ovaticeps</i>	0,094	<i>Tetramorium_bicarinatum</i>	0,139
<i>Azteca_velox</i>	0,089	<i>Lasius_sabularum</i>	0,139
<i>Azteca_schimperi</i>	0,089	<i>Azteca_ovaticeps</i>	0,138
<i>Pheidole_teneriffana</i>	0,077	<i>Camponotus_striatus</i>	0,132
<i>Cardiocondyla_obscurior</i>	0,075	<i>Neivamyrmex_nigrescens</i>	0,113
<i>Azteca_alfari</i>	0,074	<i>Nylanderia_flavipes</i>	0,086
<i>Pheidole_fervens</i>	0,073	<i>Neivamyrmex_pilosus</i>	0,081
<i>Formica_polyctena</i>	0,073	<i>Nesomyrmex_echinatinodis</i>	0,076
<i>Formica_paralugubris</i>	0,073	<i>Aphaenogaster_spinosa</i>	0,076
<i>Azteca_flavigaster</i>	0,071	<i>Brachymyrmex_pictus_balboae</i>	0,075

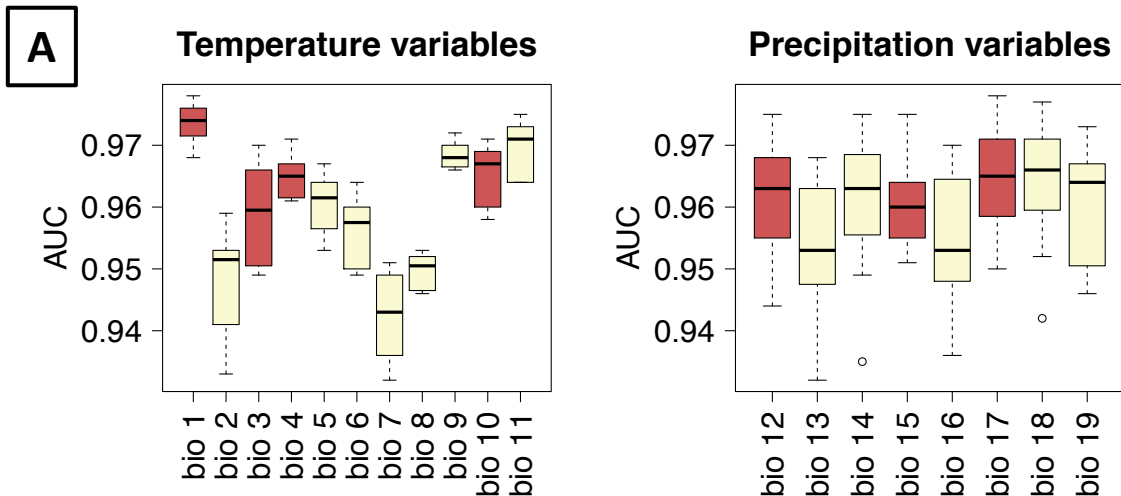
ANNEXE 2 : Matériel supplémentaire du chapitre 2

Link for this study's code: goo.gl/stknao

Appendix S1: (A) Correlation groups between climatic variables. Hierarchical ascendant classification based on distance = $(1 - \text{Pearson's } r)$, where rectangles represent correlated variables at a threshold of 0.7 (i.e. distance < 0.3) **(B) Box-whisker plots showing each variable mean True Skill Statistic ($\overline{\text{TSS}}$).** One variable $\overline{\text{TSS}}$ is the mean TSS of all ensemble models run with this variable in combination with other variables. The higher the mean $\overline{\text{TSS}}$ (black line in the boxes), the more powerful the variable in shaping the species distribution. The green shaded box-whiskers show the 7 variables retained for the final SDM. Bio1 to bio11 are temperature variables, and bio12 to bio19 precipitation variables.



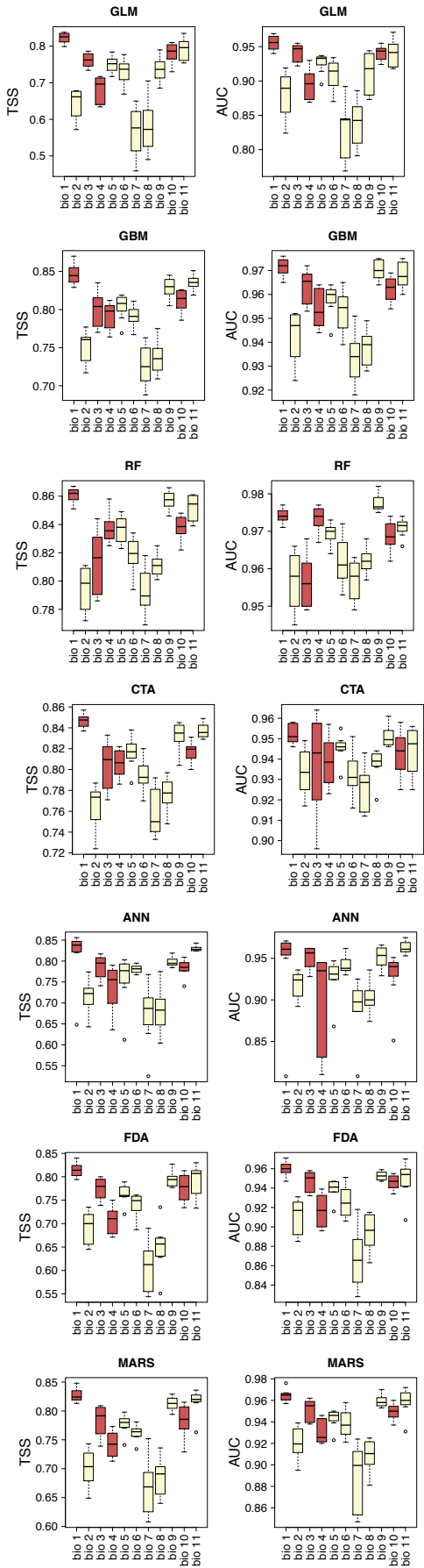
Appendix S2: (A) Box-whisker plots showing the ranking of the 19 bioclim variables according to their ability to provide accurate SDMs. The ranking is based on the mean AUC from all ensemble models comprising the variables on the x axis, in combination with other variables. The red shaded box-whiskers show the 7 variables retained for the final SDM. (A) The variables on the x axis are related to temperature (n = 8 AUC values per box-whisker), and (B) to precipitation (n = 11 AUC values per box-whisker). **(B) Meaning of the abbreviations bio1 to bio19, and (C) Box-whisker plots showing the ranking of the 19 bioclim variables according to their ability to provide accurate SDMs, for each algorithm used for the ensemble modelling.**

**B**

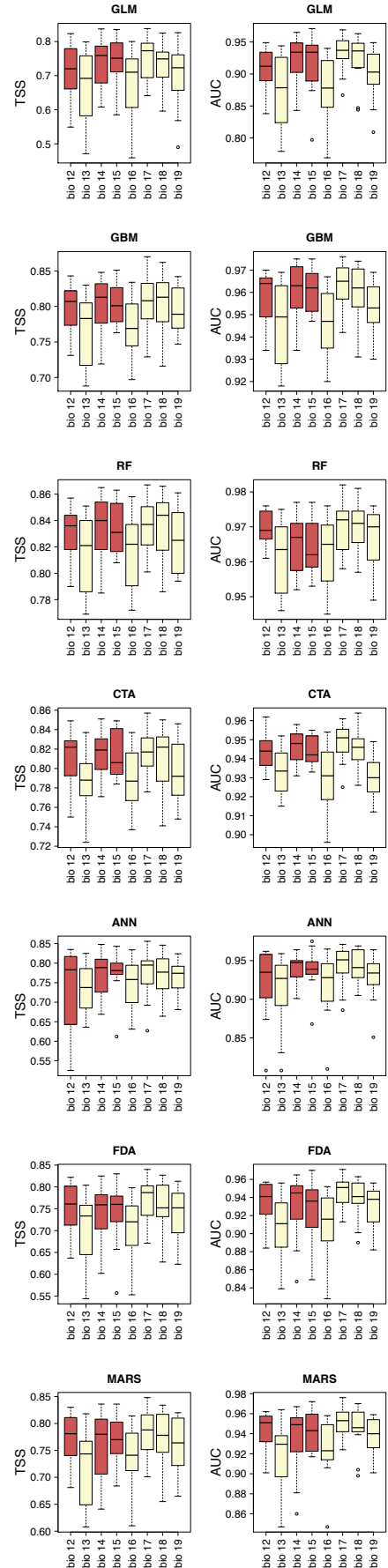
bio1 = annual mean temperature
 bio2 = mean diurnal range (mean of monthly (max temp - min temp))
 bio3 = isothermality (bio2/bio7) (* 100)
 bio4 = temperature seasonality (standard deviation *100)
 bio5 = max temperature of warmest month
 bio6 = min temperature of coldest month
 bio7 = temperature annual range (bio5-bio6)
 bio8 = mean temperature of wettest quarter
 bio9 = mean temperature of driest quarter
 bio10 = mean temperature of warmest quarter
 bio11 = mean temperature of coldest quarter
 bio12 = annual precipitation
 bio13 = precipitation of wettest month
 bio14 = precipitation of driest month
 bio15 = precipitation seasonality (coefficient of variation)
 bio16 = precipitation of wettest quarter
 bio17 = precipitation of driest quarter
 bio18 = precipitation of warmest quarter
 bio19 = precipitation of coldest quarter

C

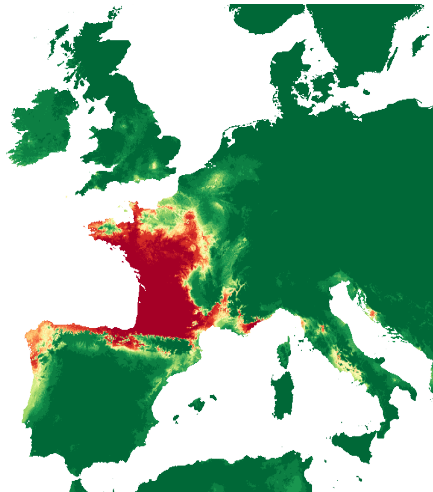
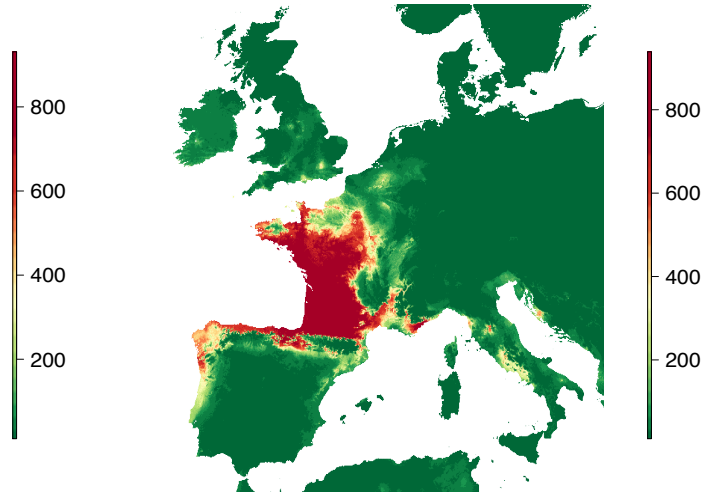
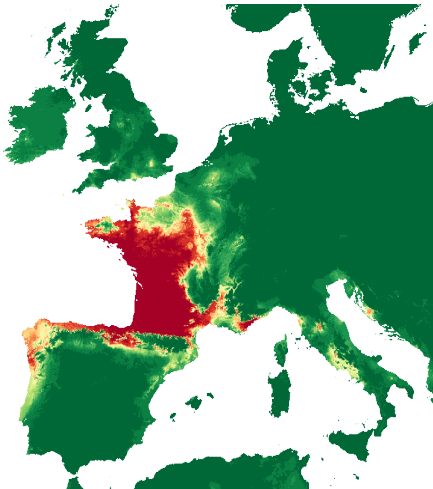
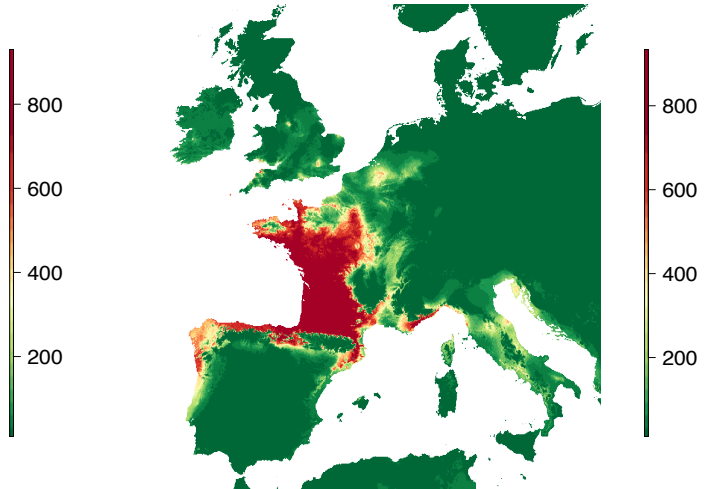
Temperature variables



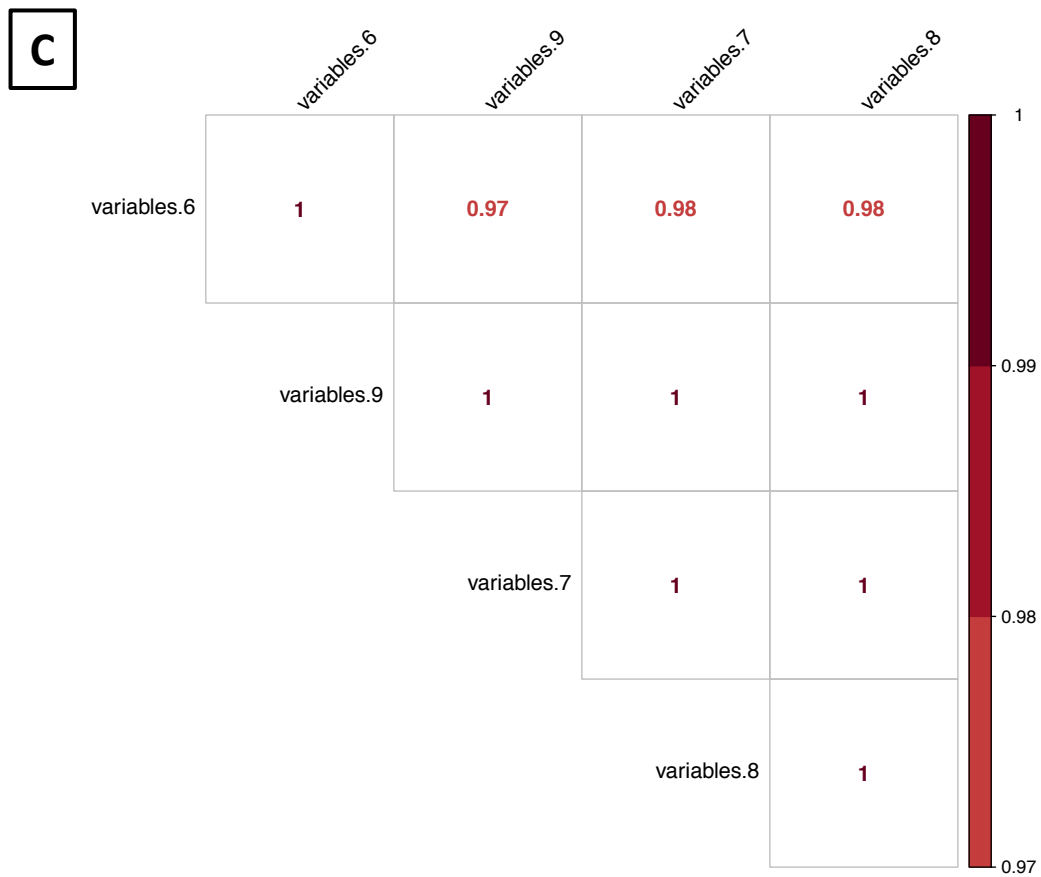
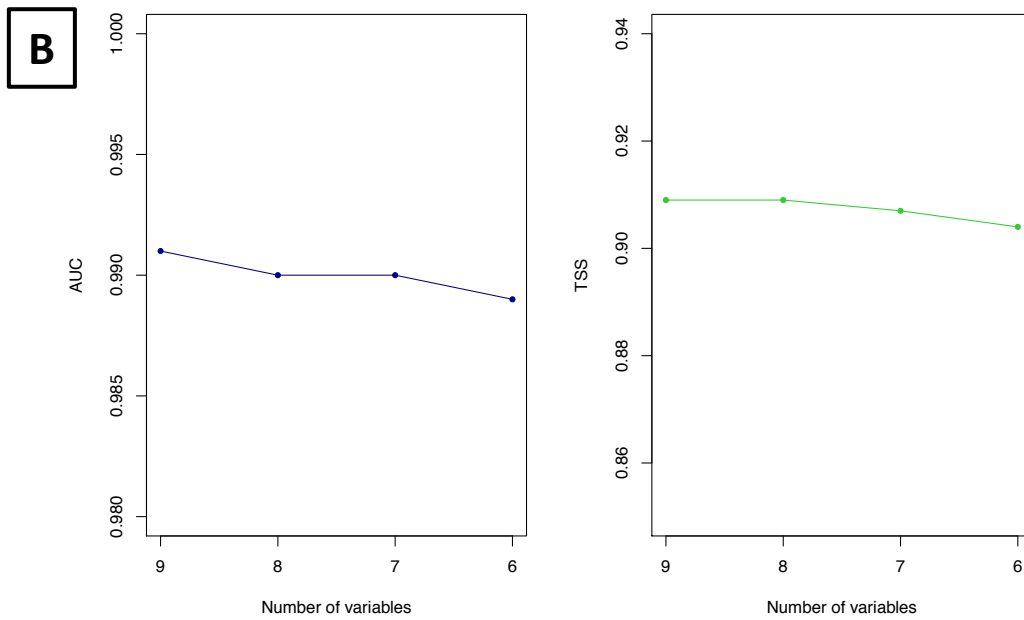
Precipitation variables



Appendix S3: Identification of the optimal number of climatic variables to use to run the SDM. (A) Visual comparison of the projected maps of climatic suitability obtained with the 9, 8, 7 or 6 variables and the ensemble modelling using all seven SDM techniques (B) TSS and AUC values of ensemble models run with either 9, 8, 7 or 6 variables, (C) Correlation (Pearson coefficient) between maps of projections obtained with 9, 8, 7 or 6 variables.

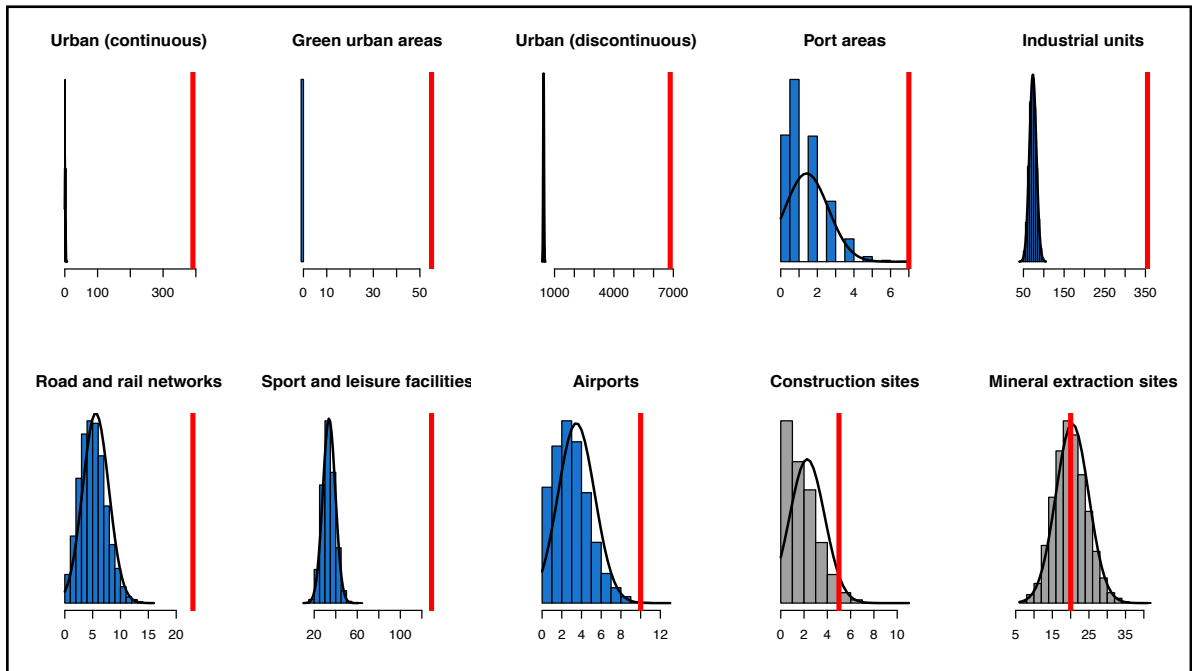
A**Top 9 variables****Top 8 variables****Top 7 variables****Top 6 variables**

Appendix S3 (cont)

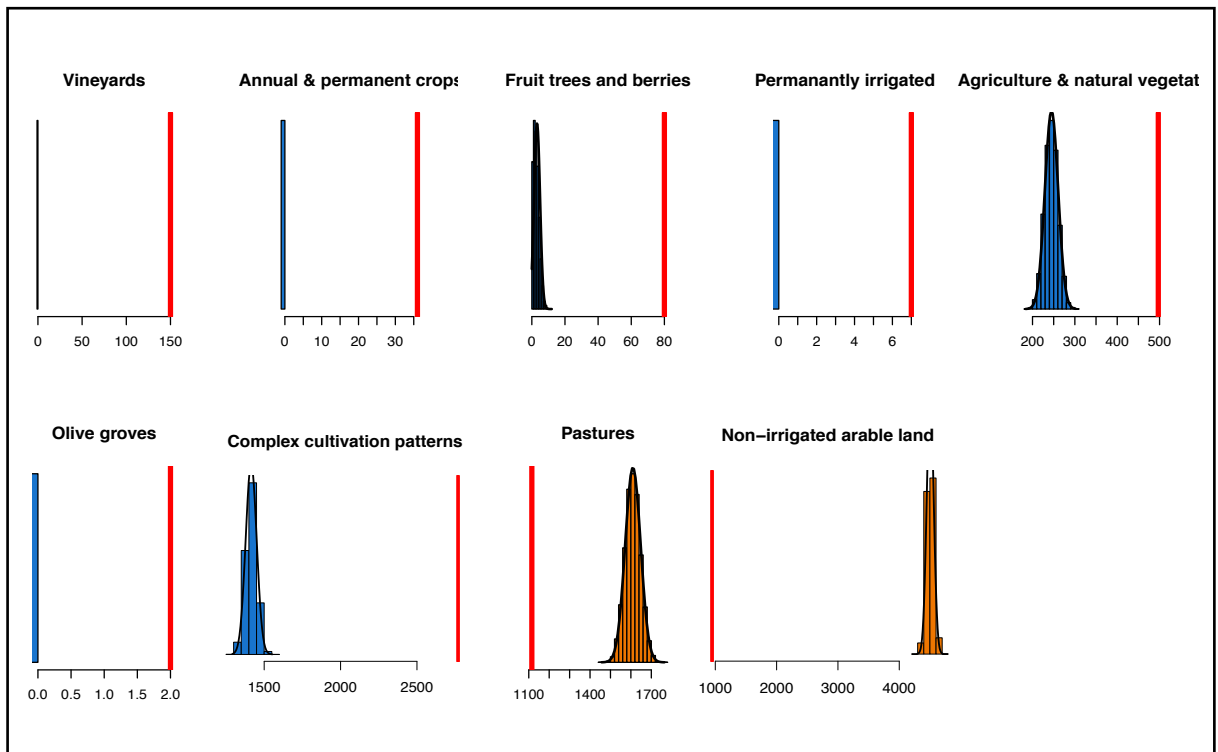


Appendix S4: Identification of unsuitable, neutral and suitable habitats for the hornet. Bar-plots showing, in each habitat, the number of nests expected by chance if the hornet was randomly distributed and the observed number of hornet's nests (red vertical bar). Habitats where the hornet's number of nests is in the upper (resp. lower) 2,5 % of the distribution, are classified as suitable and coloured in blue (resp. unsuitable, coloured in orange) habitats. Other habitats are considered as neutral for the hornet (coloured in grey).

Artificial surfaces



Agricultural areas



Observed number of hornet nests

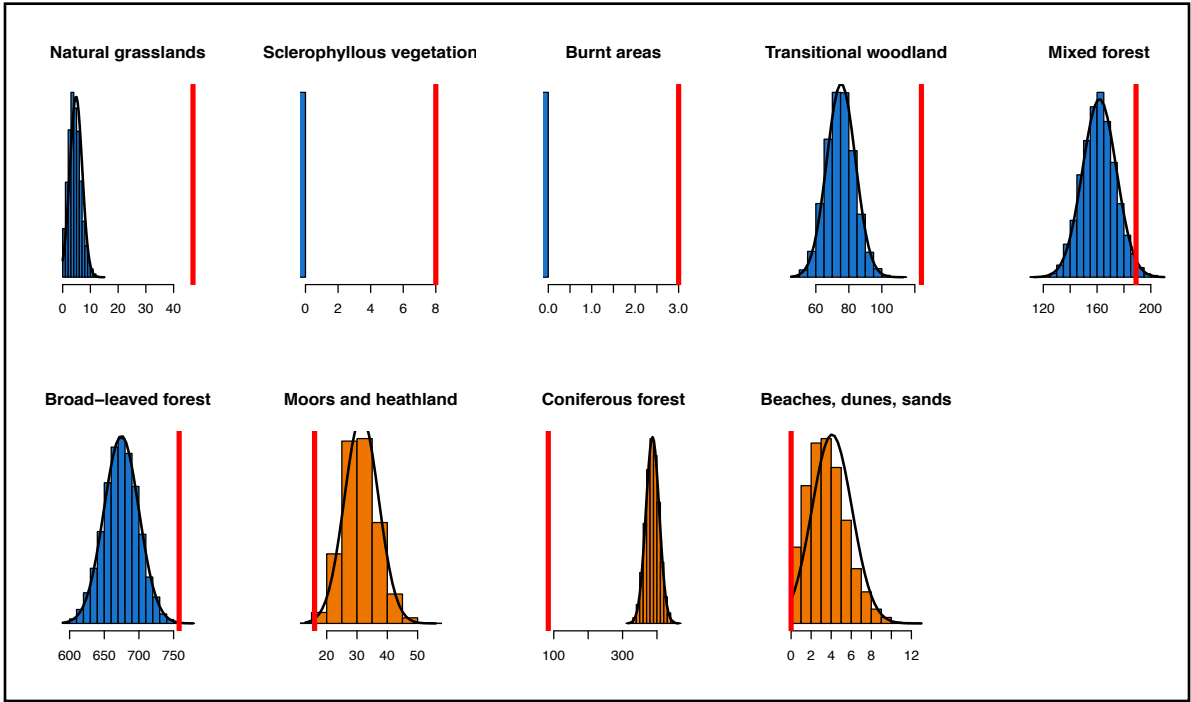
Suitable habitats
unsuitable habitats

Neutral habitats

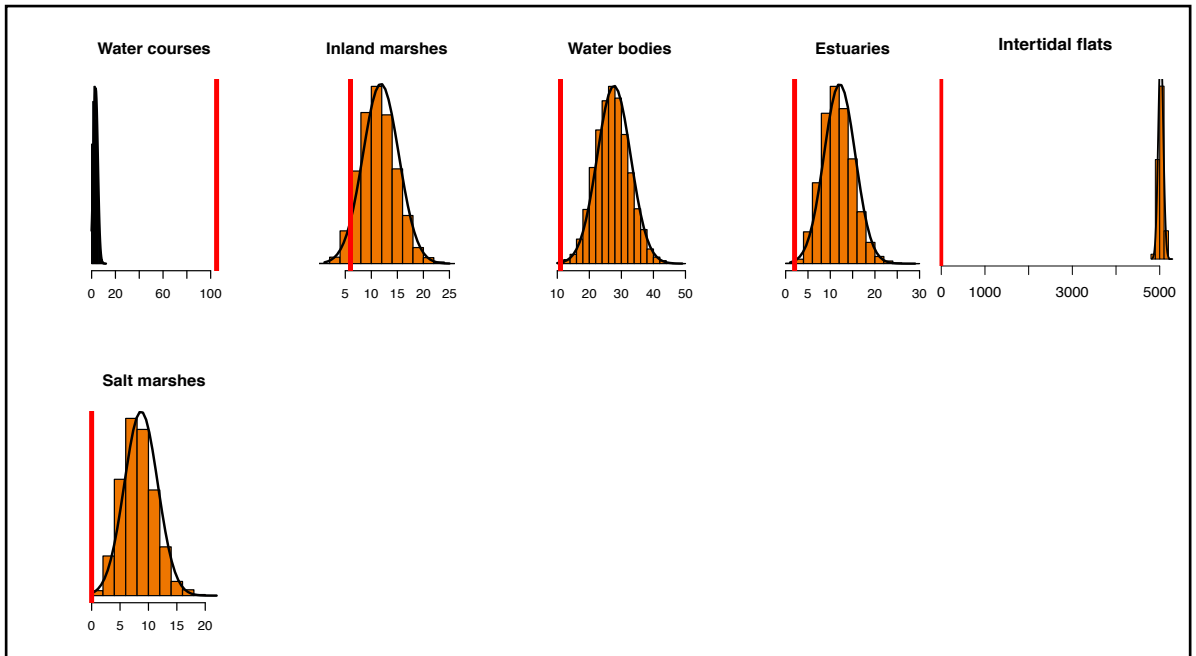
Appendix S4 (cont)

Forest and natural areas

Anthropization



Wetlands and water bodies



Observed number of hornet nests

Suitable habitats
unsuitable habitats

Neutral habitats

Appendix S5: (A) Location of Chizé study area, where exhaustive nest search have been performed. Nests were found for by doing radial searches, by sight and using binocular, within a search radius of 3 km. Those overlapping searched areas were centred on randomly drawn points and conducted four years in a row. **(B) Corine Land cover map of the search Chizé area** and hornet colonies found there (black dots). **(C) Proportion of colonies per habitat-types (presences)** and proportion of habitat-types found in Chizé with no colonies (absences). **(D) Proportions of presences and absences detailed per habitat.** Artificial surfaces are confirmed to be more suitable for the hornet than other habitats, and this does not result from an observation bias in humanly dense areas.

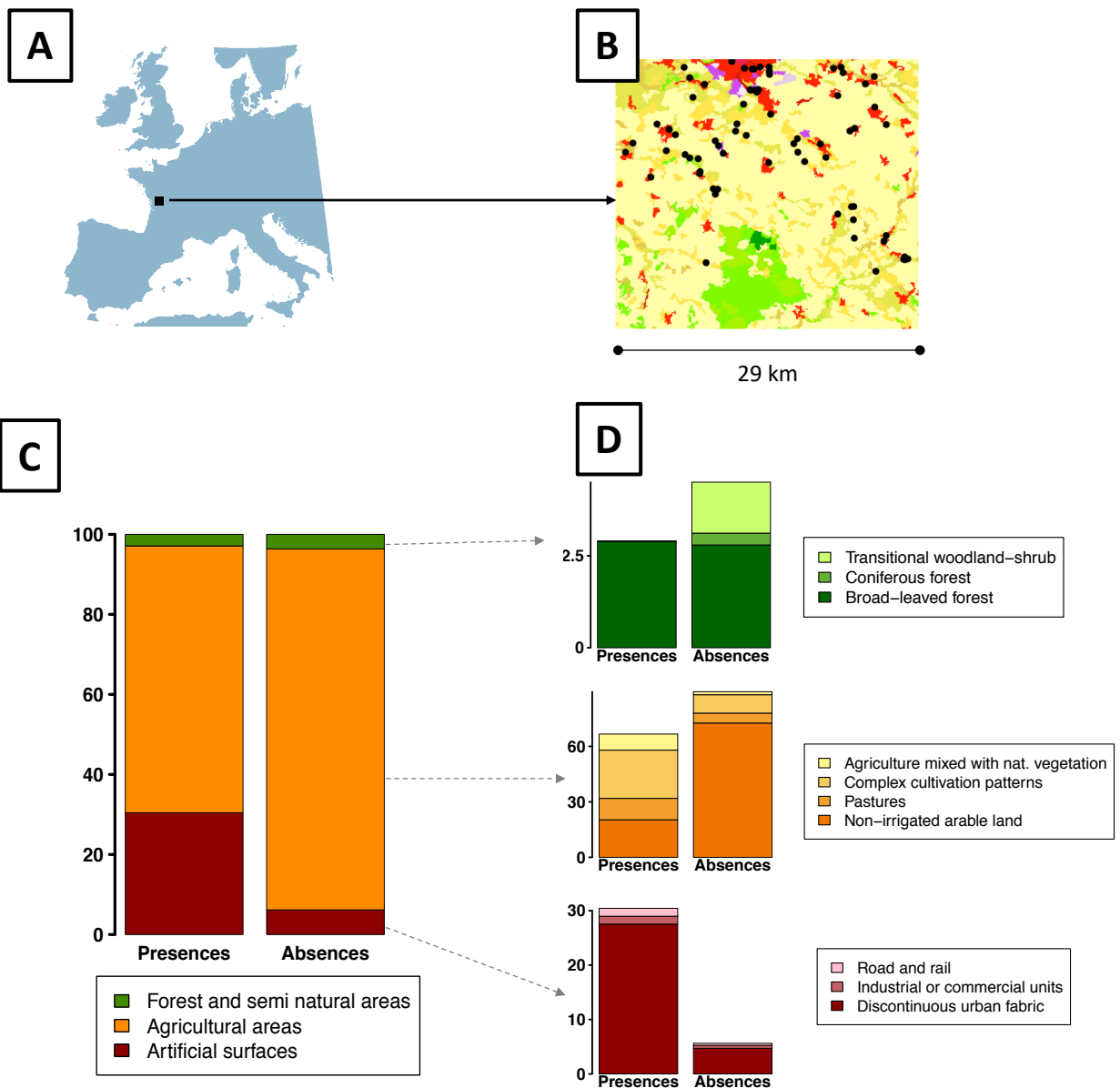
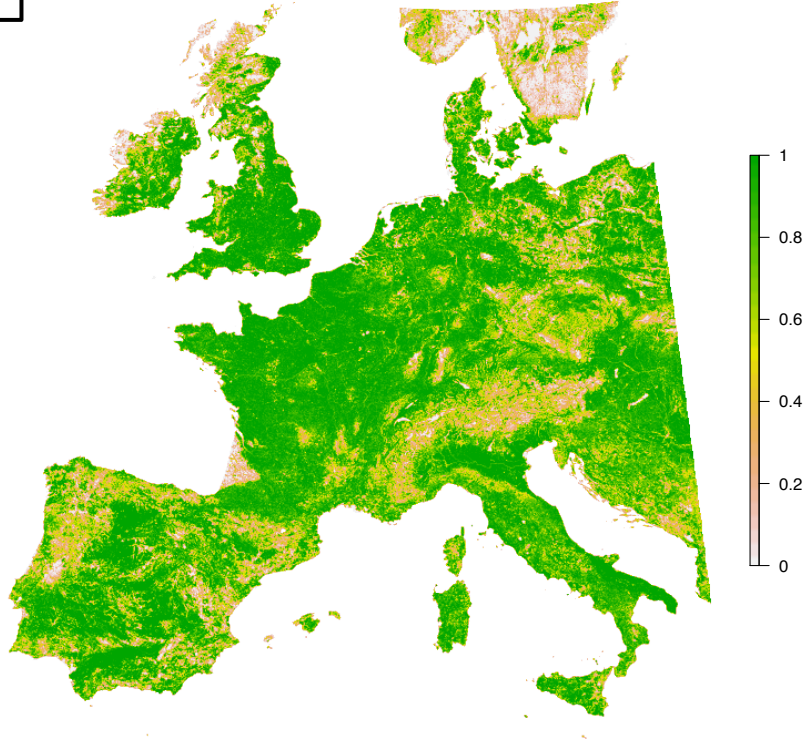


Table S1: Ranking of the 10 habitats found in the Chizé area, according to their suitability for *Vespa velutina nigrithorax*. The ranking is based on the ratio of the percentage of presences and absences in each habitat. The higher the ratio, the more suitable the habitat. The anthropization level corresponds to first level classification of the Corine Land Cover database. The higher the level, the most anthropized the habitat; (1) Water bodies (absent from Chizé); (2) Forests and natural areas, (3) Agricultural areas and (4) Artificial surfaces. Most of the suitable habitats are from the categories 3 and 4; human mediated habitats seem crucial to shape the distribution of the Asian hornet. The three last habitats (below dotted line) seem unsuitable for the hornets.

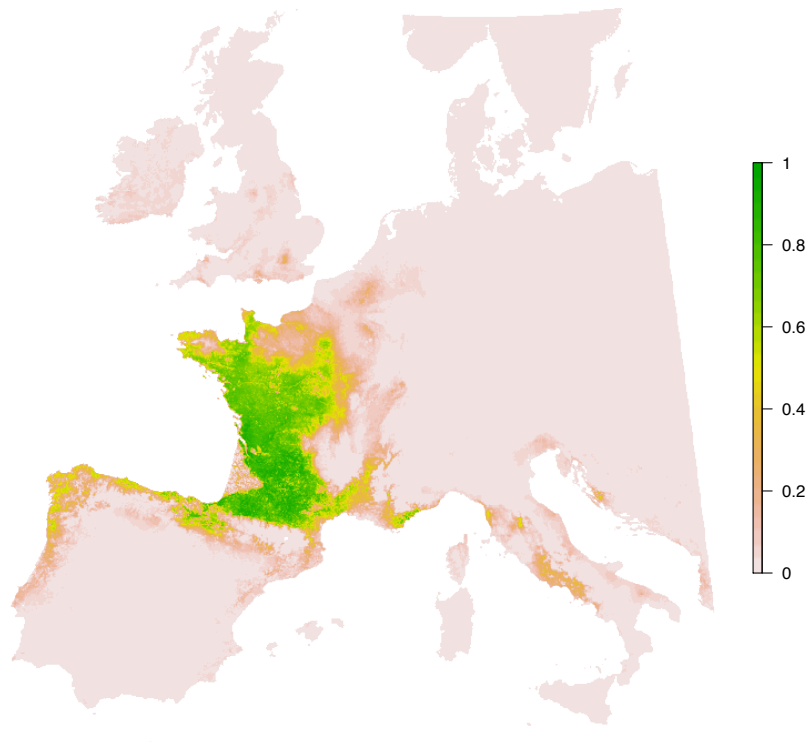
Land cover type	Presences		Absences		$\frac{\% \text{ Presences}}{\% \text{ Absences}}$	Anthropization level
	Count	%	Count	%		
Discontinuous urban fabric	19	27,5	2337	4,7	5,9	4
Agriculture mixed with areas of natural vegetation	6	8,7	811	1,6	5,4	3
Road and rail	1	1,4	185	0,4	3,9	4
Industrial or commercial units	18	26,1	4993	10,0	2,6	4
Complex cultivation patterns	1	1,4	279	0,6	2,6	3
Pastures	8	11,6	2691	5,4	2,2	3
Broad-leaved forest	2	2,9	1406	2,8	1,0	2
Non-irrigated arable land	14	20,3	36285	72,6	0,3	3
Coniferous forest	0	0,0	166	0,3	0,0	2
Transitional woodland-shrub	0	0,0	699	1,4	0,0	2

Appendix S6: (A) Habitat suitability; percentage of suitable habitat, for *V. velutina*, per grid cell (4 km resolution). **(B) Environmental suitability;** climatic suitability map filtered by habitat suitability.

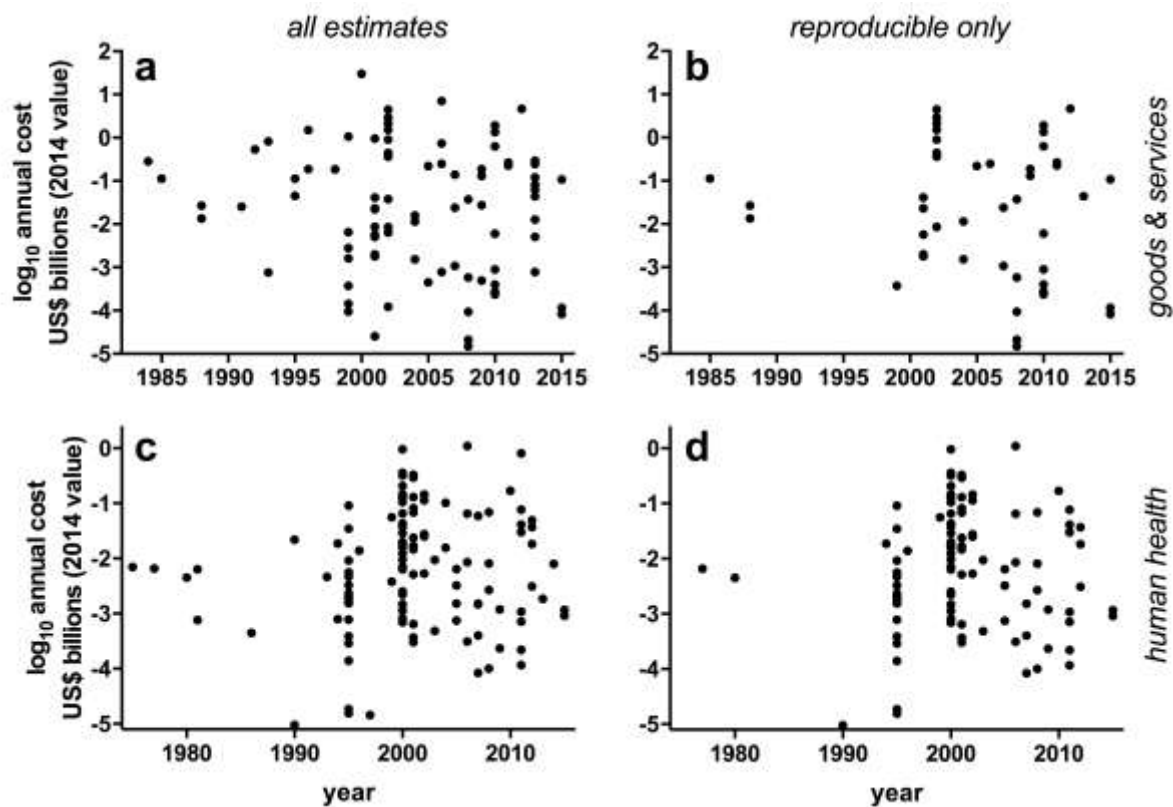
A Habitat suitability



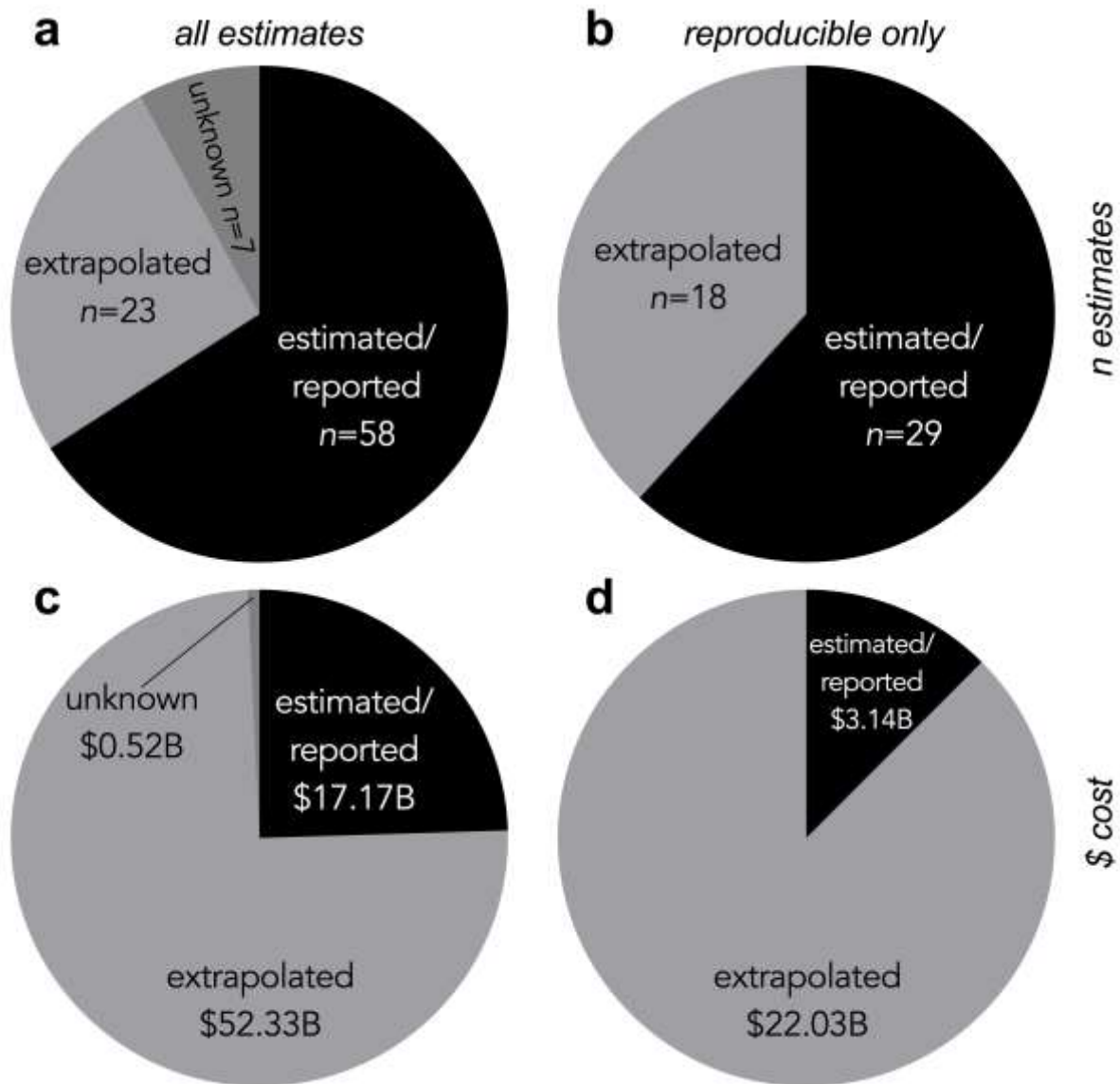
B Environmental suitability



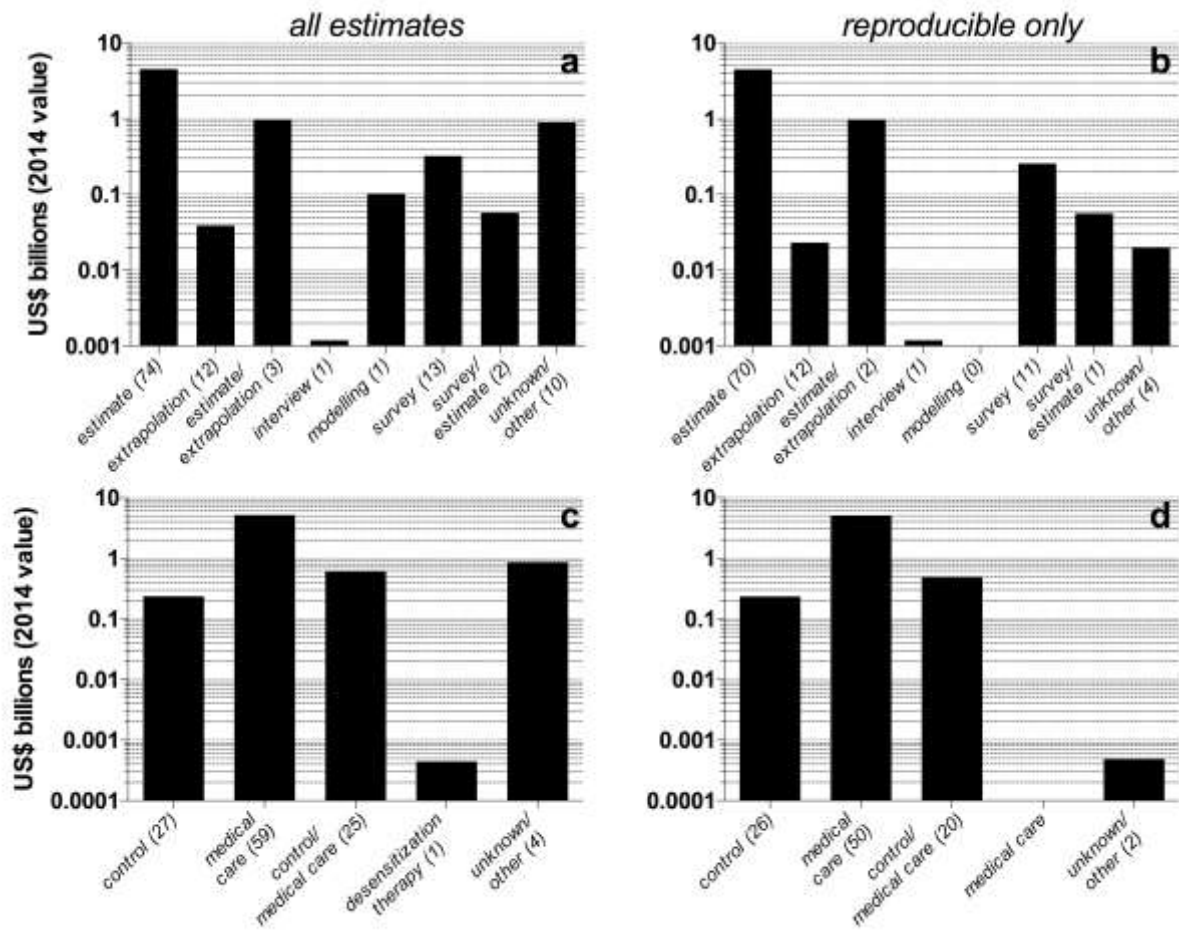
Supplementary Figures



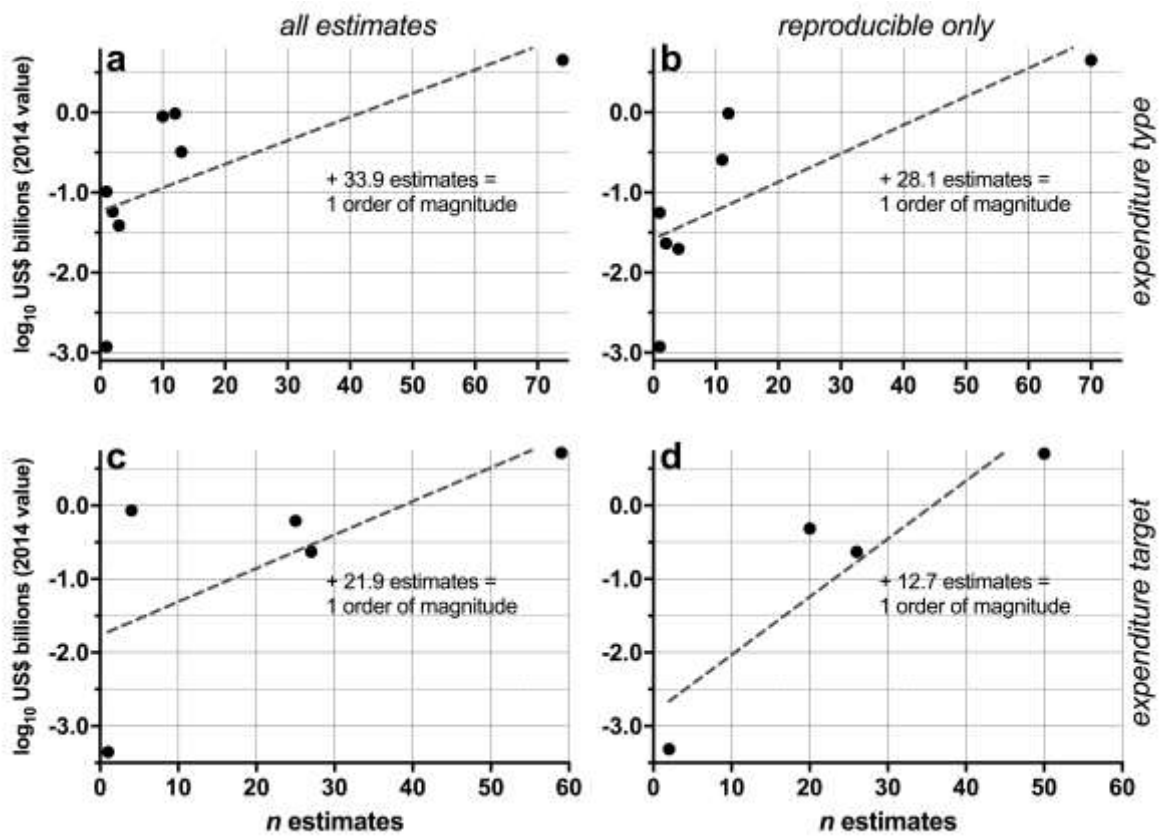
Supplementary Figure 1 | No relationship between annual cost rate and year of applicability for goods and services estimates (a, b) and human health estimates (c, d). The left-hand panels (a, c) include all estimates regardless of reproducibility, whereas the right-hand panels (b, d) only include costs for which estimates can be verified ('reproducible'). All costs expressed as annual 2014 US dollars.



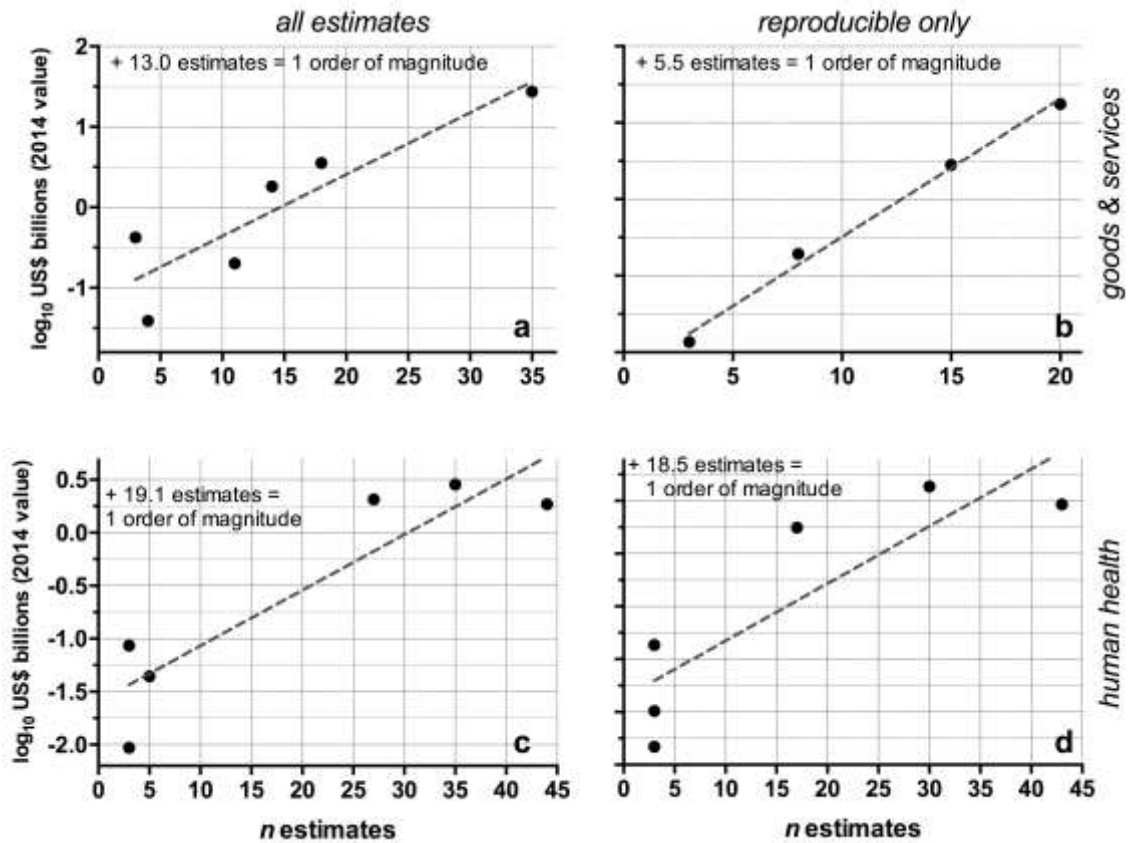
Supplementary Figure 2 | Summary of goods and services costs due to invasive insects by expenditure type (i.e., *measured/reported estimates*, *modelled extrapolations*, *unknown*). The top panels (**a**, **b**) indicate the number of estimates examined per category, whereas the bottom panels (**c**, **d**) summarise by total cost (2014 US\$). The left-hand panels (**a**, **c**) include all estimates regardless of reproducibility, whereas the right-hand panels (**b**, **d**) only include costs for which estimates can be verified ('reproducible').



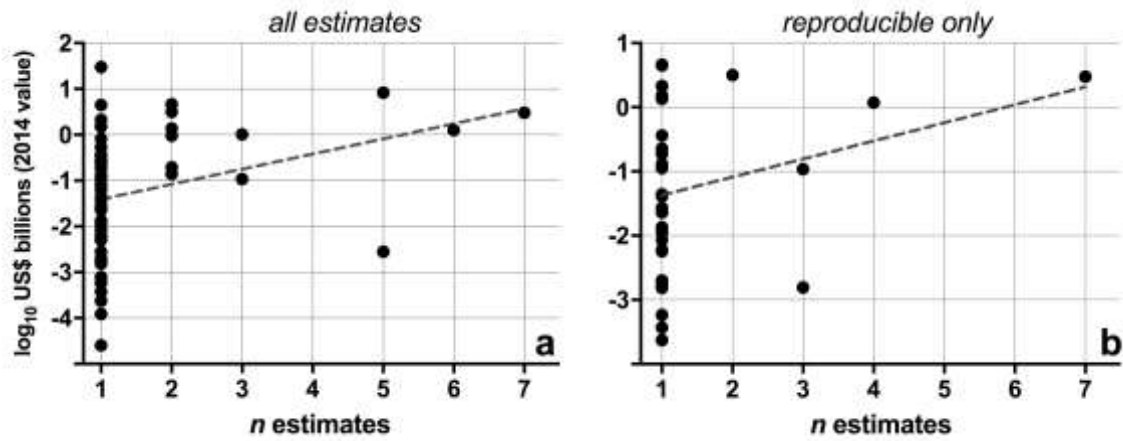
Supplementary Figure 3 | Summary of human health costs due to invasive insects by expenditure type (**a, b**) and expenditure target (**c, d**). The left-hand panels (**a, c**) include all estimates regardless of reproducibility, whereas the right-hand panels (**b, d**) only include costs for which estimates can be verified ('reproducible'). All costs expressed as annual 2014 US dollars.



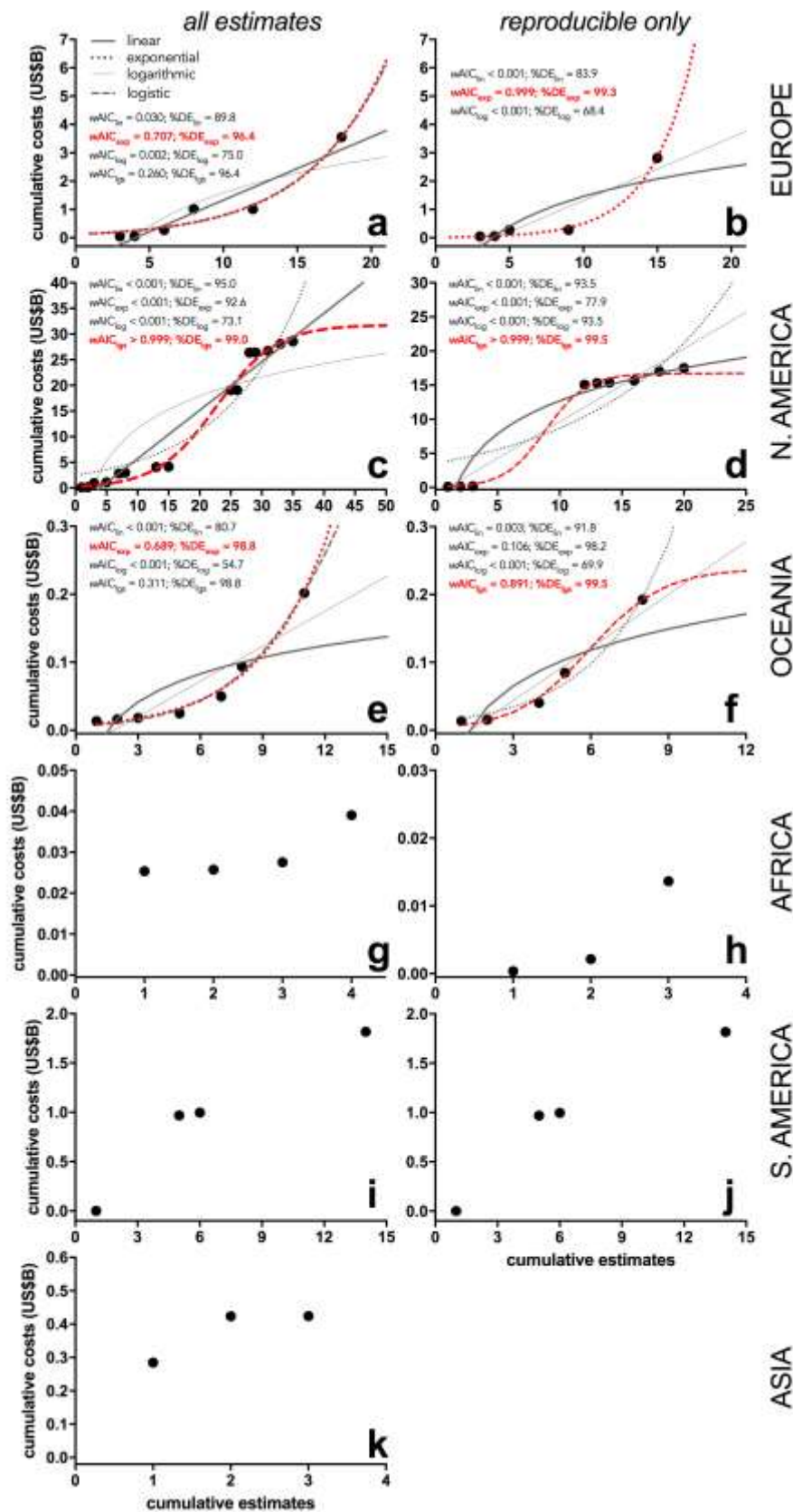
Supplementary Figure 4 | Human health costs due to invasive insects by expenditure type (a, b) and expenditure target (c, d) relative to the number of estimates made within each category. The left-hand panels (a, c) include all estimates regardless of reproducibility, whereas the right-hand panels (b, d) only include costs for which estimates can be verified ('reproducible'). All costs expressed as annual 2014 US dollars.



Supplementary Figure 5 | Sums of costs per region (regional aggregations from Fig. 2a,b and 3a,b) due to invasive insects relative to the number of estimates made for goods and services (**a, b**) and human health (**c, d**). The first column includes all estimates regardless of reproducibility (**a, c**) whereas the second only includes costs for which estimates can be verified ('reproducible') (**b, d**). All costs expressed as annual 2014 US dollars.

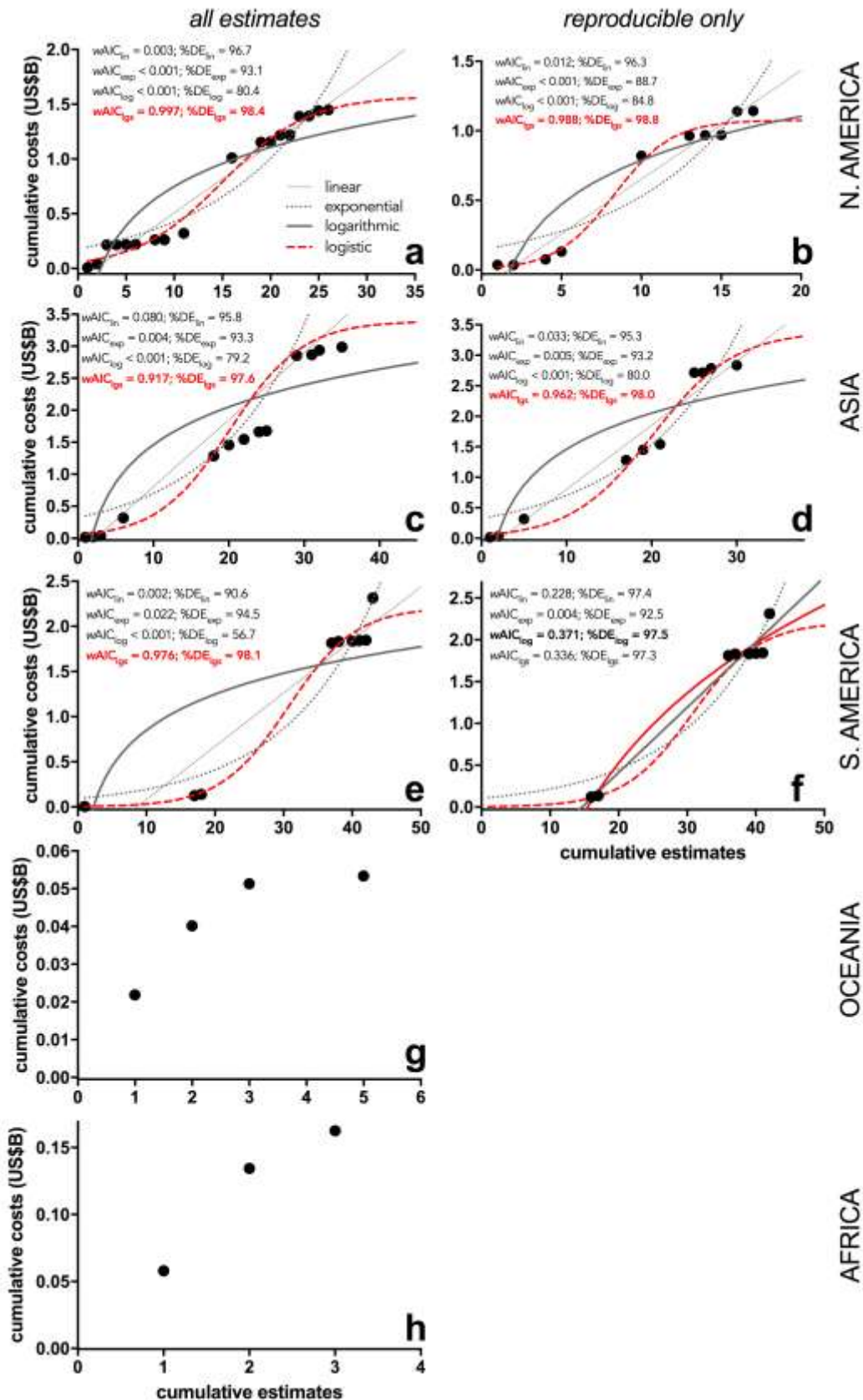


Supplementary Figure 6 | By-species sums of costs due to invasive insects relative to number of estimates made for goods and services. The left-hand panel (a) includes all estimates regardless of reproducibility, whereas the right-hand panel (b) only includes costs for which estimates can be verified ('reproducible'). All costs expressed as annual 2014 US dollars.



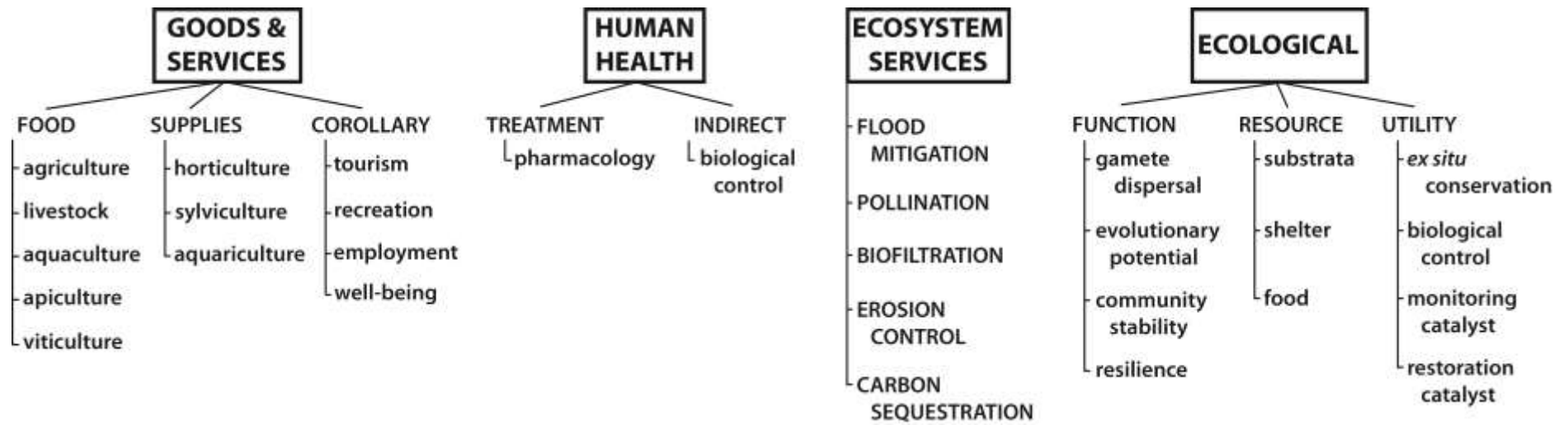
Supplementary Figure 7 | Regional cumulative costs due to invasive insects relative to the number of estimates for goods and services costs for all estimates (**a, c, e, g, i, k**) and reproducible-only estimates (**b, d, f, h, j**). For a given year t , we summed all values (costs and number of estimates) up to t . We fitted linear (lin), exponential (exp),

logarithmic (log) and logistic (lgs) models to each curve to examine evidence for asymptotic behaviour (identified by the dominance of a logarithmic or logistic model). The top-ranked model in each case is indicated in red (fitted line and model performance characteristics – see also ‘Sampling bias’ in the Supplementary Methods). Models could be fitted to estimates for Europe (**a, b**), North America (**c, d**), and Oceania (**e, f**) only (the logistic model for reproducible-only estimates in Europe failed to converge). Shown are the Akaike’s information criterion (AIC) weights ($w_{AIC} \approx$ relative model probability) and explained deviance in the data ($\%DE \approx$ coefficient of determination) for each model and region/category. All costs expressed as 2014 US dollars.



Supplementary Figure 8 | Regional cumulative costs due to invasive insects relative to the number of estimates for human health costs for all estimates (**a, c, e, g, h**) and reproducible-only estimates (**b, d, f**). For a given year t , we summed all values (costs

and number of estimates) up to t . We fitted linear (lin), exponential (exp), logarithmic (log) and logistic (lgs) models to each curve to examine evidence for asymptotic behaviour (identified by the dominance of a logarithmic or logistic model). The top-ranked model in each case is indicated in red (fitted line and model performance characteristics – see also ‘Sampling bias’ in the Supplementary Methods). Models could be fitted to estimates for North America (**a, b**), Asia (**c, d**), and South America (**e, f**) only. Shown are the Akaike’s information criterion (AIC) weights ($w_{AIC} \approx$ relative model probability) and explained deviance in the data ($\%DE \approx$ coefficient of determination) for each model and region/category. All costs expressed as 2014 US dollars.



Supplementary Figure 9 | Benefit (potential and observed) categories associated with invasive species.

Supplementary Tables

Supplementary Table 1 | Model fits to cumulative cost curves.

MODEL	goods & services (all)	goods & services (reproducible)	human health (all)	human health (reproducible)
wAIC				
<i>linear</i>	< 0.001	0.650	< 0.001	< 0.001
<i>exponential</i>	< 0.001	0.001	< 0.001	< 0.001
<i>logarithmic</i>	< 0.001	0.003	< 0.001	< 0.001
<i>logistic</i>	0.999	0.346	> 0.999	> 0.999
%DE				
<i>linear</i>	93.1	91.0	97.3	97.2
<i>exponential</i>	78.7	80.1	93.3	92.3
<i>logarithmic</i>	82.4	82.1	73.1	72.5
<i>logistic</i>	96.5	91.5	99.5	99.2

Akaike's information criterion weights (*wAIC*) and percentage deviance explained (%DE) for four models fitted to cumulative costs and estimates curves for goods and services and human health costs arising from invasive insects (for both 'all estimates' and 'reproducible-only estimates' separately).

Supplementary Notes

Supplementary Note 1

Direct versus indirect health costs. The economic burden of dengue and chikungunya has three components: (1) illness, (2) surveillance and control, and (3) indirect costs. However, few studies have dealt with or attempted to evaluate indirect costs. Health and wealth are closely linked, with life expectancy related to wealth, vector-borne diseases related to poverty, and dengue epidemics most likely to arise and persist under conditions commonly created as a result of low income¹⁻³. Recent chikungunya epidemics in India highlight the impact these have on people from low socioeconomic backgrounds⁴ as 80% of those affected were below the poverty line of US\$1 person⁻¹ day⁻¹. Poverty is therefore an important determinant of chikungunya infection. Chikungunya infection exacerbates the problems of poverty because it entails additional health-care expenditure and loss of income due to lowered productivity, thereby reinforcing the poverty-ill-health nexus⁵. Other ways in which the disease affects the economy are through a reduction in productivity at work (due to fatigue, weariness, absence and the care of family members and associates) and loss of investments. It has

been estimated that the 2005-2006 chikungunya epidemic in La Réunion resulted in a loss of just under one economy growth point (0.9) in that year^{6,7}.

As well as decreasing the productivity of affected populations, epidemics are likely to impact tourism heavily, a mainstay of many economies. For example, as a result of the serious outbreak of chikungunya in La Réunion in 2005 and 2006, which affected about 300,000 people, tourism on the island dropped by 30% in 2006, with the loss of 500 salaried jobs⁷. The estimated costs of chikungunya in terms of a 4% decline in tourists from non-endemic countries resulted in a substantial loss of tourism revenues of at least US\$8 million for Gujarat, US\$65 million for Malaysia and US\$363 million for Thailand⁸. The estimated immediate annual cost of chikungunya and dengue to these economies is approximately US\$90 million, US\$133 million and US\$127 million, respectively⁸. Another indirect cost related to control is personal protection. In La Réunion, household expenditure for protection against *Aedes* spp. mosquitoes over a one-year period has been extrapolated to US\$28.05 million (range: US\$25.58—30.76 million)⁹. In India, the annual expenditure on personal protection measures in urban areas amounts to 0.63% of per-capita income¹⁰.

Other indirect effects of epidemics include the impact on the blood-supply system, as revealed by studies of the chikungunya epidemic in Italy¹¹ and the West Nile virus epidemic in the USA¹², and the cost of vaccination when available, as for yellow fever¹³. Finally, we did not account for the impact on quality of life. For example, it has been estimated that the tiger mosquito *Aedes albopictus* prevents 59.5% of residents from enjoying outdoor activities at least to some extent¹⁴. Additionally, these indirect (and direct) costs could be much larger considering the current epidemic of the *Aedes*-borne zika virus (that has caused around 5000 microcephaly cases in Brazil), with direct medical cost of \$91,102 per microcephaly case and lifetime¹⁵, and with huge indirect costs on tourism, personal protection, etc. not yet estimated.

For the studies we examined, none estimated only indirect costs; in fact, 78.8% of all studies and 92.7% of the reproducible-only studies included both direct and indirect costs that could not be separated.

Supplementary Methods

Expenditure types and targets. We categorized goods and services costs according to their expenditure type (i.e., *estimates, extrapolations, unknown*) to determine to what extent summaries relied on projected *versus* measured elements (Supplementary Fig. 2). Even though most studies were measured estimates (all studies: 65.9%; reproducible-only studies: 61.7%), the sum of the total costs were dominated by modelled extrapolations (all studies: 74.7%; reproducible-only studies: 87.5%) (Supplementary Fig. 2).

We also categorized health costs according to their expenditure type (i.e., *estimates, extrapolation, estimate+extrapolation, interview, modelling, survey, survey+estimate, unknown*) and expenditure target (i.e., *control, medical care, control+medical care, desensitization therapy, unknown*) (Supplementary Fig. 3). In contrast to the goods and services categorization, this shows clearly that most health

care costs are estimates (65.5% for all studies; 77.3% for reproducible-only studies) targeting medical care (75.2% for all studies; 87.6% for reproducible-only studies). However, there is still the sampling problem identified with the regional sums — total amounts per category tend to increase with an increasing sampling effort (i.e., number of studies) (Supplementary Fig. 4). For expenditure type, most studies [74/116] are predictably ‘estimates’, mostly (59/116) targeting medical care.

Sampling bias. Plotting cost sums against the number of estimates available reveals a potentially strong sampling bias (i.e., the more studies done and cost estimates made, the higher the total estimated costs). Expressing this as regional sums for both goods and services and human health costs reveals a strong, positive relationship (Supplementary Fig. 5)

We also expressed global cumulative costs due to invasive insects relative to the number of cumulative estimates for goods and services- and human health-related costs, and for all estimates and reproducible-only estimates. We summed the cumulative values for year t up to t globally and displayed the relationship between cumulative costs and the associated number of cumulative estimates (Fig. 4). There were clear step changes in the cost estimates driven by the occasional high-cost estimate (Fig. 4).

To examine whether the cumulative costs were approaching some sort of asymptote that might indicate a slowing in the acceleration of estimated damages, we fit four simple functions to the cumulative curves: (i) linear: $y = \beta_0 + \beta_1 x$ (where y = cost, x = number of estimates, and β_0, β_1, \dots are fitted coefficients); (ii) exponential: $y = \beta_0 (\beta_1)^x$; (iii) logarithmic: $y = \beta_0 + \beta_1 \log_e x$; and (iv) logistic: $y = \beta_0 / (1 + \beta_1 e^{-\beta_2 x})$. For each category (goods and services; human health) and type (all; reproducible-only), we calculated Akaike’s information criterion (AIC = log-likelihood + $2k$, where k = number of model parameters) weights (w_{AIC} — relative AIC standardised to sum to 1 across all models considered) as an index of relative model probability^{16,17}, and the percentage deviance explained (%DE) as an index of goodness-of-fit (analogous to a least-squares R^2 value) for each model. Our hypothesis was that if the costs demonstrated a slowing in the acceleration of cumulative values, the logarithmic or logistic models would have more support and explain more of the deviance in the data.

In most cases (reproducible-only goods and services costs being the exception), the logistic was clearly the most supported model for the global cumulative curves (Supplementary Table 1).

For reproducible-only goods and services costs, however, the linear model had the most support ($w_{AIC} = 0.650$), indicating only weak evidence for an asymptotic-cost threshold. This result, combined with the large difference between the ‘all’ and ‘reproducible-only’ goods and services estimates, suggests that global goods and services costs in particular are grossly underestimated due to under-sampling, and that globally we are still in the initial phases of total cost estimation.

It is important to note that the evidence for asymptotic cumulative costs does not necessarily imply that all costs have been adequately measured; rather, it only indicates

that the costliest components of most major invasive insects have been estimated first, followed by lower costs associated with new areas becoming invaded or new insect pests being introduced to novel areas. The series of plateaus we discovered in many of the better-sampled series also indicates that there are step changes in the cumulative costs, and that future plateaus beyond the upper ones identified are still likely.

We also applied the four-model fitting procedure to the accumulated costs within each region (for regions with adequate sampling to fit the models – see below). For goods and services costs, we again fitted the linear, exponential, logarithmic and logistic models to estimates from Europe, North America, and Oceania (Supplementary Fig. 7); for human health costs, we fitted the models to estimates from North America, Asia, and South America (Supplementary Fig. 8) (all other regions had ≤ 4 cumulative estimates for which deemed model fitting statistically dubious).

Supplementary References

- 1 Bloom, D. & Canning, D. Epidemics and Economics. Program on the Global Demography of Aging. PGDA Working Paper No. 9. (Harvard School of Public Health, Boston, 2006).
- 2 Bonds, M. H., Dobson, A. P. & Keenan, D. C. Disease ecology, biodiversity, and the latitudinal gradient in income *PLoS Biol.* **10**, e1001456, doi:10.1371/journal.pbio.1001456 (2012).
- 3 Roser, M. *Life Expectancy*, <ourworldindata.org/data/population-growth-vital-statistics/life-expectancy> (2016).
- 4 Kumar, C. J. *et al.* The socioeconomic impact of the chikungunya viral epidemic in India *Open Medicine* **1**, www.openmedicine.ca/article/view/143/189 (2007).
- 5 Gopalan, S. S. & Das, A. Household economic impact of an emerging disease in terms of catastrophic out-of-pocket health care expenditure and loss of productivity: investigation of an outbreak of chikungunya in Orissa, India *J. Vector-Borne Dis.* **46**, 57-64 (2009).
- 6 Fontenille, D. *et al.* La lutte antivectorielle en France. (IRD Éditions, Marseille, France, 2009).
- 7 Institut national de la statistique et des études économiques. Economic Balance Assessment 2006: Synthesis, Chikungunya, consumption-income. *Revue Économie de la Réunion* **2**. (2007).
- 8 Mavalankar, D., Puwar, T., Murtola, T. M. & Vasan, S. S. Quantifying the Impact of Chikungunya and Dengue on Tourism Revenues. Working paper no. 2009-02-03. (Indian Institute of Management, Ahmedabad, India, 2009).
- 9 Thuilliez, J., Bellia, C., Dehecq, J.-S. & Reilhes, O. Household-level expenditure on protective measures against mosquitoes on the island of La Réunion, France *PLoS Negl. Trop. Dis.* **8**, e2609, doi:10.1371/journal.pntd.0002609 (2014).
- 10 Snehaltha, K. S., Ramaiah, K. D., Vijay Kumar, K. N. & Das, P. K. The mosquito problem and type and costs of personal protection measures used in rural and urban communities in Pondicherry region, South India *Acta. Trop.* **88**, 3-9 (2003).
- 11 Liumbruno, G. M. *et al.* The chikungunya epidemic in Italy and its repercussion on the blood system *Blood Transfus* **6**, 199-210 (2008).
- 12 Lee, B. Y. & Biggerstaff, B. J. Screening the United States blood supply for West Nile virus: a question of blood, dollars, and sense *PLoS Med.* **3**, e99, doi:10.1371/journal.pmed.0030099 (2006).
- 13 Zengbe-Acray, P. *et al.* Estimated operational costs of vaccination campaign to combat yellow fever in Abidjan *Santé Publique* **21**, 383-391 (2009).
- 14 Halasa, Y. A. *et al.* Quantifying the impact of mosquitoes on quality of life and enjoyment of yard and porch activities in New Jersey *PLoS ONE* **9**, e89221, doi:10.1371/journal.pone.0089221 (2014).
- 15 Alfaro-Murillo, J. A. *et al.* A cost-effectiveness tool for informing policies on Zika virus control *PLoS Negl. Trop. Dis.* **10**, e0004743, doi:10.1371/journal.pntd.0004743 (2016).
- 16 Burnham, K. P. & Anderson, D. R. *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. 2nd edn, (Springer-Verlag, 2002).
- 17 Burnham, K. P. & Anderson, D. R. Understanding AIC and BIC in model selection *Sociological Methods and Research* **33**, 261-304 (2004).

ANNEXE 4 : Matériel supplémentaire du chapitre 3

Link for this study's code: goo.gl/Dv8x8F

Fig. S1: Spatial distribution of the data used for the study: (A) Honeybee colonies number per township ,

A Honeybee colonies number per township

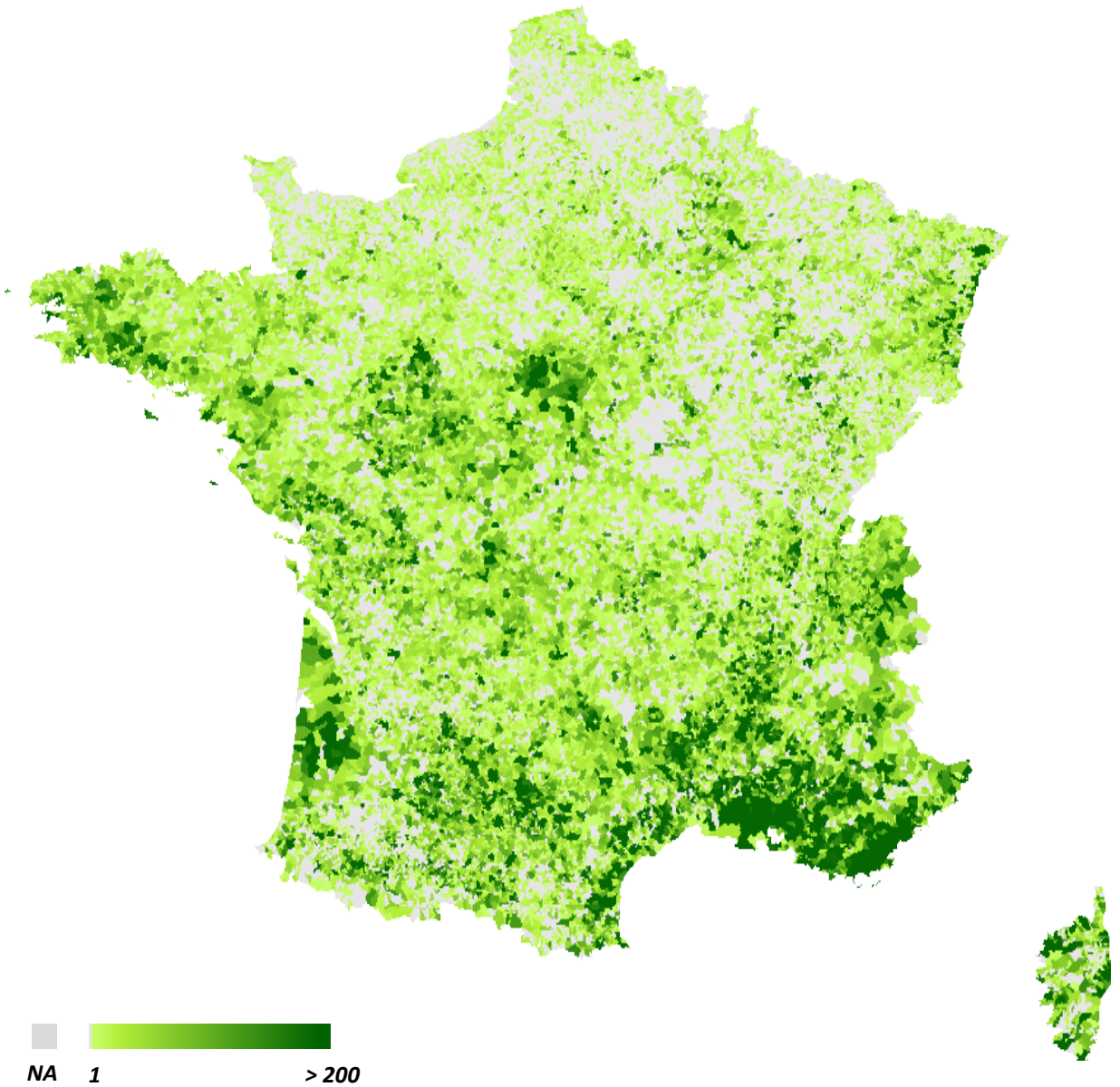


Fig. S1 (cont): (B) predicted hornet nets densities, per km² (top) and per township (bottom). The black circles represent locations where nests searched programs were set up and thus from where we obtained exhaustive hornet nest numbers.

B Predicted hornet nest density

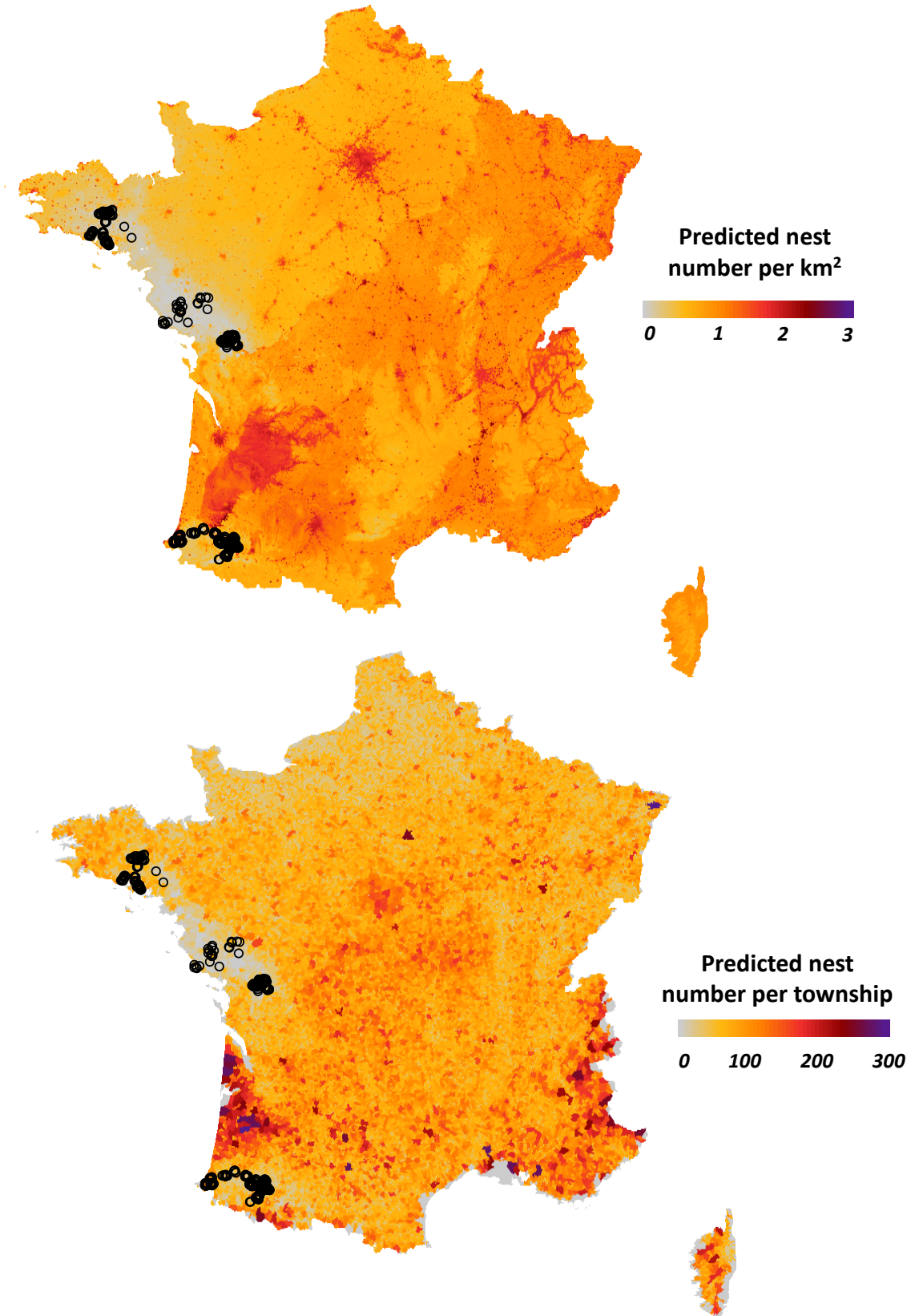


Fig. S2 : (A) and (B) Parametrization of the random forest abundance model. *Mtry* is the number of variables randomly sampled as candidates at each split, and *Tree number* corresponds to the number of tree grown in each forest. The final settings we chose were: Tree number = 500 and *mtry* = 10. **(C) Variable contribution to prediction** corresponds to the mean increased in node purity (i.e. the improvement of the prediction) when this particular variable is randomly permuted at that a node and **(D) meaning of the bioclim variables.**

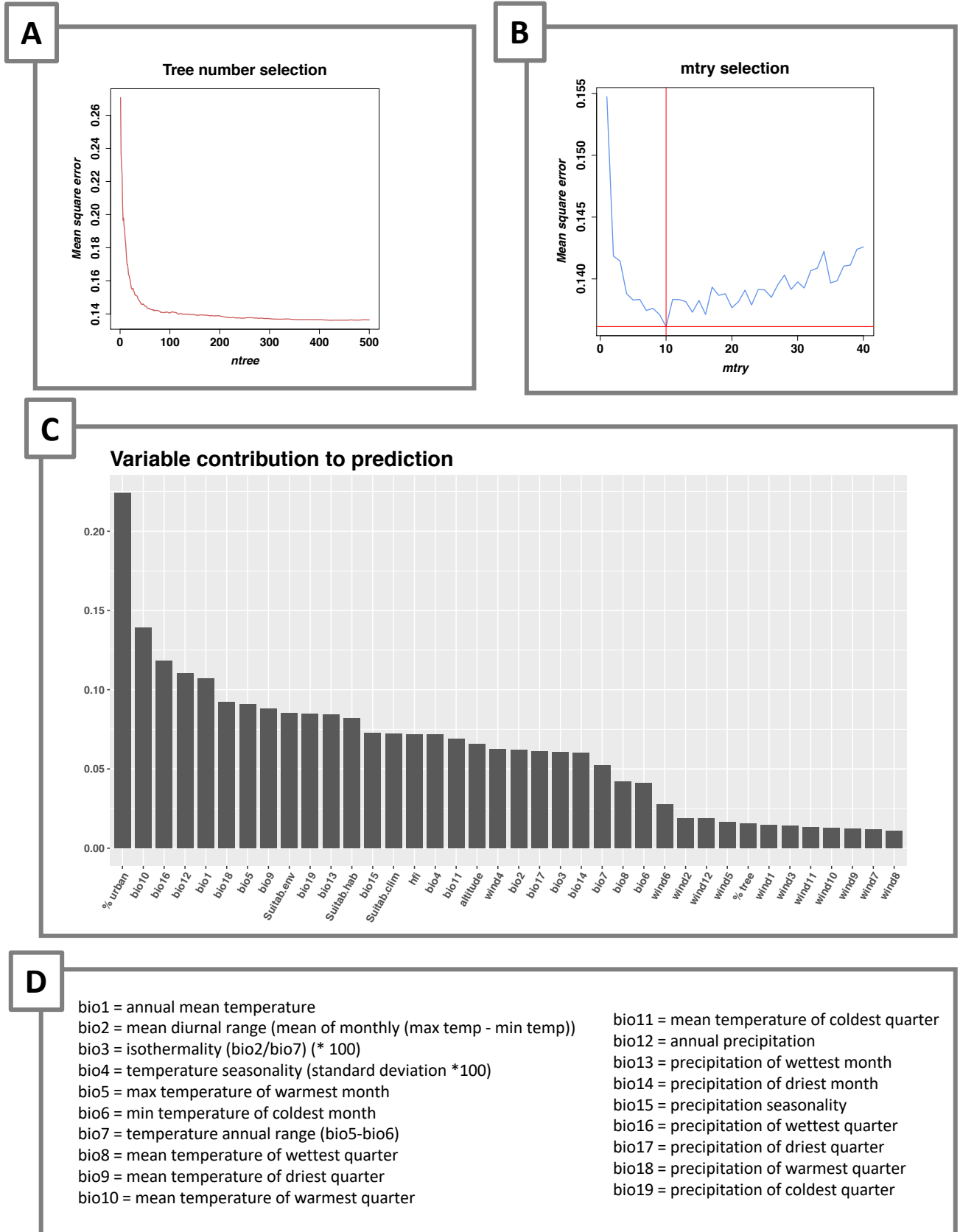


Fig. S3 : Evaluation of the abundance model: (A) Comparison of searched and predicted nest numbers per km². The red line is the 1:1 line showing perfect model fit. (B) Difference between searched and predicted nest numbers and Coefficient of variation of this difference and (C) spatial distribution of random forest prediction uncertainty (infinitesimal jackknife error, calculated following Wager et al. method (2014)).

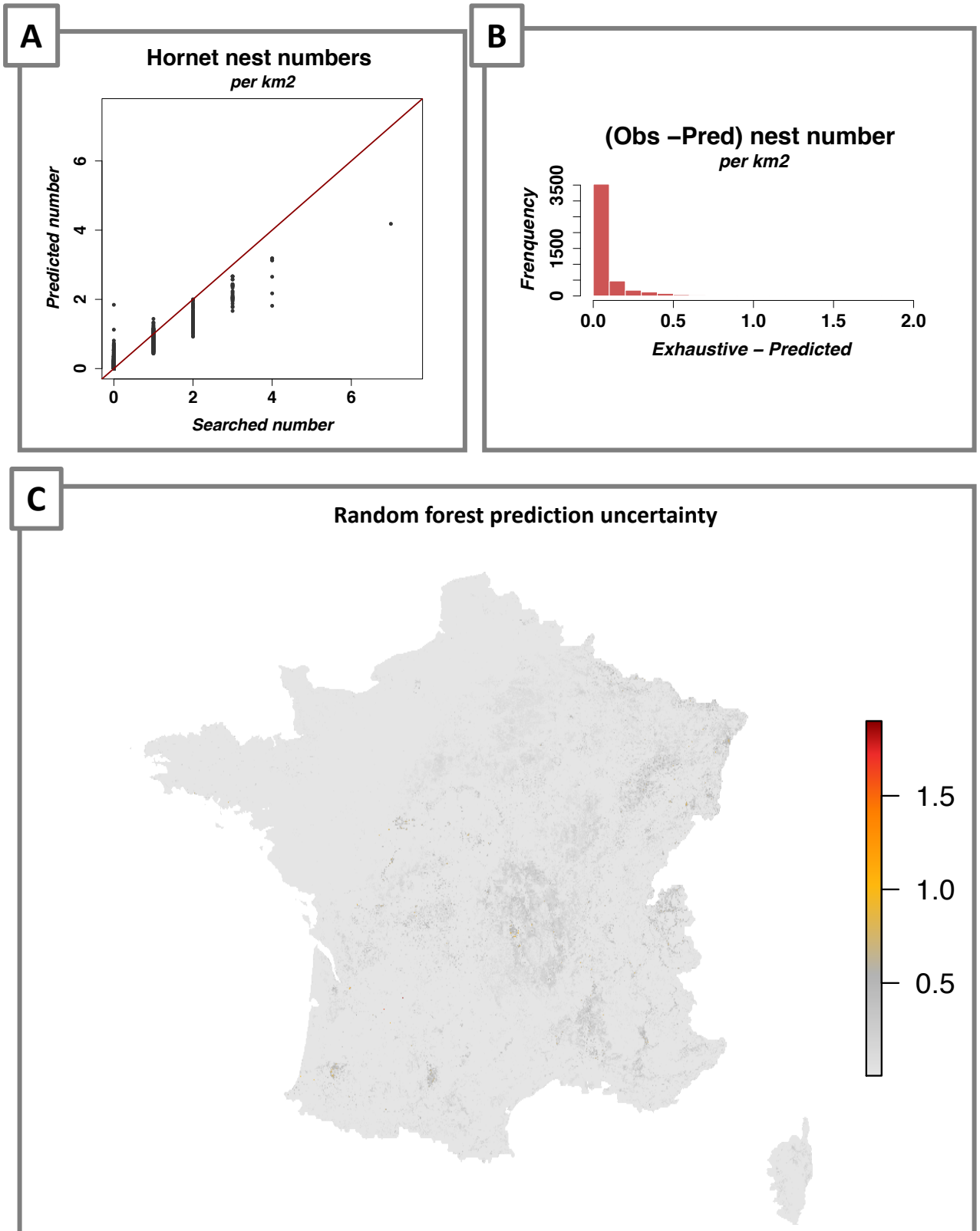
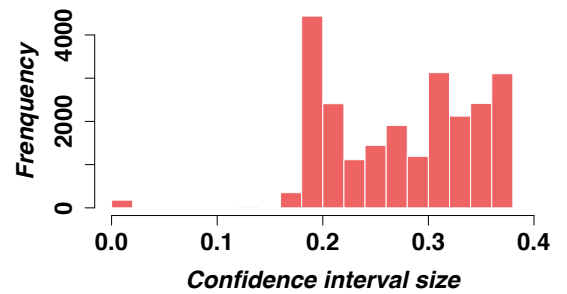
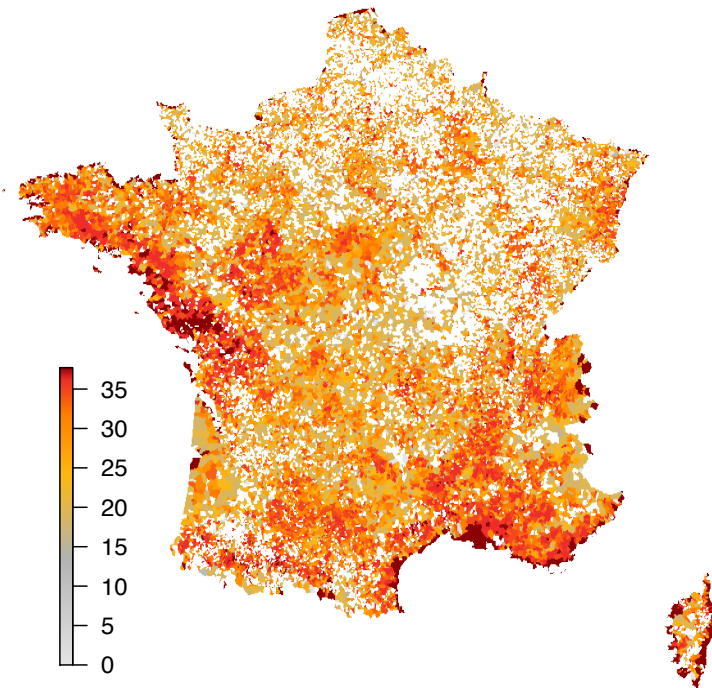


Fig. S4: Evaluation of the mortality model; size of the prediction confidence interval, for the different scenarios and nest number used. The colour scale used is the same for both maps.

***Mortality prediction uncertainty
Low predation scenario***



***Mortality prediction uncertainty
High predation scenario***

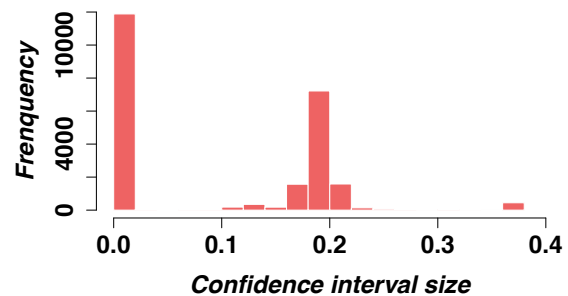
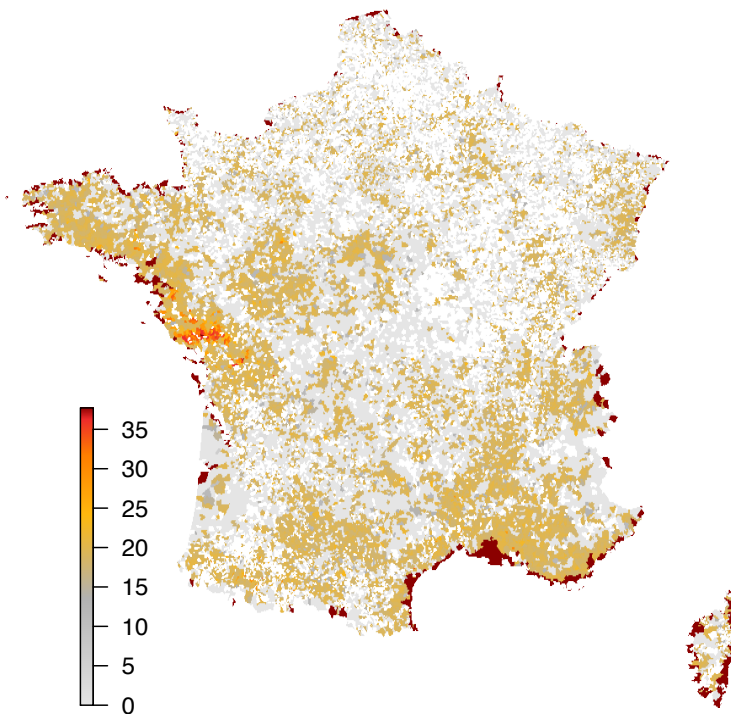


Table S1: Variables used for the random forest abundance model and sources. All variables were either obtained or resampled at the 30 arc-sec (approx. 1 km²) resolution before modelling.

Variable	Description	Source
Bioclim variables (1 to 19)	Represent temperature and precipitation annual trends, seasonality and extreme or limiting environmental events.	http://worldclim.org
Hornet environmental suitability	Climatic, habitat and environmental suitabilities obtained using a multi-scale species distribution model.	Supplementary material of: Fournier et al. (2017)
Human footprint index	Global dataset created from nine global data layers covering human population pressure (population density), human land use and infrastructure (built-up areas, nighttime lights, land use/land cover), and human access (coastlines, roads, railroads, navigable rivers).	http://sedac.ciesin.columbia.edu/data/set/wildare-as-v2-human-footprint-geographic/data-download
Altitude	Altitude in meters above sea level	https://www.eea.europa.eu/data-and-maps/data/copernicus-land-monitoring-service-eu-dem
Wind (month 1 to 12)	Average wind speed per month	http://worldclim.org
% tree cover	Rasters created at the 30 arc-sec from the 100m resolution original file.	http://www.statistiques.developpement-durable.gouv.fr/clc/fichiers/
% urban cover		

Table S2: Estimation of regional honey production losses due to the Asian hornet based on 2015 honey production and beehive abundance data. Hive number and honey production per region were obtained from the Ministry of agriculture. Predicted hive mortality was obtained thanks to the model developed in this paper and it corresponds to the mean mortality of all the townships per region. The predicted loss of honey production is the product of mortality probability and honey production. Finally, the predicted economic loss is based on a mean estimation of honey price of 8€/kg (source : Agrimer).

Region	Hive number	Honey production (kg)	Predicted hive mortality (Probability)	Predicted loss of honey production (kg)	Predicted economic loss (€)
Ile de France	10000	180000	81.9	147381	1179046
Centre	34060	681200	81.5	554883	4439067
Bourgogne, Franche-Comté	58140	1766140	82.5	1457234	11657876
Haut de France	12708	137400	84.0	115353	922824
Normandie	11060	216036	79.8	172303	1378421
Grand Est	60112	906568	80.5	729404	5835230
Bretagne	24945	720362	67.1	483405	3867240
Centre-Val de Loire	33345	273770	69.9	191363	1530904
Occitanie	163950	1859972	71.4	1327746	10621971
Nouvelle Aquitaine	108370	3188000	76.2	2429875	19438997
Rhône Alpes, Auvergne	127600	1886400	77.2	1456481	11651846
PACA	95000	2375010	67.3	1597924	12783391
Corse	20500	302000	62.2	187919	1503352
Total				10,851,271	86,810,166

BIBLIOGRAPHIE GÉNÉRALE

- Abbott RJ (1992) Plant invasions, interspecific hybridization and the evolution of new plant taxa. *Trends Ecol Evol* 7:401–405. doi: 10.1016/0169-5347(92)90020-C
- Abelleira Martínez OJ, Fremier AK, Günter S, et al (2016) Scaling up functional traits for ecosystem services with remote sensing: concepts and methods. *Ecol Evol* 1–13. doi: 10.1002/ece3.2201
- Abram PK, Moffat CE (2018) Rethinking biological control programs as planned invasions. *Curr Opin Insect Sci* 1–7. doi: 10.1016/j.cois.2018.01.011
- Adams WM (2014) The value of valuing nature. *Science* (80-) 346:549–551. doi: 10.1126/science.1255997
- Ainouche ML, Fortune PM, Salmon A, et al (2009) Hybridization, polyploidy and invasion: Lessons from *Spartina* (Poaceae). *Biol Invasions* 11:1159–1173. doi: 10.1007/s10530-008-9383-2
- Aizen M a., Harder LD (2009) The Global Stock of Domesticated Honey Bees Is Growing Slower Than Agricultural Demand for Pollination. *Curr Biol* 19:915–918. doi: 10.1016/j.cub.2009.03.071
- Aizen M a, Morales CL, Vázquez DP, et al (2014) When mutualism goes bad: density-dependent impacts of introduced bees on plant reproduction. *New Phytol n/a-n/a*. doi: 10.1111/nph.12924
- Aizen MA, Smith-Ramírez C, Morales CL, et al (2018) Coordinated species importation policies are needed to reduce serious invasions globally: The case of alien bumblebees in South America. *J Appl Ecol* 1–7. doi: 10.1111/1365-2664.13121
- Allen WL, Street SE, Capellini I (2017) Fast life history traits promote invasion success in amphibians and reptiles. *Ecol Lett* 20:222–230. doi: 10.1111/ele.12728
- Allouche O, Tsoar A, Kadmon R (2006) Assessing the accuracy of species distribution models: Prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *J Appl Ecol* 43:1223–1232. doi: 10.1111/j.1365-2664.2006.01214.x
- Alpert P, Bone E, Holzapfel C (2000) Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 3:52–66. doi: 10.1078/1433-8319-00004
- Ameden HA, Boxall PC, Cash SB, Vickers DA (2009) An agent-based model of border enforcement for invasive species management. *Can J Agric Econ* 57:481–496. doi: 10.1111/j.1744-7976.2009.01166.x
- Anderson LG, Rocliffe S, Haddaway NR, Dunn AM (2015) The role of tourism and recreation in the spread of non-native species: A systematic review and meta-analysis. *PLoS One* 10:1–15. doi: 10.1371/journal.pone.0140833
- Anderson LWJ (2005) California's Reaction to *Caulerpa taxifolia*: A Model for Invasive Species Rapid Response*. *Biol Invasions* 7:1003–1016. doi: 10.1007/s10530-004-3123-z
- Arabia G, Griffith D, Haining R (1998) Error propagation modelling in raster GIS: overlay operations. *Int J Geogr Inf Sci* 12:145–167. doi: 10.1080/136588198241932
- Araújo MB, Luoto M (2007) The importance of biotic interactions for modelling species distributions under climate change. *Glob Ecol Biogeogr* 16:743–753. doi: 10.1111/j.1466-8238.2007.00359.x
- Araújo MB, New M (2007) Ensemble forecasting of species distributions. *Trends Ecol Evol* 22:42–47. doi: 10.1016/j.tree.2006.09.010
- Araújo MB, Pearson RG, Thuiller W, Erhard M (2005a) Validation of species–climate impact models under climate change. *Glob Chang Biol* 11:1504–1513. doi: 10.1111/j.1365-2486.2005.001000.x
- Araújo MB, Peterson a. T (2012) Uses and misuses of bioclimatic envelope modeling. *Ecology* 93:1527–1539. doi: 10.1890/07-1861.1
- Araújo MB, Whittaker RJ, Ladle RJ, Erhard M (2005b) Reducing uncertainty in projections of extinction risk from climate change. *Glob Ecol Biogeogr* 14:529–538. doi: 10.1111/j.1466-822X.2005.00182.x
- Arca M, Mougél F, Guillemaud T, et al (2015) Reconstructing the invasion and the demographic history of the yellow-legged hornet, *Vespa velutina*, in Europe. *Biol Invasions* 17:2357–2371. doi: 10.1007/s10530-015-0880-9
- Arca M, Papachristoforou A, Mougél F, et al (2014) Defensive behaviour of *Apis mellifera* against *Vespa velutina* in France: Testing whether European honeybees can develop an effective collective defence against a new predator. *Behav Processes* 106:122–129. doi: 10.1016/j.beproc.2014.05.002
- Arlot S, Celisse A (2009) A survey of cross-validation procedures for model selection. 4:40–79. doi: 10.1214/09-SS054
- Armstrong KF, Ball SL (2005) DNA barcodes for biosecurity: invasive species identification. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 360:1813–1823. doi: 10.1098/rstb.2005.1713

- Aslan CE, Sikes BA, Gedan KB (2015) Research on mutualisms between native and non-native partners can contribute critical ecological insights. *NeoBiota* 26:39–54. doi: 10.3897/neobiota.26.8837
- Augusiak J, Van den Brink PJ, Grimm V (2014) Merging validation and evaluation of ecological models to “evaluation”: A review of terminology and a practical approach. *Ecol Modell* 280:117–128. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2013.11.009
- Austin MP, Van Niel KP (2011) Improving species distribution models for climate change studies: Variable selection and scale. *J Biogeogr* 38:1–8. doi: 10.1111/j.1365-2699.2010.02416.x
- Aven T (2016) Risk assessment and risk management: Review of recent advances on their foundation. *Eur J Oper Res* 253:1–13. doi: 10.1016/j.ejor.2015.12.023
- Bacher S, Blackburn TM, Essl F, et al (2017) Socio-economic impact classification of alien taxa (SEICAT). *Methods Ecol Evol* 2017:1–10. doi: 10.1111/2041-210X.12844
- Bambach RK (2006) Phanerozoic Biodiversity Mass Extinctions. *Annu Rev Earth Planet Sci* 34:127–155. doi: 10.1146/annurev.earth.33.092203.122654
- Barbault R (2010) Les invasions biologiques; une question de natures et de sociétés, Quae.
- Barbet-Massin M, Jiguet F, Albert CH, Thuiller W (2012) Selecting pseudo-absences for species distribution models: how, where and how many? *Methods Ecol Evol* 3:327–338. doi: 10.1111/j.2041-210X.2011.00172.x
- Barbet-Massin M, Rome Q, Muller F, et al (2013) Climate change increases the risk of invasion by the Yellow-legged hornet. *Biol Conserv* 157:4–10. doi: 10.1016/j.biocon.2012.09.015
- Barbet-Massin M, Rome Q, Villemant C, Courchamp F (2018a) Can species distribution models really predict the expansion of invasive species? *PLoS One* 13:e0193085. doi: 10.1371/journal.pone.0193085
- Barbet-Massin M, Salles J, Courchamp F (2018b) Evaluating the economic costs of the Asian hornet invasion - under review.
- Barbosa AM (2015) fuzzySim : applying fuzzy logic to binary similarity indices in ecology. *Methods Ecol Evol* 6:853–858. doi: 10.1111/2041-210X.12372
- Barnosky AD, Matzke N, Tomiya S, et al (2011) Has the Earth’s sixth mass extinction already arrived? *Nature* 470:51–57. doi: 10.1038/nature09678
- Barry S, Elith J (2006) Error and uncertainty in habitat models. *J Appl Ecol* 43:413–423. doi: 10.1111/j.1365-2664.2006.01136.x
- Bates J, Crowe M, Frich P, et al (2001) Observed climate variability and Change. Cambridge Univ Press 99–181.
- Bebber DP (2015) Range-Expanding Pests and Pathogens in a Warming World. 1–22. doi: 10.1146/annurev-phyto-080614-120207
- Becheler R, Xhaard C, Klein EK, et al (2016) Genetic signatures of a range expansion in natura: when clones play leapfrog. *Ecol Evol* 6:6625–6632. doi: 10.1002/ece3.2392
- Becher M a., Grimm V, Thorbek P, et al (2014) BEEHAVE: A systems model of honeybee colony dynamics and foraging to explore multifactorial causes of colony failure. *J Appl Ecol* 51:470–482. doi: 10.1111/1365-2664.12222
- Behdarvand N, Kaboli M, Ahmadi M, et al (2014) Spatial risk model and mitigation implications for wolf-human conflict in a highly modified agroecosystem in western Iran. *Biol Conserv* 177:156–164. doi: 10.1016/j.biocon.2014.06.024
- Bellard C, Bertelsmeier C, Leadley P, et al (2012) Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecol Lett* 15:365–377. doi: 10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x
- Bellard C, Cassey P, Blackburn TM (2016a) Alien species as a driver of recent extinctions. *Biol Lett* 12:20150623. doi: 10.1098/rsbl.2015.0623
- Bellard C, Genovesi P, Jeschke J (2016b) Global patterns in vertebrates threatened by biological invasions. *Pnas*. doi: 10.1098/rspb.2015.2454
- Bellard C, Leclerc C, Courchamp F (2015) Combined impacts of global changes on biodiversity across the USA. *Sci Rep* 5:11828. doi: 10.1038/srep11828
- Bellard C, Leroy B, Thuiller W, et al (2016c) Major drivers of invasion risks throughout the world. *Ecosphere* 7:1–14. doi: 10.1002/ecs2.1241
- Bellard C, Rysman JF, Leroy B, et al (2017) A global picture of biological invasion threat on islands. *Nat Ecol Evol* 1:1862–1869. doi: 10.1038/s41559-017-0365-6
- Bellocchi G, Rivington M, Donatelli M, Matthews K (2010) Validation of biophysical models: issues and methodologies. A review. *Agron Sustain Dev* 30:109–130. doi: 10.1051/agro/2009001
- Bennett ND, Croke BFW, Guariso G, et al (2013) Characterising performance of environmental models. *Environ Model Softw* 40:1–20. doi: 10.1016/j.envsoft.2012.09.011
- Bentley J, O’neil R (1997) On the ethics of biological control of insect pests. *Agric Human Values* 14:283–289.

- Benton MJ, Twitchett RJ (2003) How to kill (almost) all life: The end-Permian extinction event. *Trends Ecol Evol* 18:358–365. doi: 10.1016/S0169-5347(03)00093-4
- Bertelsmeier C, Luque GM, Confais A, Courchamp F (2013a) Ant Profiler - A database of ecological characteristics of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News* 18:73–76.
- Bertelsmeier C, Luque GM, Courchamp F (2013b) Increase in Quantity and Quality of Suitable Areas for Invasive Species as Climate Changes. *Conserv Biol* 27:1458–1467. doi: 10.1111/cobi.12093
- Bertelsmeier C, Luque GM, Hoffmann BD, Courchamp F (2015) Worldwide ant invasions under climate change. *Biodivers Conserv* 24:117–128. doi: 10.1007/s10531-014-0794-3
- Bertelsmeier C, Ollier S, Liebhold A, Keller L (2017) Recent human history governs global ant invasion dynamics. *Nat Ecol Evol* 1:184. doi: 10.1038/s41559-017-0184
- Bertolino S, Liyo S, Laurino D, et al (2016) Spread of the invasive yellow-legged hornet *Vespa velutina* (Hymenoptera: Vespidae) in Italy. *Appl Entomol Zool* 51:589–597. doi: 10.1007/s13355-016-0435-2
- Bessa AS, Carvalho J, Gomes A, Santarém F (2016) Climate and land-use drivers of invasion: predicting the expansion of *Vespa velutina nigrithorax* into the Iberian Peninsula. *Insect Conserv Divers* 9:27–37. doi: 10.1111/icad.12140
- Beyou W, Darses O, Puydarrieux P, et al (2016) EFESE, le service de pollinisation.
- Biesmeijer JC, Roberts SPM, Reemer M, et al (2006) Parallel Declines in Pollinators and Insect-Pollinated Plants in Britain and the Netherlands. *Science* (80-) 313:351–354. doi: 10.1126/science.1127863
- Blackburn TM, Essl F, Evans T, et al (2014) A Unified Classification of Alien Species Based on the Magnitude of their Environmental Impacts. *PLoS Biol* 12:e1001850. doi: 10.1371/journal.pbio.1001850
- Blackburn TM, Lockwood JL, Cassey P (2015) The influence of numbers on invasion success. *Mol Ecol* 24:1942–1953. doi: 10.1111/mec.13075
- Blackburn TM, Pyšek P, Bacher S, et al (2011) A proposed unified framework for biological invasions. *Trends Ecol Evol* 26:333–339. doi: 10.1016/j.tree.2011.03.023
- Blight O, Josens R, Bertelsmeier C, et al (2017) Differences in behavioural traits among native and introduced colonies of an invasive ant. *Biol Invasions* 19:1389–1398. doi: 10.1007/s10530-016-1353-5
- Blondel J, Hoffmann B, Courchamp F (2014) The end of Invasion Biology: Intellectual debate does not equate to nonsensical science. *Biol Invasions* 16:977–979. doi: 10.1007/s10530-013-0560-6
- Bogich TL, Liebhold AM, Shea K (2008) To sample or eradicate? A cost minimization model for monitoring and managing an invasive species. *J Appl Ecol* 45:1134–1142. doi: 10.1111/j.1365-2664.2008.01494.x
- Bonizzoni M, Gasperi G, Chen X, James AA (2013) The invasive mosquito species *Aedes albopictus*: Current knowledge and future perspectives. *Trends Parasitol* 29:460–468. doi: 10.1016/j.pt.2013.07.003
- Bonnet X, Wittmann A, Flores-Ferrer A, et al (2015) Analyse économique des espèces exotiques envahissantes en France. *Commis général du développement durable* 1–119.
- Booy O, Mill AC, Roy HE, et al (2017) Risk management to prioritise the eradication of new and emerging invasive non-native species. *Biol Invasions* 19:2401–2417. doi: 10.1007/s10530-017-1451-z
- Boudouresque CF, Bernard G, Pergent G, et al (2009) Regression of Mediterranean seagrasses caused by natural processes and anthropogenic disturbances and stress: A critical review. *Bot Mar* 52:395–418. doi: 10.1515/BOT.2009.057
- Bradshaw CJA, Leroy B, Bellard C, et al (2016) Reviewer's Comments Massive yet grossly underestimated global costs of invasive insects. *Nat Commun* 6:2011. doi: 10.1038/ncomms12986
- Braunisch V, Coppes J, Arlettaz R, et al (2013) Selecting from correlated climate variables: A major source of uncertainty for predicting species distributions under climate change. *Ecography (Cop)* 36:971–983. doi: 10.1111/j.1600-0587.2013.00138.x
- Breeze TD, Bailey AP, Balcombe KG, Potts SG (2011) Pollination services in the UK: How important are honeybees? *Agric Ecosyst Environ* 142:137–143. doi: 10.1016/j.agee.2011.03.020
- Briggs JC (2017) Rise of Invasive Species Denialism? A Response to Russell and Blackburn. 32:231–232. doi: 10.1016/j.tree.2017.02.003
- Brockerhoff EG, Kimberley M, Liebhold AM, et al (2014) Predicting how altering propagule pressure changes establishment rates of biological invaders across species pools. *Ecology* 95:594–601. doi: 10.1890/13-0465.1
- Broennimann O, Guisan A (2008) Predicting current and future biological invasions: both native and invaded ranges matter. *Biol Lett* 4:585–589. doi: 10.1098/rsbl.2008.0254
- Broennimann O, Treier UA, Müller-Schärer H, et al (2007) Evidence of climatic niche shift during biological invasion. *Ecol Lett* 10:701–709. doi: 10.1111/j.1461-0248.2007.01060.x
- Brook BW, Sodhi NS, Bradshaw CJ a (2008) Synergies among extinction drivers under global change. *Trends Ecol Evol* 23:453–460. doi: 10.1016/j.tree.2008.03.011

- Broomell SB, Budescu D V., Por HH (2015) Personal experience with climate change predicts intentions to act. *Glob Environ Chang* 32:67–73. doi: 10.1016/j.gloenvcha.2015.03.001
- Brown JD, Heuvelink GBM (2005) Assessing Uncertainty Propagation through Physically Based Models of Soil Water Flow and Solute Transport. *Encycl Hydrol Sci*. doi: 10.1002/0470848944.hsa081
- Brown JH, Sax DOVF (2005) Biological invasions and scientific objectivity: Reply to Cassey et al (2005). *Ecology* 481–483.
- Buchadas A, Vaz AS, Honrado JP, et al (2017) Dynamic models in research and management of biological invasions. *J Environ Manage* 196:594–606. doi: 10.1016/j.jenvman.2017.03.060
- Buckley YM, Han Y (2014) Managing the side effects of invasion control. *Science* (80-) 344:975–976. doi: 10.1126/science.1254662
- Bucklin DN, Basille M, Benscoter AM, et al (2014) Comparing species distribution models constructed with different subsets of environmental predictors. *Divers Distrib* 21:1–13. doi: 10.1111/ddi.12247
- Bühler A, Cavaillé F, Gambino M (2007) Le jeune chercheur et l'interdisciplinarité en sciences sociales. 398:392–398.
- Buisson L, Thuiller W, Casajus N, et al (2010) Uncertainty in ensemble forecasting of species distribution. *Glob Chang Biol* 16:1145–1157. doi: 10.1111/j.1365-2486.2009.02000.x
- Bulleri F, Airoldi L, Branca GM, Abbiati M (2006) Positive effects of the introduced green alga, *Codium fragile* ssp. *tomentosoides*, on recruitment and survival of mussels. *Mar Biol* 148:1213–1220. doi: 10.1007/s00227-005-0181-4
- Burgess SD, Bowring SA (2015) High-precision geochronology confirms voluminous magmatism before, during, and after Earth's most severe extinction. *Sci Adv* 1:e1500470–e1500470. doi: 10.1126/sciadv.1500470
- Burgess SD, Bowring S, Shen S (2014) High-precision timeline for Earth's most severe extinction. *Proc Natl Acad Sci* 111:3316–3321. doi: 10.1073/pnas.1317692111
- Cabra-Rivas I, Saldaña A, Castro-Díez P, Gallien L (2015) A multi-scale approach to identify invasion drivers and invaders' future dynamics. *Biol Invasions* 18:411–426. doi: 10.1007/s10530-015-1015-z
- Cadotte MW, Hamilton MA, Murray BR (2009) Phylogenetic relatedness and plant invader success across two spatial scales. *Divers Distrib* 15:481–488. doi: 10.1111/j.1472-4642.2009.00560.x
- Capellini I, Baker J, Allen WL, et al (2015) The role of life history traits in mammalian invasion success. *Ecol Lett* 18:1099–1107. doi: 10.1111/ele.12493
- Capinha C, Essl F, Seebens H, et al (2015) The dispersal of alien species redefines biogeography in the Anthropocene. *Science* (80-) 348:1248–1251. doi: 10.1126/science.aaa8913
- Cardador L, Carrete M, Gallardo B, Tella JL (2016) Combining trade data and niche modelling improves predictions of the origin and distribution of non-native European populations of a globally invasive species. *J Biogeogr* 43:967–978. doi: 10.1111/jbi.12694
- Carruthers J, Robin L, Hattingh JP, et al (2011) A native at home and abroad: The history, politics, ethics and aesthetics of acacias. *Divers Distrib* 17:810–821. doi: 10.1111/j.1472-4642.2011.00779.x
- Catford JA, Baumgartner JB, Vesk PA, et al (2016) Disentangling the four demographic dimensions of species invasiveness. *J Ecol* 104:1745–1758. doi: 10.1111/1365-2745.12627
- Caut S, Angulo E, Courchamp F (2009) Avoiding surprise effects on Surprise Island: Alien species control in a multitrophic level perspective. *Biol Invasions* 11:1689–1703. doi: 10.1007/s10530-008-9397-9
- Cazelles K, Araújo MB, Mouquet N, Gravel D (2015) A theory for species co-occurrence in interaction networks. *Theor Ecol* 9:39–48. doi: 10.1007/s12080-015-0281-9
- Celini L, Roy V, Jaques D, et al (2012) Présence et origine d'*Acromyrmex octospinosus* (Reich, 1793) à Saint-Barthélemy, Petites Antilles. *Bull la Société Entomol Fr* 117:167–172.
- Chapman D, Purse B V., Roy HE, Bullock JM (2017) Global trade networks determine the distribution of invasive non-native species. *Glob Ecol Biogeogr* 26:907–917. doi: 10.1111/geb.12599
- Chapple DG, Whitaker AH, Chapple SNJ, et al (2013) Biosecurity interceptions of an invasive lizard: Origin of stowaways and human-assisted spread within New Zealand. *Evol Appl* 6:324–339. doi: 10.1111/eva.12002
- Chen I (2012) Rapid Range Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming. doi: 10.1126/science.1206432
- Choi MB, Martin SJ, Lee JW (2012) Distribution, spread, and impact of the invasive hornet *Vespa velutina* in South Korea. In: *J. Asia. Pac. Entomol.*
- Chown SL, Hodgins KA, Griffin PC, et al (2015) Biological invasions, climate change and genomics. *Evol Appl* 8:23–46. doi: 10.1111/eva.12234
- Cini A, Cappa F, Petrocelli I, et al (2018) Competition between the native and the introduced hornets *Vespa crabro* and *Vespa velutina* : a comparison of potentially relevant life-history traits. *Ecol Entomol*. doi: 10.1111/een.12507

- Clavel J, Julliard R, Devictor V (2011) Worldwide decline of specialist species: Toward a global functional homogenization? *Front Ecol Environ* 9:222–228. doi: 10.1890/080216
- Clavero M, García-Berthou E (2005) Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends Ecol Evol* 20:110. doi: 10.1016/j.tree.2005.01.003
- Colautti RI, Richardson DM (2009) Subjectivity and flexibility in invasion terminology: Too much of a good thing? *Biol Invasions* 11:1225–1229. doi: 10.1007/s10530-008-9333-z
- Collectif (2017) *Le grand Larousse illustré*, Larousse.
- Cook DC, Thomas MB, Cunningham S a, et al (2007) Predicting the economic impact of an invasive species on an ecosystem service. *Ecol Appl* 17:1832–1840. doi: 10.1890/06-1632.1
- Costanza R, Arge R, Groot R De, et al (1997) The value of the world ' s ecosystem services and natural capital. *Nature* 387:253–260. doi: 10.1038/387253a0
- Costanza R, de Groot R, Sutton P, et al (2014) Changes in the global value of ecosystem services. *Glob Environ Chang* 26:152–158. doi: 10.1016/j.gloenvcha.2014.04.002
- Coulston JW, Blinn CE, Thomas VA, Wynne RH (2016) Approximating Prediction Uncertainty for Random Forest Regression Models. *Photogramm Eng Remote Sens* 82:189–197. doi: 10.14358/PERS.82.3.189
- Courchamp F, Fournier A, Bellard C, et al (2016) Invasion Biology: Specific Problems and Possible Solutions. *Trends Ecol Evol* xx:1–10. doi: 10.1016/j.tree.2016.11.001
- Cox-Foster DL, Conlan S, Holmes EC, et al (2007) A metagenomic survey of microbes in honey bee colony collapse disorder. *Science* 318:283–287. doi: 10.1126/science.1146498
- Crosetto M, Moreno Ruiz JA, Crippa B (2001) Uncertainty propagation in models driven by remotely sensed data. *Remote Sens Environ* 76:373–385. doi: 10.1016/S0034-4257(01)00184-5
- Crowley SL, Hinchliffe S, McDonald RA (2017a) Conflict in invasive species management. *Front Ecol Environ* 15:133–141. doi: 10.1002/fee.1471
- Crowley SL, Hinchliffe S, McDonald RA (2017b) Invasive species management will benefit from social impact assessment. *J Appl Ecol* 54:351–357. doi: 10.1111/1365-2664.12817
- Crutzen PJ (2006) The “ Anthropocene .” *Earth Syst Sci Anthr* Springer, Berlin, Heidelb. doi: 10.1007/3-540-26590-2_3
- D’Antonio CM, Levine JM (2007) Forecasting biological invasions with increasing international trade. *Conserv Biol* 21:1666. doi: 10.1046/j.1523-1739.2003.02038.x
- D’hondt B, Vanderhoeven S, Roelandt S, et al (2015) Harmonia + and Pandora +: risk screening tools for potentially invasive plants, animals and their pathogens. *Biol Invasions* 17:1869–1883. doi: 10.1007/s10530-015-0843-1
- David P, Thébault E, Anneville O, et al (2017) Impacts of Invasive Species on Food Webs: A Review of Empirical Data. *Adv Ecol Res* 56:1–60. doi: 10.1016/bs.aecr.2016.10.001
- Davidson AD, Hewitt CL (2014) How often are invasion-induced ecological impacts missed? *Biol Invasions* 16:1165–1173. doi: 10.1007/s10530-013-0570-4
- Davis M a., Thompson K, Philip Grime J (2001) Charles S. Elton and the dissociation of invasion ecology from the rest of ecology. *Divers Distrib* 7:97–102. doi: 10.1046/j.1472-4642.2001.00099.x
- Davis MA, Grime JP, Thompson K (2000) Fluctuating resources in plant communities: A general theory of invasibility. *J Ecol* 88:528–534. doi: 10.1046/j.1365-2745.2000.00473.x
- Davis MA, Pelsor M (2001) Experimental support for a mechanistic resource-based model of invasibility. *Ecol Lett* 4:421–428. doi: 10.1046/j.1461-0248.2001.00246.x
- Day CC, Landguth EL, Bearlin A, et al (2018) Using simulation modeling to inform management of invasive species: A case study of eastern brook trout suppression and eradication. *Biol Conserv* 221:10–22. doi: 10.1016/j.biocon.2018.01.017
- De Rosnay J (2014) *Le microscope : Vers une vision globale.*, Points. Paris
- Dehnen K (2012) TEASIng apart alien species risk assessments : a framework for best practices. 1475–1493. doi: 10.1111/ele.12003
- Delfosse ES (2005) Risk and ethics in biological control. *Biol Control* 35:319–329. doi: 10.1016/j.biocontrol.2005.09.009
- Depecker L (2017) *Vocabulaire de la biologie.*
- Dewitt B, Fischhoff B, Davis A, Broomell SB (2015) Environmental risk perception from visual cues: The psychophysics of tornado risk perception. *Environ Res Lett*. doi: 10.1088/1748-9326/10/12/124009
- Dickie IA, Bennett BM, Burrows LE, et al (2014) Conflicting values: Ecosystem services and invasive tree management. *Biol Invasions* 16:705–719. doi: 10.1007/s10530-013-0609-6

- Didham RK, Tylianakis JM, Gemmill NJ, et al (2007) Interactive effects of habitat modification and species invasion on native species decline. *Trends Ecol Evol* 22:489–496. doi: 10.1016/j.tree.2007.07.001
- Diniz-Filho JAF, Bini LM, Rangel TF, et al (2012) On the selection of phylogenetic eigenvectors for ecological analyses. *Ecography (Cop)* 35:239–249. doi: 10.1111/j.1600-0587.2011.06949.x
- Dirzo R, Young HS, Galetti M, et al (2014) Defaunation in the Anthropocene. *Science (80-)* 401:401–406. doi: 10.1126/science.1251817
- Doherty TS, Glen AS, Nimmo DG, et al (2016) Invasive predators and global biodiversity loss. *Proc Natl Acad Sci* 113:11261–11265. doi: 10.1073/pnas.1602480113
- Dormann CF (2007) Promising the future? Global change projections of species distributions. *Basic Appl Ecol* 8:387–397. doi: 10.1016/j.baae.2006.11.001
- Douma JC, Robinet C, Hemerik L, et al (2015) Development of probabilistic models for quantitative pathway analysis of plant pests introduction for the EU territory. *EFSA Support Publ* 12:n/a-n/a. doi: 10.2903/sp.efsa.2015.EN-809
- Dukes JS, Mooney HA (1999) Does global change increase the success of biological invaders? *Trends Ecol Evol* 14:135–139. doi: 10.1016/S0169-5347(98)01554-7
- Dullinger S, Kleinbauer I, Peterseil J, et al (2009) Niche based distribution modelling of an invasive alien plant: Effects of population status, propagule pressure and invasion history. *Biol Invasions* 11:2401–2414. doi: 10.1007/s10530-009-9424-5
- Early R, Bradley BA, Dukes JS, et al (2016) Global threats from invasive alien species in the twenty-first century and national response capacities. *Nat Commun* 7:12485. doi: 10.1038/ncomms12485
- EFSA (2015) Statement on the suitability of the BEEHAVE model for its potential use in a regulatory context and for the risk assessment of multiple stressors in honeybees at the landscape level. *EFSA J*. doi: 10.2903/j.efsa.2015.4125
- Elith J, Leathwick JR (2009) Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annu Rev Ecol Syst* 40:677–697. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159
- Ellis JD, Munn P a (2005) The worldwide health status of honey bees. *Bee World* 86:88–101. doi: 10.1080/0005772X.2005.11417323
- Essl F, Bacher S, Blackburn TM, et al (2015) Crossing Frontiers in Tackling Pathways of Biological Invasions. *Bioscience* 65:769–782. doi: 10.1093/biosci/biv082
- Estévez RA, Anderson CB, Pizarro JC, Burgman MA (2015) Clarifying values, risk perceptions, and attitudes to resolve or avoid social conflicts in invasive species management. *Conserv Biol* 29:19–30. doi: 10.1111/cobi.12359
- Evans T a., Forschler BT, Grace JK (2011) Biology of Invasive Termites: A Worldwide Review. *Annu Rev Entomol* 58:120928130709004. doi: 10.1146/annurev-ento-120811-153554
- Evans T, Kumschick S, Blackburn TM, Strubbe D (2016) Application of the Environmental Impact Classification for Alien Taxa (EICAT) to a global assessment of alien bird impacts. *Divers Distrib* 22:919–931. doi: 10.1111/ddi.12464
- Fagan WF, Lewis MA, Neubert MG, Van Den Driessche P (2002) Invasion theory and biological control. *Ecol Lett* 5:148–157. doi: 10.1046/j.1461-0248.2002.0_285.x
- Fernandes ÉKK, Rangel DEN, Braga GUL, Roberts DW (2015) Tolerance of entomopathogenic fungi to ultraviolet radiation: a review on screening of strains and their formulation. *Curr Genet* 61:427–440. doi: 10.1007/s00294-015-0492-z
- Ferrier S, Guisan A (2006) Spatial modelling of biodiversity at the community level. *J Appl Ecol* 43:393–404. doi: 10.1111/j.1365-2664.2006.01149.x
- Fielding a H, Bell JF (1997) A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environ Conserv* 24:38–49. doi: 10.1017/S0376892997000088
- Finnoff D, Shogren JF, Leung B, Lodge D (2007) Take a risk: Preferring prevention over control of biological invaders. *Ecol Econ* 62:216–222. doi: 10.1016/j.ecolecon.2006.03.025
- Fischer LK, Von Der Lippe M, Kowarik I (2009) Tree invasion in managed tropical forests facilitates endemic species. *J Biogeogr* 36:2251–2263. doi: 10.1111/j.1365-2699.2009.02173.x
- Fitter MW and A (1996) The Varying Success of Invaders. *Ecol Soc Am* 77:1661–1666.
- Fleming PA, Bateman PW (2018) Novel predation opportunities in anthropogenic landscapes. *Anim Behav* 138:145–155. doi: S0003347218300617
- Fordham DA, Bertelsmeier C, Brook BW, et al (2017) How complex should models be? Comparing correlative and mechanistic range dynamics models. *Glob Chang Biol* 1–14. doi: 10.1111/gcb.13935
- Forsyth GG, Le Maitre DC, O'Farrell PJ, van Wilgen BW (2012) The prioritisation of invasive alien plant control projects using a multi-criteria decision model informed by stakeholder input and spatial data. *J Environ Manage* 103:51–57. doi: 10.1016/j.jenvman.2012.01.034

- Fourcade M, Healy K (2007) Moral Views of Market Society. *Annu Rev Sociol* 33:285–311. doi: 10.1146/annurev.soc.33.040406.131642
- Fourcade Y, Besnard AG, Secondi J (2017) Paintings predict the distribution of species, or the challenge of selecting environmental predictors and evaluation statistics. *Glob Ecol Biogeogr* 245–256. doi: 10.1111/geb.12684
- Fournier A, Barbet-Massin M, Rome Q, Courchamp F (2017) Predicting species distribution combining multi-scale drivers. *Glob Ecol Conserv* 12:215–226. doi: 10.1016/j.gecco.2017.11.002
- Franklin DN, Brown MA, Datta S, et al (2017) Invasion dynamics of Asian hornet, *Vespa velutina* (Hymenoptera: Vespidae): a case study of a commune in south-west France. *Appl Entomol Zool* 52:221–229. doi: 10.1007/s13355-016-0470-z
- Franklin J, Miller JA (2010) Mapping species distributions: Spatial inference and prediction. Cambridge University Press, Cambridge
- Fridley JD, Brown RL, Bruno JF (2004) Null models of exotic invasion and scale-dependent patterns of native and exotic species richness. *Ecology* 85:3215–3222. doi: 10.1890/03-0676
- Fujisaki I, Hart KM, Mazzotti FJ, et al (2010) Risk assessment of potential invasiveness of exotic reptiles imported to South Florida. *Biol Invasions* 12:2585–2596. doi: 10.1007/s10530-009-9667-1
- Fussmann GF, Loreau M, Abrams PA (2007) Eco-evolutionary dynamics of communities and ecosystems. *Funct Ecol* 21:465–477. doi: 10.1111/j.1365-2435.2007.01275.x
- Galil BS (2007) Loss or gain? Invasive aliens and biodiversity in the Mediterranean Sea. *Mar Pollut Bull* 55:314–322. doi: 10.1016/j.marpolbul.2006.11.008
- Galil BS, Boero F, Campbell ML, et al (2015) “Double trouble”: the expansion of the Suez Canal and marine bioinvasions in the Mediterranean Sea. *Biol Invasions* 17:973–976. doi: 10.1007/s10530-014-0778-y
- Gallardo B, Clavero M, Sánchez MI, Vilà M (2016) Global ecological impacts of invasive species in aquatic ecosystems. *Glob Chang Biol* 22:151–163. doi: 10.1111/gcb.13004
- Gallien L, Carboni M (2017) The community ecology of invasive species: where are we and what’s next? *Ecography (Cop)* 40:335–352. doi: 10.1111/ecog.02446
- Gallien L, Douzet R, Pratte S, et al (2012) Invasive species distribution models - how violating the equilibrium assumption can create new insights. *Glob Ecol Biogeogr* 21:1126–1136. doi: 10.1111/j.1466-8238.2012.00768.x
- Gallien L, Mazel F, Lavergne S, et al (2015) Contrasting the effects of environment, dispersal and biotic interactions to explain the distribution of invasive plants in alpine communities. *Biol Invasions* 17:1407–1423. doi: 10.1007/s10530-014-0803-1
- Gallien L, Münkemüller T, Albert CH, et al (2010) Predicting potential distributions of invasive species: where to go from here? *Divers Distrib* 16:331–342. doi: 10.1111/j.1472-4642.2010.00652.x
- Gallo T, Waitt D (2011) Creating a Successful Citizen Science Model to Detect and Report Invasive Species. *Bioscience* 61:459–465. doi: 10.1525/bio.2011.61.6.8
- García-Valdés R, Gotelli NJ, Zavala MA, et al (2015) Effects of climate, species interactions, and dispersal on decadal colonization and extinction rates of Iberian tree species. *Ecol Modell* 309–310:118–127. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2015.04.003
- Garigliani M, Taminiou B, El Agrebi N, et al (2017) Moku virus in invasive Asian Hornets, Belgium, 2016. *Emerg Infect Dis* 23:2109–2112. doi: 10.3201/eid2312.171080
- Genersch E, Yue C, Fries I, De Miranda JR (2006) Detection of Deformed wing virus, a honey bee viral pathogen, in bumble bees (*Bombus terrestris* and *Bombus pascuorum*) with wing deformities. *J Invertebr Pathol* 91:61–63. doi: 10.1016/j.jip.2005.10.002
- Genovesi P, Carboneras C, Vilà M, Walton P (2015) EU adopts innovative legislation on invasive species: a step towards a global response to biological invasions? *Biol Invasions* 17:1307–1311. doi: 10.1007/s10530-014-0817-8
- Geslin B, Gauzens B, Baude M, et al (2017) Massively Introduced Managed Species and Their Consequences for Plant–Pollinator Interactions. In: *Advances in Ecological Research*. pp 147–199
- Gibson L, Yong DL (2017) Saving two birds with one stone: solving the quandary of introduced, threatened species. *Front Ecol Environ* 15:35–41. doi: 10.1002/fee.1449
- Gilroy JJ, Avery JD, Lockwood JL (2017) Seeking International Agreement on What it Means To be “Native.” *Conserv Lett* 10:238–247. doi: 10.1111/conl.12246
- Gobster PH (2011) Factors affecting people’s response to invasive species management. *Invasive Introd plants Anim Hum perceptions, attitudes approaches to Manag* 249–263. doi: 10.4324/9780203525753
- Goodwin BJ, Fahrig L (1999) Predicting Invasiveness of Plant Species Based on Biological Information. *Conserv Biol* 13:422–426.

- Goulson D, Nicholls E, Botías C, Rotheray EL (2015) Bee declines driven by combined stress from parasites, pesticides, and lack of flowers. *2010*:1–16.
- Granett J, Walker MA, Kocsis L, Omer AD (2001) Biology and management of grape phylloxera. *Annu Rev Entomol* 46:387–412. doi: 10.1146/annurev.ento.46.1.387
- Grarock K, Tidemann CR, Wood JT, Lindenmayer DB (2014) Are invasive species drivers of native species decline or passengers of habitat modification? A case study of the impact of the common myna (*Acridotheres tristis*) on Australian bird species. *Austral Ecol* 39:106–114. doi: 10.1111/aec.12049
- Groffman PM, Stylinski C, Nisbet MC, et al (2010) Restarting the conversation: Challenges at the interface between ecology and society. *Front Ecol Environ* 8:284–291. doi: 10.1890/090160
- Gross L (2005) Why Not the Best? How Science Failed the Florida Panther. *PLoS Biol* 3:1525–1531. doi: 10.1371/journal.pbio.0030333
- Grosso-Silva JM, Maia M (2012) *Vespa velutina* Lepeletier, 1836 (Hymenoptera, Vespidae), new species for Portugal. *Arq Entomoloxicos* 6:53–54.
- Grueber CE, Nakagawa S, Laws RJ, Jamieson IG (2011) Multimodel inference in ecology and evolution: Challenges and solutions. *J Evol Biol* 24:699–711. doi: 10.1111/j.1420-9101.2010.02210.x
- Guénard G, Legendre P, Peres-Neto P (2013) Phylogenetic eigenvector maps: A framework to model and predict species traits. *Methods Ecol Evol* 4:1120–1131. doi: 10.1111/2041-210X.12111
- Guisan A, Rahbek C (2011) SESAM - a new framework integrating macroecological and species distribution models for predicting spatio-temporal patterns of species assemblages. *J Biogeogr* 38:1433–1444. doi: 10.1111/j.1365-2699.2011.02550.x
- Guisan A, Thuiller W (2005) Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models. *Ecol Lett* 8:993–1009. doi: 10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x
- Guisan A, Tingley R, Baumgartner JB, et al (2013) Predicting species distributions for conservation decisions. *Ecol Lett* 16:1424–1435. doi: 10.1111/ele.12189
- Guisan A, Zimmermann NE, Guisan A, et al (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecol Modell* 135:147–186. doi: 10.1016/S0304-3800(00)00354-9
- Guo C, Lek S, Ye S, et al (2015) Uncertainty in ensemble modelling of large-scale species distribution: Effects from species characteristics and model techniques. *Ecol Modell* 306:67–75. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2014.08.002
- Gutrich JJ, VanGelder E, Loope L (2007) Potential economic impact of introduction and spread of the red imported fire ant, *Solenopsis invicta*, in Hawaii. *Environ Sci Policy* 10:685–696. doi: 10.1016/j.envsci.2007.03.007
- Hallé F, Gilles C, Letourneaux F (2014) Espèces vagabondes : menace ou bienfait ?, Plume de c.
- Halpern BS, Walbridge S, Selkoe KA, et al (2008) A Global Map of Human Impact on Marine Ecosystems. *Science* (80-) 319:948–952. doi: 10.1126/science.1149345
- Hanley N, Breeze TD, Ellis C, Goulson D (2015) Measuring the economic value of pollination services: Principles, evidence and knowledge gaps. *Ecosyst Serv* 14:124–132. doi: 10.1016/j.ecoser.2014.09.013
- Haran J, Roques A, Bernard A, et al (2015) Altitudinal Barrier to the Spread of an Invasive Species : Could the Pyrenean Chain Slow the Natural Spread of the Pinewood Nematode ? 1–25. doi: 10.1371/journal.pone.0134126
- Hardion L, Leriche A, Schwoertz E, Millon A (2016) Species distribution 2.0: An accurate time and cost-effective method of prospection using street view imagery. *PLoS One* 11:1–14. doi: 10.1371/journal.pone.0146899
- Hartley S, Harris R, Lester PJ (2006) Quantifying uncertainty in the potential distribution of an invasive species: climate and the Argentine ant. *Ecol Lett* 9:1068–79. doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00954.x
- Hattab T, Albouy C, Lasram FBR, et al (2014) Towards a better understanding of potential impacts of climate change on marine species distribution: A multiscale modelling approach. *Glob Ecol Biogeogr* 23:1417–1429. doi: 10.1111/geb.12217
- Hattingh J (2010) Conceptual Clarity, Scientific Rigour and The Stories We Are: Engaging with Two Challenges to the Objectivity of Invasion Biology. *Fifty Years Invasion Ecol Leg Charles Elt* 359–375. doi: 10.1002/9781444329988.ch27
- Hawkins CL, Bacher S, Essl F, et al (2015) Framework and guidelines for implementing the proposed IUCN Environmental Impact Classification for Alien Taxa (EICAT). *Divers Distrib* 21:1360–1363. doi: 10.1111/ddi.12379
- Haydar D, Wolff WJ (2011) Predicting invasion patterns in coastal ecosystems: Relationship between vector strength and vector tempo. *Mar Ecol Prog Ser* 431:1–10. doi: 10.3354/meps09170
- Hayes KR, Barry SC (2008) Are there any consistent predictors of invasion success? *Biol Invasions* 10:483–506. doi: 10.1007/s10530-007-9146-5
- Heger T, Pahl AT, Botta-Dukát Z, et al (2013) Conceptual frameworks and methods for advancing invasion ecology. *Ambio*

- 42:527–540. doi: 10.1007/s13280-012-0379-x
- Heger T, Trepl L (2003) Predicting Biological Invasions. *Biol Invasions* 5:301–309. doi: 10.1023/B:BINV.0000005568.44154.12
- Heikkinen RK, Luoto M, Virkkala R, et al (2007) Biotic interactions improve prediction of boreal bird distributions at macro-scales. *Glob Ecol Biogeogr* 16:754–763. doi: 10.1111/j.1466-8238.2007.00345.x
- Heikkinen RK, Marmion M, Luoto M (2012) Does the interpolation accuracy of species distribution models come at the expense of transferability? *Ecography (Cop)* 35:276–288. doi: 10.1111/j.1600-0587.2011.06999.x
- Heller NE, Hobbs RJ (2014) Development of a natural practice to adapt conservation goals to global change. *Conserv Biol* 28:696–704. doi: 10.1111/cobi.12269
- Hellmann JJ, Byers JE, Bierwagen BG, Dukes JS (2008) Five potential consequences of climate change for invasive species. *Conserv Biol* 22:534–543. doi: 10.1111/j.1523-1739.2008.00951.x
- Henry M, Becher MA, Osborne JL, et al (2017) Predictive systems models can help elucidate bee declines driven by multiple combined stressors. *Apidologie* 48:328–339. doi: 10.1007/s13592-016-0476-0
- Heuvelink P. G and B (2002) Developments in statistical approaches to spatial uncertainty and its propagation. *Int J Geogr Inf Sci* 16:111–113.
- Higgins SI, Richardson DM (2014) Invasive plants have broader physiological niches. *Proc Natl Acad Sci* 111:10610–10614. doi: 10.1073/pnas.1406075111
- Hill M, Holm K, Vel T, et al (2004) Impact of the invasive crazy ant *Anoplolepis gracilipes* on Bird Island, Seychelles. *J Insect Conserv* 8:15–25. doi: 10.1023/B:JICO.0000027454.78591.97
- Hirsch Hadorn G, Kueffer C (2007) Towards a Publication Culture in Transdisciplinary Research. *Gaia* 16:22–26.
- Hoffmann BD, Courchamp F (2016) NeoBiota Biological invasions and natural colonisations : are they that different ? *Neobiota* 14:1–14. doi: 10.3897/neobiota.29.6959
- Holway D a., Lach L, Suarez A V., et al (2002) The Causes and Consequences of Ant Invasions. *Annu Rev Ecol Syst* 33:181–233. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150444
- Hooper DU, Adair EC, Cardinale BJ, et al (2012) A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature* 486:105–108. doi: 10.1038/nature11118
- Hudgins EJ, Liebhold AM, Leung B (2017) Predicting the spread of all invasive forest pests in the United States. *Ecol Lett.* doi: 10.1111/ele.12741
- Hudson LN, Newbold T, Contu S, et al (2014) The PREDICTS database: A global database of how local terrestrial biodiversity responds to human impacts. *Ecol Evol* 4:4701–4735. doi: 10.1002/ece3.1303
- Hulme PE, Bacher S, Kenis M, et al (2008) Grasping at the routes of biological invasions: a framework for integrating pathways into policy. *J Appl Ecol* 45:403–414. doi: 10.1111/j.1365-2664.2007.01442.x
- Hulme PE, Pyšek P, Jarošík V, et al (2013) Bias and error in understanding plant invasion impacts. *Trends Ecol Evol* 28:212–218. doi: 10.1016/j.tree.2012.10.010
- Hulme PE, Vilà M (2017) *Impact of Biological Invasions on Ecosystem Services*. Springer International Publishing, Cham
- Humair F, Edwards PJ, Siegrist M, Kueffer C (2014) Understanding misunderstandings in invasion science: why experts don't agree on common concepts and risk assessments. *NeoBiota* 20:1–30. doi: 10.3897/neobiota.20.6043
- Imbert CRC (2012) Human-mediated long-distance jumps of the pine processionary moth in Europe. 1557–1569. doi: 10.1007/s10530-011-9979-9
- Ings TC, Schikora J, Chittka L (2005) Bumblebees, humble pollinators or assiduous invaders? A population comparison of foraging performance in *Bombus terrestris*. *Oecologia* 144:508–516. doi: 10.1007/s00442-005-0081-9
- IPCC (2014) *Climate Change 2014 Report*.
- ISO, IEC (2008) *Uncertainty of measurement - Guide to the expression of uncertainty in measurement*.
- ISSG (2017a) *Acromyrmex octospinosus* ISSG. 1–2.
- ISSG (2017b) *Global Invasive Species Database* (2017). <http://www.iucngisd.org/gisd/search.php>. Accessed 25 Apr 2017
- IUCN (2000) *IUCN Guidelines for the prevention of biodiversity loss caused by alien invasive species*. *Guidel Prev Biodivers Loss Caused By Alien Invasive Species* 24.
- IUCN red list (2017) *Numbers of threatened species by major groups of organisms (1996 – 2017)*. 2016–2017.
- Jablonski D, Chaloner WG (1994) Extinctions in the Fossil Record [and Discussion]. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 344:11–17. doi: 10.1098/rstb.1994.0045
- Jakeman AJ, Letcher RA, Norton JP (2006) Ten iterative steps in development and evaluation of environmental models. *Environ Model Softw* 21:602–614. doi: 10.1016/j.envsoft.2006.01.004

- Jantz SM, Barker B, Brooks TM, et al (2015) Future habitat loss and extinctions driven by land-use change in biodiversity hotspots under four scenarios of climate-change mitigation. *Conserv Biol* 29:1122–1131. doi: 10.1111/cobi.12549
- Jasny BR, Chin G, Chong L, Vignieri S (2011) Data Replication & Reproducibility; Again, and Again, and Again ... *Science* (80-) 334:1225–1225. doi: 10.1126/science.334.6060.1225
- Javelle A, Kalaora B, Decocq G (2010) De la validité d'une invasion biologique: *Prunus serotina* en forêt de compiègne. *Etudes rurales* 39–50.
- Jeschke JM, Bacher S, Blackburn TM, et al (2014) Defining the impact of non-native species. *Conserv Biol* 28:1188–1194. doi: 10.1111/cobi.12299
- Jeschke JM, Strayer DL (2006) Determinants of vertebrate invasion success in Europe and North America. *Glob Chang Biol* 12:1608–1619. doi: 10.1111/j.1365-2486.2006.01213.x
- Johnson CN, Balmford A, Brook BW, et al (2017) Biodiversity losses and conservation responses in the Anthropocene. *Science* (80-) 356:270–275. doi: 10.1126/science.aam9317
- Joint Committee for Guides in Metrology (2012) Evaluation of measurement data – The role of measurement uncertainty in conformity assessment. *Jcgm* 1062012 57.
- Jones HP, Holmes ND, Butchart SHM, et al (2016) Invasive mammal eradication on islands results in substantial conservation gains. *Proc Natl Acad Sci* 113:4033–4038. doi: 10.1073/pnas.1521179113
- Jönsson AM, Anderbrant O, Holmér J, et al (2015) Enhanced science–stakeholder communication to improve ecosystem model performances for climate change impact assessments. *Ambio* 44:249–255. doi: 10.1007/s13280-014-0553-4
- Juanes F (2018) Visual and acoustic sensors for early detection of biological invasions: Current uses and future potential. *J Nat Conserv* 42:7–11. doi: 10.1016/j.jnc.2018.01.003
- Kaiser BA, Burnett KM (2010) Spatial economic analysis of early detection and rapid response strategies for an invasive species. *Resour Energy Econ* 32:566–585. doi: 10.1016/j.reseneeco.2010.04.007
- Keeling MJ, Franklin DN, Datta S, et al (2017) Predicting the spread of the Asian hornet (*Vespa velutina*) following its incursion into Great Britain. *Sci Rep* 7:6240. doi: 10.1038/s41598-017-06212-0
- Kehlenbeck H, Robinet C, Werf W Van Der, et al (2012) Modelling and mapping spread in pest risk analysis : a generic approach. *EPPO Bulletin* 42:74–80. doi: 10.1111/epp.2550
- Keil P, Wilson AM, Jetz W (2014) Uncertainty, priors, autocorrelation and disparate data in downscaling of species distributions. *Divers Distrib* 20:797–812. doi: 10.1111/ddi.12199
- Keith JM, Spring D (2013) Agent-based Bayesian approach to monitoring the progress of invasive species eradication programs. *Proc Natl Acad Sci U S A* 110:13428–13433. doi: 10.1073/pnas.1216146110
- Keller RP, Kocov D, Džeroski S (2011) Trait-based risk assessment for invasive species: high performance across diverse taxonomic groups, geographic ranges and machine learning/statistical tools. *Divers Distrib* 17:451–461. doi: 10.1111/j.1472-4642.2011.00748.x
- Keller RP, Lodge DM, Finnoff DC (2007) Risk assessment for invasive species produces net bioeconomic benefits. *Proc Natl Acad Sci* 104:203–207. doi: 10.1073/pnas.0605787104
- Kelly R, Leach K, Cameron A, et al (2014) Combining global climate and regional landscape models to improve prediction of invasion risk. *Divers Distrib* 20:884–894. doi: 10.1111/ddi.12194
- Kinezaki N, Kawasaki K, Shigesada N (2010) The effect of the spatial configuration of habitat fragmentation on invasive spread. *Theor Popul Biol* 78:298–308. doi: 10.1016/j.tpb.2010.09.002
- Kishi S, Goka K (2017) Review of the invasive yellow-legged hornet, *Vespa velutina nigrithorax* (Hymenoptera: Vespidae), in Japan and its possible chemical control. *Appl Entomol Zool* 52:361–368. doi: 10.1007/s13355-017-0506-z
- Kissling WD, Dormann CF, Groeneveld J, et al (2012) Towards novel approaches to modelling biotic interactions in multispecies assemblages at large spatial extents. *J Biogeogr* 39:2163–2178. doi: 10.1111/j.1365-2699.2011.02663.x
- Klerks PL, Fraleigh PC, Lawniczak JE (1996) Effects of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) on seston levels and sediment deposition in western Lake Erie. *Can J Fish Aquat Sci* 53:2284–2291.
- Klinke A, Renn O (2012) Adaptive and integrative governance on risk and uncertainty. *J Risk Res* 15:273–292. doi: 10.1080/13669877.2011.636838
- Koch FH, Yemshanov D, Smith WD (2011) Potential establishment of alien-invasive forest insect species in the United States : where and how many ? 969–985. doi: 10.1007/s10530-010-9883-8
- Koichi K, Cottrell A, Sangha KK, Gordon IJ (2013) What Determines the Acceptability of Wildlife Control Methods? A Case of Feral Pig Management in the Wet Tropics World Heritage Area, Australia. *Hum Dimens Wildl* 18:97–108. doi: 10.1080/10871209.2013.727523
- Kolar CS, Lodge DM (2001) Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends Ecol Evol* 16:199–204.
- Kueffer C (2017) Plant invasions in the Anthropocene. *Science* (80-) 358:724–725. doi: 10.1126/SCIENCE.AAO6371

- Kueffer C (2010) Transdisciplinary research is needed to predict plant invasions in an era of global change. *Trends Ecol Evol* 25:619–20. doi: 10.1016/j.tree.2010.08.001
- Kueffer C (2013) Integrating natural and social sciences for understanding and managing plant invasions. *Biodivers Soc Pacific Islands* 71–96.
- Kueffer C, Hirsch Hadorn G (2008) How to Achieve Effectiveness in Problem-Oriented Landscape Research: The Example of Research on Biotic Invasions. *Living Rev Landsc Res.* doi: 10.12942/lrlr-2008-2
- Kueffer C, Larson BMH (2014) Responsible Use of Language in Scientific Writing and Science Communication. *Bioscience* 64:719–724. doi: 10.1093/biosci/biu084
- Kulhanek SA, Leung B, Ricciardi A, Kulhanek A (2011a) Using ecological niche models to predict the abundance and impact of invasive species : application to the common carp. *Ecol Appl* 21:203–213. doi: 10.1890/09-1639.1
- Kulhanek SA, Ricciardi A, Leung B (2011b) Is invasion history a useful tool for predicting the impacts of the world ' s worst aquatic invasive species ? *Ecol Appl* 21:189–202. doi: 10.2307/29779646
- Kumschick S, Gaertner M, Vila M, et al (2015) Ecological Impacts of Alien Species: Quantification, Scope, Caveats, and Recommendations. *Bioscience* 65:55–63. doi: 10.1093/biosci/biu193
- Kumschick S, Measey GJ, Vimercati G, et al (2017) How repeatable is the Environmental Impact Classification of Alien Taxa (EICAT)? Comparing independent global impact assessments of amphibians. *Ecol Evol* 7:2661–2670. doi: 10.1002/ece3.2877
- Lach L (2008) Floral visitation patterns of two invasive ant species and their effects on other hymenopteran visitors. *Ecol Entomol* 33:155–160. doi: 10.1111/j.1365-2311.2007.00969.x
- Lamarque P, Tappeiner U, Turner C, et al (2011) Stakeholder perceptions of grassland ecosystem services in relation to knowledge on soil fertility and biodiversity. *Reg Environ Chang* 11:791–804. doi: 10.1007/s10113-011-0214-0
- Lard CF, Schmidt J, Morris B, et al (2006) An Economic Impact of Imported Fire Ants in the United States of America. 22.
- Latombe G, Pyšek P, Jeschke JM, et al (2017) A vision for global monitoring of biological invasions. *Biol Conserv* 213:295–308. doi: 10.1016/j.biocon.2016.06.013
- Lavergne S, Mouquet N, Thuiller W, Ronce O (2010) Biodiversity and Climate Change: Integrating Evolutionary and Ecological Responses of Species and Communities. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 41:321–350. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-102209-144628
- Lee CE (2002) Evolutionary genetics of invasive species. *Trends Ecol Evol* 17:386–391. doi: 10.1016/S0169-5347(02)02554-5
- Lefeuvre J (2013) Les invasions biologiques : un danger pour la biodiversité, Buchet-Cha.
- Lefeuvre J-C (2006a) Les invasions biologiques : un risque pour la biodiversité à l'échelle mondiale. *IRD* 4–49.
- Lefeuvre J-C (2006b) Les invasions biologiques : un risque pour la biodiversité à l'échelle mondial. *IRD* 4–49.
- Lemoine NP, Burkepile DE, Parker JD (2016) Quantifying Differences Between Native and Introduced Species. *Trends Ecol Evol* 31:372–381. doi: 10.1016/j.tree.2016.02.008
- Lester PJ (2005) Determinants for the successful establishment of exotic ants in New Zealand. *Divers Distrib* 11:279–288. doi: 10.1111/j.1366-9516.2005.00169.x
- Leung B, Drake JM, Lodge DM (2004) Predicting invasions: Propagule pressure and the gravity of allee effects. *Ecology* 85:1651–1660. doi: 10.1890/02-0571
- Leung B, Finnoff D, Shogren JF, Lodge D (2005) Managing invasive species: Rules of thumb for rapid assessment. *Ecol Econ* 55:24–36. doi: 10.1016/j.ecolecon.2005.04.017
- Leung B, Lodge DM, Finnoff D, et al (2002) An ounce of prevention or a pound of cure: bioeconomic risk analysis of invasive species. *Proc Biol Sci* 269:2407–2413. doi: 10.1098/rspb.2002.2179
- Lewis RJ, de Bello F, Bennett JA, et al (2017) Applying the dark diversity concept to nature conservation. *Conserv Biol* 31:40–47. doi: 10.1111/cobi.12723
- Liebholt a M, Work TT, McCullough DG, Cavey JF (2006) Airline Baggage as a Pathway for Alien Insect Species Invading the United States. *Am Entomol* 53:48–54.
- Liebholt AM, Berc L, Brockeroff EG, et al (2015) Eradication of Invading Insect Populations : From Concepts to Applications. 335–352. doi: 10.1146/annurev-ento-010715-023809
- Lin W, Zhou G, Cheng X, Xu R (2007) Fast Economic Development Accelerates Biological Invasions in China. doi: 10.1371/journal.pone.0001208
- Liu J, Dietz T, Carpenter SR, et al (2007) Complexity of coupled human and natural systems. *Science* 317:1513–1516. doi: 10.1126/science.1144004
- Liu S, Sheppard A, Kriticos D, Cook D (2011) Incorporating uncertainty and social values in managing invasive alien species: A deliberative multi-criteria evaluation approach. *Biol Invasions* 13:2323–2337. doi: 10.1007/s10530-011-

0045-4

- Lloret F, Médail F, Brundu G, et al (2005) Species attributes and invasion success by alien plants on Mediterranean islands. *J Ecol* 93:512–520. doi: 10.1111/j.1365-2745.2005.00979.x
- Lobo JM, Jiménez-valverde A, Real R (2008) AUC: A misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Glob Ecol Biogeogr* 17:145–151. doi: 10.1111/j.1466-8238.2007.00358.x
- Lockwood JL, Cassey P, Blackburn T (2005) The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends Ecol Evol* 20:223–8. doi: 10.1016/j.tree.2005.02.004
- Loftus A, March H (2015) Financialising nature? *Geoforum* 60:172–175. doi: 10.1016/j.geoforum.2015.02.004
- Loo SE, Nally R Mac, Lake PS (2007) Forecasting New Zealand Mudsnaail Invasion Range: Model Comparisons Using Native and Invaded Ranges. *Ecol Appl* 17:181–189. doi: 10.1890/1051-0761(2007)017[0181:FNZMIR]2.0.CO;2
- López S, González M, Goldarazena A (2011) *Vespa velutina* Lepeletier, 1836 (Hymenoptera: Vespidae): First records in Iberian Peninsula. *EPPO Bull* 41:439–441. doi: 10.1111/j.1365-2338.2011.02513.x
- Losey JE, Vaughan M (2006) The Economic Value of Ecological Services Provided by Insects. *Bioscience* 56:311. doi: 10.1641/0006-3568(2006)56[311:TEVOES]2.0.CO;2
- Lotz A, Allen CR (2013) Social-ecological predictors of global invasions and extinctions. *Ecol Soc*. doi: 10.5751/ES-05550-180315
- Lowe S, Browne M, Boudjelas S, De Poorter M (2000) 100 of the world's worst invasive alien species. A selection from the Global Invasive Species Database. *Invasive Species Spec Gr a Spec Gr Species Surviv Comm World Conserv Union* 12. doi: 10.1614/WT-04-126.1
- Luoto M, Pöyry J, Heikkinen RK, Saarinen K (2005) Uncertainty of bioclimate envelope models based on the geographical distribution of species. *Glob Ecol Biogeogr* 14:575–584. doi: 10.1111/j.1466-822X.2005.00186.x
- Luoto M, Virkkala R, Heikkinen RK (2007) The role of land cover in bioclimatic models depends on spatial resolution. *Glob Ecol Biogeogr* 16:34–42. doi: 10.1111/j.1466-8238.2006.00262.x
- Mainali KP, Warren DL, Dhileepan K, et al (2015) Projecting future expansion of invasive species: Comparing and improving methodologies for species distribution modeling. *Glob Chang Biol* 21:4464–4480. doi: 10.1111/gcb.13038
- Mainka SA, Howard GW (2010) Climate change and invasive species: Double jeopardy. *Integr Zool* 5:102–111. doi: 10.1111/j.1749-4877.2010.00193.x
- Marchetti MP, Engstrom T (2016) The conservation paradox of endangered and invasive species. *Conserv Biol* 30:434–437. doi: 10.1111/cobi.12642
- Marchetti MP, Moyle PB, Levine R (2004) Invasive species profiling? Exploring the characteristics of non-native fishes across invasion stages in California. *Freshw Biol* 49:646–661. doi: 10.1111/j.1365-2427.2004.01202.x
- Martín-López B, Iniesta-Arandia I, García-Llorente M, et al (2012) Uncovering Ecosystem Service Bundles through Social Preferences. *PLoS One* 7:e38970. doi: 10.1371/journal.pone.0038970
- Martino D (2008) Gender and urban perceptions of nature and protected areas in Bañados del Este Biosphere Reserve. *Environ Manage* 41:654–662. doi: 10.1007/s00267-008-9069-7
- Marvier M, Kareiva P, Neubert MG (2004) Habitat Destruction, Fragmentation, and Disturbance Promote Invasion by Habitat Generalists in a Multispecies Metapopulation. *Risk Anal* 24:869–878. doi: 10.1111/j.0272-4332.2004.00485.x
- Matzek V, Pujale M, Cresci S (2015) What Managers Want From Invasive Species Research Versus What They Get. *Conserv Lett* 8:33–40. doi: 10.1111/conl.12119
- Mazoyer M, Roudart L (2007) *A History of World Agriculture*. London
- Mazza G, Tricarico E, Genovesi P, Gherardi F (2014) Biological invaders are threat to human health: an overview. *Ethol Ecol Evol* 26:112–129.
- McClure ML, Burdett CL, Farnsworth ML, et al (2018) A globally-distributed alien invasive species poses risks to United States imperiled species. *Sci Rep* 1–9. doi: 10.1038/s41598-018-23657-z
- McDonough K, Simberloff D, Rejmanek M (2012) *Encyclopedia of biological invasions*. Am Ref Books Annu 1175.
- McElwain JC, Punyasena SW (2007) Mass extinction events and the plant fossil record. *Trends Ecol Evol* 22:548–557. doi: 10.1016/j.tree.2007.09.003
- McGeoch MA, Butchart SHM, Spear D, et al (2010) Global indicators of biological invasion: Species numbers, biodiversity impact and policy responses. *Divers Distrib* 16:95–108. doi: 10.1111/j.1472-4642.2009.00633.x
- McGeoch MA, Genovesi P, Bellingham PJ, et al (2016) Prioritizing species, pathways, and sites to achieve conservation targets for biological invasion. *Biol Invasions* 18:299–314. doi: 10.1007/s10530-015-1013-1
- McGeoch MA, Spear D, Kleynhans EJ, Marais E (2012) Uncertainty in invasive alien species listing. *Ecol Appl* 22:959–971. doi: 10.1890/11-1252.1

- Mcglynn TP (1999) The Worldwide Transfer of Ants Geographical Distribution and Ecological Invasions. *J Biogeogr* 535–548.
- Medina FM, Bonnaud E, Vidal E, et al (2011) A global review of the impacts of invasive cats on island endangered vertebrates. *Glob Chang Biol* 17:3503–3510. doi: 10.1111/j.1365-2486.2011.02464.x
- Medley KA (2010) Niche shifts during the global invasion of the Asian tiger mosquito, *Aedes albopictus* Skuse (Culicidae), revealed by reciprocal distribution models. *Glob Ecol Biogeogr* 19:122–133. doi: 10.1111/j.1466-8238.2009.00497.x
- Meineri E, Skarpaas O, Vandvik V (2012) Modeling alpine plant distributions at the landscape scale: Do biotic interactions matter? *Ecol Modell* 231:1–10. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2012.01.021
- Melathopoulos AP, Cutler GC, Tyedmers P (2015) Where is the value in valuing pollination ecosystem services to agriculture? *Ecol Econ* 109:59–70. doi: 10.1016/j.ecolecon.2014.11.007
- Menzio M-J (2010) Comment catégoriser les espèces envahissantes. *Etud Rurales* 51–65.
- Merow C, Bois ST, Allen JM, et al (2017) Climate change both facilitates and inhibits invasive plant ranges in New England. *Proc Natl Acad Sci* 114:E3276–E3284. doi: 10.1073/pnas.1609633114
- Mikheyev AS (2008) History, genetics and pathology of a leaf-cutting ant introduction: A case study of the Guadeloupe invasion. *Biol Invasions* 10:467–473. doi: 10.1007/s10530-007-9144-7
- Milbau A, Stout JC, Graae BJ, Nijs I (2009) A hierarchical framework for integrating invasibility experiments incorporating different factors and spatial scales. *Biol Invasions* 11:941–950. doi: 10.1007/s10530-008-9306-2
- Millar CI, Stephenson NL, Stephens SL (2007) Climate change and forest of the future: Managing in the face of uncertainty. *Ecol Appl* 17:2145–2151. doi: http://dx.doi.org/10.1890/06-1715.1
- Millenium Ecosystem Assessment (2010) Ecosystems and Human Well-Being: Biodiversity Synthesis. *Ecosystems* 285. doi: 10.1057/9780230625600
- Ministère de l'Ecologie du Développement Durable et de l'Energie (2011) Stratégie Nationale pour la Biodiversité 2011–2020. Snb 60. doi: 10.4074/S033805991100413X
- Minsky M (1965) Matter, Minds, and Models. In: International Federation of Information Processing Congress. pp 45–49
- Mitchell CE, Agrawal AA, Bever JD, et al (2006) Biotic interactions and plant invasions. *Ecol Lett* 9:726–740. doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00908.x
- Mollot G, Pantel JH, Romanuk TN (2017) The Effects of Invasive Species on the Decline in Species Richness: A Global Meta-Analysis, 1st edn. Elsevier Ltd.
- Monceau K, Arca M, Leprêtre L, et al (2017) How *Apis mellifera* Behaves with its Invasive Hornet Predator *Vespa velutina*? *J Insect Behav*. doi: 10.1007/s10905-017-9658-5
- Monceau K, Arca M, Leprêtre L, et al (2013) Native Prey and Invasive Predator Patterns of Foraging Activity: The Case of the Yellow-Legged Hornet Predation at European Honeybee Hives. *PLoS One*. doi: 10.1371/journal.pone.0066492
- Monceau K, Bonnard O, Thiéry D (2014) *Vespa velutina*: A new invasive predator of honeybees in Europe. *J Pest Sci* (2004) 87:1–16. doi: 10.1007/s10340-013-0537-3
- Monceau K, Thiéry D (2016) *Vespa velutina* nest distribution at a local scale: An eight-year survey of the invasive honeybee predator. *Insect Sci* 24:Accepted Article. doi: 10.1111/1744-7917.12331
- Moon K, Blackman DA, Brewer TD (2015) Understanding and integrating knowledge to improve invasive species management. *Biol Invasions* 17:2675–2689. doi: 10.1007/s10530-015-0904-5
- Mooney HA, Cleland EE (2001) The evolutionary impact of invasive species. *Proc Natl Acad Sci U S A* 98:5446–51. doi: 10.1073/pnas.091093398
- Moss R, Scarlett PL, Kenney MA, et al (2014) Connecting science, risk perception and decisions. *Clim Chang Impacts United States Third Natl Clim Assess* 620–647. doi: 10.7930/J0H12ZXG.On
- Mouquet N, Lagadeuc Y, Devictor V, et al (2015) Predictive ecology in a changing world. *J Appl Ecol* 52:1293–1310. doi: 10.1111/1365-2664.12482
- Münkemüller T, Gallien L, Lavergne S, et al (2014) Scale decisions can reverse conclusions on community assembly processes. *Glob Ecol Biogeogr* 23:620–632. doi: 10.1111/geb.12137
- Nackley LL, West AG, Skowno AL, Bond WJ (2017) The Nebulous Ecology of Native Invasions. *Trends Ecol Evol* 32:814–824. doi: 10.1016/j.tree.2017.08.003
- Nagamitsu T, Yamagishi H, Kenta T, et al (2010) Competitive effects of the exotic *Bombus terrestris* on native bumble bees revealed by a field removal experiment. *Popul Ecol* 52:123–136. doi: 10.1007/s10144-009-0151-7
- Naimi B, Hamm NAS, Groen TA, et al (2014) Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling? *Ecography (Cop)* 37:191–203. doi: 10.1111/j.1600-0587.2013.00205.x
- Naimi B, Skidmore AK, Groen TA, Hamm NAS (2011) Spatial autocorrelation in predictors reduces the impact of positional

- uncertainty in occurrence data on species distribution modelling. *J Biogeogr* 38:1497–1509. doi: 10.1111/j.1365-2699.2011.02523.x
- Nakagawa S, Freckleton RP (2015) Missing inaction : the dangers of ignoring missing data . *Trends Ecol Evol Missing inaction : the dangers of ignoring missing data.* 2–6. doi: 10.1016/j.tree.2008.06.014
- Nakagawa S, Freckleton RP (2011) Model averaging, missing data and multiple imputation: A case study for behavioural ecology. *Behav Ecol Sociobiol* 65:103–116. doi: 10.1007/s00265-010-1044-7
- Neilan W, Catterall CP, Kanowski J, McKenna S (2006) Do frugivorous birds assist rainforest succession in weed dominated oldfield regrowth of subtropical Australia? *Biol Conserv* 129:393–407. doi: 10.1016/j.biocon.2005.11.007
- Nentwig W, Bacher S, Pyšek P, et al (2016) The generic impact scoring system (GISS): a standardized tool to quantify the impacts of alien species. *Environ Monit Assess.* doi: 10.1007/s10661-016-5321-4
- Ness JH, Bronstein JL (2004) The effects of invasive ants on prospective ant mutualists. *Biol Invasions* 6:445–461. doi: 10.1023/B:BINV.0000041556.88920.dd
- Nisbet MC, Scheufele DA (2009) What’s next for science communication? promising directions and lingering distractions. *Am J Bot* 96:1767–1778. doi: 10.3732/ajb.0900041
- Novoa A, Kaplan H, Wilson JRU, Richardson DM (2016) Resolving a Prickly Situation: Involving Stakeholders in Invasive Cactus Management in South Africa. *Environ Manage* 57:998–1008. doi: 10.1007/s00267-015-0645-3
- Novoa A, Shackleton R, Canavan S, et al (2018) A framework for engaging stakeholders on the management of alien species. *J Environ Manage* 205:286–297. doi: 10.1016/j.jenvman.2017.09.059
- O’Dowd DJ, Green PT, Lake PS (2003) Invasional “meltdown” on an oceanic island. *Ecol Lett* 6:812–817. doi: 10.1046/j.1461-0248.2003.00512.x
- O’Loughlin LS, Green PT, O’Loughlin LS, Green PT (2015) Invader–invader mutualism influences land snail community composition and alters invasion success of alien species in tropical rainforest. *Biol Invasions* 17:2659–2674. doi: 10.1007/s10530-015-0903-6
- Oksen P, Magid J, de Neergaard A (2009) Thinking Outside the Box: Interdisciplinary Integration of Teaching and Research on an Environment and Development Study Programme. *Interdiscip Sci Rev* 34:309–326. doi: 10.1179/030801809X12529269201165
- Olden JD (2006) Biotic homogenization: A new research agenda for conservation biogeography. *J Biogeogr* 33:2027–2039. doi: 10.1111/j.1365-2699.2006.01572.x
- Olden JD, Comte L, Giam X (2018) The Homogocene: a research prospectus for the study of biotic homogenisation. *NeoBiota* 37:23–36. doi: 10.3897/neobiota.37.22552
- Olden JD, Poff NL (2003) Toward a Mechanistic Understanding and Prediction of Biotic Homogenization. *Am Nat* 162:442–460. doi: 10.1086/378212
- Oliver TH, Isaac NJB, August TA, et al (2015) Declining resilience of ecosystem functions under biodiversity loss. *Nat Commun* 6:1–8. doi: 10.1038/ncomms10122
- Oreskes N, Shrader-Frechette K, Belitz K (1994) Verification, validation, and confirmation of numerical models in the earth sciences. *Science (80-)* 263:641–646. doi: 10.1126/science.263.5147.641
- Ostfeld RS, Glass GE, Keesing F (2005) Spatial epidemiology: An emerging (or re-emerging) discipline. *Trends Ecol Evol* 20:328–336. doi: 10.1016/j.tree.2005.03.009
- Packer JG, Meyerson LA, Richardson DM, et al (2017) Global networks for invasion science: benefits, challenges and guidelines. *Biol Invasions* 19:1081–1096. doi: 10.1007/s10530-016-1302-3
- Padayachee AL, Irlich UM, Faulkner KT, et al (2017) How do invasive species travel to and through urban environments? *Biol Invasions* 1–14. doi: 10.1007/s10530-017-1596-9
- Padrón B, Traveset A, Biedenweg T, et al (2009) Impact of alien plant invaders on pollination networks in two archipelagos. *PLoS One.* doi: 10.1371/journal.pone.0006275
- Pantanowitz A, Marwala T (2009) Missing Data Imputation Through the Use of the Random Forest Algorithm. 53–62. doi: 10.1007/978-3-642-03156-4_6
- Pantel JH, Bohan DA, Calcagno V, et al (2017) 14 Questions for Invasion in Ecological Networks. *Adv Ecol Res* 56:293–340. doi: 10.1016/bs.aecr.2016.10.008
- Patrick B (2009) De la protection de la nature au pilotage de la biodiversité, Sciences e. Quae, Paris
- Patterson BR, Murray DL (2008) Flawed population viability analysis can result in misleading population assessment : A case study for wolves in Algonquin park , Canada. *Biol Conserv* 141:669–680. doi: 10.1016/j.biocon.2007.12.010
- Pearson R. G, Dawson T. P, Berry P. M, Harrison P. a. (2002) SPECIES: A spatial evaluation of climate impact on the envelope of species. *Ecol Modell* 154:289–300. doi: 10.1016/S0304-3800(02)00056-X
- Pearson RG, Dawson TP, Liu C (2004) Modelling species distributions in Britain: a hierarchical integration of climate and

- land-cover data. *Ecography (Cop)* 27:285–298. doi: 10.1111/j.0906-7590.2004.03740.x
- Pearson RG, Thuiller W, Araujo MB, et al (2006) Model-based uncertainty in species range prediction. *J Biogeogr* 33:1704–1711. doi: 10.1111/j.1365-2699.2006.01460.x
- Pelletier F, Coltman DW (2018) Will human influences on evolutionary dynamics in the wild pervade the Anthropocene? *BMC Ecol* 1–10. doi: 10.1186/s12915-017-0476-1
- Peng RD (2011) Reproducible research in computational science. *Science (80-)* 334:1226–1227. doi: 10.1126/science.1213847
- Penone C, Davidson AD, Shoemaker KT, et al (2014) Imputation of missing data in life-history trait datasets: Which approach performs the best? *Methods Ecol Evol* 5:1–10. doi: 10.1111/2041-210X.12232
- Peoples BK, Goforth RR (2017) The indirect role of species-level factors in biological invasions. *Glob Ecol Biogeogr* 26:524–532. doi: 10.1111/geb.12567
- Pereira HM, Scharlemann JPW, Fernandez-manjarrés JF, Araújo MB (2012) Scenarios for Global Biodiversity in the 21st century. doi: 10.1126/science.1196624
- Perrings C, Dehnen-schmutz K, Touza J, Williamson M (2005) How to manage biological invasions under globalization. doi: 10.1016/j.tree.2005.02.011
- Peterson AT, Papeş M, Soberón J (2015) Mechanistic and Correlative Models of Ecological Niches. *Eur J Ecol* 1:28–38. doi: 10.1515/eje-2015-0014
- Pimentel D (2005) Environmental and economic costs of the application of pesticides primarily in the United States. *Environ Dev Sustain* 7:229–252. doi: 10.1007/s10668-005-7314-2
- Pimentel D, Zuniga R, Morrison D (2005) Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecol Econ* 52:273–288. doi: 10.1016/j.ecolecon.2004.10.002
- Pimm SL, Raven P (2000) Extinction by numbers. 843–845.
- Pluess T, Cannon R, Jarošík V, et al (2012) When are eradication campaigns successful? A test of common assumptions. *Biol Invasions* 14:1365–1378. doi: 10.1007/s10530-011-0160-2
- Poidatz J, López Plantey R, Thiéry D (2018) Indigenous strains of *Beauveria* and *Metharizium* as potential biological control agents against the invasive hornet *Vespa velutina*. *J Invertebr Pathol* 0–1. doi: 10.1016/j.jip.2018.02.021
- Pollock LJ, Tingley R, Morris WK, et al (2014) Understanding co-occurrence by modelling species simultaneously with a Joint Species Distribution Model (JSDM). *Methods Ecol Evol* 5:397–406. doi: 10.1111/2041-210X.12180
- Porfirio LL, Harris RMB, Lefroy EC, et al (2014) Improving the use of species distribution models in conservation planning and management under climate change. *PLoS One* 9:1–21. doi: 10.1371/journal.pone.0113749
- Porter AL, Rafols I (2009) Is science becoming more interdisciplinary? Measuring and mapping six research fields over time. *Scientometrics* 81:719–745. doi: 10.1007/s11192-008-2197-2
- Procheş Ş, Wilson JRU, Richardson DM, Rejmánek M (2008) Searching for phylogenetic pattern in biological invasions. *Glob Ecol Biogeogr* 17:5–10. doi: 10.1111/j.1466-8238.2007.00333.x
- Rabitsch W (2010) Pathways and vectors of alien arthropods in Europe. *BIORISK – Biodivers Ecosyst Risk Assess* 4:27–43. doi: 10.3897/biorisk.4.60
- Rabitsch W (2011) The hitchhiker’s guide to alien ant invasions. *BioControl* 56:551–572. doi: 10.1007/s10526-011-9370-x
- Rachi G, Wrzolek T (2007) Causes of mass extinctions. *Lethaia* 34:200–202. doi: 10.1111/j.1502-3931.2001.tb00049.x
- Rahel FJ, Olden JD (2008) Assessing the effects of climate change on aquatic invasive species. *Conserv Biol* 22:521–533. doi: 10.1111/j.1523-1739.2008.00950.x
- Raup D (1986) Biological extinction in earth history. *Science (80-)* 231:1528–1533. doi: 10.1126/science.11542058
- Raup DM, Sepkoski JJ (1982) Mass Extinctions in the Marine Fossil Record. *Science (80-)* 215:1501–1503. doi: 10.1126/science.215.4539.1501
- Reaser JK, Meyerson L a., Cronk Q, et al (2007) Ecological and socioeconomic impacts of invasive alien species in island ecosystems. *Environ Conserv* 34:98. doi: 10.1017/S0376892907003815
- Requier F, Rome Q, Chiron G, et al (2018) Predating Asian hornet affects foraging activity and survival of Western European honeybees.
- Reynolds PL, Glanz J, Yang S, et al (2017) Ghost of invasion past: Legacy effects on community disassembly following eradication of an invasive ecosystem engineer. *Ecosphere*. doi: 10.1002/ecs2.1711
- Ricci B, Franck P, Toubon J-F, et al (2009) The influence of landscape on insect pest dynamics: a case study in southeastern France. *Landsc Ecol* 24:337–349. doi: 10.1007/s10980-008-9308-6
- Rich JL, Currie DJ (2018) Are North American bird species’ geographic ranges mainly determined by climate? *Glob Ecol*

- Biogeogr. doi: 10.1111/geb.12708
- Richard N. Mack DS, Lonsdale WM, Harry Evans, Michael Clout A, Bazzaz F a. (2005) Biotic Invasions: Causes, Epidemiology, Global Consequences, and Control. *Bull Ecol Soc Am* 86:249–250. doi: 10.1890/0012-9623
- Richards SA, Whittingham MJ, Stephens PA (2011) Model selection and model averaging in behavioural ecology: the utility of the IT-AIC framework. *Behav Ecol Sociobiol* 65:77–89. doi: 10.1007/s00265-010-1035-8
- Richardson DM (2010) Invasion Science: The Roads Travelled and the Roads Ahead. *Fifty Years Invasion Ecol Leg Charles Elt* 396–407. doi: 10.1002/9781444329988.ch29
- Richardson DM, Pyšek P (2006) Plant invasions: Merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Prog Phys Geogr* 30:409–431. doi: 10.1191/0309133306pp490pr
- Richardson DM, Pysek P, Carlton JT (2011) a Compendium of Essential Concepts and Terminology in Invasion Ecology. *Fifty Years Invasion Ecol Leg Charles Elt* 409–420.
- Richardson DM, Ricciardi A (2013) Misleading criticisms of invasion science: A field guide. *Divers Distrib* 19:1461–1467. doi: 10.1111/ddi.12150
- Robinet C, Kehlenbeck H, Kriticos DJ, et al (2012) A Suite of Models to Support the Quantitative Assessment of Spread in Pest Risk Analysis. doi: 10.1371/journal.pone.0043366
- Robinet C, Lance DR, Thrope KW, et al (2008) Dispersion in time and space affect mating success and Allee effects in invading gypsy moth populations. *J Anim Ecol* 77:966–973. doi: 10.1111/j.1365-2656.2008.01417.x
- Robinet C, Roques A, Pan H, et al (2009) Role of Human-Mediated Dispersal in the Spread of the Pinewood Nematode in China. 4:1–10. doi: 10.1371/journal.pone.0004646
- Robinet C, Suppo C, Darrouzet E, Robinet C (2016) Rapid spread of the invasive yellow-legged hornet in France : the role of human-mediated dispersal and the effects of control measures. *J Appl Ecol* 1–32. doi: 10.1111/1365-2664.12724
- Roche B, Léger L, L'Ambert G, et al (2015) The spread of *Aedes albopictus* in Metropolitan France: Contribution of environmental drivers and human activities and predictions for a near future. *PLoS One* 10:1–13. doi: 10.1371/journal.pone.0125600
- Rodriguez LF (2006) Can Invasive Species Facilitate Native Species? Evidence of How, When, and Why These Impacts Occur. *Biol Invasions* 8:927–939. doi: 10.1007/s10530-005-5103-3
- Romanuk TN, Zhou Y, Valdovinos FS, Martinez ND (2017) Robustness Trade-Offs in Model Food Webs: Invasion Probability Decreases While Invasion Consequences Increase With Connectance, 1st edn. Elsevier Ltd.
- Roques A, Blackburn MATM, David R, et al (2016) Temporal and interspecific variation in rates of spread for insect species invading Europe during the last 200 years. doi: 10.1007/s10530-016-1080-y
- Rose KA, Cowan JH (2003) Data, Models, and Decisions in U.S. Marine Fisheries Management: Lessons for Ecologists. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 34:127–151. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132423
- Rothman DH (2017) Thresholds of catastrophe in the Earth system. *Sci Adv* 3:e1700906. doi: 10.1126/sciadv.1700906
- Rouget M, Robertson MP, Wilson JRJ, et al (2016) Invasion debt - quantifying future biological invasions. *Divers Distrib* 22:445–456. doi: 10.1111/ddi.12408
- Rougier T, Lassalle G, Drouineau H, et al (2015) The combined use of correlative and mechanistic species distribution models benefits low conservation status species. *PLoS One* 10:1–21. doi: 10.1371/journal.pone.0139194
- Rumke JCO, Becher MA, Thorbek P, et al (2015) Predicting Honeybee Colony Failure: Using the BEEHAVE Model to Simulate Colony Responses to Pesticides. *Environ Sci Technol* 49:12879–12887. doi: 10.1021/acs.est.5b03593
- Rumlerová Z, Vilà M, Pergl J, et al (2016) Scoring environmental and socioeconomic impacts of alien plants invasive in Europe. *Biol Invasions* 18:3697–3711. doi: 10.1007/s10530-016-1259-2
- Russell JC, Blackburn TM (2017a) The Rise of Invasive Species Denialism. 32:3–6. doi: 10.1016/j.tree.2016.10.012
- Russell JC, Blackburn TM (2017b) Invasive Alien Species: Denialism, Disagreement, Definitions, and Dialogue. 32:312–314. doi: 10.1016/j.tree.2017.02.005
- Russell JC, Meyer JY, Holmes ND, Pagad S (2017) Invasive alien species on islands: impacts, distribution, interactions and management. *Environ Conserv* 1–12. doi: 10.1017/S0376892917000297
- Rykiel EJ (1996) Testing ecological models: The meaning of validation. *Ecol Modell* 90:229–244. doi: 10.1016/0304-3800(95)00152-2
- Sáez A, Morales CL, Ramos LY, Aizen MA (2014) Extremely frequent bee visits increase pollen deposition but reduce drupelet set in raspberry. *J Appl Ecol* 51:1603–1612. doi: 10.1111/1365-2664.12325
- Sagoff M (2005) Do Non-Native Species Threaten The Natural Environment? *J Agric Environ Ethics* 18:215–236. doi: 10.1007/s10806-005-1500-y
- Sagouis A, Cucherousset J, Villéger S, et al (2015) Non-native species modify the isotopic structure of freshwater fish

- communities across the globe. *Ecography (Cop)* 38:979–985. doi: 10.1111/ecog.01348
- Sala OE, Chapin FS, Armesto JJ, et al (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287:1770–1774. doi: 10.1126/science.287.5459.1770
- Samalens J-C, Rossi J-P (2011) Does landscape composition alter the spatiotemporal distribution of the pine processionary moth in a pine plantation forest? *Popul Ecol* 53:287–296. doi: 10.1007/s10144-010-0227-4
- Sandel MJ (2000) What money can't buy: The moral limits of markets. In: Univ. Utah Press (ed) *The Tanner Lectures on Human Values*. Salt Lake Cit, pp 89–122
- Sanderson E, Malanding J, Levy MA, et al (2005) The human footprint and the last of the Wild. *NASA Socioecon Data Appl Cent* 52:891–904. doi: <http://dx.doi.org/10.7927/H4BP00QC>
- Sargent RG (2013) Verification and validation of simulation models. *J Simul* 7:12–24. doi: 10.1057/jos.2012.20
- Schindler S, Staska B, Adam M, et al (2015) Alien species and public health impacts in Europe: a literature review. *NeoBiota* 27:1–23. doi: 10.3897/neobiota.27.5007
- Schlaepfer, D. Sax JO (2011) The Potential Conservation Value of Non-Native Species. *Conserv Biol* 25:428–437. doi: 10.1111/j.1523-1739.2010.01646.x
- Schmolke A, Thorbek P, Chapman P, Grimm V (2010a) Ecological models and pesticide risk assessment: Current modeling practice. *Environ Toxicol Chem* 29:1006–1012. doi: 10.1002/etc.120
- Schmolke A, Thorbek P, DeAngelis DL, Grimm V (2010b) Ecological models supporting environmental decision making: A strategy for the future. *Trends Ecol Evol* 25:479–486. doi: 10.1016/j.tree.2010.05.001
- Schomaker M, Heumann C (2014) Model selection and model averaging after multiple imputation. *Comput Stat Data Anal* 71:758–770. doi: 10.1016/j.csda.2013.02.017
- Schultz L, Folke C, Österblom H, Olsson P (2015) Adaptive governance, ecosystem management, and natural capital. *Proc Natl Acad Sci* 112:7369–7374. doi: 10.1073/pnas.1406493112
- Seebens H, Blackburn TM, Dyer EE, et al (2017) No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nat Commun* 8:14435. doi: 10.1038/ncomms14435
- Seebens H, Blackburn TM, Dyer EE, et al (2018) The global rise in emerging alien species results from increased accessibility of new source pools. *Proc Natl Acad Sci USA* 1–10. doi: 10.1073/pnas.1719429115
- Seebens H, Essl F, Dawson W, et al (2015) Global trade will accelerate plant invasions in emerging economies under climate change. *Glob Chang Biol* 21:4128–4140. doi: 10.1111/gcb.13021
- Sekercioglu cagan H, Shneider stephen H, Fay JP, Loarie SR (2008) Climate Change, Elevational Range Shifts, and Bird Extinctions. *Conserv Biol* 22:140–150. doi: 10.1111/j.1523-1739.2007.00852.x
- Selge S, Fischer A, van der Wal R (2011) Public and professional views on invasive non-native species - A qualitative social scientific investigation. *Biol Conserv* 144:3089–3097. doi: 10.1016/j.biocon.2011.09.014
- Shah AD, Bartlett JW, Carpenter J, et al (2014) Comparison of random forest and parametric imputation models for imputing missing data using MICE: A CALIBER study. *Am J Epidemiol* 179:764–774. doi: 10.1093/aje/kwt312
- Silvertown J (2015) Have Ecosystem Services Been Oversold? *Trends Ecol Evol* 30:641–648. doi: 10.1016/j.tree.2015.08.007
- Simberloff D, Martin JL, Genovesi P, et al (2013) Impacts of biological invasions: What's what and the way forward. *Trends Ecol Evol* 28:58–66. doi: 10.1016/j.tree.2012.07.013
- Sinclair SJ, White MD, Newell GR (2010) How useful are species distribution models for managing biodiversity under future climates? *Ecol Soc*. doi: 8
- Sirami C, Caplat P, Popy S, et al (2016) Impacts of global change on species distributions: obstacles and solutions to integrate climate and land use. *Glob Ecol Biogeogr* 1–10. doi: 10.1111/geb.12555
- Sjöberg L (2006) Rational risk perception: Utopia or dystopia? *J Risk Res* 9:683–696. doi: 10.1080/13669870600799952
- Snyder WE, Evans EW (2006) Ecological Effects of Invasive Arthropod Generalist Predators. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 37:95–122. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110107
- Sohl TL (2014) The relative impacts of climate and land-use change on conterminous United States bird species from 2001 to 2075. *PLoS One*. doi: 10.1371/journal.pone.0112251
- Sol D, Maspons J, Vall-Ilosera M, et al (2012) Unraveling the Life History of Successful Invaders. *Science (80-)* 337:580–583. doi: 10.1126/science.1221523
- Soler L (2002) *Introduction à l'épistémologie*, Ellipses. Paris
- Soliman T, Mourits MCM, Werf W Van Der, et al (2012) Framework for Modelling Economic Impacts of Invasive Species , Applied to Pine Wood Nematode in Europe. 7:1–12. doi: 10.1371/journal.pone.0045505
- Spear D, Foxcroft LC, Bezuidenhout H, McGeoch MA (2013) Human population density explains alien species richness in

- protected areas. *Biol Conserv* 159:137–147. doi: 10.1016/j.biocon.2012.11.022
- Staniczenko PPA, Sivasubramaniam P, Suttle KB, Pearson RG (2017) Linking macroecology and community ecology: Refining predictions of species distributions using biotic interaction networks. *Ecol Lett* 693–707. doi: 10.1111/ele.12770
- Steffen W, Sanderson A, Tyson P, et al (2004) *Global Change and the Earth System: A Planet Under Pressure*. Springer Berlin / Heidelberg
- Stekhoven DJ, Bühlmann P (2012) Missforest-Non-parametric missing value imputation for mixed-type data. *Bioinformatics* 28:112–118. doi: 10.1093/bioinformatics/btr597
- Stout JC, Morales CL (2009) Ecological impacts of invasive alien species on bees. *Apidologie* 40:388–409. doi: 10.1051/apido/2009023
- Strayer DL, D'Antonio CM, Essl F, et al (2017) Boom-bust dynamics in biological invasions: towards an improved application of the concept. *Ecol Lett* 20:1337–1350. doi: 10.1111/ele.12822
- Sturgis P, Allum N (2004) Science in society: Re-evaluating the deficit model of public attitudes. *Public Underst Sci* 13:55–74. doi: 10.1177/0963662504042690
- Su NY (2002) Novel technologies for subterranean termite control. *Sociobiology* 40:95–101.
- Suárez-castro AF, Simmonds JS, Mitchell MGE, et al (2018) The Scale-Dependent Role of Biological Traits in Landscape Ecology: A Review. *Curr Landsc Ecol Reports*. doi: 10.1007/s40823-018-0031-y
- Suarez A V, Holway DA, Ward PS (2005) The role of opportunity in the unintentional introduction of nonnative ants. *Proc Natl Acad Sci U S A* 102:17032–5. doi: 10.1073/pnas.0506119102
- Surkov I V., Oude Lansink AGJM, Van Kooten O, Van Der Werf W (2008) A model of optimal import phytosanitary inspection under capacity constraint. *Agric Econ* 38:363–373. doi: 10.1111/j.1574-0862.2008.00306.x
- Sutherland S (2004) What makes a weed a weed: Life history traits of native and exotic plants in the USA. *Oecologia* 141:24–39. doi: 10.1007/s00442-004-1628-x
- Svenning J-C, Gravel D, Holt RD, et al (2014) The influence of interspecific interactions on species range expansion rates. *Ecography (Cop)* 37:1198–1209. doi: 10.1111/j.1600-0587.2013.00574.x
- Swain S, Hayhoe K (2014) CMIP5 projected changes in spring and summer drought and wet conditions over North America. doi: 10.1007/s00382-014-2255-9
- Swenson NG (2014) Phylogenetic imputation of plant functional trait databases. *Ecography (Cop)* 37:105–110. doi: 10.1111/j.1600-0587.2013.00528.x
- Tan K, Hepburn HR, Radloff SE, et al (2005) Heat-balling wasps by honeybees. *Naturwissenschaften* 92:492–495. doi: 10.1007/s00114-005-0026-5
- Tan K, Radloff SE, Li JJ, et al (2007) Bee-hawking by the wasp, *Vespa velutina*, on the honeybees *Apis cerana* and *A. mellifera*. *Naturwissenschaften* 94:469–472. doi: 10.1007/s00114-006-0210-2
- Tan K, Wang Z, Chen W, et al (2013) The “I see you” prey-predator signal of *Apis cerana* is innate. *Naturwissenschaften* 100:245–248. doi: 10.1007/s00114-013-1019-4
- Tan K, Wang Z, Li H, et al (2012) An “I see you” prey-predator signal between the Asian honeybee, *Apis cerana*, and the hornet, *Vespa velutina*. *Anim Behav* 83:879–882. doi: 10.1016/j.anbehav.2011.12.031
- Tassin J, Kull CA (2012) Pour une autre représentation métaphorique des invasions biologiques. *Nat Sci Sociétés* 20:404–414. doi: 10.1051/nss/2012042
- Tassin J, Kull CA (2015) Facing the broader dimensions of biological invasions. *Land use policy* 42:165–169. doi: 10.1016/j.landusepol.2014.07.014
- Tassin J, Thiébaud G, Dutartre A (2011) Objectiver la perception des invasions biologiques. *Rev d'Ecologie (La Terre la Vie)* 66:195–198.
- Tatem AJ, Hay SI, Rogers DJ (2006) Global traffic and disease vector dispersal. *Proc Natl Acad Sci* 103:6242–6247. doi: 10.1073/pnas.0508391103
- Theobald DM, Hobbs NT, Bearly T, et al (2000) Incorporating biological information in local land-use decision making for conservation planning. *Landsc Ecol* 15:35–45. doi: 10.1023/a:1008165311026
- Theoharides K a, Dukes JS (2007) Plant invasion across space and time: factors affecting nonindigenous species success during four stage of invasion. *New Phytol* 176:256–273. doi: 10.1111/j.1469-8137.2007.02207.x/pdf
- Thevenot J (2013) Synthèse et réflexion sur des définitions relatives aux invasions biologiques. MNHM, Serv du Patrim Nat 31 pp.
- Thomas CD, Cameron A, Green RE, et al (2004) Extinction risk from climate change. *Nature* 427:145–148. doi: 10.1038/nature02121

- Thorbeck P, Campbell PJ, Thompson HM (2017) Colony impact of pesticide-induced sublethal effects on honeybee workers: A simulation study using BEEHAVE. *Environ Toxicol Chem* 36:831–840. doi: 10.1002/etc.3581
- Thuiller W, Gallien L, Boulangéat I, et al (2010) Resolving Darwin's naturalization conundrum: A quest for evidence. *Divers Distrib* 16:461–475. doi: 10.1111/j.1472-4642.2010.00645.x
- Thuiller W, Pollock LJ, Gueguen M, Münkemüller T (2015) From species distributions to meta-communities. *Ecol Lett* 18:1321–1328. doi: 10.1111/ele.12526
- Towns DR, Broome KG (2003) From small maria to massive campbell: Forty years of rat eradications from new zealand islands. *New Zeal J Zool* 30:377–398. doi: 10.1080/03014223.2003.9518348
- Tran KC (2006) Public perception of development issues: Public awareness can contribute to sustainable development of a small island. *Ocean Coast Manag* 49:367–383. doi: 10.1016/j.ocecoaman.2006.02.005
- Traveset A, Richardson DM (2006) Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms. *Trends Ecol Evol* 21:208–216. doi: 10.1016/j.tree.2006.01.006
- Travis JMJ, Harris CM, Park KJ, Bullock JM (2011) Improving prediction and management of range expansions by combining analytical and individual-based modelling approaches. *Methods Ecol Evol* 2:477–488. doi: 10.1111/j.2041-210X.2011.00104.x
- Turbé A, Strubbe D, Mori E, et al (2017) Assessing the assessments: evaluation of four impact assessment protocols for invasive alien species. *Divers Distrib* 23:297–307. doi: 10.1111/ddi.12528
- Tylianakis JM, Didham RK, Bascompte J, Wardle DA (2008) Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecol Lett* 11:1351–1363. doi: 10.1111/j.1461-0248.2008.01250.x
- Uden DR, Allen CR, Angeler DG, et al (2015) Adaptive invasive species distribution models: a framework for modeling incipient invasions. *Biol Invasions* 17:2831–2850. doi: 10.1007/s10530-015-0914-3
- Vacher C, Daudin JJ, Piou D, Desprez-Loustau ML (2010) Ecological integration of alien species into a tree-parasitic fungus network. *Biol Invasions* 12:3249–3259. doi: 10.1007/s10530-010-9719-6
- Valéry L (2006) Systemic approach of the impact of an invasive species : the case of a native species in an environment in the process of eutrophication. MNHM
- Valery L, Fritz H, Lefeuvre J-C, Simberloff D (2009) Invasive species can also be native. *Trends Ecol Evol* 24:585. doi: 10.1016/j.tree.2009.06.017
- Valéry L, Fritz H, Lefeuvre J-CC (2013) Another call for the end of invasion biology. *Oikos* 122:1143–1146. doi: 10.1111/j.1600-0706.2013.00445.x
- van der Linden S (2015) The social-psychological determinants of climate change risk perceptions: Towards a comprehensive model. *J Environ Psychol* 41:112–124. doi: 10.1016/j.jenvp.2014.11.012
- Van Kleunen M, Dawson W, Schlaepfer D, et al (2010) Are invaders different? A conceptual framework of comparative approaches for assessing determinants of invasiveness. *Ecol Lett* 13:947–958. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01503.x
- van Kleunen M, Essl F, Pergl J, et al (2018) The changing role of ornamental horticulture in alien plant invasions. *Biol Rev*. doi: 10.1111/brv.12402
- Vanbergen AJ, Espindola A, Aizen MA (2018) Risks to pollinators and pollination from invasive alien species. *Nat Ecol Evol* 2:16–25. doi: 10.1038/s41559-017-0412-3
- Vaz AS, Kueffer C, Kull CA, et al (2017) The progress of interdisciplinarity in invasion science. *Ambio* 46:428–442. doi: 10.1007/s13280-017-0897-7
- Venette RC, Kriticos DJ, Magarey RD, et al (2010) Pest Risk Maps for Invasive Alien Species: A Roadmap for Improvement. *Bioscience* 60:349–362. doi: 10.1525/bio.2010.60.5.5
- Verbrugge LNH, Van Den Born RJG, Lenders HJR (2013) Exploring public perception of non-native species from a visions of nature perspective. *Environ Manage* 52:1562–1573. doi: 10.1007/s00267-013-0170-1
- Veres A, Petit S, Conord C, Lavigne C (2013) Does landscape composition affect pest abundance and their control by natural enemies? A review. *Agric Ecosyst Environ* 166:110–117. doi: 10.1016/j.agee.2011.05.027
- Veron S, Penone C, Clergeau P, et al (2016) Integrating data-deficient species in analyses of evolutionary history loss. *Ecol Evol*. doi: 10.1002/ece3.2390
- Vila M, Basnou C, Pyšek P, et al (2010) How well do we understand the impacts of alien species on ecosystem services? A pan-European, cross-taxa assessment. *Front Ecol Environ* 8:135–144. doi: 10.1890/080083
- Vilà M, Espinar JL, Hejda M, et al (2011) Ecological impacts of invasive alien plants: A meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecol Lett* 14:702–708. doi: 10.1111/j.1461-0248.2011.01628.x
- Villemant C, Barbet-Massin M, Perrard A, et al (2011) Predicting the invasion risk by the alien bee-hawking Yellow-legged hornet *Vespa velutina nigrithorax* across Europe and other continents with niche models. *Biol Conserv* 144:2142–2150. doi: 10.1016/j.biocon.2011.04.009

- Vimercati G, Hui C, Davies SJ, Measey GJ (2017) Integrating age structured and landscape resistance models to disentangle invasion dynamics of a pond-breeding anuran. *Ecol Modell* 356:104–116. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2017.03.017
- Voinov A, Bousquet F (2010) Modelling with stakeholders. *Environ Model Softw* 25:1268–1281. doi: 10.1016/j.envsoft.2010.03.007
- Walsh JR, Carpenter SR, Vander Zanden MJ (2016) Invasive species triggers a massive loss of ecosystem services through a trophic cascade. *Proc Natl Acad Sci* 113:4081–4085. doi: 10.1073/pnas.1600366113
- Walther G-R, Roques A, Hulme PE, et al (2009) Alien species in a warmer world: risks and opportunities. *Trends Ecol Evol* 24:686–693. doi: 10.1016/j.tree.2009.06.008
- Walther G, Post E, Convey P, et al (2002) Ecological responses to recent climate change. 389–395. doi: 10.1038/416389a
- Webber BL, Scott JK (2012) Rapid global change: Implications for defining natives and aliens. *Glob Ecol Biogeogr* 21:305–311. doi: 10.1111/j.1466-8238.2011.00684.x
- Weiss K, Girandola F, Colbeau-Justin L (2011) Les comportements de protection face au risque naturel : de la résistance à l'engagement. *Prat Psychol* 17:251–262. doi: 10.1016/j.prps.2010.02.002
- Westphal MI, Browne ÆM, Mackinnon K, Noble ÆI (2008) The link between international trade and the global distribution of invasive alien species. 391–398. doi: 10.1007/s10530-007-9138-5
- Williams F, Eschen R, Harris a, et al (2010) The economic cost of invasive non-native species on Great Britain. CABI report, ... 1–199.
- Wilson JRU, Dormontt EE, Prentis PJ, et al (2009) Something in the way you move: dispersal pathways affect invasion success. *Trends Ecol Evol* 24:136–44. doi: 10.1016/j.tree.2008.10.007
- Wilson JRU, García-Díaz P, Cassey P, et al (2016) Biological invasions and natural colonisations are different – the need for invasion science. *NeoBiota* 31:87–98. doi: 10.3897/neobiota.31.9185
- Wisz MS, Pottier J, Kissling WD, et al (2013) The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: Implications for species distribution modelling. *Biol Rev* 88:15–30. doi: 10.1111/j.1469-185X.2012.00235.x
- Witt R (2015) Erstfund eines Nestes der Asiatischen Hornisse *Vespa velutina* Lepeletier , 1838 in Deutschland und Details zum Nestbau (Hymenoptera, Vespinae). *Ampulex* 42–53.
- Wittenberg R, Cock MJW (2001) Invasian alien species: A Toolkit of Best Prevention and Management Practices. *Glob Invasive Species Program* 240.
- Wylie FR, Janssen-May S (2016) Red Imported Fire Ant in Australia: What if we lose the war? *Ecol Manag Restor*. doi: 10.1111/emr.12238
- Zenni RD, Nuñez MA (2013) The elephant in the room: the role of failed invasions in understanding invasion biology. *Oikos* 122:801–815. doi: 10.1111/j.1600-0706.2012.00254.x
- Zhang L, Liu S, Sun P, et al (2015) Consensus Forecasting of Species Distributions: The Effects of Niche Model Performance and Niche Properties. *PLoS One* 10:e0120056. doi: 10.1371/journal.pone.0120056