



Impact de la capacité de charge de l'environnement sur les dynamiques d'expansions de métapopulation : théories et applications à un système expérimental hôte-parasitoïde

Marjorie Haond

► To cite this version:

Marjorie Haond. Impact de la capacité de charge de l'environnement sur les dynamiques d'expansions de métapopulation : théories et applications à un système expérimental hôte-parasitoïde. Biodiversité et Ecologie. COMUE Université Côte d'Azur (2015 - 2019), 2019. Français. $\langle$ NNT : 2019AZUR4017 $\rangle$. $\langle$ tel-02468992 $\rangle$

HAL Id: tel-02468992

<https://theses.hal.science/tel-02468992v1>

Submitted on 6 Feb 2020

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.



HAL Authorization



THÈSE DE DOCTORAT

Impact de la capacité de charge de l'environnement sur les dynamiques d'expansions de métapopulation

Théories et applications à un système expérimental hôte-parasitoïde

Marjorie HAOND

Institut Sophia Agrobiotech, UMR 1355 INRA 7254 UNS/CNRS

**Présentée en vue de l'obtention
du grade de docteur en**

Biologie des interactions et écologie
d'Université Côte d'Azur

Dirigée par : Élodie Vercken
Ludovic Mailleret
Lionel Roques

Soutenue le : 26/03/2019

Devant le jury, composé de :

Hendrik Davi,	Directeur de recherche,	INRA Avignon
Emanuel Fronhofer,	Chargé de recherche,	ISEM de Montpellier
Frédéric Hamelin,	Maître de conférence,	INRA Agro Campus Ouest
Ludovic Mailleret,	Directeur de recherche,	INRA Sophia Antipolis
Virginie Raybaud,	Maître de conférence,	Université Côte d'Azur
Christelle Robinet,	Directrice de Recherche,	INRA Val de Loire
Lionel Roques,	Directeur de recherche,	INRA Avignon
Élodie Vercken,	Chargée de recherche,	INRA Sophia Antipolis



Région
PACA



Impact de la capacité de charge de l'environnement sur les dynamiques d'expansions de métapopulation

Théorie & applications à un système expérimental hôte-parasitoïde

Jury :

Président du jury*

Hendrik Davi, Directeur de recherche, INRA Avignon

Rapporteurs

Christelle Robinet, Directrice de Recherche, INRA Val de Loire

Emanuel Fronhofer, Chargé de recherche, ISEM, de Montpellier

Examineurs

Frédéric Hamelin, Maître de conférence, INRA Agro Campus Ouest

Virginie Raybaud, Maître de conférence, Université Côte d'Azur

Résumé

Les équations de réaction-diffusion sont couramment utilisées pour décrire les dynamiques de propagation des populations. Elles permettent notamment de définir deux types de dynamiques : tirée et poussée. La dynamique tirée résulte d'une colonisation menée par les individus en faible effectif situés en bordure de la population, la dynamique poussée résulte d'une colonisation menée par de plus grands effectifs issus du cœur de la population. Les mécanismes biologiques à l'origine des fronts poussés sont encore peu décrits, toutefois, la présence d'un effet Allee (caractérisé par une corrélation positive entre le taux de croissance et la densité de population pour de petits effectifs) est connue pour entraîner une dynamique poussée. D'autres mécanismes générant une dépendance entre la taille de population et la probabilité de colonisation sont également susceptibles de générer des fronts poussés, mais cette généralisation reste à confirmer.

Peu de travaux ont abordé les effets de facteurs de l'environnement tels que la capacité de charge sur les vitesses d'expansion des populations. Or, si pour une dynamique tirée, la colonisation des individus à l'avant du front, peu nombreux, ne devrait pas être influencée par la valeur de la capacité de charge du milieu, dans le cas poussé, les individus évoluant à des effectifs plus importants, la capacité de charge pourrait être un facteur limitant de l'expansion. Nous avons donc cherché à décrire (i) les effets de la capacité de charge sur les dynamiques d'expansion des populations notamment au travers du prisme des dynamiques tirées/poussées, et (ii) la diversité des mécanismes démographiques pouvant générer des dynamiques poussées. Pour cela nous avons utilisé des approches de modélisation individu-centrés et de l'expérimentation en microcosme sur des hyménoptères parasitoïdes, les Trichogrammes. Nous avons utilisé une espèce ayant une dispersion densité-dépendante positive entraînant un accroissement de la probabilité individuelle de migrer en grande population menant ainsi à des dynamiques de colonisation possiblement poussées.

Grâce à ces deux approches, nous avons étudié dans une première partie l'impact de la capacité de charge sur la vitesse des expansions, permettant de valider nos hypothèses nous amenant à penser que la dépendance de la vitesse d'expansion à la capacité de charge pourrait être un indicateur de la nature poussée/tirée des expansions. Dans une deuxième partie nous avons étudié les phénomènes d'arrêt de colonisation ("Range pinning") décrits pour des populations soumises aux effets Allee et avons cherché à généraliser ce phénomène aux dynamiques poussées en présence de dispersion densité dépendante positive. Dans une troisième partie nous avons étudié comment une répartition hétérogène dans l'espace de différentes capacités de charges allait influencer les dynamiques d'expansions notamment poussées.

Mots-clés

Capacité de charge, Expansion, Modèles individu-centrés, Microcosme, Population, *Trichogramma chilonis*, dynamiques poussée/tirée, colonisation, effet Allee, Dispersion densité dépendante, stochasticité

Abstract

Reaction-diffusion equations are commonly used to describe population propagation dynamics. In particular, they can be used to define two types of dynamics : pulled and pushed. The pulled dynamic results from a colonization led by individuals in small numbers located at the edge of the population, the pushed dynamic results from a colonization led by larger numbers from the core of the population. Biological mechanisms underlying the pushed waves are still poorly described, however, the presence of an Allee effect (characterized by a positive correlation between growth rate and population density for small populations) is known to lead to a pushed dynamic. Other mechanisms generating a dependence between population size and the probability of colonization are also likely to generate pushed waves, but this generalization remains to be confirmed.

Few studies have addressed the effects of environmental factors such as carrying capacity on population expansion rates. However, while for a pulled dynamic, the colonization of the few individuals at the front of the wave should not be influenced by the value of the carrying capacity of the environment, in the pushed case, individuals evolving at larger numbers, the carrying capacity could be a limiting factor of the expansion. We have therefore attempted to describe (i) the effects of carrying capacity on population expansion dynamics, particularly through the prism of pulled/pushed dynamics, and (ii) the diversity of demographic mechanisms that can generate high dynamics. For this purpose we used individual-centred modelling approaches and microcosm experimentation on parasitoid hymenoptera, *Trichogramma*. We used a species with a positive density-dependent dispersion resulting in an increase in the individual probability of migrating in large populations, thus leading to potentially high colonization dynamics.

Using these two approaches, we first studied the impact of carrying capacity on expansion velocity, validating our hypotheses that the dependence of expansion velocity on carrying capacity could be an indicator of the pushed/pulled nature of expansions. In a second part we studied the phenomena of Range pinning described for populations subjected to Allee effects and we tried to generalize this phenomenon to pushed dynamics in the presence of positive dependent density dispersion. In a third part we studied how a heterogeneous distribution in space of different carrying capacities would influence the dynamics of particularly high

expansions.

Keywords

Carrying capacity, Expansion, Individual based models, Microcosm, Population, *Trichogramma chilonis*, pushed/pulled dynamics, colonization, Allee effect, Density dependant dispersal, stochasticity

Remerciements

Je remercie tout d'abord Frédéric Hamelin, Virginie Raybaud et Hendrik Davi pour avoir accepté l'invitation à participer à mon jury de thèse, ainsi que Christelle Robinet et Emanuel Fronhofer pour avoir accepté de rapporter cette thèse.

Je remercie également mon trio de co-directeurs de thèse, Élodie Vercken, Ludovic Mailleret et Lionel Roques. Merci à vous trois de m'avoir permis de travailler sur ce projet et pour tous ce que vous m'avez appris et apporté, votre écoute et vos conseils. Élodie je tiens à te remercier pour ta patience, et ta capacité incroyable à toujours voir le positif dans chaque résultat de manipe, mais surtout merci pour tous tes conseils concernant la rédaction de ce manuscrit. Ludovic, merci pour ton aide précieuse et ta présence à toutes les dead lines. Grâce à toi je me suis posé des milliers de questions sur mon travail et ça n'en est que mieux. Lionel, merci pour ta pédagogie et ton avis toujours très éclairé. En commençant cette thèse je voulais absolument apprendre à faire de la modélisation, il me reste encore beaucoup à apprendre, mais je suis ravie de pouvoir faire tourner mes quelques modèles grâce à toi.

Je remercie également Hendrik Davi, Étienne Klein, Renaud Vitalis et Thomas Guillemaud pour avoir pris part à mes comités de thèse. Vos critiques constructives et conseils ont été d'une grande aide dans l'élaboration de mon projet de thèse.

Merci à tous ceux avec qui j'ai eu la chance de travailler et qui ont participé de près ou d'un peu plus loin à l'acquisition de mes données expérimentales. Plus particulièrement, je remercie Lana qui a abattu une charge de travail considérable sur cette dernière expérience avec des trichogrammes pas toujours coopératifs. Une mention spéciale pour Laurent qui s'est quasi inlassablement occupé de mes trichogrammes avec rigueur et talent. Merci aussi à Didier, intérimaire des microcosmes avec trichogrammes, merci d'avoir assuré les manipes, certes avec grand renfort de râlements, mais ces quelques jours où nous avons eu besoin de toi tu étais là, donc merci beaucoup.

Un merci particulier à mon prédécesseur, Thibaut, thésard pionnier dans les paysages avec trichogrammes. Cette thèse c'est quand même un peu grâce à toi. Je te remercie de m'avoir tant appris et donné tous les trucs et astuces qui sont bien plus que juste savoir mieller des

tubes. Je remercie également, cette interprète de génie, Claire, qui m’a beaucoup aidée à décoder ton dialecte pas toujours très intelligible pour une oreille non avertie et qui a été une super alliée.

Merci à l’équipe BPI pour ces années passées parmi vous : Éric, Thomas, Bastien, Xavier, Didier, Laurent, Aurélie, Alexandra, Émeline, Thibaut, Antoine, David, Cyndel, Laurane, et les nombreux stagiaires de Silène (Morgane, Simon, Hyacinthe, Corentin, Jean). Merci pour les échanges scientifiques et moins scientifiques, la pause-café d’après déjeuner a toujours été un plaisir, à l’exception peut-être de la phase “concours photo” qui n’était pas une mauvaise idée mais...

Remerciements particuliers aux thésards et post-doc qui m’ont beaucoup apporté au long de ces années, aussi bien en amitié que scientifiquement : Soufiane, Aline, Victor, Flora, Margarita et Silène. Votre soutien à beaucoup compté pour moi, merci à chacun d’entre vous. Merci spécialement à toi Margarita, parce que tu as réussi là où d’autres ont échoués, me faire faire un semblant de sport avec des vraies courbatures à la fin.

Merci à mes amis à distance, Louise, Thamar, Benjamin et Vincent, qui ont répondu présent lors de mes crises existentielles, aussi bien avant que pendant la thèse, j’ai beaucoup de chance de pouvoir compter sur vous et j’espère que cela va durer encore longtemps.

Merci à ma famille qui m’a toujours encouragée à poursuivre mes études et qui m’en a donné les moyens même si vous êtes toujours persuadés que je travaille sur des mouches ou des fourmis.

Un grand merci à mon orthoptiste qui, en dépit des réactions tout à fait disproportionnées de mon corps à des problèmes courants de la vie, a réussie à me faire retrouver une acuité visuelle correcte et surtout le sens de l’équilibre.

Enfin, merci à Alexis je ne sais toujours pas trop pourquoi tu es là, mais tu y es, et c’est quand même mieux comme ça. Un merci absolu pour tout ce que je te dois.

Table des matières

1	Introduction	13
1.1	Populations et expansions	13
1.2	Les invasions biologiques	14
1.3	Le potentiel invasif d'une population	16
1.4	Interaction population-environnement	17
1.5	Phénomènes populationnels et colonisation	19
1.6	Théorie mathématique : Équations de réaction-diffusion	22
1.7	Vagues tirées, vagues poussées	23
1.8	Problématique	26
2	Du modèle simulateur au modèle expérimental : à la recherche de généralisations	27
2.1	Discretisation de l'espace en écologie : métapopulation	27
2.2	Modélisation en espace et temps discret avec des modèles individu-centrés (IBM)	28
2.3	Populations expérimentales	29
2.4	Modélisation et microcosmes pour l'étude de l'influence de la capacité de charge	30
3	Vitesse et capacité de charge	37
3.1	Étude sur la relation entre vitesse d'expansion et capacité de charge	38
3.2	Article : When higher carrying capacities lead to faster propagation	40
4	Quand l'expansion se bloque : le cas du range pinning	81
4.1	Étude sur l'occurrence du range pinning	83
4.2	Article : When population expansion is stopped : a proposal to extend the concept of range pinning in ecology	86
5	Expansion en Paysage hétérogène	109
5.1	Matériel et méthodes	111
5.2	Résultats	114
5.3	Discussion	118

6	Discussion générale et conclusions	123
6.1	Retour sur les résultats	123
6.2	La dispersion densité dépendante positive crée-t-elle des dynamiques poussées ?	126
6.3	De la théorie à la pratique : une histoire de gradient	128
6.4	Conclusion	132

Table des figures

1.1	Étapes et barrières dans le processus d'invasion	15
1.2	Courbe Effet Allee fort/faible	20
1.3	Profil d'une vague	23
2.1	Modélisation paysage en stepping stone	28
2.2	Processus de reproduction dans les IBM	31
2.3	Processus de Dispersion IBM	32
2.4	Dispositif expérimental type	33
2.5	Cycle de vie des Trichogrammes	34
5.1	Modalités expérimentales pour les dynamiques d'expansion en paysages hétérogènes	112
5.2	Les paysages en gradient	116
5.3	Les paysges alternés	117
6.1	Dynamique de la diversité interne neutre de la dispersion densité dépendante positive	127
6.2	Tableau des définitions poussé/tiré	128
6.3	Dynamique interne pour indice de poussitude	131

Chapitre 1

Introduction

1.1 Populations et expansions

Une population se définit comme un groupement d'individus de la même espèce, partageant en même temps le même espace et ayant la possibilité d'interagir entre eux (Rockwood, 2015). L'intégration de l'ensemble des comportements individuels à l'échelle globale de la population va générer des phénomènes-clés en écologie, comme les processus d'adaptation, d'évolution ou de spéciation. Les populations sont des entités dynamiques, elles gagnent ou perdent des individus via l'accroissement démographique et les processus migratoires, et ainsi étendent ou réduisent leur aire de répartition. L'expansion d'une population est un accroissement ou un déplacement de son domaine spatial, ou aire de répartition. L'expansion peut se dérouler selon deux schémas, soit la population s'agrandit dans le prolongement de son aire de répartition actuelle, soit la population se développe en plusieurs populations locales, ces populations pouvant soit devenir totalement indépendantes, soit continuer d'interagir entre elles (Davis, 2009). L'expansion d'une population est donc un phénomène qui survient naturellement à la suite de la croissance de la population si les conditions lui sont favorables, mais il existe aussi des cas où c'est un changement environnemental qui va entraîner une expansion. Le changement climatique en est un exemple, c'est une cause récurrente d'expansion ou de glissement de l'aire de répartition d'une espèce (Encart 1.1).

Comme les changements de conditions climatiques sont amenés à devenir plus fréquents et de plus grande ampleur (Stocker et al., 2013), les changements d'aire de répartition des espèces devraient l'être aussi. Il est donc très important de comprendre les tenants et aboutissants de ces expansions ou rétractions. Comme évoqué dans l'encart 1.1 avec l'exemple des moustiques, les changements des conditions climatiques peuvent créer un environnement favorable à l'expansion d'espèces exotiques nouvellement introduites, mais encore faut-il qu'elles parviennent à atteindre ce nouvel habitat. Dans le cas du moustique tigre, son expansion a été favorisée par les moyens de transport humains. Il en va de même avec la plupart des autres espèces

invasives, l'essor du commerce mondial participant largement à la dissémination d'espèces à la surface du globe (Hulme, 2009; Smith et al., 2009; Galil et al., 2014; Seebens et al., 2015). La multiplicité des transports pose aujourd'hui un réel problème sur le nombre d'invasions biologiques, qui malgré les politiques mises en place, ne cesse d'augmenter au cours des ans (Seebens et al., 2017).

Encart 1.1 : Changement climatique et expansion

C'est en cherchant un schéma global dans l'évolution des aires de répartition de plusieurs populations/espèces que Parmesan et al. (1999) ont prouvé qu'il y avait un effet du changement climatique sur la répartition d'espèces de papillons non migrateurs. En effet sur les 35 espèces européennes étudiées plus de la moitié ont étendu leur aire de répartition vers le Nord au cours du 20^{ème} siècle. Puis Parmesan and Yohe (2003) ont effectué une méta-analyse qui a très clairement identifié le changement climatique comme moteur des changements d'aire de répartition de nombreuses espèces et notamment d'une expansion vers les pôles d'en moyenne 6,1 km par décennie. Les études attestant d'expansions d'aires de répartition vers les pôles ou en altitude ainsi que de décolonisation par le Sud ou en faible altitude sont maintenant courantes et ce pour différents taxa et milieux (Perry et al., 2005; Kelly and Gouldey, 2008; Chen et al., 2011; Kerr et al., 2015). Ces changements d'aires de répartition induits par le changement climatique et notamment une hausse des températures, ne sont pas sans conséquences sur les écosystèmes et la santé humaine (Pech et al., 2017). Un exemple parlant est celui des moustiques qui sont vecteurs de nombreuses maladies pour lesquelles des traitements préventifs ou curatifs n'existent pas toujours comme la Malaria ou la Dengue (Epstein et al., 1998; Kearney et al., 2009). L'augmentation des températures permet leur expansion sur de nouveaux territoires ; c'est notamment le cas en France avec l'arrivée du moustique tigre *Aedes albopictus* à la fin des années 90 et qui est vecteur, entre autre, du Chikungunya et de la Dengue (Schaffner and Karch, 2000; Vega-Rua et al., 2013). Cette arrivée sur le territoire français et son extension sont en partie due aux transports humains et ses chances d'établissement sont positivement impactées par l'anthropisation de l'environnement (Roche et al., 2015).

1.2 Les invasions biologiques

Une invasion biologique est caractérisée par une extension considérable de l'aire de répartition d'une population. Il peut s'agir d'une espèce nouvellement introduite dans un environnement (exogène) ou déjà présente (indigène) mais en moindre quantité (Valéry et al., 2009).

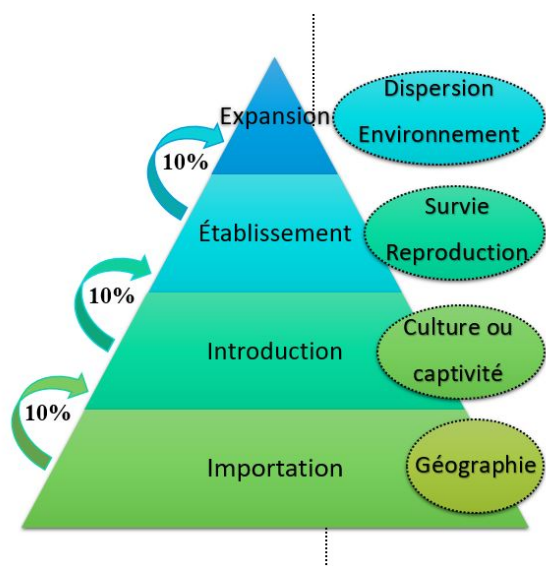


FIGURE 1.1 – Étapes et barrières dans le processus d'invasion d'après Blackburn et al. (2011). Ce processus peut se diviser en 4 étapes, (1) les individus sont importés dans une nouvelle zone géographique, (2) les individus sortent de leur point d'importation et échappent aux limites qui leur étaient imposés. (3) Les individus s'établissent dans ce nouvel habitat, la population devient auto-suffisante, les individus parviennent donc à survivre et à se reproduire. (4) La population entre dans sa phase d'expansion, les individus dispersent et traverse un nouvel environnement. À chaque étape on considère que seules 10% des populations arrivent à traverser les barrières qui permettent d'accéder à l'étape suivante.

Si aujourd'hui le terme d'espèce invasive fait plus facilement référence à des espèces nuisibles, elle n'incluait pas la notion de dommages pour l'écosystème dans sa définition première. Aujourd'hui ce terme est plutôt connoté négativement, ce biais pouvant s'expliquer par l'ampleur des dommages causés par les expansions de ravageurs au niveau mondial. En effet ces espèces invasives sont une des principales causes de l'extinction de masse actuelle, elles font partie intégrante du phénomène de changement global (Vitousek et al., 1997; Occhipinti-Ambrogi and Savini, 2003; Ricciardi, 2007). Les coûts qu'elles entraînent sont importants, par exemple Kettunen et al. (2009) estimaient à 20 milliards d'euros par an le coût des espèces invasives dans l'Union Européenne, comprenant une estimation des pertes qu'elles occasionnent et des coûts de leur management ou éradication.

Toutefois, toutes les introductions de nouvelles espèces ne deviennent pas des invasions biologiques. Pour une population parvenant à s'établir, il en existe bien plus qui ne réussissent pas. Williamson and Fitter (1996) ont décrit ce qui reste connu comme la règle des 10% afin de quantifier le nombre de populations qui deviennent invasives. Cette idée a ensuite été reprise par Blackburn et al. (2011). Cette règle décrit le fait que pour devenir invasive une population doit passer avec succès 4 étapes et sur toutes les espèces qui rentrent dans ce processus d'invasion, seulement 10% passent chaque étape (Fig. 1.1). Tout d'abord, des individus doivent être importés en dehors de leur zone de répartition, introduits dans une nouvelle région, puis s'établir en créant une population auto-suffisante et persistante pour finalement commencer le processus d'expansion via la dispersion. Cette règle des 10% est plutôt une tendance et les auteurs eux-mêmes ont admis des disparités entre Ordres et que la règle des 10% restait, dans les faits, peu vérifiée. Toutefois elle met l'accent sur le fait que pour parvenir à envahir, les populations doivent faire face à plusieurs barrières et que peu d'espèces sont en capacité de les franchir toutes.

De nombreux processus peuvent affecter la probabilité d'établissement, parmi lesquels la dynamique d'introduction, qui est caractérisée par la pression de propagule (Lockwood et al., 2005; Simberloff, 2009). La pression de propagule regroupe le nombre d'individus introduits, le nombre d'itérations de l'introduction, ainsi que la répartition temporelle et spatiale des introductions. Plus la pression de propagule est forte et plus il y aura de chance pour que l'introduction réussisse (Lockwood et al., 2009). Cette pression de propagule dépend de la capacité de dispersion d'une espèce et donc de ses traits d'histoire de vie, ceux-ci formant le potentiel invasif de cette espèce.

1.3 Le potentiel invasif d'une population

Les caractéristiques intrinsèques des populations et notamment les traits d'histoire de vie des individus sont souvent utilisés pour expliquer les patrons d'invasion/expansion, la capacité d'un organisme à envahir un environnement étant appelée le potentiel invasif. On considère classiquement que les bons colonisateurs ont un taux de croissance fort avec une croissance rapide, une maturité sexuelle précoce, un grand nombre de descendants et une bonne capacité de dispersion (Rejmanek and Richardson, 1996; Moravcová et al., 2010, 2015). Depuis les travaux de MacArthur and Wilson (1963), il a été défini deux stratégies d'optimisation des traits d'histoire de vie. On considère qu'il y a un équilibre (trade-off) qui se fait entre les traits reproductifs des organismes et les traits qui concernent leur survie (MacArthur and Wilson, 1963; Pianka, 1970; Reznick et al., 2002).

La stratégie *r* tend à maximiser le taux de croissance *per capita*, d'où son nom, en minimisant son potentiel compétitif. Cela consiste donc à être un bon reproducteur (maturité précoce et nombre de descendants important) dans des situations non compétitives et pouvant exploiter des environnements variables dans le temps soumis à la stochasticité environnementale. La stratégie *K* tient son nom de la capacité de charge de l'environnement, maximise la survie des individus en environnement compétitif en minimisant leur taux de croissance *per capita*. Ce sont des spécialistes de leur environnement qui est supposé relativement stable, et pouvant vivre en forte densité. Les organismes avec un bon potentiel invasif, sont des espèces avec une stratégie plutôt *r* en opposition à ceux qui ont une stratégie plutôt *K* (Parry, 1981).

Une autre caractéristique mise en avant chez les espèces invasives, est leur capacité de dispersion. Les comparaisons entre certaines espèces invasives et d'autres qui ne le sont pas concordent pour dire que les comportements menant à des événements de dispersion sont plus nombreux chez les espèces invasives (Rehage and Sih, 2004). Il a également été montré que certains traits phénotypiques pouvaient évoluer au fur et à mesure de l'expansion (Chuang and Peterson, 2016; Williams et al., 2016). L'agrandissement de la taille des pattes est un exemple d'évolution d'un caractère lié directement à la dispersion. Cette évolution peut avoir lieu chez

les individus en bordures de l'aire de répartition, c'est un phénomène bien documenté avec des exemples comme le crapaud buffle en Australie (Phillips et al., 2006; Urban et al., 2008) ou bien sur des lézards aux États-Unis (Losos et al., 2000).

Il est aussi mis en avant chez les espèces invasives un potentiel adaptatif et une plasticité phénotypique plus grands leur permettant de s'adapter facilement à de nouveaux habitats (Goodwin et al., 1999; Davidson et al., 2011). Les performances des individus composant une population ou bien le pattern d'introduction ne peuvent néanmoins pas à eux seuls expliquer le succès d'une invasion. Alors que les études sur le potentiel invasif ont une vision centrée sur les organismes acteurs de l'expansion, il faut garder en tête que le processus d'invasion s'inscrit dans un environnement qui a lui-même ses propres caractéristiques.

1.4 Interaction population-environnement

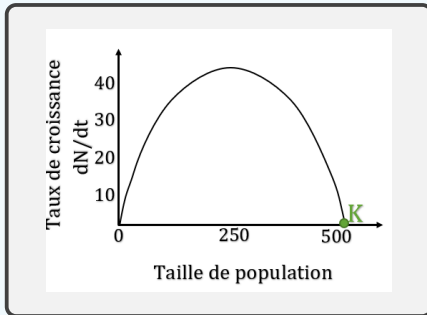
L'environnement dans lequel évoluent les populations peut être vu comme un paysage composé de plusieurs patches, une mosaïque (Pickett and Cadenasso, 1995). Un patch va avoir des composantes biotiques et abiotiques propres relativement homogènes et pouvant varier d'un patch à l'autre. Ainsi la nature même d'un patch va impacter à la fois les processus démographiques des populations et les pressions de sélection qui s'y exercent. La capacité d'invasion d'une population va donc être différente selon le patch du paysage dans lequel elle va s'établir.

Lorsque l'on considère les composantes biotiques et abiotiques du patch et le fait qu'elles vont ou non favoriser l'établissement d'une nouvelle population, nous parlons d'invasibilité de l'environnement (Lonsdale, 1999). Elle peut se définir comme étant la perméabilité de l'environnement à une invasion (Davis et al., 2005). Cette perméabilité va être influencée par la communauté biologique déjà présente. Plus elle sera stable, bien structurée, diversifiée, et non perturbée et moins ce patch aura de probabilité d'être envahi (Alpert et al., 2000; Kennedy et al., 2002; Hui et al., 2016). En effet, une communauté riche va offrir plus de résistance à l'invasion, via des phénomènes de compétition, prédation et/ou parasitisme. L'invasibilité tient donc compte de la biodiversité de l'habitat et comment celle-ci va favoriser ou non la colonisation d'une nouvelle espèce.

Cette notion prend aussi en compte la structuration du paysage qui va aussi impacter les processus d'expansion (Theoharides and Dukes, 2007). La continuité d'un paysage va permettre de meilleures chances d'introduction, mais sa fragmentation va aussi permettre d'augmenter la dispersion chez des espèces mobiles (With, 2002). Les travaux de Morel-Journel et al. (2015, 2016, 2019) ont permis de montrer qu'un fort niveau de connexion des patches dans le paysage allait handicaper l'établissement d'une population locale en faveur de son expansion dans le paysage, alors qu'un niveau plus faible de connexion permettait de garder

suffisamment d'individus dans la population locale pour son établissement en autorisant en même temps la colonisation du reste du paysage.

Encart 1.2 : Modèle logistique et capacité de charge K



Les modèles à base d'équations différentielles ordinaires (EDO) sont sans doute les plus utilisés pour décrire des dynamiques d'effectifs de populations $N(t)$. Elle sont de forme $N'(t) = f(N(t))$. Pour un temps t , on applique à la population $N(t)$ une fonction de croissance f .

La croissance d'une population supposée seule dans son habitat n'est pas infinie, elle est limitée dans le temps par la disponibilité des ressources, entraînant une compétition intraspécifique. Plusieurs modèles existent pour représenter cette compétition entre les individus d'une même population pour une ressource limitée. Un de ces modèles est le **modèle logistique** ((Verhulst, 1838)) où la prise en compte de la capacité de charge de l'environnement K va produire un effet d'atténuation du taux de croissance *per capita* quand la population se rapproche de K et l'augmenter quand elle s'en éloigne : $\frac{dN}{dt} = rN \left[\frac{K-N}{K} \right]$. En effet, lorsque N est très faible et tend vers 0, $\frac{K-N}{K}$ tend vers 1 amenant donc le taux de croissance *per capita* r vers le taux de croissance maximal r_{max} . Lorsque $N = K/2$, $r = \frac{r_{max}}{2}$, quand $N = K$, $r = 0$ et quand $N > K$, $r < 0$ entraînant une diminution de l'effectif total de la population et la ramenant vers la capacité de charge K .

La structuration du paysage prend aussi en compte la disponibilité des ressources nécessaires à la survie de la population. Cette disponibilité va pouvoir déterminer le nombre d'individus que l'environnement peut accueillir, c'est ce qui va déterminer la capacité de charge de l'environnement : K . K correspond à la taille de population maximale que l'environnement peut supporter en l'absence d'apports extérieurs et sans subir de dégradation (Hadwen and Palmer, 1922; Pulliam and Haddad, 1994). Cette capacité de charge résulte de la limitation du développement démographique de la population via la compétition pour des ressources limitées (Monte-Luna et al., 2004). Cette pression de compétition va créer des fluctuations du nombre d'individus composant la population, lorsque la population se rapproche de K la pression de compétition va augmenter entraînant une stabilisation de la taille de population (Dhondt, 1988). K est un des facteurs importants pouvant impacter les dynamiques de colonisation, aussi bien au niveau de la probabilité d'extinction dans un patch (Belovsky et al.,

1999; Griffen and Drake, 2008) que dans la phase d'établissement de la population (Drake and Lodge, 2006; Verbruggen et al., 2013; Vercken et al., 2013). La capacité de charge est donc un indicateur du potentiel d'accueil de l'habitat, elle impacte directement la densité de population, qui peut en retour affecter la dynamique d'expansion.

1.5 Phénomènes populationnels et colonisation

Il existe plusieurs phénomènes liés à la taille de la population et qui peuvent modifier de manière significative la dynamique de colonisation, notamment des processus de reproduction et de dispersion densité dépendante. La structuration de l'environnement induisant des variations spatiales de densité, celles-ci vont ensuite affecter le fonctionnement des populations et leur dynamique d'expansion

1.5.1 La coopération intrapopulation : l'effet Allee

L'effet Allee traduit une coopération entre les individus qui composent une population (Allee, 1931; Odum and Barrett, 1971). Cela se manifeste par une valeur sélective (fitness) dont l'une des composantes est positivement impactée par la taille ou la densité de population (Courchamp et al., 2008).

Par exemple, chez les plantes, être en densité suffisante est crucial pour parvenir à se reproduire via l'envoi de pollen, en particulier lorsque l'autofécondation est désavantagee. Il existe aussi des organismes qui en faible densité vont avoir du mal à trouver physiquement un partenaire avec lequel s'accoupler. Les effets Allee comprennent également certains mécanismes de survie qui impliquent d'être en groupe pour que la population ne s'éteigne pas. C'est le cas de certaines espèces qui hibernent à plusieurs pour maintenir une température corporelle correcte pendant l'hiver, telles que les marmottes (Stephens et al., 2002). Cela peut aussi passer par la formation de groupe de vigilance contre les prédateurs comme chez les suricates (Clutton-Brock et al., 1999) et, à l'opposé, certains prédateurs doivent former des groupes pour mieux chasser et se protéger des autres prédateurs, comme chez les lycaons (Courchamp et al., 2000).

Un effet Allee peut être "faible" avec un taux de croissance *per capita* moindre mais positif à faible densité, ou "fort" avec un taux de croissance négatif en dessous d'un certain seuil de densité, le seuil Allee ρ (Fig. 1.2). Ainsi lorsqu'une population sera sujette à un effet Allee faible, en petite densité, le nombre de descendants va diminuer amenant une lente décroissance de la population. Dans le cas d'un effet Allee fort, le nombre de descendants va être nul si la densité de population est en-deçà du seuil Allee, provoquant également une décroissance plus rapide de la population.

Les effets Allee ont donné lieu à de nombreuses études d'impact sur les dynamiques de

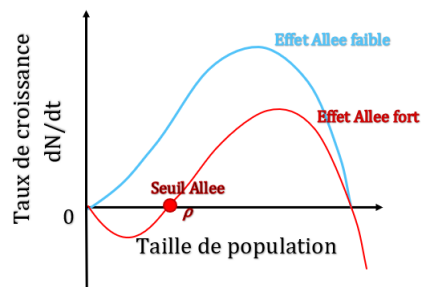


FIGURE 1.2 – Taux de croissance d’une population sujette à un effet Allee en fonction de la densité. L’effet Allee faible n’entraîne pas de taux de croissance négatif en petite densité. L’effet Allee fort va amener un taux de croissance négatif pour une densité de population inférieure au seuil Allee ρ .

colonisation/expansion des populations. Ils sont connus pour favoriser des dynamiques de décolonisation en augmentant le risque d’extinction des petites populations (Owen and Lewis, 2001). Dans les cas d’effets Allee on retrouve souvent un phénomène de latence suivant une introduction puisqu’il faut que la population croisse pour pouvoir être à la fois auto-suffisante et envoyer un nombre suffisant de colonisateurs dépassant le seuil Allee (Veit and Lewis, 1996). On peut alors avoir une colonisation plutôt séquentielle, avec des phases de blocage suivies d’une expansion (Keitt et al., 2001; Johnson et al., 2006).

1.5.2 La dispersion facilitée en grande population : La Dispersion Densité Dépendante positive

La dispersion densité dépendante positive est un mécanisme qui défavorise l’expansion des populations de petite taille. Cela se traduit par une diminution de la probabilité individuelle de migrer en petite population et une augmentation en grande population. Dans ce cas-ci le comportement de dispersion de l’individu lui permet d’éviter une compétition intraspécifique élevée pour les ressources, ou bien d’éviter le harcèlement par les autres membres de la population, notamment lors des périodes de reproduction (Matthysen, 2005).

Ce mécanisme a l’avantage de minimiser la perte d’individus liée à l’émigration précoce et laisse le temps à la population de se renforcer (Denno and Peterson, 1995). Cette dispersion est relativement courante et décrite notamment chez les insectes, mais également chez les oiseaux ou les mammifères (Denno and Peterson, 1995; Matthysen, 2005). Par exemple, il y a chez les pucerons des individus ailés, la forme ailée étant un moyen plus efficace de disperser. En petite population les individus sont essentiellement aptères ou avec des ailes réduites. Plus la taille de population augmente plus des individus ailés apparaissent permettant d’augmenter leur potentiel migratoire et d’éviter la compétition intraspécifique de plus en plus forte (Dixon, 1985; Denno, 1994).

L’expansion dans des cas de dispersion densité dépendante positive peut donc être séquentielle et alterner des phases de latence, où la population croît sur place avant de devenir suffisamment grande pour augmenter de manière significative la probabilité de migration. Le cycle pourra se poursuivre par une phase d’expansion, qui pourra à son tour être suivie d’une

phase de latence avec accroissement local de la population. Les études de Altwegg et al. (2013) et Pachepsky and Levine (2011) ont démontrées que ce type de dispersion pouvait ralentir la vitesse de propagation.

1.5.3 Stochasticité démographique

Les populations naturelles ne sont pas déterministes, l'ensemble des processus qui les régissent sont soumis à une part de hasard : de la stochasticité. Cette stochasticité va entraîner des variations dans le nombre de descendants et de mort de la population, il s'agit de stochasticité démographique, mais aussi dans le nombre d'individus dispersant, il s'agit de stochasticité de dispersion. Par exemple, si nous considérons une population avec en moyenne 10.7 morts par an, le vrai nombre de mort chaque année sera un entier et pourra varier d'une période de temps à une autre. L'amplitude de ces variations est un facteur important à prendre en compte, c'est la variance. Plus elle sera grande et plus il y aura de chance pour que le nombre de mort dévie fortement de la moyenne (Fox and Kendall, 2002; Sæther et al., 2004; Vindenes et al., 2008). La stochasticité démographique va aussi impacter le sexe ratio dans la population. Par exemple dans une population, chaque naissance va être un tirage qui donnera un ou plusieurs individus femelles ou mâles, quand bien même le sexe ratio de cette population est équilibré entre les différents sexes, certaines fratries auront un sexe ratio biaisé en faveur de l'un des sexes, c'est ce qu'on peut appeler un effet d'échantillonnage. Ce qu'il faut retenir de l'impact de ces processus de stochasticité démographique, est que plus la population est grande, plus ses caractéristiques démographiques seront proches de la moyenne, mais plus la population est petite et plus il y a de chance pour que ses caractéristiques démographiques s'éloignent de la moyenne. En petite population, la stochasticité va donc agir comme une barrière aux processus d'expansion puisque va aléatoirement défavoriser une population locale pouvant mener à son extinction via des variations de taille de population et/ou de sexe ratio (Gabriel and Bürger, 1992; Lande, 1993; Legendre et al., 1999). Cette stochasticité démographique va donc ralentir le processus d'expansion pour les petites populations (Snyder, 2003).

Le processus d'expansion est donc rapidement complexe lorsque les populations ont des caractéristiques de densité-dépendance. La prise en compte de cette complexité a donc nécessité de décortiquer un à un les facteurs qui influencent les expansions. Les études *in natura* des expansions, bien qu'apportant de précieuses informations, ne permettent pas ou peu de tester séparément les possibles impacts de chaque paramètre, puisqu'il faudrait simplifier le milieu, pouvoir le répliquer ainsi que séparer chacun des paramètres influant les résultats, ce qui est rarement possible. Comme il est compliqué sur le terrain d'effectuer ces simplifications, la modélisation mathématique de ces dynamiques est un pilier de ces sujets d'études. Je vais donc aborder dans les parties suivantes la représentation des systèmes biologiques via des

équations mathématiques.

1.6 Théorie mathématique : Équations de réaction-diffusion

La prise en compte de l'espace à notamment été faite via des équations aux dérivées partielles diffusives qui permettent de décrire le comportement du mouvement d'un ensemble de particules dans un milieu. Un exemple est l'équation de la chaleur de type $\partial_t u = D \partial_{xx} u$ qui décrit la diffusion d'une densité $u(x, t)$ dans un espace en 1 dimension au point x et au temps t . D est un coefficient de diffusion constant s'exprimant en *distance*²/*temps*, c'est une mesure de l'efficacité de diffusion des particules composant u . $D \partial_{xx}$ est l'opérateur de diffusion et reflète l'évolution du flux de particules composant u dans l'espace. Cela revient à observer l'étalement d'une densité de population dans un espace. On passe alors de l'étude de la taille d'une population $N(t)$ à celle d'une densité de population $u(t)$.

En couplant les approches EDO (partie reproduction type équation logistique) et les équations de diffusion, nous obtenons ce qu'on appelle des équations de réaction-diffusion. Elles sont de la forme $\partial_t u = D \partial_{xx} u + f(u)$ et sont considérées comme de robustes descripteurs des propriétés qualitatives des systèmes écologiques (Shigesada and Kawasaki, 1997; Turchin, 1998). Elles représentent l'évolution dans le temps t de la densité de population u sous l'influence du terme de croissance $f(u)$ et du terme de dispersion dans un espace en une dimension $D \partial_{xx} u$. Ces équations ont une caractéristique intéressante, elles ont des solutions particulières $u(t, x) = U(x - ct)$ appelées «front de propagation» ou «travelling waves», pour une classe assez vaste de modèles. Ces solutions de type vague ont un profil U constant et se déplacent dans l'espace à une vitesse c constante (fig.1.3). Ces vagues représentent de manière schématique un phénomène d'invasion. Avec ce type d'équation nous pouvons donc étudier, souvent analytiquement, l'effet des différents paramètres du modèle sur la vitesse de propagation des vagues, comme la forme de la fonction de reproduction f ou encore la valeur de D , le coefficient de diffusion.

Le modèle de réaction-diffusion de Fisher (1937) et Kolmogorov et al. (1937) appelé Fisher-KPP, créé pour représenter la diffusion d'un allèle mutant avantageux dans une population peut aussi être employé pour décrire la dynamique d'une population dans l'espace et le temps (Skellam, 1951). La croissance est une fonction logistique : $f(u) = ru(1 - u/K)$. Le modèle de Fisher-KPP, admet une infinité de solutions de types vagues. Mais c'est celle de vitesse minimale $c^* = 2\sqrt{f'(0)D}$ qui joue physiquement le rôle le plus important : à partir d'une population initiale localisée, qu'on dit à support compact, c'est cette vague de vitesse minimale qui va attirer la solution $u(t, x)$.

Pour la plupart des modèles de réaction-diffusion il est possible de définir une vitesse asymptotique de propagation w^* . Si un observateur va dans la direction de la propagation,

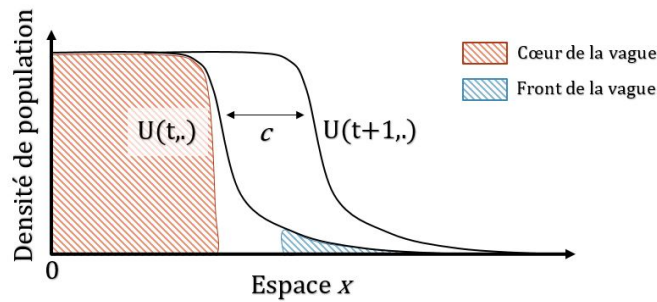


FIGURE 1.3 – Profil d'une vague en 1 dimension. Le profil constant U se propage avec une vitesse constante c . À chaque t , le profil U se translate dans l'espace x . La vague peut être divisée en deux parties, le cœur de la vague et la front. Dans une vague tirée, ce sont les individus en petit effectif, sur le front, qui mènent la propagation. Dans une vague poussée, ce sont les individus du cœur de la vague qui entraînent la propagation.

avec une vitesse c_{obs}

- si $c_{obs} > w^*$, alors l'observateur voit la densité de population tendre vers 0
- si $c_{obs} < w^*$, alors l'observateur voit la densité de population tendre vers K .

Pour Fisher-KPP, $c^* = \omega^* = 2\sqrt{f'(0)D}$. Cela traduit notamment le fait que la solution $u(t, x)$ tend vers le front de vitesse minimale pour Fisher-KPP.

1.7 Vagues tirées, vagues poussées

Stokes (1976) différencie deux types de vagues dont la distinction s'appuie sur la vitesse minimale de propagation. Une vague de vitesse minimale c^* sera de type tiré si sa vitesse est égale à $2\sqrt{f'(0)D}$ (comme dans le cas KPP). Sinon elle sera de type poussé ($c^* > 2\sqrt{f'(0)D}$). Dans le cas tiré, la vitesse de la vague ne dépend du taux de croissance per capita $f(u)/u$ que via sa valeur en 0. Dans le cas poussé, la dépendance de la vitesse par rapport à f est plus complexe, et fait intervenir des valeurs de f en dehors d'un voisinage de 0. Cela signifie que, pour une vague tirée, c'est la vitesse à laquelle se reproduisent les individus en faible densité, c'est à dire ceux le plus en avant de la vague, qui va déterminer la vitesse de l'expansion de la population. Ainsi est introduit le terme de vague tirée, les individus du bord mènent, tirent la dynamique d'expansion. Pour une vague poussée, la vitesse d'expansion va aussi dépendre des propriétés de croissance de la population à des densités intermédiaires : aussi les individus présents plus vers le cœur de la vague participent aussi à la progression de l'expansion (fig.1.3). Une autre définition existe, elle se base sur la dynamique de la diversité interne neutre des vagues de propagation et oppose les vagues tirées érodant leur diversité sur le front aux vagues poussées conservant leur diversité sur le front (Roques et al., 2012), (Encart 1.3). Il existe plusieurs types de mécanismes écologiques pouvant créer des dynamiques

poussées, notamment lorsque l'expansion ne peut pas être menée par des petits effectifs de population.

Encart 1.3 : Définition tirée/poussée sur la dynamique interne neutre selon (Roques et al., 2012)

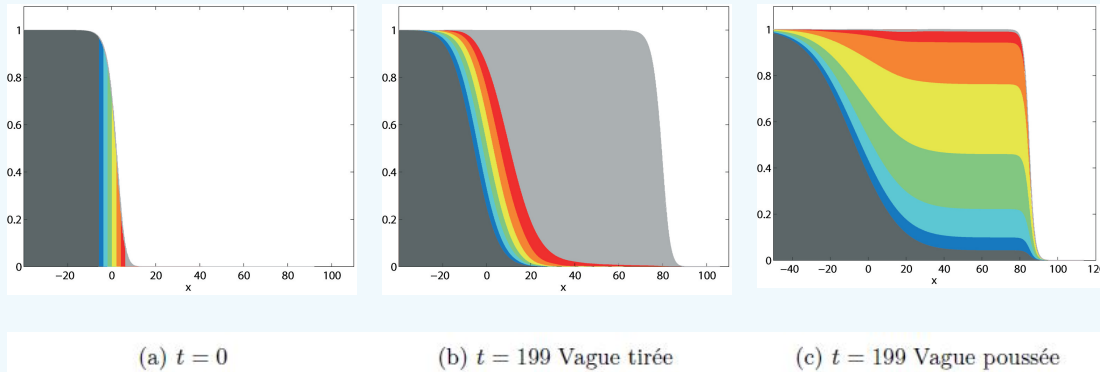


Figure Dynamique interne — En abscisse se trouve l'espace x , en ordonnée la densité de population. Les fractions colorées représentent une partie de la diversité interne neutre de la vague qui vont évoluer au cours du temps et du mouvement de la vague. (a) À $t = 0$, toutes les fractions de la population sont présentes à l'avant du front et répartie verticalement côte à côte. (b) En vague tirée, la diversité interne neutre est érodée sur le front, la fraction qui était le plus en avant du front à t_0 devient majoritaire sur le front à $t = 199$. (c) En vague poussée, la diversité interne neutre est conservée sur le front.

Roques et al. (2012) proposent une seconde définition basée sur la dynamique interne de la diversité de la vague de propagation. Ils modélisent plusieurs fractions dans une vague et regardent l'évolution de la répartition dans le temps de chacune de ces fractions (Fig.a). En vague tirée, c'est la fraction qui était la plus en avant de la vague à T_0 qui se retrouve ensuite à composer majoritairement le front de la vague après plusieurs générations (Fig.b). En vague poussée, les fractions se retrouvent toutes au niveau du front après plusieurs génération, opposant ainsi une érosion de la diversité interne sur le front en vague tirée à une conservation de cette diversité en vague poussée (Fig.c). La différence du taux de croissance entre l'avant de la vague et son cœur est moindre en poussée qu'en vague tirée (Roques et al., 2012; Gandhi et al., 2016), les effets de dérive et fondation sont moins forts et on conserve la diversité interne. Cette définition s'applique à des propagations qui ne sont pas nécessairement des vagues, et à des fonctions f qui ne sont pas nécessairement positives, permettant ainsi l'étude d'autres types de modèles que ceux décrits par Stokes (1976). Dans ces deux cas, les deux définitions placent le modèle de Fisher-KPP comme une vague tirée et le modèle avec effet Allee comme une vague poussée.

Les individus de la population ne peuvent tout simplement pas se reproduire.

C'est le cas des effets Allee qui réduisent ou empêchent la reproduction pour de faibles densités de populations (voir partie 1.5.1). Nous pouvons aussi inclure dans cette catégorie les organismes qui présentent une phase juvénile entraînant un délai dans la reproduction des individus en bord de répartition donc nouvellement arrivés (Austerlitz et al., 2000). Nous pouvons aussi penser qu'une pression de prédation, parasitisme, compétition entraînant des pertes ciblées sur les zones en marge de l'aire de répartition (Fagan et al., 2005) vont aussi mener à des dynamiques poussées.

Les individus sont contraints dans leur dispersion. Lorsque les individus ne peuvent effectuer de migration en petite densité, il est possible que nous ayons des dynamiques de type poussé. C'est une des hypothèses que nous évoquons dans la partie 1.5.2, avec de la dispersion densité dépendante positive, la probabilité individuelle de migrer étant moindre à faible densité ou petite taille de population, seules les grandes populations arrivent à envoyer des migrants pour s'étendre (Altwegg et al., 2013; Morel-Journel et al., 2018). Cela peut être le cas lorsque le paysage est fragmenté, la population n'est alors capable de franchir un patch défavorable que si la densité dans le patch adjacent est élevée, permettant de produire suffisamment de migrants pour que certains franchissent le patch défavorable (Pachepsky and Levine, 2011).

La stochasticité impacte fortement les petites populations. Il existe plusieurs types de stochasticité : environnementale, démographique ou encore de dispersion. Les petites populations sont particulièrement sujettes à ces processus, et donc plus susceptibles de voir leur dynamique de colonisation ralentie (Snyder, 2003). En cela, la stochasticité, pourrait être une cause de dynamique d'expansion poussée, puisqu'elle va favoriser l'expansion des populations via un grand nombre d'individus. Il apparaît alors d'autant plus important de sortir des modèles déterministes afin d'étudier la prévalence des dynamiques d'expansion poussées.

Parce que les dynamiques d'expansion ont été beaucoup étudiées via les données sur les espèces invasives supposées avoir une stratégie r plutôt que K , les expansions ont été souvent considérées comme correspondant au type tiré. Ainsi, historiquement les études en expansion avec des équations de réaction-diffusion ont été réalisées avec le modèle de Fisher-KPP (Skellam, 1951; Shigesada and Kawasaki, 1997). Nous pensons que l'occurrence des dynamiques poussées est plus importante que ce qu'il est considéré aujourd'hui, il apparaît donc intéressant de comprendre comment cette dynamique de nature poussée va affecter le processus d'invasion.

1.8 Problématique

Dans le modèle Fisher-KPP, la dynamique d'expansion n'est pas impactée par la capacité de charge de l'environnement. Cette indépendance a donc mené à l'adimensionnalisation de K dans le traitement de l'équation Fisher-KPP. En revanche, si on considère des dynamiques de colonisation avec des vagues poussées, où l'expansion est emmenée par la population plus interne, nous pouvons imaginer que la compétition intraspécifique jouera un rôle majeur dans la dynamique de la population. Il apparaît donc intéressant d'étudier les contrastes entre les expansions tirées et poussées à la lumière de la structuration de l'environnement, notamment par sa capacité de charge.

Au cours de la thèse, j'ai donc cherché à comprendre comment la capacité de charge influence l'expansion des populations ayant une dynamique poussée. Le Chapitre 2 présente notre façon de procéder lors de ces recherches, avec l'application de méthodes de modélisation et expérimentales. Le Chapitre 3 regroupe les travaux effectués sur la dépendance de la vitesses des expansions à la capacité de charge. Avec différentes approches nous avons pu déterminer que la vitesse des expansions en dynamiques poussées dépendait de la capacité de charge, alors que dans le cas des dynamiques tirées, seules les petites populations montrent une telle dépendance. Dans le Chapitre 4, nous avons étudié les caractéristiques d'un blocage de l'expansion quand les conditions environnementales semblent favorables aux populations. Il s'agissait de tester la théorie du range pinning de Keitt et al. (2001), définie à la base sur des populations à effets Allee, mais que nous avons cherché à étendre aux populations à dispersion densité dépendante positive. Nous montrons que la capacité de charge de l'environnement va impacter dans ces deux situations l'apparition de range pinning. La dernière partie de ces travaux, présentée dans le Chapitre 5, est une extension de nos résultats précédents sur le rapport entre capacité de charge et vitesse de propagation sur des paysages où la capacité de charge des patches est répartie de façon hétérogène. Nous montrons alors que nos résultats se maintiennent en paysages hétérogènes, et confirmons la dépendance de la vitesse des expansions à la capacité de charge pour les populations à effets Allee et à dispersion densité dépendante positive. Le chapitre 6 est une discussion de nos résultats ainsi qu'une synthèse sur la nature des dynamiques poussées/tirées et leur utilisation en écologie.

Chapitre 2

Du modèle simulatoire au modèle expérimental : à la recherche de généralisations

En Écologie nous cherchons à étudier les organismes en interaction avec leur environnement, mais un environnement est par nature complexe et multifactoriel, il y est donc difficile d'effectuer des tests d'hypothèses formels. Afin de démêler l'enchevêtrement d'interactions entre les organismes et leur environnement, on peut alors tenter de recréer un système écologique de manière simplifiée afin de pouvoir répondre de façon claire à une hypothèse formulée. Le principe est de tester les mécanismes pouvant être à l'origine d'une observation via des populations modélisées ou placées en environnement contrôlé. Si la pertinence d'un tel niveau de simplification est quelque fois remise en question, cela a l'avantage de pouvoir sortir de l'étude d'un cas particulier et d'émettre des généralités sur un phénomène observé (Drake and Kramer, 2012). Une des simplifications qui est souvent faite est la discrétisation des événements consistant à décomposer le mouvement d'une population en un ensemble de processus ponctuels. Par exemple, afin d'étudier l'évolution temporelle d'une taille de population, la discrétisation peut se manifester par des mesures effectuées à certains moments clés d'une période de temps donnée, ou encore à des points précis de l'aire de répartition de la population.

2.1 Discrétisation de l'espace en écologie : métapopulation

Le terme de métapopulation est utilisé pour la première fois par Levins (Levins, 1969; Levin, 1970). Il définit alors un assemblage de populations locales échangeant des individus régulièrement et réparties dans un paysage composé de patches favorables et d'une matrice défavorable (Hanski, 1997; Rockwood, 2015). Les extinctions et colonisations se font en permanence dans les populations locales. Une représentation possible et particulière de métapo-

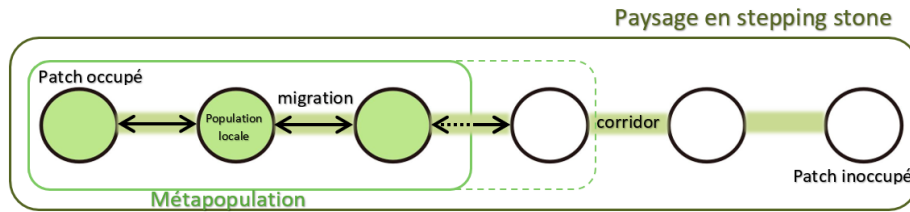


FIGURE 2.1 – Nos modèles recréent des paysages linéaires en stepping stone composés de plusieurs patches potentiellement habitables par les individus de la métapopulation. Les populations locales communiquent via l'envoi de migrants de proche en proche. L'ensemble des populations locales forment une métapopulation qui va pouvoir s'étendre via la colonisation des patches vides.

pulation est celle du «stepping stone» (Kimura and Weiss, 1964), (Fig.2.1) qui représente un paysage en une dimension et où la migration s'effectue de proche en proche.

La dynamique de la métapopulation est régie par l'ensemble des dynamiques locales de chaque patch faisant ainsi apparaître un patron global différent de celui de chaque population prise une à une. Par exemple, l'espérance de vie de la métapopulation est supérieure à celle de ses populations locales, car les dynamiques locales sont supposées asynchrones ce qui fait qu'une extinction totale de la métapopulation est improbable. On peut faire le parallèle entre le couple métapopulation-population et population-individu, ce n'est pas parce qu'un individu meurt dans une population que la population s'éteint, de même, la durée de vie de la population est supérieure à celle d'un individu.

Ces processus de colonisation/extinction font des métapopulations des systèmes très intéressants à étudier, d'autant plus que la perte d'habitat par fragmentation est une des raisons de la perte de biodiversité actuelle créant ainsi des répartitions en métapopulations. Parmi les nombreuses études faites sur ces dynamiques, il est établi que la connectivité d'un patch va déterminer ses chances de colonisation (Fahrig and Merriam, 1985; Morel-Journel et al., 2015, 2016) et que le maintien de la population locale peut être expliqué par la taille et la qualité du patch qu'elle occupe (Day and Possingham, 1995; Dennis and Eales, 1997; Thomas et al., 2001; Fleishman et al., 2002; Franken and Hik, 2004). Ces connaissances ont pu être acquises à la fois par des expérimentations dans des conditions simplifiées et par de la modélisation.

2.2 Modélisation en espace et temps discret avec des modèles individu-centrés (IBM)

Dès la définition du concept de métapopulation (Levins, 1969; Levin, 1970), il était question de représentation des métapopulations via des modèles simples décrivant la fraction des patches occupés dans une métapopulation et comment celle-ci varie dans le temps suivant un taux

d'extinction et un taux de colonisation. Par la suite, d'autres modèles ont suivi alliant variation de la taille et de la qualité des patchs ainsi que des taux d'extinction et de colonisation corrélés à la connectivité du paysage (Hanski and Gyllenberg, 1993; Hanski, 1994). L'étape suivante a été l'intégration des comportements individuels dans les modèles rendant les prédictions relativement plus fiables et robustes (Ovaskainen and Hanski, 2004). On parle alors de modèles individus centrés (IBM) aussi appelés modèles agents centrés ou multi-agents.

Ces modèles comprennent pour la plupart 3 grandes composantes (Reuter et al., 2011) : (1) la représentation de l'individu (ou agent), cela définira l'unité qui évoluera au cours du processus de modélisation, (2) la structure environnementale où évolue l'entité, sa matrice, (3) et l'unité de temps avec les processus qu'elle implique, les interactions qu'il va y avoir entre les entités à chaque pas de temps.

La prise en compte explicite de l'espace permet de facilement gérer l'hétérogénéité spatiale avec des patchs plus favorables que d'autres pour les individus composant la métapopulation. Ce type de modélisation permet d'inclure les comportements et changements de chaque individu qui mènent à l'émergence d'un patron global (Railsback and Grimm, 2005). De plus la discrétisation des individus permet de prendre en compte la stochasticité démographique dans le modèle ce qui peut mettre en évidence certains phénomènes qui n'apparaissent pas dans des modèles déterministes (Black and McKane, 2012).

De nombreuses études de dynamiques de populations se basent aujourd'hui sur des modèles individus-centrés (Schadt et al., 2002; Kramer-Schadt et al., 2004). Ce type de modèle permet souvent de compléter une approche expérimentale et de faire de nombreux tests d'hypothèses qui seraient difficiles à mettre en place expérimentalement. Ils peuvent également avoir une utilité comme pré-test à une expérimentation, les résultats ainsi obtenus permettent de cibler les facteurs d'intérêts et les modalités à utiliser dans une expérimentation future.

2.3 Populations expérimentales

Le recours aux populations expérimentales est une pratique courante en écologie et un bon moyen de faire le lien entre théorie et observations (Lawton, 1995; Jessup et al., 2004; Benton et al., 2007). Il s'agit de reproduire une population, une communauté ou un écosystème dans un milieu que l'on contrôle et que l'on désigne généralement sous le terme de microcosme (Fraser and Keddy, 1997). Cela permet de s'affranchir des contraintes liées à une expérimentation en milieu naturel, telles que la détection des individus, la mesure difficile de différents facteurs ou encore le manque de puissance statistique par manque de répétition. Il existe plusieurs formes de microcosmes, avec diverses échelles d'étude et de niveaux de complexité.

Ce type d'expérimentation est plutôt axé sur la compréhension de mécanismes écologiques, tels que l'impact de la stochasticité démographique et environnementale, les interactions entre

espèces de type proies/prédateurs ou compétition intra/inter-spécifique, mais aussi les impacts de perturbation des communautés tels que invasions ou perte de biodiversité (Benton et al., 2007). Ces questions peuvent être traitées via une large gamme de modèles biologiques, l'essentiel étant que celui-ci permette une manipulation expérimentale facile en ayant par exemple une petite taille et/ou un temps de génération court. Cela va permettre de rentabiliser l'espace d'expérimentation et pouvoir faire des répétitions améliorant la fiabilité des résultats, mais aussi d'observer sur une échelle de temps humaine la dynamique de la population ou les processus d'évolution des individus. Parmi les modèles biologiques les plus souvent utilisés on retrouve des microorganismes (protistes, rotifères, bactéries), des acariens, des insectes et des plantes.

Le travail *in natura* sur les métapopulations peut paraître compliqué du fait de la caractérisation des populations locales et des corridors migratoires, mais aussi du fait de la quantification des événements migratoires, et de la détection des individus qui composent la métapopulation. Dans ce contexte, le recours à des microcosmes est très intéressant pour étudier les différentes théories qui concernent les métapopulations. Cela a déjà permis, par exemple, de mettre en évidence les effets de la connectivité entre les patchs sur les processus d'établissement et d'extinction (Molofsky and Ferdy, 2005; Morel-Journel et al., 2015, 2016; Gilarranz et al., 2017), mais également des effets de l'agencement et la taille des patchs sur les dynamiques de population (Burkey, 1997; Holyoak, 2000).

2.4 Modélisation et microcosmes pour l'étude de l'influence de la capacité de charge

Mon travail de thèse a allié les approches de modélisation individus-centrés et d'expérimentations en microcosme afin de répondre le plus complètement possible à la question de l'impact de la capacité de charge sur les dynamiques d'expansions. Si l'expérimentation nous permet d'obtenir des résultats plus stochastiques et donc plus vraisemblablement proches de ce qui pourrait se passer *in natura*, la modélisation nous permet de tester plus de scénarios et d'avoir des prévisions sur le long terme. Sans pour autant que nos deux approches soient tout à fait communicantes, dans le sens où nous ne paramétrons pas nos modèles pour simuler les résultats expérimentaux, elles sont toutefois enrichissantes l'une pour l'autre. Cette partie sert de présentation générale sur les caractéristiques de mes modèles individus centrés, et sur nos expériences en microcosmes.

2.4.1 Les Modèles Individus-Centrés

Le but de départ de ces modèles était de vérifier si les résultats obtenus via des équations de réaction-diffusion sur l'impact de la capacité de charge sur une dynamique d'expansion étaient

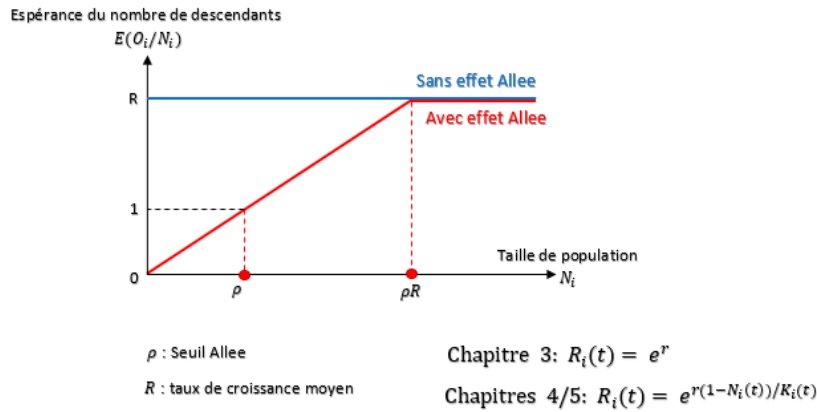


FIGURE 2.2 – Le taux de croissance moyen R ne change pas en fonction de la taille de population N_i pour le modèle nul et le modèle à dispersion DD. En revanche il est dépendant de la taille de population dans le modèle avec effet Allee jusqu'à ce que la taille de population atteigne ρR . Selon les chapitres traités la fonction R_i change.

généralisables en conditions stochastiques et discrètes. Nous avons donc cherché à recréer des métapopulations évoluant dans un paysage en «stepping stone» linéaire. Si on considère classiquement que dans un IBM un individu correspond à un organisme, il n'est pas rare de trouver une autre équivalence via l'utilisation de «super-individus», qui sont des groupes d'organismes d'intérêt permettant notamment de gagner en simplicité dans le modèle. Cette configuration est appropriée pour notre cas, puisque les entités d'intérêt sont des populations locales qui se développent ou s'éteignent dans nos paysages.

Chaque entité est décrite par sa position dans la matrice, le patch de la métapopulation sur lequel elle se trouve, et par le nombre d'individus qui compose cette population locale. Nos entités ne vont jamais changer de coordonnées spatiales, en revanche, le nombre d'individus les composant va changer et de nouvelles populations locales seront créées ou disparaîtront selon les processus démographiques et migratoires.

Chaque pas de temps représente une génération, nos générations sont toutes non chevauchantes indiquant un remplacement total de chaque génération par la nouvelle. À chaque nouvelle génération, les individus d'une population locale vont se reproduire (Fig.2.2) avec $\mathcal{O}_i(t)$ le nombre de descendants produit dans le patch i à chaque génération t . $\mathcal{O}_i(t)$ est tiré dans une loi de Poisson avec $R_i(t)g(N_i(t))$ le nombre moyen de descendants :

$$\mathcal{O}_i(t) \sim \text{Poisson}(R_i(t)g(N_i(t))).$$

Ensuite les descendants vont alors migrer ou rester dans leur patch de naissance (Fig.2.3).

Le fil conducteur de ces travaux étant la capacité de charge, il est important de préciser que celle-ci va influencer la compétition entre les individus de chaque sous-population. La

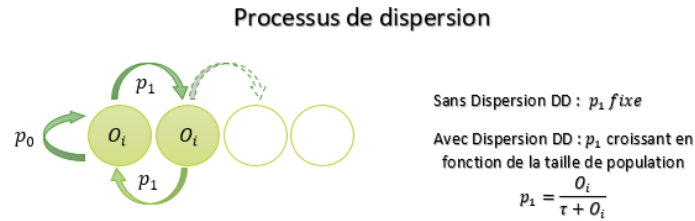


FIGURE 2.3 – Pour chaque patch i du paysage, après la phase de reproduction les individus vont disperser selon la probabilité p_1 ou rester sur place selon la probabilité p_0 . Dans les modèles nul et effet Allee, p_1 est fixe et ne varie pas selon la taille de population. Dans le modèle dispersion densité dépendante, p_1 va augmenter en fonction de la taille de la population.

capacité de charge utilisée ici est celle du modèle logistique, plus la population se rapproche de K et plus la compétition est considérée forte et donc entraîne une diminution du taux de croissance.

Selon l'étude réalisée, ce processus de compétition a été créé via un tirage du nombre de mort dans les patches quand le nombre d'individus est supérieur à la capacité de charge du milieu ou bien la compétition est directement dans le terme de croissance de la population via une fonction de Ricker.

Nous avons donc des populations qui évoluent en temps et espaces discrets dans un paysage en stepping stone, avec un nombre de patch i et $N_i(t)$ le nombre d'individus par patch au temps t . Le but était de voir ce qu'il se passe au niveau de la dynamique de colonisation dans la métapopulation en fonction de la capacité de charge. Notre hypothèse était la suivante : il devrait y avoir des situations particulières dans lesquelles la capacité de charge peut être un frein à la colonisation, notamment lorsque nous avons à faire à une dynamique de type poussée. Aussi nous avons étudié les dynamiques des métapopulations selon 3 scénarios différents : (1) le modèle nul, correspondant à un modèle Fisher-KPP et donc une dynamique supposée tirée, permettant d'identifier l'impact de la stochasticité sur la colonisation ; (2) le modèle avec effet Allee permettant de tester l'effet d'une dynamique reconnue comme poussée ; (3) et un modèle avec dispersion densité dépendante positive, menant probablement à des dynamiques poussées.

2.4.2 Le dispositif expérimental

Les paysages expérimentaux

Le dispositif expérimental que nous avons utilisé a déjà fait l'objet d'expérimentations traitant du succès d'introduction dans un paysage fragmenté en métapopulation (Morel Journal, 2015). Il s'agit de reconstruire un paysage qui serait composé de plusieurs patches reliés par des corridors. Dans chaque patch va pouvoir s'établir une population locale qui interagira avec

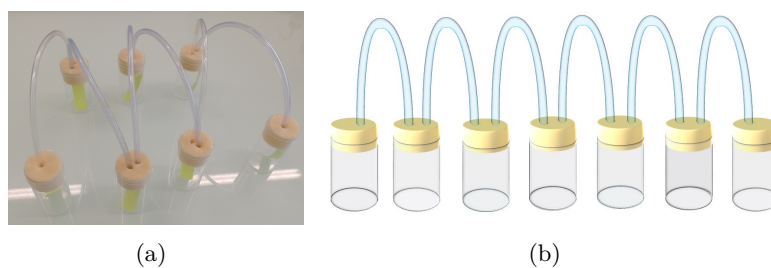


FIGURE 2.4 – (a) photo d'un paysage expérimental, (b) schématisation d'un paysage. Le dispositif expérimental utilise des tubes de plastique formant des patches d'habitat, reliés par des tuyaux permettant la migration des individus de chaque population locale. Cette configuration de paysage fragmenté permet de recréer des métapopulations en stepping-stone.

les autres via les processus migratoires. Les patches sont des tubes en plastique transparent de dimensions 100 mm de haut et 50 mm de diamètre. Les corridors sont composés de tuyaux de plastique transparent de longueur 40 mm et 5mm de diamètre. Cette structure modulaire permet d'étudier de nombreuses configurations de paysage en faisant varier le nombre de patches et le nombre de corridors qui les relie. Durant les différentes expérimentations conduites au cours de cette thèse, nous avons toujours utilisé un paysage linéaire en une dimension comportant des patches reliés de proche en proche avec un seul corridor entre deux patches comme le montre la figure.2.4. Le modèle biologique choisi pour ces expérimentations est le trichogramme.

Le modèle biologique : les trichogrammes

Les trichogrammes sont d'excellent modèles biologiques pour des expérimentations en microcosme. Ils sont de petite taille, généralement inférieure à 1 mm, leur temps de génération est court, un peu plus d'une semaine voire deux et ce temps de génération est modifiable via des variations de température. Bien qu'ils aient des ailes les trichogrammes se déplacent essentiellement par marche, planage, quelques fois par vol et par phorésie notamment sur des adultes Lépidoptères (Smith, 1996). C'est un hyménoptère parasitoïde oophage, les femelles pondent leurs œufs dans des œufs d'autres organismes (Fig.2.5). Les quelques 200 espèces de trichogrammes décrites et réparties dans le monde entier ont la capacité de parasiter une grande diversité d'hôtes Lépidoptères (Hassan, 1993) parmi lesquels des ravageurs de culture. Ainsi les trichogrammes sont utilisés comme agents de lutte biologique (Smith, 1996; Os and Varshney, 2018). Leur élevage est aisé puisqu'il suffit de leur offrir des hôtes pour pondre et dans lequel se développera la larve, se nourrissant des réserves de l'œuf hôte, puis d'ajouter une ressource pour les adultes comme du miel. Ici nous utilisons *Ephestia khuniella*, la pyrale de la farine comme hôte pour l'élevage, ce qui est un choix très courant (Smith, 1996).

Du fait de leur caractéristiques tel que la petite taille, le temps de génération court, le

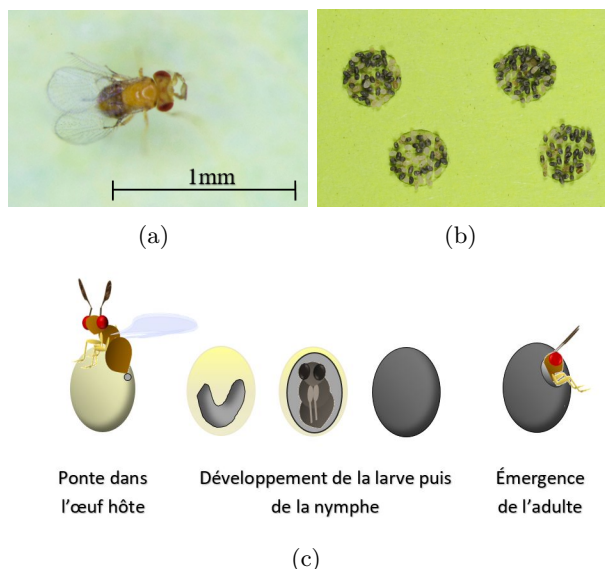


FIGURE 2.5 – (a) Photo de *Trichogramma chilonis* (b) Photo d'une plaquette contenant des œufs hôtes parasités par des trichogrammes (œufs gris-noirs). Cycle de vie des Trichogrammes. La femelle adulte pond son œuf dans un œuf hôte. La larve de trichogramme va se développer et finir par un stade nymphe. La pupa de la nymphe va se chitiner et devenir grise sombre. Après ce temps de développement, l'adulte sort de l'œuf hôte. Nos hôtes ont été irradiés ce processus permet de tuer la larve de papillons à l'intérieur, tout en permettant le développement de la larve de trichogramme.

parasitisme, mais aussi du fait de l'intérêt qui lui est porté, le trichogramme est en excellent modèle pour les expériences en microcosme.

Les trichogrammes dans notre système expérimental

Les trichogrammes que nous avons utilisés dans nos expériences sont des *Trichogramma chilonis* ayant un système de reproduction haplo-diploïde, un œuf non fécondé donnera un mâle alors qu'un œuf fécondé donnera une femelle. Au cours de nos travaux nous avons pu démontrer que la souche de *T. chilonis* avec laquelle nous travaillons est caractérisée par une dispersion densité dépendante positive (Haond et al., 2018), elle est donc pour nous l'opportunité de tester expérimentalement notre hypothèse sur le caractère poussé de cette forme de dispersion.

Dans notre système expérimental, les trichogrammes sont introduits dans nos patches sous forme d'œufs parasités, et vont se disperser via les tuyaux reliant les patches. Nous contrôlons la quantité de ressource à leur disposition (œufs hôtes), et la nourriture sous forme de miel est disposée en quantité suffisante et accessible. La ressource limitante, qui va donc définir la capacité de charge de nos populations locales, est le nombre d'œufs hôtes que nous disposons dans nos patches. A chaque génération, nous laissons les trichogrammes introduits émerger de leurs œufs, se reproduire et migrer pendant 2 jours, puis nous enlevons tous les adultes pour

avoir des générations non chevauchantes. Après quelques jours les œufs parasités deviennent noirs-gris en raison de la chitination de la puppe de trichogramme. Chaque œuf ne sera parasité que par un seul individu, faisant donc du nombre d'œuf hôte un proxy de la capacité de charge de nos patchs. Cette étape, nous permet via un comptage photo de dénombrer les individus qui seront présents dans chaque patch à la génération suivante.

Il est important de noter que la capacité de charge dans les IBM n'est pas la même que dans les microcosmes. Dans les IBM elle représente un nombre d'individus qui peut vivre dans un patch de la métapopulation, dans les microcosmes elle représente une quantité de ressource qui va impacter le nombre d'individus qui pourra vivre dans le patch de la métapopulation. Dans nos modèles le nombre d'individus va être environ égal à K , dans les microcosmes, bien souvent la taille des populations locales se stabilise en-deçà du K supposé.

Dans chacun des trois chapitres suivants, nous avons une partie modélisation et une partie expérimentale. La partie modélisation nous sert à observer le comportement de nos différentes populations (modèle Fihser-KPP, modèle avec effet Allee, modèle avec dispersion densité dépendante positive DDD) selon des paysages différant de par leur capacité de charge. La partie expérimentale vise à tester les prédictions du modèle DDD, dans un contexte fortement stochastique et à apporter des éléments supplémentaires afin de mieux comprendre les mécanismes pouvant mener à des dynamiques d'expansions poussées.

Chapitre 3

Vitesse et capacité de charge

Connaître la vitesse d'une expansion ou être capable de la prédire est un enjeu majeur aussi bien en écologie de l'invasion que dans celui de l'introduction d'espèces (conservation ou biocontrôle). Cette vitesse d'expansion est attentivement étudiée et particulièrement en écologie théorique où les modèles mathématiques en interaction avec l'observation empirique ont permis une meilleure compréhension d'une partie des mécanismes impliqués. Les vitesses d'expansions sont majoritairement expliquées par la croissance de la population et par sa capacité à disperser, c'est pourquoi les modèles de réaction-diffusion décrivent la dynamique d'une expansion de population sous l'influence de son terme de croissance et son facteur de dispersion.

Ces représentations théoriques ont permis de faire émerger deux grands types de dynamiques : tirées et poussées. Cette dichotomie peut être très intéressante à transposer en écologie puisque ces deux dynamiques auraient des propriétés d'expansion différentes. En premier lieu, Roques et al. (2012), ont montré que les vagues poussées avaient tendance à mieux répartir la diversité de la population, alors que les vagues tirées menaient à une érosion de la diversité en avant de la vague. Ensuite, une de nos hypothèses est que les dynamiques tirées ne devraient pas être dépendantes de la capacité de charge du milieu, puisque les individus migrants sont ceux en faible effectif. En revanche les dynamiques poussées devraient être impactées par la capacité de charge du milieu, les individus meneurs de l'expansion vivant à des effectifs plus importants. En dynamique poussée nous pourrions donc avoir des vitesses d'expansion dépendantes positivement du niveau de ressources exploitables alors qu'avec une dynamique tirée nous nous attendons à avoir une vitesse de propagation constante quelque soit le niveau de ressources. L'article suivant participe à l'éclaircissement de cette hypothèse via l'analyse de la dépendance de la vitesse de propagation d'une population à la valeur de la capacité de charge du milieu

3.1 Étude sur la relation entre vitesse d'expansion et capacité de charge

Dans une première partie de ce travail, nous avons analysé l'effet de K sur la vitesse de propagation dans plusieurs modèles mathématiques d'équations aux dérivées partielles (EDP) pour lesquels la nature poussée ou tirée des vagues est connue : un modèle de Fisher-KPP représentant une dynamique tirée, et un modèle avec effet Allee fort pour la dynamique poussée. Nous avons également analysé l'effet de K sur la vitesse de propagation dans le cas d'un modèle de dispersion densité-dépendante positive. Afin de compléter ce travail nous avons décidé de travailler avec des modèles individus centrés. En effet, notre hypothèse est que la stochasticité démographique, en ralentissant la colonisation des petites populations, peut amener à une dynamique poussée. Nous avons testé les mêmes scénarios que pour les modèles de réaction diffusion, c'est-à-dire, un modèle dit nul pour tester l'impact de la stochasticité seule, un modèle incluant un effet Allee et un modèle avec de la dispersion densité dépendante positive, permettant d'observer l'effet de la combinaison de ces mécanismes avec de la stochasticité démographique. Puis dans une partie expérimentale, nous avons regardé s'il était possible d'observer empiriquement l'influence de la capacité de charge sur la vitesse de propagation d'une population suivant un patron poussé. Pour cela, nous avons analysé la dynamique de propagation d'un parasitoïde oophage, *Trichogramma chilonis*, dans un microcosme. Nous avons regardé la vitesse d'expansion des métapopulations dans les paysages selon deux capacités de charge, qui sont modulées via le nombre d'œufs hôtes. Nous avons donc une petite capacité de charge d'environ 150 œufs hôtes et une grande d'environ 450 œufs hôtes. Nous avons recensé le nombre d'individus dans chacun des patches du paysage pour chaque modalité pendant 10 générations. Après une analyse via une méthode d'analyse bayésienne nous avons mis en évidence que cette souche dans ce dispositif expérimental-ci a une dynamique de dispersion densité-dépendante positive.

Dans un premier temps, l'analyse EDP a permis de valider notre hypothèse en démontrant que la dépendance de la vitesse de propagation d'une population à la capacité de charge du milieu colonisé était conditionnelle au type de propagation (voir 3.2)

Dans le cas d'une invasion tirée, la capacité de charge n'influence pas la vitesse, $v = 2\sqrt{rD}$. Dans le cas d'une vague poussée, avec un effet Allee, nous avons au contraire une dépendance de la vitesse de progression des fronts à la capacité de charge, avec une stabilisation pour les grands K , c'est-à-dire que pour de grandes tailles de population, augmenter K ne fait plus augmenter la vitesse d'expansion. Dans ce modèle la vitesse correspond à $v = \sqrt{2rD} \frac{K-2\rho}{K-\rho}$ avec v qui converge vers $\sqrt{2rD}$ lorsque $K \rightarrow \infty$. Nous observons également que K impacte aussi la vitesse d'expansion pour les populations à dispersion densité-dépendante positive, mais sans stabilisation de la dépendance, $v = \sqrt{rDK}$.

Le passage à des modèles individu-centrés (3.2 fig.4) a permis de mettre en évidence l'importance de la stochasticité. Nous observons que dans le modèle nul et pour les faibles valeurs de K , il y a une dépendance positive entre K et v . Pour les autres scénarios, nous observons une dépendance de la vitesse de propagation à la capacité de charge similaire aux modèles EDP. Nous retrouvons le plateau de vitesse pour l'effet Allee avec une perte de l'impact de la capacité de charge sur la vitesse pour les fortes valeurs de capacité de charge, faisant écho au modèle EDP avec effet Allee. Expérimentalement l'analyse du nombre de patchs colonisés par génération dans chaque paysage selon sa modalité de capacité de charge nous a permis de conclure, tout comme dans nos modèles à dispersion densité dépendante, à un rôle de K dans l'expansion puisqu'une plus grande capacité de charge va conduire à une vitesse plus rapide de colonisation (3.2 fig.5).

Nos trois différentes approches mènent à des résultats similaires et complémentaires. La dépendance de la vitesse de propagation d'une population à la capacité de charge semble être influencée par l'incapacité des petites populations à mener la colonisation. Ce problème de colonisation à petits effectifs se présente chez les populations sujettes aux effets Allee, à dispersion densité-dépendante positive ou subissant fortement de la stochasticité démographique. Cette incapacité qu'ont les petites populations à mener une dynamique d'expansion est une caractéristique des vagues poussées. À la vue de nos résultats et des similitudes entre les populations à effet Allee et celle à dispersion densité dépendante, il semble possible que la dispersion densité dépendante positive induise une dynamique poussée, auquel cas, la dépendance de la vitesse à la capacité de charge de l'environnement pourrait être considérée comme un indicateur de la nature poussée ou tirée des dynamiques d'expansion. À partir de cette étude, nous allons considérer que la dépendance de la vitesse à la capacité de charge est un proxy de la nature des dynamiques d'expansions.

Savoir faire la distinction entre dynamiques poussées et tirées pourrait permettre de mettre en place de meilleures stratégies de gestion. Actuellement il existe un pan de littérature sur les moyens d'éradiquer des populations soumises à des effets Allee en induisant un seuil Allee plus haut ou augmentant les chances de la population de passer sous le seuil (Taylor and Hastings, 2005; Tobin et al., 2011). Il apparaît possible d'améliorer ces méthodes en jouant également sur la capacité de charge du milieu. Ce travail est également une preuve de plus que la réintroduction ou la gestion des populations en voie d'extinction, dont beaucoup vivent en faible densité, doit passer par une gestion de leur environnement.

3.2 Article : When higher carrying capacities lead to faster propagation

When higher carrying capacities lead to faster propagation

Marjorie Haond^{1,*}, Thibaut Morel-Journel², Eric Lombaert¹, Elodie Vercken¹, Ludovic Mailleret^{1,3}, and Lionel Roques⁴

¹Université Côte d'Azur, INRA, CNRS, ISA, France

²Earth and Life Institute, Biodiversity Research Centre, Universit Catholique de Louvain, Louvain-la-Neuve, Belgium

³Inria, Biocore, 06902 Sophia Antipolis, France

⁴BioSP, INRA, 84000, Avignon, France

*corresponding author: marjorie.haond@inra.fr; tel: +33 (0)4 92 38 64 81

Keywords : expansion dynamics, invasion biology, propagation speed, density-dependent dispersal, Allee effect, demographic stochasticity, experimental microcosms, small populations, pushed invasion

Abstract

This preprint has been reviewed and recommended by Peer Community In Ecology (<https://dx.doi.org/10.24072/pci.ecology.100004>). Finding general patterns in the expansion of natural populations is a major challenge in ecology and invasion biology. Classical spatio-temporal models predict that the carrying capacity (K) of the environment should have no influence on the speed (v) of an expanding population. We tested the generality of this statement with reaction-diffusion equations, stochastic individual-based models, and microcosms experiments with *Trichogramma chilonis* wasps. We investigated the dependence between K and v under different assumptions: null model (Fisher-KPP-like assumptions), strong Allee effects, and positive density-dependent dispersal. These approaches led to similar and complementary results. Strong Allee effects, positive density-dependent dispersal and demographic stochasticity in small populations lead to a positive dependence between K and v . A positive correlation between carrying capacity and propagation speed might be more frequent than previously expected, and be the rule when individuals at the edge of a population range are not able to fully drive the expansion.

1 Introduction

A significant acceleration in the rate of introduction of alien species has been observed since the 19th century (Seebens et al., 2017). After their establishment, invading species spread by expanding their range into suitable environment (Blackburn et al., 2011), with sometimes important impacts on agriculture production, biodiversity or human health (Crooks, 2002; Keller et al., 2011). The need for accurate predictions in order to anticipate range shifts and manage populations is ever increasing (Hulme, 2009; Schwartz, 2012). Yet this aim has proven difficult to achieve, because propagation speed and expansion patterns are highly variable across populations and depend on many different factors (Hastings et al., 2005; Hui et al., 2011).

Studies on introduced species often show that invasion success is correlated with life-history traits (Moravcova et al., 2010; van Kleunen et al., 2011; Gidoïn et al., 2015) yet, the properties of the environment also affect expansion patterns. Previous studies have analyzed the impact of habitat quality on expansion. They focused on the variations in the population growth rate across space as a proxy for habitat quality (Shigesada and Kawasaki, 1997; Neubert and Caswell, 2000; Kanarek et al., 2008; Mortelliti et al., 2010). The carrying capacity is another component of habitat quality, thought to be deeply impacting establishment dynamics (Drake and Lodge, 2006; Verbruggen et al., 2013; Vercken et al., 2013) and extinction probability (Griffen and Drake, 2008; Belovsky et al., 1999). However carrying capacity has not been investigated in connection with expansion speed so far, probably because standard theoretical models predict no relationship between these two quantities.

Reaction-diffusion models are recognized as robust descriptors of the qualitative properties of many ecological systems (e.g. Turchin, 1998; Hastings et al., 2005; Gilad et al., 2007). In such models, the carrying capacity, usually denoted K , is a positive stable equilibrium corresponding to the maximum population density that can be sustained by the environment at any location x . One of the most classical model is the Fisher-KPP model, with a logistic growth $f(u) = ru(1 - u/K)$ (u being the population density at time t and location x , and r the intrinsic growth rate). It has been widely used to describe the spatio-temporal dynamics of expanding populations (e.g. Shigesada and Kawasaki, 1997, and the references therein). In this model, it is well-known since the pioneering work of Kolmogorov et al. (1937) that the speed of range expansion only depends on the growth function f through the limit of the per capita population growth rate $f(u)/u$ as $u \rightarrow 0$, i.e., through $f'(0)$. This means that the growth of populations with intermediate densities ($u > \varepsilon > 0$) has no effect on the propagation speed. Thus, expansion is driven by individuals at small density at the edge of the population range,

where intraspecific competition vanishes. A direct consequence is that the speed of range expansion does not depend on the carrying capacity K . It is fully determined by the intrinsic growth rate and the diffusion coefficient leading to simple formulas. These formulas have been used to calculate theoretical expansion speeds for historical datasets on invasive populations (e.g. Van den Bosch et al., 1992; Holmes, 1993). Yet several empirical observations were not consistent with such predictions, in particular in presence of demographic properties like the Allee effect (Okubo et al., 1989; Liebhold et al., 1992; Neubert and Caswell, 2000). In such cases, it appeared that population propagation was not entirely driven by individuals at the edge of the range. Thus these propagations could not be described satisfactorily by the Fisher-KPP model.

There are two main reasons why these individuals at the edge of a population range might not be able to fully drive the expansion. Firstly, those individuals do not disperse (Altwegg et al., 2013), or secondly, their growth rate is limited, e.g. due to unfavorable conditions (Owen and Lewis, 2001; Silva et al., 2002; Garnier and Lewis, 2016), limited reproduction (Austerlitz et al., 2000; Courchamp et al., 2008) or competition (Roques et al., 2015). In such situations, individuals from high-density areas are involved in the expansion. We could therefore expect a positive relationship between carrying capacity and propagation speed. We investigate this hypothesis by analyzing propagation dynamics in presence of three factors known to penalize colonization success in small populations: strong Allee effects, positive density-dependent dispersal and demographic stochasticity.

A strong Allee effect induces a negative growth rate for densities lower than some value called the Allee threshold. This is widely studied, and observed in some animals as well as in some plants (Courchamp et al., 2008). It has been associated with reduced spread rates in invasive populations (Veit and Lewis, 1996; Davis et al., 2004; Taylor and Hastings, 2005). Positive density-dependent dispersal consists in an increase of the individual probability to disperse when the population density gets larger. Typically this kind of dispersal is supposed to allow organisms to avoid intraspecific competition or sexual harassment for females (Matthysen, 2005). This is common in mammals, birds and insects and may slow down rates of range expansion (Travis et al., 2009). Demographic stochasticity is likely to affect all small populations without any specific ecological mechanism. When local population size is small, the probability that no individual manages to successfully disperse and reproduce beyond the population range is increased, leading to a reduced propagation speed (Brunet and Derrida, 1997; Snyder, 2003).

The main objective of this work is to assess whether each of these three factors leads to a dependence

of the population propagation speed v on K . In order to give more robustness to our study, we base our answers on two complementary modeling frameworks and an experimental approach. The first modeling framework is based on reaction-diffusion equations, which have the advantage of leading to simple formulas connecting K to v . The second modeling framework is based on stochastic individual-based simulation models (IBMs). Though less analytically tractable, these models are often considered as more realistic when dealing with small population sizes. The experimental study is made on a parasitoid wasp in laboratory microcosms, for which we establish that positive density-dependent dispersal occurs.

2 Material and Method

The next three sections are dedicated to the presentation of the two modeling frameworks and of the experimental study that we use to analyze the dependence between the carrying capacity and the propagation speed of a range-expanding population. For each modeling framework, we begin with a general presentation of the models, followed by a description of the way the three main scenarios (null model, strong Allee effect, positive density-dependent dispersal) are modeled.

2.1 Reaction-diffusion models

In one-dimensional reaction-diffusion models, the population density at time t and spatial location x is described by a function $u(t, x)$ which satisfies a partial differential equation:

$$\frac{\partial u}{\partial t}(t, x) = \frac{\partial^2 [\phi(u)u]}{\partial x^2}(t, x) + f(u(t, x)). \quad (1)$$

The operator $\partial^2/\partial x^2$ is the 1-dimensional Laplace diffusion operator. It describes uncorrelated random walk movements of the individuals, whose mobility is measured by the diffusion coefficient $\phi(u)$, which may depend on u or not, depending on the presence of density-dependent dispersal. The function f describes local population growth. The state 0 is where the species is not present, and the state K (carrying capacity) is where the population does not grow locally: $f(0) = f(K) = 0$.

The asymptotic propagation speed (or propagation speed, for short) to the right is the only speed v such that any observer who travels to the right – or to the left – with a speed larger than v will eventually see the population density go to 0, whereas any observer traveling with a speed slower than v will eventually see the density approach the carrying capacity K . Under the assumptions that are

detailed below, when $\phi(u) = D$ is constant, it is known that the propagation speed exists and is finite (Kolmogorov et al., 1937; Aronson and Weinberger, 1975; Fife and McLeod, 1977).

Null model: Fisher-KPP We assume a constant diffusion coefficient $\phi(u) = D$ (density-independent dispersal) and a growth function f such that the per capita growth rate $f(u)/u$ reaches its maximum $r > 0$ when u approaches 0: $0 < f(u) \leq ru$ for all $u \in (0, K)$, with $r = f'(0)$. This means that there is no Allee effect. In this case, the propagation speed is (Kolmogorov et al., 1937):

$$v = 2\sqrt{rD}, \quad (2)$$

and therefore does not depend on K . A typical example is the logistic growth function $f(u) = ru(1 - u/K)$.

Strong Allee effect Again, we assume a constant diffusion coefficient $\phi(u) = D$. Strong Allee effects are modeled by growth functions $f(u)$ that are negative when u is below some threshold $\rho > 0$ (Allee threshold), and positive when u is between ρ and K . In this case, propagation can only occur (i.e., $v > 0$) when the average value of f over $(0, K)$ is positive ($\int_0^K f(s) ds > 0$). We believe that the standard form of the function f used e.g. by Lewis and Kareiva (1993) and Turchin (1998) is not useful for the purpose of this study. With this functional form,

$$f(u) = ru(1 - u/K)(u - \rho), \quad (3)$$

with $K > \rho > 0$, the maximum per capita growth rate $\max_{u \in (0, K)} f(u)/u$ is equal to $r(K - \rho)^2/(4K)$. Thus, increasing K also induces a linear increase in the maximum per capita growth rate. In order to disentangle the effect of the carrying capacity from the effect of the per capita growth rate, we propose a new form for the growth function f :

$$f(u) = 4r \frac{K}{(K - \rho)^2} u(1 - u/K)(u - \rho). \quad (4)$$

With this function f , the maximum sustainable density is still equal to K . However, contrarily to what we observed with the form (3), the maximum per capita growth rate is independent of K and equal to r . The average per capita growth rate in the interval $u \in (\rho, K)$ is also independent of K , and equal to $2r/3$. Thus, the new functional form (4) allows us to study the effect of the carrying

capacity per se, i.e., when K has a limited effect on the growth of populations under optimal density conditions. A graphical comparison of the standard form of f (3) and the new form (4) is provided in Supplementary Information S1.

Positive density-dependent dispersal We assume a simple logistic growth function $f(u) = r u(1 - u/K)$ (no Allee effect). Positive density-dependent dispersal is modeled by considering an increasing function $\phi(u)$. The most standard form is $\phi(u) = D u^a$, with $D, a > 0$, the corresponding reaction-diffusion equation being the “porous media equation” (Vázquez, 2007). We focus here on the case $a = 1$, which was in part analyzed by Murray (2002), and for which an explicit formula for the speed is available in the particular case $K = 1$ (Newman, 1980), and can easily be adapted to any $K > 0$.

Other forms of $\phi(u)$ could be considered as well. For example $\phi(u) = u^a/(\tau^a + u^a)$ with $\tau, a > 0$ may be an appropriate function to describe a saturation effect ($\phi(u) \rightarrow 1$ for large values of u) but there is no general formula for the propagation speed in this case.

2.2 Individual-based stochastic simulation models (IBMs)

We consider a discrete time and discrete space stepping-stone model on a one-dimensional infinite grid indexed by $i \in \mathbb{N}$: the focus is on the propagation to the right, as in the theoretical models of Section 2.1. The number of individuals on the patch i of the grid, at time t is denoted by $N_i(t)$. We assume non-overlapping generations (of duration $\delta t = 1$). The population distribution at time $t + 1$ is obtained from three consecutive steps: reproduction, dispersal and competition, described below.

Reproduction step. The number of offspring at each position $i \geq 0$ is a random variable following a Poisson distribution with mean $R g(N_i(t))$:

$$\mathcal{O}_i(t) \sim \text{Poisson}(R g(N_i(t))), \quad (5)$$

for a function g which depends on the assumptions (Allee effect or not) and with R the mean number of offspring per individual, per generation, in optimal conditions.

Dispersal step. We assume random walk movements of individuals. Since generations are non-overlapping, only movements of the offspring are considered. Thus, at each generation, each individual stays at the same position with probability p_0 , or migrates to an adjacent patch with probability $p_1 = 1 - p_0$ (same probability $p_1/2$ to move to the left or to the right), which may depend on the local population size $\mathcal{O}_i$ or not, depending on the assumptions (presence of density-

dependent dispersal or not). At each position i , the numbers of offspring moving to the left $\mathcal{O}_i^l$, staying at the same position $\mathcal{O}_i^n$, and moving to the right $\mathcal{O}_i^r$ follow a multinomial distribution $(\mathcal{O}_i^l, \mathcal{O}_i^n, \mathcal{O}_i^r) \sim \text{Multinomial}(\mathcal{O}_i, p_1/2, p_0, p_1/2)$, and the number of individuals $\mathcal{D}_i$ at position i after the dispersion is equal to $\mathcal{D}_i = \mathcal{O}_{i-1}^r + \mathcal{O}_i^n + \mathcal{O}_{i+1}^l$. Note that, for small time steps δ_t and space steps δ_x (here, $\delta_t = \delta_x = 1$), this type of dispersal can be approached by a diffusion operator, of the same form as in Section 2.1, with e.g. $D = p_1 \delta_x^2 / (2 \delta_t)$ when p_1 is constant (see Roques, 2013, Chapter 2 and references therein).

Competition step. As our objective is to understand the effect of the carrying capacity per se, we assume that K has no impact on the reproduction step. Thus, the competition step is the only step which is influenced by the carrying capacity K . To avoid an effect of K on the maximum per capita growth rate, we consider an extreme case where the effect of competition is negligible when the population size is below the threshold K and then increases continuously.

By definition of the carrying capacity, the expected number of deaths due to competition should be equal to the number of individuals exceeding K , at each position. The number of deaths due to competition μ_i is 0 if $\mathcal{D}_i < K$, and follows a binomial distribution otherwise: $\mu_i \sim \text{Binomial}(\mathcal{D}_i, 1 - K/\mathcal{D}_i)$. This implies that the expected number of deaths is $E[\mu_i | \mathcal{D}_i] = \mathcal{D}_i - K$ when $\mathcal{D}_i \geq K$. Then, the population distribution at generation $t + 1$ can be computed: $N_i(t + 1) = \max(\mathcal{D}_i - \mu_i, 0)$.

We now describe the reproduction and dispersal steps under the three considered scenarios.

Null model: density-independent dispersal, no Allee effect In the reproduction step, we simply assume that $g(N_i) = N_i$. With this assumption, the expected per capita offspring number $E(\mathcal{O}_i/N_i)$ is constant equal to R (Fig. 1). In the dispersal step, we assume that p_0 (and therefore p_1) are independent of the local population size.

Strong Allee effect In the reproduction step, we assume

$$g(N_i) = \begin{cases} N_i \frac{N_i}{\rho R} & \text{if } N_i \leq \rho R, \\ N_i & \text{if } N_i > \rho R, \end{cases} \quad (6)$$

for an integer $\rho \geq 2$. The corresponding shapes of the expected per capita offspring $E(\mathcal{O}_i/N_i)$ are depicted in Fig. 1. The expected offspring number is larger than the parent population if and only if N_i is larger than the threshold ρ . Note that, with these assumptions, the maximum expected per capita offspring number in the IBM is equal to R , and is therefore independent of K . This is consistent

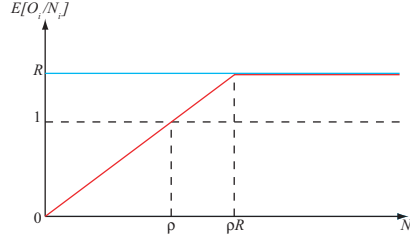


Figure 1: Schematic plot of the expected per capita offspring $E(\mathcal{O}_i/N_i)$ in terms of N_i . Horizontal blue line: no Allee effect. Red line: Allee effect with threshold ρ . R is the average per capita growth rate.

with the reaction-diffusion framework (4).

A value $\rho = 1$ would correspond to a weak Allee effect: due to the discrete nature of N_i , the per capita growth rate is always larger than 1, but the maximum is reached for some $N_i = \rho R > 1$.

Positive density-dependent dispersal In this scenario, we assume that there is no Allee effect ($g(N_i) = N_i$) and that p_1 is an increasing function of the number of individuals $\mathcal{O}_i$, following a sigmoid-like dependence:

$$p_1 = \frac{\mathcal{O}_i}{\tau + \mathcal{O}_i}, \quad (7)$$

for some constant τ that will be specified later. Thus, $p_1 \sim \frac{\mathcal{O}_i}{\tau}$ for small values of $\mathcal{O}_i$ and $p_1 = 1/2$ when $\mathcal{O}_i = \tau$ and the probability $p_0 = 1 - p_1$ is well-defined: $p_0 \in [0, 1]$.

In all cases, we assumed a boundary condition $N_0(t) = K$ and initial condition $N_i(0) = 0$ for $i \geq 1$. The speed was computed as the number of colonized patches (i.e., with population larger than $K/10$) over the number of generations (300 generations). Because the dispersal is local (with $\delta_x = 1$), the speed cannot exceed 1: at most one new patch is colonized per generation. In each scenario, for each parameter value (to be specified later, in the Results Section), and for any $K \in \{1, \dots, 500\}$, we carried out 200 replicate simulations, and measured the mean speed $\bar{v}$ among these replicates together with 99% confidence intervals for the mean. In all cases, we fixed $R = e^1$, corresponding to the analogue of $r = 1$ in the continuous time approaches of Section 2.1. Examples of simulated range expansions are given in Fig. 2.

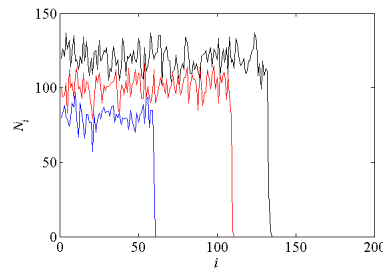


Figure 2: Range expansions simulated with the IBMs. Black curve: null model, with $K = 120$ and probability of migration $p_1 = 0.5$; red curve: strong Allee effect, $\rho = 20$ and $K = 100$, $p_1 = 0.5$; blue curve: density-dependent dispersal, $\tau = 500$, $K = 80$, $p_1 = 0.14$. In all cases, $t = 150$.

2.3 Experimental study: propagation of a parasitoid wasp in a microcosm

To test in experimental conditions whether positive density-dependent dispersal leads to a positive correlation between K and v , we carried out a microcosm experiment on the minute wasp *Trichogramma chilonis*, for which positive density-dependent dispersal has been documented together with the absence of Allee effect (Morel-Journel et al., 2016).

Biological model We used a wasp from the Trichogrammatidae family. This hymenoptera of size less than 1mm is an egg parasitoid of several lepidopteran species. Trichogramma are used as biological control agents against different pests (Smith, 1996). They are well-suited for microcosm experiments because generation time is short and breeding is easy. In addition, parasitized eggs can be identified by their color which turns from white to dark gray because of chitinisation of the parasitoid pupa (Reay-Jones et al., 2006). As females lay at most one offspring per host eggs the number of parasitized eggs can be directly counted to estimate population size at the next generation.

Experimental protocol The protocol is similar to the one established in Morel-Journel et al. (2016) with the same biological model. The experiment was conducted in climatic rooms with controlled temperature, lighting and humidity. Day cycles lasted 16 hours at 25°C, night cycles lasted 8 hours at 20°C, with a constant humidity around 70%. Populations of Trichogramma were introduced in experimental landscapes composed of 11 patches (see-through plastic tubes: high: 100mm, diameter: 50mm). Patches are connected by see-through plastic pipes (length: 400mm, diameter: 5mm) in order to create a one-dimensional stepping stone landscape. Initial populations were composed of 50

parasitized host eggs placed in the central patch of the landscape. Colonization occurred on both sides of this patch, see Fig. 3.

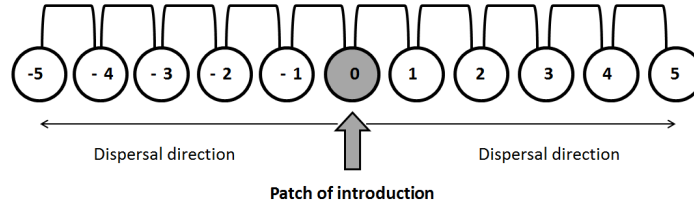


Figure 3: Experimental system: 11 plastic tubes connected with pipes to form a one dimensional stepping-stone landscape. Population can spread on both sides of the introduction patch. The propagation speed is computed as the number of colonized patches on one side divided by the number of generation.

Hosts were eggs of the Mediterranean flour moth, *Ephesia kuehniella*. The eggs were irradiated to prevent larval development of the moth while allowing the development of the trichogramma. Each generation cycle was completed in 9 days. The first step of the cycle was the emergence of adults. At this stage fresh host eggs were introduced, and each patch was connected to its direct neighbors to allow parasitoid migration. For the next two days, individuals could mate, lay eggs and possibly migrate to neighboring patches. At the end of those two days adults were removed in order to obtain non-overlapping generations. Host eggs exposed to parasitism were set aside until the emergence of the next generation of parasitoids. After four days, photographs of host eggs were taken, and parasitized eggs which had turned black at this stage, were counted with the help of the software ImageJ. The available number of host eggs in each patch determines the maximum parasitoid density in the next generation. Thus, it is directly correlated to the carrying capacity in this patch. In order to analyze the impact of the carrying capacity on propagation speed, we compared two modalities in the number of host eggs available. At each new generation fresh host eggs were provided to these two modalities : 150 to 200 eggs for small carrying capacity (*modality S*) and 400 to 450 eggs for large carrying capacity (*modality L*). A third modality with lower resources was also tested under a slightly different protocol, see Supplementary Information S4.

Each modality of carrying capacity was replicated 20 times over 4 balanced time blocks, and

populations were monitored during 10 generations.

Presence of positive density-dependent dispersal analysis Using Approximate Bayesian Computation (ABC), we checked for the presence of positive density-dependent dispersal for *Trichogramma chilonis* in our experimental design by comparing two different scenarios, one with fixed dispersal and one with positive density-dependent dispersal (with a dependence of the form (7)). This analysis confirmed that the positive density-dependent dispersal scenario is the most likely, as suggested by a previous study with a comparable protocol (Morel-Journel et al., 2016). More details on the ABC analysis are presented as Supplementary Information S2.

Statistical analysis Over the 40 experimental populations, 6 went extinct between generations 2 to 4 because of technical issues linked to climatic rooms where populations were reared. More extinctions occurred in the modality S (5, versus 1 in the modality L), which is consistent with theoretical predictions that small populations are more vulnerable to environmental stochasticity (Lande, 1993). Data corresponding to those populations were removed from the analyses. Each remaining population led to two propagation fronts (left and right), for which we calculated the number of colonized patches per population and generation. In total, 30 different fronts for modality S and 38 for modality L were analyzed.

To determine whether the carrying capacity influences propagation speed, we analyzed the number of colonized patches evolution for each front with a general linear model with mixed effects (GLMM, Bolker et al., 2009). The number of colonized patches was modeled with a Poisson law (log link). To account for the non-independence of data within each replicate across time and for environmental variance between blocks, we included replicate ID, front (left/right, nested with replicate) and block number as random effects on the slope. We tested two models corresponding to two hypotheses. The null model included only the generation as a fixed effect, thus considering that colonization speed was independent of carrying capacity. The alternative model included both generation and its interaction with experimental modality as fixed effects, accounting for a dependency between colonization speed and carrying capacity. We selected the best model based on Akaike Information Criterion (AIC): the best model has the lowest AIC. Then we computed the AIC weight AIC_w associated with the best model as follows, $\Delta(AIC) = AIC_{max} - AIC_{min}$ and $AIC_w = \frac{1}{1 + \exp(-\frac{1}{2}\Delta(AIC))}$.

3 Results

Null model As expected, whatever the probability of migration p_1 ($p_1 = 0.25$ or 0.5) the null IBM leads to results which are consistent with the Fisher-KPP reaction-diffusion model when K is not too small (here, $K \gtrsim 20$). Namely, the mean speed $\bar{v}$ obtained with IBM simulations is almost independent of K . For smaller values of K , the behaviors of the two modeling frameworks tend to diverge due to the demographic stochasticity in the IBM. Whereas the propagation speed is always completely independent of K in the Fisher-KPP model, the simulations of the IBM lead to a positive and strongly increasing dependence between K and $\bar{v}$ for small values of K . These results are depicted in Fig. 4a.

Strong Allee effect As explained in Section 2.1, the standard form of growth function (3) usually used in reaction-diffusion models is not adapted to our study. However, it leads to a simple explicit formula for the propagation speed, which can be adapted to derive a formula for the propagation speed with the new form of growth function (4) that we proposed in Section 2.1. Namely, with the functional form (3), the propagation speed is $v = \sqrt{2rD}(\sqrt{K}/2 - \rho/\sqrt{K})$, see Haderl and Rothe (1975) for $K = 1$ and e.g., Keitt et al. (2001) and Roques (2013) for other values of K . Replacing r by $4rK/(K - \rho)^2$ in this formula, we obtain a new formula for v for growth functions of the form (4):

$$v = \sqrt{2rD} \frac{K - 2\rho}{K - \rho}. \quad (8)$$

Thus, v is an increasing function of K , and converges to a finite value $\sqrt{2rD}$ as $K \rightarrow \infty$. Propagation occurs ($v > 0$) only when $K > 2\rho$.

IBM simulations have been carried out with two values for the Allee threshold ρ ($\rho = 20$ and $\rho = 50$), and with two values for probability of migration ($p_1 = 0.25$ or 0.5). The results are presented in Fig. 4b and 4c, together with the predictions of the reaction-diffusion approach. In agreement with the reaction-diffusion approach, propagation occurs only for values of $K \gtrsim 2\rho$, and after this threshold, the mean speed $\bar{v}$ increases with K . We note that, in the IBM framework, propagation tends to occur for values of K slightly lower than predicted by the reaction-diffusion approach. The difference is more visible for large migration probability and Allee threshold ($p_1 = 0.5$ and $\rho = 50$, see Fig. 4c). The stronger dependence between K and $\bar{v}$ is located around the threshold $K \approx 2\rho$. Then,

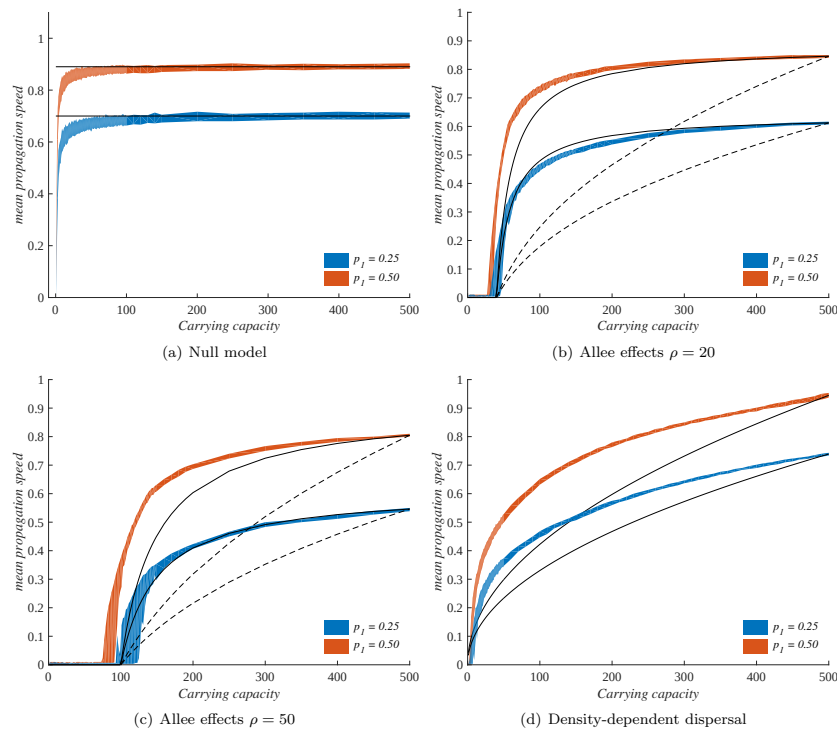


Figure 4: Propagation speed vs carrying capacity: IBM simulations and predictions of the reaction-diffusion theory. The shaded regions correspond to 99% confidence intervals for the mean speed obtained with individual-based simulations after 300 generations, with 200 replicate simulations for each scenario. The plain lines correspond to the propagation speed given by the analytical theory: formulas (2) for panel (a), formula (8) for panels (b) and (c) and formula (9) for panel (d). In panels (b),(c), the dashed lines correspond to the theoretical propagation speed obtained with classical growth function (3). In all cases, we set $R = e^1$ in the IBM simulations and $r = 1$ in the reaction-diffusion framework. The diffusion coefficients D in the reaction-diffusion framework were fixed such that, in each scenario, the theoretical speed equals the average IBM speed for $K = 500$. The parameter values p_1 in panel (d) (positive density-dependent dispersal) correspond to a population $\mathcal{O}_i = 500$ individuals in formula (7).

the curves converge towards horizontal asymptotes. The global shape of $\bar{v}$ is close to that predicted by formula (8), but very different from that obtained with the standard formula corresponding to growth functions (3) (which predict that v increases like $\sqrt{K}$), probably due to the dependence of the maximum per capita growth rate with respect to K , which does not occur in our IBM (see also Supplementary Information S1).

Positive density-dependent dispersal The reaction-diffusion framework proposed in Section 2.1, with a density-dependent diffusion coefficient $\phi(u) = Du$, leads to a simple analytic formula for the propagation speed, which is obtained by adapting the formula in Newman (1980) ($K = 1$) to general values of K :

$$v = \sqrt{rDK}. \quad (9)$$

Thus, this model predicts that v increases like $K^{0.5}$ when the diffusion coefficient is proportional to the population size. This is different from what was obtained with a strong Allee effect, where $v \sim \sqrt{2rD}$ for large K .

In our IBM simulations, we fixed the constant τ to 1500 or 500 in (7) so that the probability of migration satisfies $p_1 = 0.25$ or $p_1 = 0.5$ when the population size equals $\mathcal{O}_i = 500$, the maximum tested value for the carrying capacity. The results are presented in Fig. 4d. In all cases, we observe an increasing relationship between K and the mean speed $\bar{v}$. The dependence with respect to K is quite different from what was observed with a strong Allee effect. First, propagation always occurs, even for small values of K . Second, the mean speed $\bar{v}$ does not seem to converge towards an horizontal asymptote until it reaches its maximum possible value (1 in this framework where $\delta_x = \delta_t = 1$). A polynomial fit shows that $\bar{v}$ is approximately proportional to $K^{0.3}$, which is qualitatively close to the prediction of the reaction-diffusion framework (sublinear increase), but quantitatively different, probably due to the differences in the assumptions on the form of the density-dependence.

Experimental results confirmed the positive relationship between carrying capacity and invasion speed, for a population displaying positive density-dependent dispersal but no Allee effect (Morel-Journel et al., 2016, see also Supplementary Information S2 for the ABC analysis of dispersal in *T. chilonis*). Fig. 5 (a) depicts the mean number of colonized patches over the 10 generations, for the two modalities of carrying capacity. Based on AIC selection, the best model estimates different slopes for the two modalities of carrying capacity ($\Delta(AIC) = 2.363$, $AIC_w = 0.765$; interaction between generation and experimental modality: z value=-2.206, p -value=0.0274). In our experimental data,

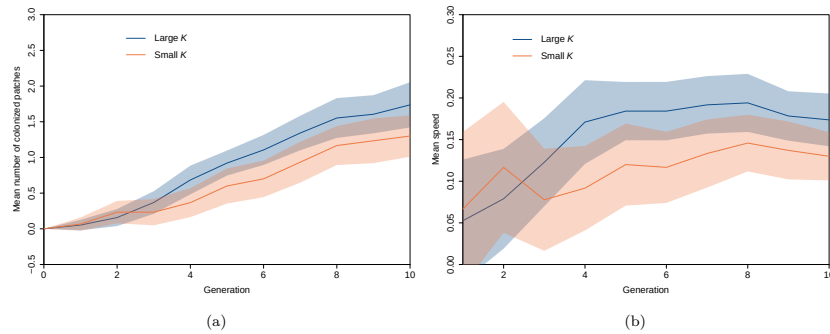


Figure 5: Mean number of colonized patches for the 68 replicate fronts over 10 generations (a); and corresponding mean speed (b). The red line corresponds to the small carrying capacity 150-200 host eggs, and the blue line corresponds to the large carrying capacity 400-450 host eggs. The red envelope is the 95% confident interval for the small modality and the blue envelope is 95% confidence interval for the large carrying capacity.

over the 10 generations, propagation fronts progressed with a speed of 0.17 patch per generation in the L modality against 0.13 patch per generation in the S modality; see Fig. 5 (b). From a quantitative viewpoint, when the R parameter in the simulation model is fixed so that the average propagation speed is 0.17 for the large modality ($K = 400$ in the IBM), we get a speed of 0.14 patch per generation for the small modality ($K = 200$ in the IBM). This is detailed in Supplementary Information S3.

4 Discussion

Different approaches, same conclusions We used theoretical, simulation, and experimental approaches to investigate the influence of the carrying capacity K on the propagation speed of a population. These approaches revealed that the three biological mechanisms examined here could, under different conditions, lead to a positive relationship between K and v .

Positive density-dependent dispersal led to this increasing relationship under the three considered frameworks, independently of parameter values. However, the difference between the number of colonized patches for the S and L modalities in the experiment remained small. Theoretical and simulation results indicate that in the presence of positive density-dependent dispersal, the mean propagation speed is a concave (sublinear) function of K (Fig. 4d), with therefore a lower effect of K as

K becomes large. We expect that lower values of K for the small modality would have led to significantly lower speeds. A posterior experiment that we conducted for another purpose and with a different protocol provides additional support to this conclusion (see Supplementary Information S4). Additional comparisons with simulation results (see Supplementary Information S3) also suggest that the difference between the S and L modalities should be more visible after more generations.

A Strong Allee effect led to similar conclusions to positive density-dependent dispersal under our theoretical and simulation frameworks but was not investigated experimentally. To disentangle the effect of K from the effect of the growth rate on the propagation speed, we proposed a new reaction-diffusion model for the strong Allee effects. With this model, contrarily to common approaches (Haderler and Rothe, 1975; Lewis and Kareiva, 1993; Turchin, 1998; Keitt et al., 2001; Barton and Turelli, 2011), the maximal per capita growth rate is independent of K . With this new function, the shape of the propagation speed as a function of K , $v(K)$, is closer to what we obtained with the simulation approach (Fig. 4b, and 4c); indeed by construction K does not impact the reproduction step in the IBM. In the presence of a strong Allee effect, our results indicate that the stronger dependence between v and K occurs when K is approximately two times larger than the Allee threshold ρ . This corresponds to the beginning of the propagation for the population.

In the absence of Allee effect and of density-dependent dispersal, theoretical and simulation approaches lead to consistent conclusions. When the carrying capacity is not too small the speed v is constant and independent of K . But, in the simulation approach, there is a strong relationship between the carrying capacity and the propagation speed for small populations. This dependency is induced by the stochasticity of the reproduction and dispersal step in the simulation approach. Such processes are expected to occur in all populations, but their impact is stronger in small populations (Gabriel and Bürger, 1992). This result highlights that even without any specific demographic mechanism, propagation speed may depend on the carrying capacity in small populations.

Experimental studies with macro-organisms Several recent studies compared the propagation properties of theoretical reaction-diffusion models *vs.* laboratory experiments. Yet they all used micro-organisms as biological models with large number of individuals (Giometto et al., 2014; Gandhi et al., 2016). These works have shown that the Fisher-KPP model is consistent with experimental speed when populations are not subject to any particular demographic process such as the Allee effect. Still like us they highlight the need for taking stochasticity into account in order to accurately predict speed, especially in small populations. For our experiment we chose to focus on a macro-organism

with smaller population sizes (hundreds) experiencing important levels of demographic stochasticity. This allowed us to observe discrete numbers of individuals rather than densities of individuals.

These three distinct ecological mechanisms induced the same qualitative relationship – concave function – between carrying capacity and propagation speed. Interestingly, these mechanisms also share another common property: they make colonization more difficult when the source population is at low density, which impacts their propagation pattern. Therefore, the detection of a positive relationship between carrying capacity is not sufficient to discriminate between ecological mechanisms related to low-density dynamics, but is rather a qualitative indicator of a specific class of propagation dynamics.

Carrying capacity impacting propagation speed, a proxy for pulled/pushed propagation?

Most of the time, studies on propagation dynamics focus on organisms with fast reproduction and dispersal. Range expansion in these types of populations is typically driven by individuals in small density at the edge of the range, which is described as pulled dynamics. In contrast, propagation dynamics are called pushed when they are influenced by the dynamics of individuals at intermediate or high density (Roques et al., 2012). Therefore, the dependency of the propagation speed on the carrying capacity should be an indicator of the pushed nature of a wave. Populations subject to strong Allee effects are known to experience pushed dynamics (Roques et al., 2012; Gandhi et al., 2016). Stochasticity was also described by Panja (2004) as leading to “weakly pushed” dynamics (i.e., pushed dynamics that would converge to pulled dynamics in the limit of infinite population sizes). Based on the results of our study, we argue that positive density-dependent dispersal also leads to pushed propagation patterns. The pushed nature of the dynamics implies that the individuals at the edge of the populations are not able to fully drive the propagation. This may be because their colonization potential at low density is not efficient, e.g. Allee effects impacting reproduction or the stochasticity impacting reproduction, mortality and dispersal. For positive density-dependent dispersal individuals at the edge of the front do not produce enough dispersers to allow further propagation, thus causing a pushed expansion pattern. Conversely, independence of v with respect to K does not necessarily imply that the waves are pulled, but strongly suggests it.

Understanding the pulled or pushed nature of propagation is an important issue for forecasting spread and elaborating conservation or eradication strategies. Control or eradication strategies for populations subjected to an Allee effect have been well theorized. They are based either on the increase of the Allee threshold, or on reducing population size under the existing threshold through culling or

biological control (Taylor and Hastings, 2005; Tobin et al., 2011). Unlike pulled expansions, pushed populations might also be managed indirectly, by altering the carrying capacity of the landscape. For instance, the range pinning in which expansion stops even in the presence of suitable habitat has been theoretically described for populations subject to a strong Allee effect (Keitt et al., 2001), and might be a general property of pushed expansion fronts. Recent theoretical work has also shown that pushed expansions can be halted by creating a barrier of unfavorable habitat even if this barrier has holes (Roques et al., 2008; Tanaka et al., 2017). In addition to these theoretical predictions, recent experimental results obtained in periodic environments show that expansion can be stopped by a succession of low-K habitats in the presence of density-dependent dispersal (Morel-Journel et al., 2018).

Feedbacks from re-introduction programs for conservation purposes also provide some valuable insight about expansion dynamics at low density. In many cases, populations that have been re-introduced failed to expand (or expanded very slowly), despite a positive demography, e.g., raptors in Great Britain (Carter et al., 2003; Mackrill et al., 2013) or large predators in North America (Hayward and Somers, 2009; Hornocker and Negri, 2009). This phenomenon was linked to the presence of an Allee effect (Hurford et al., 2006), to high philopatry (Mackrill, 2017), which often relates to density-dependent dispersal, or to poor dispersal abilities (Hornocker and Negri, 2009), which increases dispersal stochasticity. All these characteristics were likely to induce pushed propagation patterns. In such cases, the counter-intuitive measure of improving the local habitat to further increase the size of the source population might be an efficient way to promote spatial expansion. However, highly endangered populations subject to expensive re-introduction programs have often also suffered from massive habitat loss (Kramer-Schadt et al., 2005), so the remaining available habitat may not be sufficient to allow for pushed expansions to occur even if viable populations can be locally sustained. In this case, further re-introductions would be needed to establish enough population cores to ensure long-term persistence. In a second step, dispersal fluxes should be monitored to verify whether the population cores manage to achieve metapopulation dynamics, or whether the regular translocation of individuals should be maintained in the long term (Armstrong and Seddon, 2008).

This work is the first theoretical and empirical demonstration of the influence of carrying capacity on propagation speed. Our results suggest that this relationship is a common property of pushed waves, which are characterized by density-dependent colonization success. This finding raises innovative perspectives for the use of landscape properties for the management of pushed populations and for the

optimization of re-introduction programs.

5 Acknowledgements

The authors are indebted to Samuel Soubeyrand for his help with ABC analyses and to Vincent Calcagno for significantly improving the manuscript. We thanks Matthieu Barbier for reviewing and recommending the manuscript, Yuval Zelnik and one anonymous reviewer provided insightful comments on the manuscript. MH was supported by a PhD fellowship funded by INRA, division Plant Health and Environment, and the Council of Provence Alpes Cte d’Azur region. The research leading to these results has received funding from the French Agence Nationale de la Recherche within the project NONLOCAL (ANR-14-CE25-0013) and the project TriPTIC (ANR-14-CE18-0002). This work was also funded by INRA grant “MEDIA”.

6 Statement of authorship

TMJ, EL, EV, LM, LR designed research. All authors contributed to design the experiment. MH and TMJ conducted the experiment and collected data. All authors contributed to analyze the data. MH and LR contributed to the mathematical analysis. MH, EV, LM, LR wrote the first draft. All authors contributed to revisions of the manuscript.

7 Conflict of interest disclosure

The authors of this preprint declare that they have no financial conflict of interest with the content of this article.

8 Data Accessibility statement

Data available from Zenodo repository: <https://doi.org/10.5281/zenodo.1420074>

References

- Altwegg, R., Y. C. Collingham, B. Erni, and B. Huntley (2013). Density-dependent dispersal and the speed of range expansions. *Diversity and Distributions* 19(1), 60–68.
- Armstrong, D. P. and P. J. Seddon (2008). Directions in reintroduction biology. *Trends in Ecology & Evolution* 23(1), 20–25.
- Aronson, D. G. and H. G. Weinberger (1975). Nonlinear diffusion in population genetics, combustion and nerve propagation. In *Partial Differential Equations and Related Topics*, Volume 446 of *Lectures Notes Math*, pp. 5–49. Springer, New York.
- Austerlitz, F., S. Mariette, N. Machon, P. H. Gouyon, and B. Godelle (2000). Effects of colonization processes on genetic diversity: differences between annual plants and tree species. *Genetics* 154(3), 1309–1321.
- Barton, N. H. and M. Turelli (2011). Spatial waves of advance with bistable dynamics: cytoplasmic and genetic analogues of Allee effects. *Am Nat* 178(3), E48–E75.
- Belovsky, G. E., C. Mellison, C. Larson, and P. A. Van Zandt (1999). Experimental studies of extinction dynamics. *Science* 286(5442), 1175–1177.
- Blackburn, T. M., P. Pyšek, S. Bacher, J. T. Carlton, R. P. Duncan, V. Jarošík, J. R. Wilson, and D. M. Richardson (2011). A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in ecology & evolution* 26(7), 333–339.
- Bolker, B. M., M. E. Brooks, C. J. Clark, S. W. Geange, J. R. Poulsen, M. H. H. Stevens, and J.-S. S. White (2009). Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in ecology & evolution* 24(3), 127–135.
- Brunet, E. and B. Derrida (1997). Shift in the velocity of a front due to a cut-off. *Physical Review E* 56(3), 2597–2604.
- Carter, I., A. Cross, A. Douse, K. Duffy, B. Etheridge, P. Grice, P. Newbery, D. Orr-Ewing, L. O’Toole, D. Simpson, et al. (2003). Re-introduction and conservation of the red kite *milvus milvus* in britain: current threats and prospects for future range expansion. *Birds of Prey in a Changing Environment. The Stationary Office, Edinburgh*.

- Courchamp, F., L. Berec, and J. Gascoigne (2008). Allee effects in ecology and conservation. *Environ. Conserv* 36(1), 80–85.
- Crooks, J. A. (2002). Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. *Oikos* 97(2), 153–166.
- Davis, H. G., C. M. Taylor, J. C. Cville, and D. R. Strong (2004). An allee effect at the front of a plant invasion: *Spartina* in a pacific estuary. *Journal of Ecology* 92(2), 321–327.
- Drake, J. M. and D. M. Lodge (2006). Allee effects, propagule pressure and the probability of establishment: risk analysis for biological invasions. *Biological Invasions* 8(2), 365–375.
- Fife, P. C. and J. McLeod (1977). The approach of solutions of nonlinear diffusion equations to traveling front solutions. *Arch Ration Mech Anal* 65(1), 335–361.
- Gabriel, W. and R. Bürger (1992). Survival of small populations under demographic stochasticity. *Theoretical Population Biology* 41(1), 44–71.
- Gandhi, S. R., E. A. Yurtsev, K. S. Korolev, and J. Gore (2016). Range expansions transition from pulled to pushed waves as growth becomes more cooperative in an experimental microbial population. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 201521056.
- Garnier, J. and M. A. Lewis (2016). Expansion under climate change: the genetic consequences. *Bulletin of mathematical biology* 78(11), 2165–2185.
- Gidoin, C., L. Roques, and T. Boivin (2015). Linking niche theory to ecological impacts of successful invaders: insights from resource fluctuation-specialist herbivore interactions. *Journal of Animal Ecology* 84(2), 396–406.
- Gilad, E., J. von Hardenberg, A. Provenzale, M. Shachak, and E. Meron (2007). A mathematical model of plants as ecosystem engineers. *Journal of Theoretical Biology* 244(4), 680–691.
- Giometto, A., A. Rinaldo, F. Carrara, and F. Altermatt (2014). Emerging predictable features of replicated biological invasion fronts. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111(1), 297–301.
- Griffen, B. D. and J. M. Drake (2008). Effects of habitat quality and size on extinction in experimental populations. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 275(1648), 2251–2256.

- Haderl, K. P. and F. Rothe (1975). Travelling fronts in nonlinear diffusion equations. *J Math Biol* 2(3), 251–263.
- Hastings, A., K. Cuddington, K. F. Davies, C. J. Dugaw, S. Elmendorf, A. Freestone, S. Harrison, M. Holland, J. Lambrinos, U. Malvadkar, and et al. (2005). The spatial spread of invasions: new developments in theory and evidence. *Ecol Lett* 8(1), 91–101.
- Hayward, M. W. and M. Somers (2009). *Reintroduction of top-order predators*. John Wiley & Sons.
- Holmes, E. E. (1993). Are diffusion models too simple? A comparison with telegraph models of invasion. *Am Nat* 142, 779–795.
- Hornocker, M. and S. E. Negri (2009). *Cougar: Ecology and Conservation*. The University of Chicago Press.
- Hui, C., R. M. Krug, and D. M. Richardson (2011). Modelling spread in invasion ecology: a synthesis. *Fifty Years of Invasion Ecology*, 329.
- Hulme, P. E. (2009). Trade, transport and trouble: managing invasive species pathways in an era of globalization. *Journal of applied ecology* 46(1), 10–18.
- Hurford, A., M. Hebblewhite, and M. A. Lewis (2006). A spatially explicit model for an Allee effect: why wolves recolonize so slowly in Greater Yellowstone. *Theoretical Population Biology* 70(3), 244–254.
- Kanarek, A. R., R. H. Lamberson, and J. M. Black (2008). An individual-based model for traditional foraging behavior: Investigating effects of environmental fluctuation. *Natural Resource Modeling* 21(1), 93–116.
- Keitt, T. H., M. A. Lewis, and R. D. Holt (2001). Allee effects, invasion pinning, and species’ borders. *Am Nat* 157, 203–216.
- Keller, R. P., J. Geist, J. M. Jeschke, and I. Kühn (2011). Invasive species in europe: ecology, status, and policy. *Environmental Sciences Europe* 23(1), 23.
- Kolmogorov, A. N., I. G. Petrovsky, and N. S. Piskunov (1937). Étude de l’équation de la diffusion avec croissance de la quantité de matière et son application à un problème biologique. *Bull Univ État Moscou, Sér Int A* 1, 1–26.

- Kramer-Schadt, S., E. Revilla, and T. Wiegand (2005). Lynx reintroductions in fragmented landscapes of Germany: Projects with a future or misunderstood wildlife conservation? *Biological Conservation* 125(2), 169–182.
- Lande, R. (1993). Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *The American Naturalist* 142(6), 911–927.
- Lewis, M. A. and P. Kareiva (1993). Allee dynamics and the spread of invading organisms. *Theor Popul Biol* 43, 141–158.
- Liebholt, A. M., J. A. Halverson, and G. A. Elmes (1992). Gypsy moth invasion in north america: a quantitative analysis. *Journal of Biogeography*, 513–520.
- Mackrill, T. (2017). *Migratory behaviour and ecology of a trans-saharan migrant raptor, the osprey Pandion haliaetus*. Ph. D. thesis, Department of Neuroscience, Psychology and Behaviour.
- Mackrill, T., T. Appleton, H. McIntyre, and J. Wright (2013). *The Rutland Water Ospreys*. A & C Black Publishers.
- Matthysen, E. (2005). Density-dependent dispersal in birds and mammals. *Ecography* 28(3), 403–416.
- Moravcova, L., P. Pyšek, V. Jarošík, V. Havlíčková, P. Zákavský, et al. (2010). Reproductive characteristics of neophytes in the czech republic: traits of invasive and non-invasive species. *Preslia* 82(4), 365–390.
- Morel-Journel, T., P. Girod, L. Mailleret, A. Auguste, A. Blin, and E. Vercken (2016). The highs and lows of dispersal: how connectivity and initial population size jointly shape establishment dynamics in discrete landscapes. *Oikos* 125(6), 769–777.
- Morel-Journel, T., M. Hautier, E. Vercken, and L. Mailleret (2018). Clustered or scattered? the impact of habitat quality clustering on establishment and early spread. *Ecography*.
- Mortelliti, A., G. Amori, and L. Boitani (2010). The role of habitat quality in fragmented landscapes: a conceptual overview and prospectus for future research. *Oecologia* 163(2), 535–547.
- Murray, J. D. (2002). *Mathematical Biology*. Third edition, Interdisciplinary Applied Mathematics 17, Springer-Verlag, New York.

- Neubert, M. G. and H. Caswell (2000). Demography and dispersal: calculation and sensitivity analysis of invasion speed for structured populations. *Ecology* 81(6), 1613–1628.
- Newman, W. I. (1980). Some exact solutions to a non-linear diffusion problem in population genetics and combustion. *J Theor Biol* 85, 325–334.
- Okubo, A., P. K. Maini, M. H. Williamson, and J. D. Murray (1989). On the spatial spread of the grey squirrel in britain. *Proc R Soc B. Biol Sci* 238(1291), 113–125.
- Owen, M. R. and M. A. Lewis (2001). How predation can slow, stop or reverse a prey invasion. *Bull Math Biol* 63, 655–684.
- Panja, D. (2004). Effects of fluctuations on propagating fronts. *Physics Reports* 393(2), 87–174.
- Reay-Jones, F., J. Rochat, R. Goebel, and E. Tabone (2006). Functional response of trichogramma chilonis to galleria mellonella and chilo sacchariphagus eggs. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 118(3), 229–236.
- Roques, L. (2013). *Modèles de réaction-diffusion pour l'écologie spatiale*. Editions Quae.
- Roques, L., J. Garnier, F. Hamel, and E. K. Klein (2012). Allee effect promotes diversity in traveling waves of colonization. *Proc Natl Acad Sci USA* 109(23), 8828–8833.
- Roques, L., Y. Hosono, O. Bonnefon, and T. Boivin (2015). The effect of competition on the neutral intraspecific diversity of invasive species. *J Math Biol* 71(2), 465–489.
- Roques, L., A. Roques, H. Berestycki, and A. Kretzschmar (2008). A population facing climate change: joint influences of Allee effects and environmental boundary geometry. *Popul Ecol* 50(2), 215–225.
- Schwartz, M. W. (2012). Using niche models with climate projections to inform conservation management decisions. *Biological Conservation* 155, 149–156.
- Seebens, H., T. M. Blackburn, E. E. Dyer, P. Genovesi, P. E. Hulme, J. M. Jeschke, S. Pagad, P. Pyšek, M. Winter, M. Arianoutsou, et al. (2017). No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nature Communications* 8.
- Shigesada, N. and K. Kawasaki (1997). *Biological Invasions: Theory and Practice*. Oxford Series in Ecology and Evolution, Oxford: Oxford University Press.

- Silva, T., L. M. Reino, and R. Borralho (2002). A model for range expansion of an introduced species: the common waxbill estrilda astrild in portugal. *Diversity and Distributions* 8(6), 319–326.
- Smith, S. M. (1996). Biological control with trichogramma: advances, successes, and potential of their use. *Annual review of entomology* 41(1), 375–406.
- Snyder, R. E. (2003). How demographic stochasticity can slow biological invasions. *Ecology* 84(5), 1333–1339.
- Tanaka, H., H. A. Stone, and D. R. Nelson (2017). Spatial gene drives and pushed genetic waves. *arXiv preprint arXiv:1704.03525*.
- Taylor, C. M. and A. Hastings (2005). Allee effects in biological invasions. *Ecology Letters* 8(8), 895–908.
- Tobin, P. C., L. Berec, and A. M. Liebhold (2011). Exploiting allee effects for managing biological invasions. *Ecology letters* 14(6), 615–624.
- Travis, J. M., K. Mustin, T. G. Benton, and C. Dytham (2009). Accelerating invasion rates result from the evolution of density-dependent dispersal. *Journal of theoretical biology* 259(1), 151–158.
- Turchin, P. (1998). *Quantitative Analysis of Movement: Measuring and Modeling Population Redistribution in Animals and Plants*. Sinauer, Sunderland, MA.
- Van den Bosch, F., R. Hengeveld, and J. A. J. Metz (1992). Analysing the velocity of animal range extension. *J Biogeogr* 19, 135–150.
- van Kleunen, M., D. R. Schlaepfer, M. Glaettli, and M. Fischer (2011). Preadapted for invasiveness: do species traits or their plastic response to shading differ between invasive and non-invasive plant species in their native range? *Journal of Biogeography* 38(7), 1294–1304.
- Vázquez, J. L. (2007). *The Porous Medium Equation. Mathematical Theory*. Oxford Univ Press.
- Veit, R. R. and M. A. Lewis (1996). Dispersal, population growth, and the Allee effect: dynamics of the house finch invasion of eastern North America. *Am Nat* 148, 255–274.
- Verbruggen, E., M. G. Heijden, M. C. Rillig, and E. T. Kiers (2013). Mycorrhizal fungal establishment in agricultural soils: factors determining inoculation success. *New Phytologist* 197(4), 1104–1109.

Vercken, E., F. Vincent, L. Mailleret, N. Ris, E. Tabone, and X. Fauvergue (2013). Time-lag in extinction dynamics in experimental populations: evidence for a genetic allee effect? *Journal of Animal Ecology* 82(3), 621–631.

3.2.1 Annexes : When higher carrying capacities lead to faster propagation

When higher carrying capacities lead to faster propagation:

Supplementary Information

1 S1: Growth functions for strong Allee effects

Here we depict the growth functions f with different values of K . Fig. 1 depicts the standard one in (1):

$$f(u) = r u (1 - u/K) (u - \rho), \quad (1)$$

with the maximal per capita growth rate increasing with the increase of K . Fig. 2 depicts the new function defined by (2), with the maximal per capita growth rate independent of K :

$$f(u) = 4r \frac{K}{(K - \rho)^2} u (1 - u/K) (u - \rho). \quad (2)$$

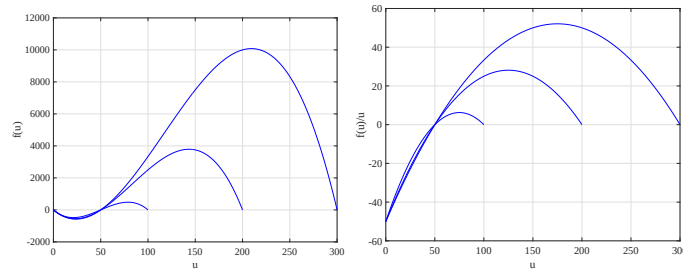


Figure 1: Left: the growth function f given by the classical formula (1), for $K = 100, 200, 300$ and $r = 1$, $\rho = 50$. Right: the corresponding per capita growth rate $f(u)/u$

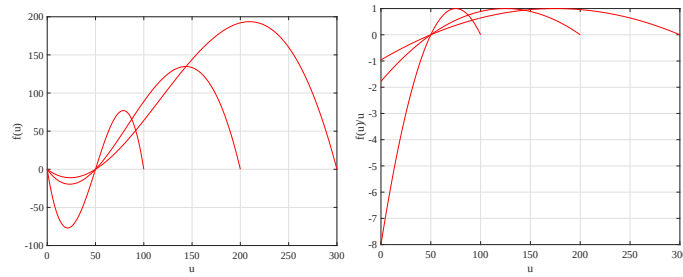


Figure 2: Left: the growth function f given by the new formula (2), for $K = 100, 200, 300$ and $r = 1$, $\rho = 50$. Right: the corresponding per capita growth rate $f(u)/u$

2 S2: Presence of density-dependent dispersal

In order to investigate the presence of density-dependent dispersal in our dataset, we performed an Approximate Bayesian Computation (ABC) with the software R. Since we know that there is no Allee effect in *T. chilonis* populations under these experimental conditions (Morel-Journel et al., 2016), we focused on fixed dispersal and positive density-dependent dispersal scenarios. For this analysis, our dataset was summarized by 576 pairs of patches from the front $(N_i(t), N_{i+1}(t+1))$, where $N_i(t)$ is the number of individuals in the patch i at generation t and $N_{i+1}(t+1)$ is the population size in the next patch at time $t+1$. Those data come from our main experiment previously described in the article. We compared two scenarios, each one corresponding to a different dispersal type. Each scenario was run 500000 times. We chose as summary statistics the maximal number of parasitized eggs on the edge patch on the 576 couples, the total number of parasitized eggs on the 576 edge patches, the number of empty edge patches, and the number of edge patches with [1:50] parasitized eggs.

For the first scenario (fixed dispersal), we began by drawing the probability of dispersal in the next patch p and the mean number of offspring per female R in uniform distributions: $p \sim \mathcal{U}(0, 1)$ and $R \sim \mathcal{U}(0, 30)$. Then,

$$N_{i+1}(t+1) = \sum_{j=1}^{N_i(t)} p_j r_j,$$

where $p_j \in \{0, 1\}$ follows a Bernoulli distribution with probability $p/2$, namely the probability of being a female ($1/2$) and to disperse in the next patch (p). The number of offsprings r_j follows a Poisson distribution with parameter R : $r_j \sim \text{Poisson}(R)$.

For the second scenario (positive density-dependent dispersal), only the dispersal part was changed and was based on a sigmoid-like dependence via a Hill function:

$$p_j = \frac{N_i(t)}{\tau + N_i(t)},$$

where τ follows a uniform distribution over an interval such that the minimal probability of dispersal is equal to 0.01 and the maximal probability of dispersal is equal to 0.2 for a population of 500 individuals.

To select the best model, we used the R package *abc* (Csilléry et al., 2012). First we ensured, with a cross validation, that our models were sufficiently different for the analysis to discriminate between them.

The ABC analysis showed a clear positive result for the positive density-dependent migration model,

chosen at 100% against the density-independent migration model.

2.1 Script R for abc

```
#####
## stochastic dispersal model (null model)
#####

Stocha<-t(sapply(1:500000,function(i){
  param<-c(runif(1,0,1),runif(1,0,30))
  replicat<-sapply(PopFront,function(N){
    migr<-rbinom(N,1,param[1])
    repro<-rpois(N,param[2])*rbinom(N,1,0.5)
    c(sum(migr*repro)/N,sum(migr*repro))
  })

  c(param,
    max(replicat), ## max. number of descendants in a patch per replicate "OfsMax"
    sum(replicat), ## total number of descendants in a replicate "OfsTot"
    length(replicat[replicat==0]),## number of patches not colonized by replicates "NoOfs"
    length(replicat[replicat<=50 & replicat>0])) ## Nb patch with low pop. size between 1 and 50 "Ofsfew"
  )))

Stochaparam<-Stocha[,1:3]
Stochasum<-Stocha[,4:7]

###Rename col
names(Stochasum)[1] <- "OfsMax"
names(Stochasum)[2] <- "OfsTot"
names(Stochasum)[3] <- "NoOfs"
names(Stochasum)[4] <- "Ofsfew"
```

```

names(Stochaparam)[1]<-"Param_1"
names(Stochaparam)[2]<-"Nb_Ofs"
names(Stochaparam)[3]<-"Param_2"

#####

## Positive density dependent dispersal model (Hill )
#####

#we tried differents values of tau (tau= 1,2,3,4,5)

DDhill<-t(sapply(1:500000,function(i){
  param<-c(runif(1,2000,50000),runif(1,0,30), tau)
  replicat<-sapply(PopFront,function(N){
    migr<-rbinom(N,1,N^param[3]/((param[1]^param[3])+N^param[3]))
    repro<-rpois(N,param[2])*rbinom(N,1,0.5)
    c(sum(migr*repro))
  })

  c(param,
    max(replicat), ## max. number of descendants in a patch per replicate "OfsMax"
    sum(replicat), ## total number of descendants in a replicate "OfsTot"
    length(replicat[replicat==0]),## number of patches not colonized by replicates "NoOfs"
    length(replicat[replicat<=50 & replicat>0])) ## Nb patch with low pop. size between 1 and 50 "Ofsfew"
  )))

DDhillparam<-DDhill[,1:3]
DDhillsum<-DDhill[,4:7]

###Rename col
names(DDhillsum)[1] <- "OfsMax"
names(DDhillsum)[2] <- "OfsTot"

```

```

names(DDhillsum)[3] <- "NoOfs"
names(DDhillsum)[4] <- "Ofsfew"

names(DDhillparam)[1]<-"Param_1"
names(DDhillparam)[2]<-"Nb_Ofs"
names(DDhillparam)[3]<-"Param_2"

#####
##### Analyses ABC #####
#####
library(abc)
#####

mf1<-rbind(Stochasum,DDhillsum)
indexf<-rep(c("Stocha","DDhill"),each=500000)
indexf<-as.vector(indexf)

####cross validation: can abc differentiate between models?
#####
cvmodf1<-cv4postpr(indexf, mf1, nval=1000, tol=5e-04, method="mnlogistic")
smf1 <- summary(cvmodm)
plot(cvmodf1,col=c("firebrick2","royalblue1"))

####choix du modèle
#####

#### experimental summary values
noeumax<-311 ## max. number of descendants in a patch per replicate
noeutot<-4567 ## total number of descendants in a replicate
noeuvide<-464 ## number of patches not colonized by replicates

```

```
noeufew<-90 ## Nb patch with low population size between 1 and 50

pcdata<-c(noeumax, noeutot, noeuvide, noeufew)
pcdata<-as.vector(pcdata)
#####

postsimmf1 <- postpr(pcdata, indexf, mf1, tol=5e-03, method="mnlogistic")
choicef1<-summary(postsimmf1)
par(mfrow=c(1,1))

###GOF
#####
fitddf1<-gfit(target=pcdata, sumstat=DDhillsum,statistic=mean, nb.replicate=1000)
sumf1<-summary(fitddf1)
plot(fitddf1)

infpardd <- abc(pcdata, DDhillparam,DDhillsum, tol=0.05, method="rejection")
infpardd
summary(infpardd)
hist(infpardd)
```

3 S3: Experimental vs simulation results

Using the IBM with positive density-dependent dispersal, we adjusted the parameter value R so that the mean number of colonized patches after 10 generations was consistent with the experimental results of Section "Experimental study: propagation of a parasitoid wasp in a microcosm" for large K (modality L in the experimental study and $K = 400$ in the simulation model). The value of the parameter p_1 was sampled from a uniform distribution in $(0, 0.04)$, consistently with the posterior mode found with the ABC approach (0.02, see Supplementary Information S2 for more details regarding the ABC approach). Then, using the same parameter values, we computed the mean number of colonized patches over 10 generations for "very small" ($K = 70$) and "small" ($K = 200$) carrying capacities. The results are presented in Fig. 3a. Consistently with our experimental results, the differences between the small and large modalities are minor during the first 10 generations. The effect of K is more visible over the first 10 generations if we compare the large and very small modalities.

If we focus on the dynamics with small and large K modalities during the first 10 generations, we observe 3 different stages: during the first generations, the two modalities lead to the same dynamics; then during a second stage the largest modality leads to a slightly faster colonization; during the last stage, the two modalities lead to comparable speeds. The existence of these 3 stages is consistent with the experimental results (Fig. 3a).

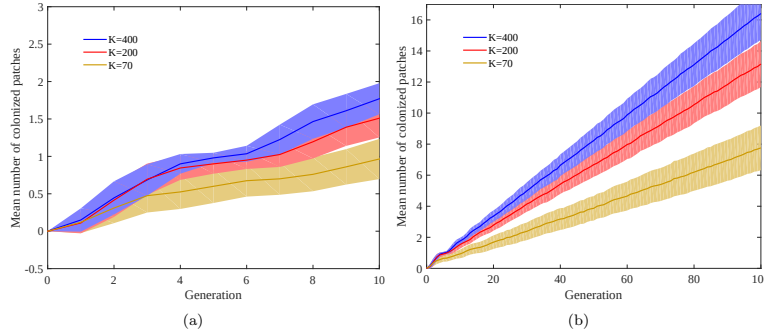


Figure 3: Simulation results: effect of K on the mean number of colonized patches during the first 10 generations (a) and 100 generations (b). We used the IBM with positive density-dependent dispersal. The probability of migration p_1 was sampled from a uniform distribution in $(0, 0.04)$ and $R = 1.7$. The number of individuals inoculated in the first patch was always equal to 50. The mean values are computed over 200 replicates. The shaded regions correspond to mean 95% confidence intervals obtained over 10 replicates of 20 simulations.

With the parameter values used here (see the legend of Fig. 3), the asymptotic speeds after large time are 0.09 ($K = 70$), 0.14 ($K = 200$) and 0.17 ($K = 400$) patch per generation. Thus, if the experimental results remain consistent with the simulation model, we expect increasing differences between the different modalities at large times (Fig. 3b).

4 S4: Very small carrying capacity

Another experiment with a very small K with 70-90 host eggs (Modality VS), which we conducted for another purpose, led to new results that strongly support our conclusions. In spite of a slightly different experimental protocol, we believe that these results can be compared to those in the main text, see Fig 4. The main differences in the experimental protocol are presented in the Table 1. In order to compare the three modalities, we plotted the very small modality from the third generation to account for the time to reach carrying capacity in the other modalities.

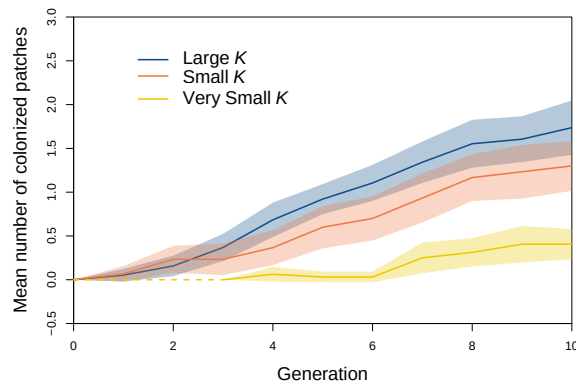


Figure 4: Mean number of colonized patches over the 38 replicated populations for modality L, 30 for the modality S, and 32 for the modality VS. The yellow line corresponds to the very small carrying capacity 70-90 host eggs, red line corresponds to the small carrying capacity 150-200 host eggs, and the blue line corresponds to the large carrying capacity 400-450 host eggs. Envelopes around the lines represent the 95% confident interval.

	Experiment 1	Experiment 2
Maintenance conditions and life cycle		
Night and day time	16h day/8h night	
Humidity	around 70%	
Life cycle	last 9 days	last 15 days
Temperature	25°C	20°C
Host eggs	<i>Ephestia kuehniella</i>	
Experimental system		
Landscape Size	11 patches	7 patches
Initial colonized patches	1	4
Location of initial colonized patches	middle	both edges
Number of individuals inoculated	50	K (70-90)
Spatial dynamics	spread on both sides from the middle patch	spread from the edges, filling the middle gap
Time for dispersal/reproduction	2 days	

Table 1: Table of similarities and differences between the main experiment presented in this paper (Experiment 1) and the posterior experiment with a very small carrying capacity modality (Experience 2).

Data for this complementary experiment are available from ZENODO: <https://doi.org/10.5281/zenodo.1420074>

5 S5: Script R for experimental analysis: GLMM

```
library(lme4)

###
#Data_main_xp.txt available from ZENODO : https://doi.org/10.5281/zenodo.1420074
###

Trio<-read.table("Data_main_xp.txt",h=T,na.strings = "NA")
Trio$Modalite<-as.factor(Trio$Modalite)
Trio$Bloc<-as.factor(Trio$Bloc)
Trio$Replicat<-as.factor(Trio$Replicat)
Trio$Front<-as.factor(Trio$Front)

model.genmod<-glmer(Npatch~Generation+Generation:Modalite-1+
                    (Generation-1|Bloc)+(Generation-1|Replicat/Front),family=poisson,data=Trio)
model.gen<-glmer(Npatch~Generation-1+
                 (Generation-1|Bloc)+(Generation-1|Replicat/Front),family=poisson,data=Trio)

summary(model.genmod)
summary(model.gen)
```

References

- Csilléry, K., O. François, and M. G. Blum (2012). abc: an r package for approximate bayesian computation (abc). *Methods in ecology and evolution* 3(3), 475–479.
- Morel-Journel, T., P. Girod, L. Mailleret, A. Auguste, A. Blin, and E. Vercken (2016). The highs and lows of dispersal: how connectivity and initial population size jointly shape establishment dynamics in discrete landscapes. *Oikos* 125(6), 769–777.

Chapitre 4

Quand l'expansion se bloque : le cas du range pinning

Les expansions sont des dynamiques résultant d'un ensemble d'échecs ou de succès de colonisation. S'intéresser à leur dynamique mène donc à se poser la question du succès ou de l'échec des tentatives de colonisation. Ce chapitre aborde cette question à travers le prisme des blocages de l'expansion. Il s'agit de considérer ici une population qui a la possibilité d'étendre son aire de répartition dans un nouvel environnement, et que celui-ci lui sera favorable avec les ressources nécessaires à son établissement. Dans ce cas, nous pouvons nous demander ce qui pourrait empêcher son expansion.

Si nous revenons à la notion d'invasibilité décrite dans la partie 1.4, il est important de prendre en compte la communauté dans laquelle va s'établir la nouvelle population et qui va parfois amener à bloquer celle-ci. Les interactions de type parasitisme, prédation ou encore compétition, sont notamment à prendre en compte (Hochberg and Ives, 1999; Briers, 2003; Holt and Barfield, 2009; Sexton et al., 2009; Louthan et al., 2015). Un exemple intéressant est celui du lupin *Lupinus lepidus* sur le Mont Saint Héléne, un volcan qui, suite à une éruption en 1980, a causé une disparition de nombreux organismes à ses abords. Un an plus tard, du lupin a commencé à recoloniser cette zone, suivi de près par différents Lépidoptères dont les chenilles sont prédatrices du lupin (Fagan et al., 2005). Il est apparu que ces prédateurs avaient tendance à s'attaquer plutôt aux patchs de lupins en faible densité et donc au bord de l'aire de recolonisation qu'au cœur de cette population ayant pour effet de réduire la vitesse d'expansion ou même de stopper partiellement la colonisation. Cette dynamique de prédation crée un effet Allee sur le lupin, qui peut créer une décolonisation ou bien un blocage de la colonisation (Owen and Lewis, 2001).

Au niveau théorique, Keitt et al. (2001) ont travaillé sur l'apparition d'aire de répartition stables, en environnement favorable et sans interaction interspécifique, c'est ce qu'ils nomment le « Range pinning ». Le range pinning est applicable selon eux en cas d'effet Allee et émerge

lorsque l'environnement est un espace discret. Le mécanisme est le suivant : en cas d'effet Allee, une population locale doit, pour survivre, avoir un nombre d'individus au-dessus du seuil Allee. Mais lorsque nous admettons un processus d'expansion de ces populations avec des migrations vers des patches non colonisés, pour qu'une population locale survive malgré la perte d'individus migrants, il faut que le nombre d'individus qu'elle envoie (taille de propagule) ne fasse pas passer la population source sous le seuil Allee. Cette perte peut aussi être compensée par les migrants venant d'autres patches de la populations. Il faudra donc pour assurer une colonisation effective, sans risque d'extinction de la population source, que celle-ci envoie une propagule de taille au moins égale au seuil Allee, tout en restant elle-même au-dessus de ce seuil sans cette propagule, fixant ainsi une taille de population minimale permettant survie et colonisation à $N_{min} = 2\rho$. Si la taille de propagule est inférieure au seuil Allee, le patch ne sera jamais colonisé et le front sera stable, fixant alors l'aire de répartition de la population.

Le range pinning inclut une notion supplémentaire, la zone que la population ne peut recoloniser est une ancienne partie de l'aire de répartition de la population. D'où un certain paradoxe, comment une zone qui a été habitée par cette population à un temps t peut à un temps $t + 1$ empêcher la population de se réinstaller.

Ainsi, Keitt et al. (2001) proposent de voir l'apparition du range pinning selon le scénario suivant : une population subit à un instant t une perturbation qui va créer un vide dans une partie de son aire de répartition, cette perturbation entraîne également un changement environnemental ou populationnel qui va empêcher la recolonisation. Ce phénomène dépend également de la taille du vide créé : dans un contexte de stepping-stone si le vide est constitué d'un seul patch, alors il recevra 2 propagules de la part de ses deux patches adjacents, créant un effet voisinage. Cela va augmenter les chances pour que l'ajout de ces deux propagules fasse passer la taille de population de ce patch au-dessus du seuil Allee, permettant l'établissement de la population et la non apparition du range pinning. En revanche si le vide fait une taille de trois patches, dans un premier temps, seuls les deux patches du bord du vide vont recevoir des migrants. Les chances pour que les propagules qu'ils reçoivent soient suffisamment grandes pour mener à un établissement vont être moindre comparée au cas du vide à un patch. Cette configuration va donc plus facilement mener à du range pinning.

Plusieurs scénarios impliquant des effets Allee peuvent illustrer ce phénomène. Si nous revenons sur l'exemple du lupin du Mont Saint Hélène, la population est en expansion (formant des agrégats de patches de lupins), mais l'arrivée des lépidoptères crée un effet Allee, qui va bloquer la colonisation sur le front mais également, si une décolonisation se produit au cœur de l'aire de répartition, va bloquer la recolonisation de ces zones créant du range pinning. Outre l'exemple du lupin, il n'est pas impossible d'imaginer des populations qui se sont installées et qui au fil des générations vont développer une forte aptitude à la coopération permettant aux individus de mieux évoluer en forte densité, et donc, une perte d'aire de répartition due à

une perturbation quelconque va mener à du fixage de l'aire de répartition. Keitt et al. (2001) justifient le range pinning via une variation uniforme de la capacité de charge locales des patches. Ils proposent d'imaginer une population soumise à un effet Allee, avec une aire de répartition plutôt stable qui, suite à une augmentation des capacités de charges, va reprendre une dynamique d'expansion, puis une nouvelle diminution va entraîner un arrêt, ou encore des variations dans les coefficients de dispersion.

Du fait de nos résultats présentés dans le chapitre 3, où nous avons constaté des changements de vitesse d'expansion dus à la capacité de charge des paysages, nous nous sommes intéressés à ce phénomène qui n'a encore jamais été démontré expérimentalement. Le range pinning est a priori un état très particulier lié à la bistabilité de l'Effet Allee et possible dans des conditions particulières. Cependant, nous pensons que, comme pour la relation entre vitesse et capacité de charge, la dispersion densité dépendante positive pourrait avoir une dynamique similaire à l'effet Allee dans certains cas et notamment expérimenter aussi du range pinning. Une petite capacité de charge devrait réduire le nombre de migrants et diminuer les chances d'établissement aussi bien pour l'effet Allee que pour la dispersion densité dépendante positive induisant un phénomène de pinning.

4.1 Étude sur l'occurrence du range pinning

Nous avons donc cherché dans un premier temps, via des modèles individus-centrés comme ceux utilisés dans le chapitre 3, s'il était possible d'observer du range pinning avec nos modèles utilisant les scénarios nul (dynamique type Fisher-KPP), d'effet Allee fort et de dispersion densité dépendance positive. Nous avons donc simulé des paysages de 7 patches contigus dont seuls les deux patches de chaque bord sont colonisés. Les trois patches restants du milieu sont vides à T_0 . Nous avons alors commencé les simulations qui ont tournées sur 100 générations, avec des capacités de charges K différentes mais homogènes dans un paysage allant de 1 à 200 et des probabilités de dispersion d variant de 20% à 1%. Nous regardions ainsi à un temps donné, quelles combinaisons de K et de d donnaient des extinctions des métapopulations, des recolonisations de tout le paysage et enfin du range pinning où il n'y a ni recolonisation de tous les patches du milieu, ni extinction de tous les patches des bords du paysage. Nous avons également réalisé des expériences en microcosmes avec des trichogrammes, *Trichogramma chilonis* ayant une dispersion densité-dépendante positive. Nous avons fait varier la capacité de charge des patches ainsi que la configuration du paysage. Nous avons testé 3 modalités, une forte capacité de charge avec une zone non colonisée de 3 patches au milieu dans un paysage de 7 patches (K/G), une modalité avec une petite capacité de charge et une grande zone non colonisée dans un paysage de 7 patches (k/G) et enfin une petite capacité de charge et une petite zone non colonisée au milieu de 1 patch sur un paysage de 5 patches (k/g). Ce plan

expérimental nous permettait ainsi de tester deux hypothèses, la première est l'effet de la taille de population sur la recolonisation de la zone non colonisée, avec l'idée qu'une plus grande population permet d'envoyer plus de migrants et donc a plus de chance de réussir sa colonisation. La deuxième hypothèse testée était qu'une grande zone non colonisée est plus difficile à combler qu'une petite car celle-ci reçoit moins de propagule que les petites zones non colonisées. Les capacités de charge ont été choisies de sorte que la petite ne s'éteigne pas immédiatement mais qu'elle soit suffisamment petite pour que nous puissions voir une différence avec la grande.

La modélisation nous a permis d'identifier plusieurs combinaisons scénario/paramètres qui mènent à du blocage de l'expansion. Nous pouvons observer du pinning même dans le modèle nul pour de très petites valeurs de K (inférieures à 20). Pour le scénario dispersion densité dépendance positive (DDD) la part des métapopulations qui s'éteignent avec un petit K augmente par rapport au modèle nul ($K < 10$), et la zone permettant le range pinning augmente elle aussi. En DDD les populations s'éteignent plus pour de petites capacités de charge parce qu'une petite taille de population ne permet pas ou très peu de migration entre les patchs, ne permettant aucun effet rescousse des patchs qui s'éteignent. La zone de pinning augmente pour la même raison, il y a peu d'individus qui migrent en petit K et donc les bordures ont tendances à se conserver. En revanche les processus stochastiques de mort ou de migration des individus composant les populations locales font qu'en temps long cette zone de pinning ne devrait pas résister et devenir soit de l'extinction soit de la colonisation. Le modèle avec effet Allee a une zone d'extinction encore plus grande que le modèle DDD, puisque en dessous du seuil Allee la population s'éteint. Cependant cette zone d'extinction n'est pas homogène selon la probabilité de dispersion, plus la probabilité de dispersion est élevée plus il y a d'extinction. Cela est dû au fait qu'une grande probabilité de migrer fait diminuer localement le nombre d'individus risquant de faire passer la taille locale de population sous le seuil Allee ou menant à son extinction. Cela fait donc que la zone de range pinning est également plus grande car augmenter la probabilité de dispersion n'entraîne pas forcément un effet positif sur la colonisation. Notre dernier modèle, Effet Allee + DDD permet de compenser la fuite des individus des populations locales due à l'augmentation de la probabilité de colonisation, réduisant ainsi la part des set de paramètres qui mènent à de l'extinction de la métapopulation. Ce scénario augmente fortement la part du range pinning, puisque la colonisation n'est plus favorisée par de fortes probabilités de dispersion. Ces résultats montrent donc que le range pinning semble possible dans des conditions de dispersion densité dépendante positive.

Expérimentalement, nous observons bien un effet de la capacité de charge sur le phénomène de pinning. En comparant les modalités K/G et k/G nous voyons en effet qu'il n'y a recolonisation de tous les paysages avec une forte capacité de charge, alors que la faible capacité de charge permet le maintien de la zone non colonisée vide sur 9 générations. Pour

ce qui est de la taille de la zone non colonisée donc de l'effet du voisinage sur la recolonisation, nous observons que les patches qui n'étaient encadrés que par un voisin colonisé (k/G) se remplissent de façon similaire à ceux étant encadrés par deux voisins peuplés (k/g). Ceci peut s'expliquer par le fait qu'en petite population le phénomène de migration entraînant une recolonisation est tellement rare qu'avoir un ou deux voisins peuplés ne change pas la vitesse de recolonisation, mais aussi par la taille de propagule, qui avec deux voisins est plus grande qu'avec un seul, augmentant les chances d'établissement.

Alors que le range pinning a été décrit pour des dynamiques de populations soumises à des effets Allee, nous avons montré que ce phénomène peut être étendu aux populations ayant une dispersion densité dépendante positive.

Nos résultats suggèrent également que le fait de passer à un modèle stochastique entraîne l'instabilité du phénomène de range pinning. En effet, les processus stochastiques de reproduction et migration vont inexorablement amener à fixer les métapopulations à un état d'extinction ou de colonisation. Mais la stochasticité n'est pas le seul processus qu'il faut envisager, les populations ne vivant pas en vase clos vont probablement rencontrer des évolutions de leurs conditions environnementales, bouleversant ainsi leur stabilité dans le blocage. Cela peut se produire à la suite d'un changement de capacité de charge ou bien avec l'arrivée de nouveaux organismes entraînant de nouvelles interactions. Il faut également prendre en compte l'évolution des individus composant les métapopulations. Il n'est pas rare d'observer en conditions défavorables une augmentation de la coopération intrapopulation ou au contraire un évitement de la compétition intraspécifique par l'augmentation des capacités de dispersion sur le front de propagation comme ce peut être le cas avec le crapaud buffle en Australie (Urban et al., 2008). Si nous pensons que le range pinning peut apparaître dans les populations naturelles, il n'en reste pas moins que ce phénomène serait transitoire et ne pourrait pas justifier les répartitions des populations sur des temps géologiques longs.

4.2 Article : When population expansion is stopped : a proposal to extend the concept of range pinning in ecology

When population expansion is stopped: a proposal to extend
the concept of range pinning in ecology (*Draft*)

Marjorie Haond^{1,*}, Laurent Lamy¹, David Muru¹, Elodie Vercken¹, Ludovic
Mailleret^{1,3}, and Lionel Roques⁴

¹Université Côte d'Azur, INRA, CNRS, ISA, France

³Inria, Biocore, 06902 Sophia Antipolis, France

⁴BioSP, INRA, 84000, Avignon, France

*corresponding author: marjorie.haond@inra.fr; tel: +33 (0)4 92 38 64 81

1 Introduction

How populations are spatially distributed and what are the factors that limit this distribution has been raising considerable interest in ecology (see reviews by Gaston (2009); Sexton et al. (2009); Pironon et al. (2017)). Understanding how populations can be limited in their distribution and the mechanisms that create them is essential for the management of population expansions. It can be used, for instance to stop or slow down the expansion of invasive species or virus vectors such as mosquitoes (Simberloff et al., 2005; Johnson et al., 2006; Verdonchot and Besse-Lototskaya, 2014). The area occupied by a population is generally referred to as the range. This range can be stable over time, retract or extend. Understanding the processes underlying range stability can also help to improve predictions on potential range shifts in response to global change (Parmesan et al., 1999; Thuiller et al., 2008). However, the dynamics of range limits are complex, influenced by the interaction of multiple biotic and abiotic factors that affect population growth, dispersal, or extinction through eco-evolutionary processes (Gaston, 2009).

A classical approach to investigate range limits is to consider the range as the spatial transposition of the ecological niche of populations (Peterson, 2003; Hargreaves et al., 2013; Slatyer et al., 2013). This approach relies on the hypothesis that a population is where its ecological needs are satisfied in the environment. Thus, the centre of the range is supposed to be at the most optimal location for the population, this optimal location would be characterized by a higher density, growth rate and genetic diversity than in the entire range. In contrast, the edges of the range should be defined by a declining gradient of habitat quality, with lower density, growth rate, higher extinction rate, and more stochastic effects (Hengeveld and Haeck, 1982; Brown et al., 1995; Gaston, 2009). This is what Sagarin and Gaines (2002) called the “abundant centre” and Pironon et al. (2017) the “Centre-Periphery Hypothesis” (CPH). However, this CPH was not strongly supported by the meta-analysis of empirical data (Sagarin and Gaines, 2002; Pironon et al., 2017). Range edges can have the same demographic properties than the center of the population range.

Therefore, other processes than gradient of habitat quality must be at work to shape range limits. Parasitism, predation and competition are all known to constrain the spatial dynamics of natural populations (Hochberg and Ives, 1999; Briers, 2003; Holt and Barfield, 2009; Sexton et al., 2009; Louthan et al., 2015). In addition to these interspecific interactions, interactions between conspecifics

and density-dependent processes are also likely to impact colonization and establishment on range margins. The Allee effect describes a positive relationship between population density and the fitness of individuals (Allee, 1938; Stephens et al., 1999; Courchamp et al., 2008), a strong Allee effect refers to a specific case where the fitness becomes negative under a limit density called the Allee threshold. Allee effects have major consequences on the demography of populations and their expansion dynamics (Lewis and Kareiva, 1993; Veit and Lewis, 1996; Wang and Kot, 2001; Taylor and Hastings, 2005; Johnson et al., 2006; Tobin et al., 2007). On the subject of range margins, Keitt et al. (2001) described a phenomenon called “range pinning”, where metapopulations could fail to recolonize extinct patches, even though the environment was homogeneously favorable. Indeed, in presence of a strong Allee effect, the number of migrants produced by non-extinct source patches might not be sufficient to exceed the Allee threshold and colonize successfully the extinct patches, thus leading to range stability.

This theoretical work has become a classical reference on spatial dynamics on range margins, and range pinning is commonly acknowledged as a property of populations subject to a strong Allee effect (with 384 citations of the work by Keitt et al. (2001) at the time we wrote this manuscript). Range pinning may not only be a feature of Allee effects. In particular it could occur in other situations where colonization probability (and not per capita growth rate) is reduced at small density. In case of positive density dependent dispersal, an individual probability to migrate increases with the size of the population. Therefore, when the population is small, the number of migrants is low, which makes colonization success highly sensitive to demographic stochasticity. It has been shown that colonization from small source populations leading to small propagule size may prevent establishment (Holt and Keitt, 2000; Holt et al., 2005). At the larger scale, density-dependent dispersal reduces colonization speed (Balasuriya, 2010; Pachepsky and Levine, 2011), which is also true for Allee effects (Lewis and Kareiva, 1993; Almeida et al., 2006), thus highlighting further the similarity between these two processes regarding expansion patterns.

Our main objective in this work was to test whether positive density-dependent dispersal is a sufficient condition for range pinning to occur and last. We investigated the emergence of range pinning with individual based models (IBM) and experimental microcosms. In a first part, we modeled stepping-stone metapopulations according to different scenarios: (i) with a strong Allee effect, (ii) with positive density dependent dispersal, (iii) with both an Allee effect and density-dependent dispersal, or (iv) a null model with only demographic stochasticity. We investigated the occurrence of range pinning

according to different sets of parameters such as the dispersal probability and the carrying capacity. In a second part, we tested empirically for the existence of range pinning in laboratory microcosms. We used as a model species trichogramma wasps that are known to experience positive density dependent dispersal. We focused on two factors that can limit expansion and thus favor range pinning, the size of the source populations and the number of extinct patches to recolonize. In a previous work, we have shown that small carrying capacities reduce expansion speed, both in presence of an Allee effect or of positive density-dependent dispersal (Haond et al., 2018). The number of extinct patches was found to be a critical parameter in the original study by Keitt et al. (2001). They showed that the empty area had to be large enough for recolonization to fail, so as to prevent migration pressure from source populations on both sides to add and overcome the Allee threshold. We will call this the neighbor effect. To investigate the impact of the size of source populations and the neighbor effect, we created several landscapes with different carrying capacities and different size of unoccupied area inside the range.

2 Material and Method

2.1 Individual Based Model (IBM)

We used discrete space to create a stepping stone landscape, in discrete state so the population size is a number of individuals and discrete time. Our generations are non-overlapping. We focused on four scenarios: null model, strong Allee effect (AE), density dependent dispersal (DDD), and a mix with strong Allee effect and density dependent dispersal (AE + DDD). Our models include two consecutive steps: reproduction-competition and dispersal.

Reproduction-competition Reproduction-competition step follows a Ricker model and takes place locally in each patch i of the landscape

$$R_i(t) = \exp(r(1 - (N_i(t)/K))).$$

R_i is the mean per capita growth rate in the absence of Allee effect, for a population of size N_i . It is negatively affected by N_i the number of individual at location i , r is the maximal growth rate of the population and K is the carrying capacity.

The numbers of descendants $\mathcal{O}_i$ at each generation t is drawn from a Poisson law with $R_i(t)g(N_i(t))$

the mean number of offspring surviving competition.

$$\mathcal{O}_i(t) \sim \text{Poisson}(R_i(t)g(N_i(t))).$$

In the null model and DDD model, $g(N_i(t)) = N_i$. In the AE model

$$g(N_i) = \begin{cases} N_i \frac{N_i}{\rho R_i} & \text{if } N_i \leq \rho R_i, \\ N_i & \text{if } N_i > \rho R_i, \end{cases}$$

with ρ the Allee threshold. This function was developed in Haond et al. (2018) in order to disentangle the influence of carrying capacity from the growth rate.

Dispersal The number of migrants from patch i is drawn from a multinomial law

$$(\mathcal{O}_i^l, \mathcal{O}_i^n, \mathcal{O}_i^r) \sim \text{Multinomial}(\mathcal{O}_i, p_1, p_0, p_1).$$

($\mathcal{O}_i^l$ is the number of offspring going to the left, $\mathcal{O}_i^n$ is the number of offspring that is not going to disperse, and $\mathcal{O}_i^r$) is the number of offspring going to the right. p_1 is the probability for an individual to disperse into adjacent patches to the left or right, and $p_0 = 1 - 2p_1$ is the probability for an individual to stay in its birth habitat ($\mathcal{O}_i^n$). Thus the number of individuals $\mathcal{D}_i$ at position i after dispersal is equal to

$$\mathcal{D}_i = \mathcal{O}_{i-1}^r + \mathcal{O}_i^n + \mathcal{O}_{i+1}^l.$$

For the null model and AE model p_1 is fixed. For the DDD model, p_1 increases with the number of individuals $\mathcal{O}_i$ in the local patch with an increasing concave function.

$$p_1 = \frac{1}{2} \frac{\mathcal{O}_i}{\tau + \mathcal{O}_i},$$

with τ a constant, and the probability $p_0 = 1 - 2p_1$ defined in $[0,1]$.

For the AE + DDD model, we used the reproduction function of the Allee effect and the dispersal function of the density dependent dispersal.

Simulations We tested the expansion of metapopulations made of seven patches in a linear arrangement. We start the simulations with with two occupied patches at carrying capacity on each

sides of the landscape and the three unoccupied middle patches were empty. then each population of each colonized patch will undergo the process of reproduction-competition, then dispersion. On the edges of the landscape, individuals can only migrate into existing landscape patches or remain in place, there is no possible exit from the landscape. For each scenario we performed 100 iterations of the model during 100 generations t . We wanted to test different parameter conditions in order to find the combinations that allow us to observe range pinning. In order to observe impacts of the carrying capacity, we tested 200 values of K ranged from 1 to 200. The fact that there are more or less dispersing individuals may be a factor impacting the appearance of range pinning, that is why we tested different values of the total dispersal probability $2p_1$ ranging from 0.2 to 0.001. Another important parameter is the growth rate, which can impact the dispersion, so we have examined two values for the growth rate $r = exp(0.2)$. Finally for the Allee effect models we considered three values of ρ : 20, 30, 50.

In our simulations, we consider a patch unoccupied if its local population is smaller than $K/10$ and occupied otherwise (local population $\geq K/10$). A metapopulation is extinct if all its patches are unoccupied. Range pinning occurs if the edge patches are occupied, but at least one of the middle patches is unoccupied. A metapopulation is considered colonized if all the patches are occupied.

In order to know the combinations of parameters that can lead to range pinning, we look at the behavior of more than half of the replicate metapopulations. If for a set of parameters more than half of the replicates show pinning range at a given time t , this combination will be classified as leading to pinning range. The same applies to the other two states, namely, colonized or extinct.

2.2 Microcosm experiment

Biological model We chose to experiment on *Trichogramma chilonis* wasps. Trichogrammas are oophagous parasitoids of lepidopteran species. They are used as biological control agents against various lepidopteran pests (Os and Varshney, 2018). Trichogrammas are convenient for experimentation in microcosms because of their small body size and their short generation time. The strain *Trichogramma chilonis* we used was sampled in Taiwan in 1987 and raised in laboratory then. This strain has been shown to display positive density dependent dispersal in two previous studies (Morel-Journel et al., 2015; Haond et al., 2018) using an experimental design similar to the one in this study.

Microcosms experiment in stepping stone Our experimental design represents stepping stone landscapes. We used plastic tubes for landscape patches and connected them with plastic pipes. Trichogrammas are raised on a substitution host, the flour moth *Ephesia khuniella*. *Ephesia khuniella* eggs were irradiated to prevent emergence of caterpillars. Irradiation does not prevent Trichogrammas to emerge.

To test the effect of the carrying capacity (K), we used 2 modalities of host eggs. For the large carrying capacity modality, about 450 host eggs were offered in each patch at each generation, while about 80 host eggs were offered in the small carrying capacity modality. To test for the neighbor effect, we compared two sizes of middle gap for the small carrying capacity: a large gap (3 unoccupied patches) or a small gap (one unoccupied patch). In total we compared three experimental modalities, Large K /Large Gap (K/G), Small K /Large Gap (k/G), and Small K /Small gap (k/g). Two modalities, K/G and k/G, have a total landscape size of seven patches, while the modality k/g was made of five patches (Fig. 1). As stochastic effects are expected to be stronger in smaller populations, we performed 16 replicates for the two modalities with small carrying capacities (k/G and k/g) and only 10 replicates for the large carrying capacity (K/G).

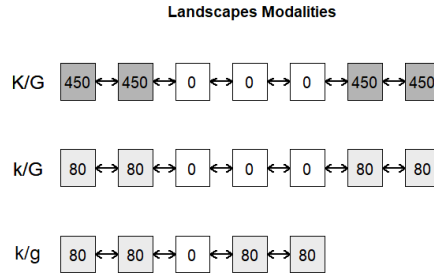


Figure 1: Experimental landscapes design: Stepping stone with migration between patches. Each landscape is composed of 7 plastic tubes for K/G & k/G and 5 for k/g. Plastic tubes are linked linearly by plastic pipes.

The experiment unfolded in three steps explained below. At the beginning of the experiment we placed a number of individuals (parasitized eggs) corresponding to the carrying capacities in the 4 edge patches of every landscape. We added one or three empty patches in the middle according to the

modality. In each patch, fresh host eggs were provided according to the modality of carrying capacity. Then, during 48 hours, Trichogrammas emerged, possibly mated, migrated and laid eggs. After the 48 hours, in order to obtain non-overlapping generations, we removed adults and disconnected patches from each other by removing the plastic pipes. Trichogrammas emerged in the patch they were laid in and started a new generation.

Population size at each generation was estimated indirectly by counting the number of parasitized eggs as Trichogramma females lay one offspring per host egg. After about one week, parasitized eggs turn black because of the chitinization process of the larvae pupa. We took pictures of the eggs after one week of development in each patch at each generation, then we counted the number of parasitized eggs via ImageJ software.

In order to correct for environmental heterogeneity, we distributed our replicates over four blocks, placed into two climatic rooms with regular turnover. The generation time was 14 days with an average temperature of 20.5°C. Humidity was controlled and maintained over 70 %, the light period corresponded to 16 hours of daylight and 8 hours of dark.

As in the IBM, we considered, that a patch was unoccupied if the number of individuals was less than $K/10$ and occupied if it was more or equal to $K/10$. If edge patches happened to become extinct (this happened 30 times over the course of the experiment, only in small- K modalities), we reset these patches to carrying capacity.

Statistical Analysis All the analyses were done with Generalized linear mixed models (GLMM). All variables were count data, and modeled with a Poisson distribution. Random effects always included block and experimental replicate as random intercepts.

To investigate whether small K do favor range pinning we compared the number of unoccupied patches of the gap made of three patches for the modalities of carrying capacity (K/G and k/G). In order to highlight the neighbor effect, we analyzed the time lag before the first colonization and the number of colonization events during the entire experiment according to the different modalities of landscape configuration and K . The time lag is defined as the number of generations before the first colonization event of the gap patches. For modalities K/G and k/G only the two patches of the gap in contact with occupied patches were studied. A possible consequence of the neighbor effect is the increase in propagule size, so we compared the population size in the patches of the gap adjacent to those of the edges for the small K modalities.

3 Results

3.1 IBM

We present results from the model in figures 2 and 3 for generation time $t = 50$ and $t = 100$ respectively. Range pinning occurred for some combinations of parameters in all four scenarios. However, range pinning areas decreased from generation time 50 to 100, in favor of either extinction or recolonization. Globally, we observe that the possibility for range pinning to occur increases when carrying capacity decreases, since large carrying capacities favored recolonization. The same holds for dispersal probability: when dispersal is limited, the possibility for range pinning increases. Shapes of frontiers between the three different states are not the same according to the extincted/pinned frontier or pinned/colonized frontier. The former is vertical when the later is convex.

Impacts of dispersal and carrying capacity are consistent independently of the demographic mechanism considered: even in the null model scenario, range pinning appears possible for very small values of K and dispersal probability.

In the DDD model, the range of parameters that lead to extinction and range pinning increases in comparison with the null model. In the AE model, extinction occurs over a large range of parameters, and extinction risk increases with dispersal probability. Emigration decreases local population sizes in edge patches, thus increasing the probability that they pass below the Allee threshold ($\rho = 20$) and experience negative growth rate. In this model, the range of parameters that allow the emergence of range pinning is also larger than with the DDD model. The range pinning in this case seems more stable than with DDD, although the range pinning area decreases over time.

In the AE + DDD model, extinction is virtually independent on the dispersal probability than in the AE model. Density dependent dispersal prevents emigration from small populations, keeping them above the Allee threshold. On the other hand, as emigration is more limited, the range pinning part is larger and recolonizations are not observed for carrying capacities inferior to 150 (see Supp Fig.6).

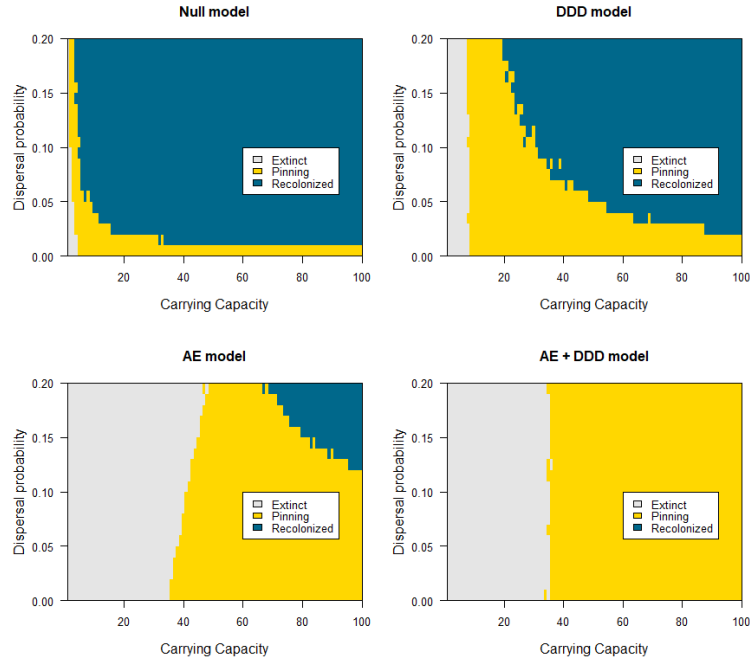


Figure 2: Analysis of the occurrence of range pinning according to 4 scenarios, from left to right, top to bottom: nul model, density dependent dispersal (DDD), strong Allee effect (AE) $\rho = 20$, strong Allee effect + density dependent dispersal (AE+DDD). Horizontal axis: range of carrying capacities; vertical axis: dispersal probability. A patch is empty if the number of individuals it contains is less than $k/10$, otherwise it is considered occupied. A metapopulation is Extinct if all these patches are unoccupied. Range pinning is defined as a metapopulation that has at least one middle patches unoccupied. A metapopulation is Recolonized if all these patches are occupied. Each modality was replicated 100 times.

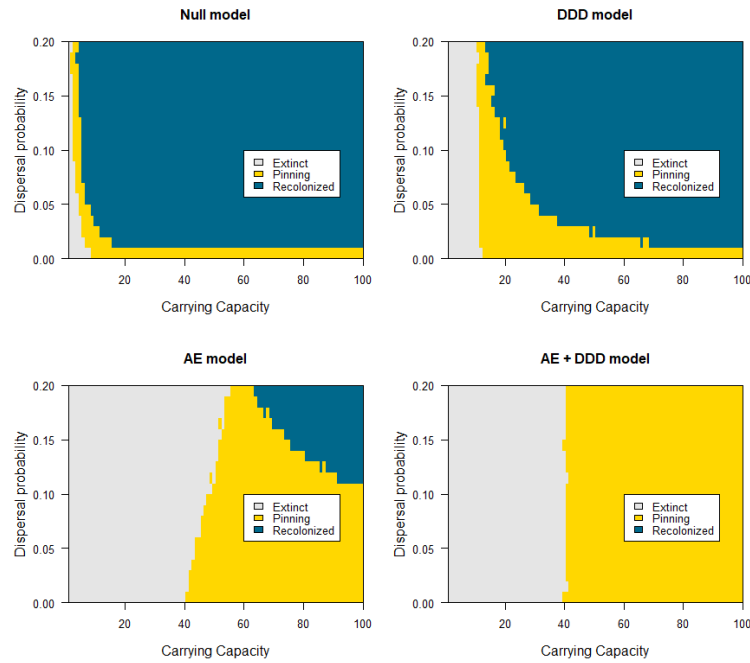


Figure 3: Analysis of the occurrence of range pinning according to 4 scenarios, from left to right, top to bottom: nul model, density dependent dispersal (DDD), strong Allee effect (AE) $\rho = 20$, strong Allee effect + density dependent dispersal (AE+DDD). For generation time equal 100. Horizontal axis: range of carrying capacities; vertical axis: dispersal probability. A patch is empty if the number of individuals it contains is less than $k/10$, otherwise it is considered occupied. A metapopulation is Extinct if all these patches are unoccupied. Range pinning is defined as a metapopulation that has at least one middle patches unoccupied. A metapopulation is Recolonized if all these patches are occupied. Each modality was replicated 100 times.

3.2 Experiment

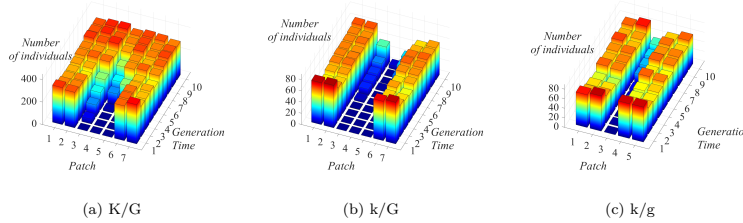


Figure 4: Mean number of individual per patch per generation in all the experimental metapopulations according to the modality. Gradient of color corresponds to the number of individuals.

After 9 generations, every population of K/G fully recolonized the landscape (Fig.4a and 5A). For k/g, half the metapopulations (8/16) had fully recolonized the landscape after 10 generations (Fig.5B). For k/G, recolonization was never complete after 10 generations (Fig.5C).

A smaller carrying capacity prevented the recolonization of the gap as the number of patches left empty in k/G is significantly higher than in K/G ($z\text{-value} = 7.883, p\text{-value} = 3.19.10^{-15}$) (Fig.4). This may be explained by a longer lag time before the first colonization event with a small source population (5.7 generation on average for k/G and 2 generation on average for K/G, $z\text{-value} = 5.836, p\text{-value} = 5.36.10^{-9}$). The number of colonization events is also significantly higher with the large K rather than with the small K ($z\text{-value} = -5.224, p\text{-value} = 1.75.10^{-7}$).

We also found support for a neighbor effect on range pinning. The neighbor effect is when there are two patches that can provide individuals for colonization to the same patch. We tested this with different hole sizes : k/g that allows a neighbor effect since two patches will provide a single one, while k/G with its 3 patches hole, has only one neighbor to provide a patch at a time. It impacts the lag time before a first colonization success (considering colonization that last more than one generation), having two neighbors occupied improving the likelihood of becoming colonized as well. The small gap (k/g) was colonized after 3.9 generations on average while the large gap (k/G) was colonized after 5.7 generations on average ($z\text{-value} = -2.166, p\text{-value} = 0.03$). This difference is mostly due to colonization failures in large gap because of propagule size. Indeed the number of colonization events was similar for the two small K modalities ($z\text{-value} = 0.106, p\text{-value} = 0.915$) but the population size inside patches of the gap after a colonization is smaller in k/G than in k/g ($z\text{-value} = 8.56, p\text{-value} = 1.75.10^{-7}$).

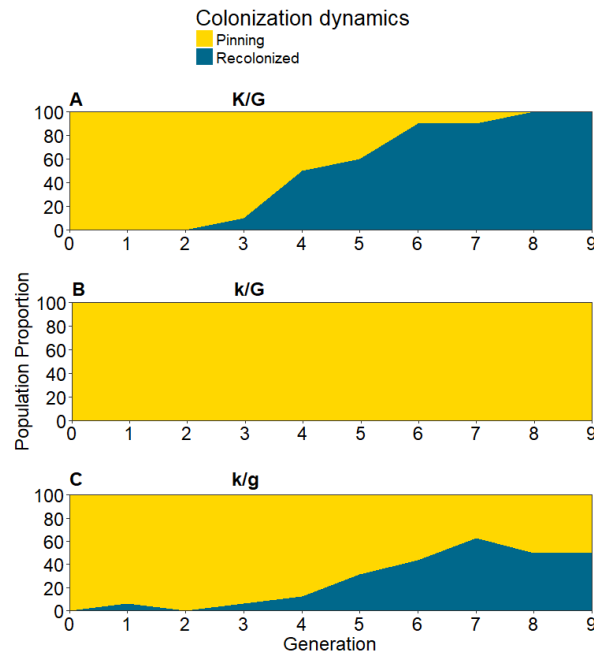


Figure 5: Colonization dynamics for the experimental metapopulations. A correspond to the K/G modality, B to the k/G modality and C to the k/g modality. It represents the percentage of landscapes that were pinned or became recolonized during the 9 generations. Pinned landscapes are in yellow while recolonized landscapes are in blue.

$value \leq 2.10^{-16}$). Since the number of colonization events is similar, but the population size inside the gap patches is not, we can imagine two options. Either the reproduction rate is higher in the k/g hole because there are more individuals in the same patch, creating a higher growth rate. Either the probability of extinction after colonization in k/G is greater because the number of individuals colonizing is smaller coming from a single patch and not from two as in k/g. As a dependence of the growth rate on population size for this strain has already been disproved (Morel-Journel et al., 2015), we are considering the second option.

4 Discussion

The purpose of this study was to understand how different demographic mechanisms could limit the colonization of a landscape with a particular focus on the phenomenon of range pinning described by Keitt et al. (2001). This describes an impossibility for a metapopulation to recolonize patches inside its range, mainly due to a failure of colonization of small populations. Since this mechanism was originally described for Allee effects, we wondered to what extent these results were generalizable and how it can be applied to stochastic dynamics. Indeed, if in the Keitt et al. (2001) study the range pinning describes a limit remains stable, the addition of stochastic processes calls into question this stability. Previously it was demonstrated that positive density dependent dispersal could lead to colonization dynamics similar to those caused by Allee effects (Morel-Journel et al., 2015; Haond et al., 2018). This is why we have mainly studied the positive density dependent dispersal mechanism. The present study demonstrated that this type of dispersal, under certain conditions can lead to range pinning, a result confirmed both by individual-based models and microcosm experiments. In addition, the IBM analyses show that even with a null model, which does not incorporate AE or DDD, range pinning can occur when the carrying capacity and probability of dispersal are small. This work provides the first experimental piece of evidence that range pinning can occur in real populations, its occurrence depending both on the size of the gap to be recolonized and the carrying capacity of the environment.

Compared to this null model, the DDD model showed, as expected, a larger area of parameters allowing to observe range pinning but also more extinctions. The increase in the proportion of extinctions can be explained by the lack of dispersal for small populations and thus the lack of a potential rescue effect of local populations that are still colonized is lost (Gotelli, 1991; Thomas, 2000; Hill et al., 2002). Range pinning is also due to the small number of migrants, as populations in small K patches are small, the probability that they will send migrants and thus effectively colonize the adjacent empty patches is also small. In addition, when migrants are sent there, they will most likely be in too small a quantity to succeed in establishing (Lockwood et al., 2009).

If in the IBM the range of parameters allowing to observe range pinning decreases over time, the range pinning does not disappear with time, at least over the time windows we simulated. However the range pinning observed in experimental landscapes does not seem to be a stable state, and with more generations, populations could be completely recolonized due to the stochasticity of colonization phenomena. Over time, the probability increases that a draw will lead to a dispersion that will be followed by successful colonization and establishment. It therefore seems that range pinning may be

a transitory phenomenon in a natural environment where stochasticity could be stronger than in our microcosms and where contraction or expansion of the range will eventually occur. Thus, range pinning may not be adapted to explain the distribution of populations over large time scales. Furthermore, since the stability of range pinning is questioned in ecological contexts, it is relevant to investigate the minimum duration of freeze of expansion that could be considered as range pinning.

Range pinning has been originally described for Allee effects, thus we expected to find a large range of value that would lead to range pinning in AE model. We indeed found that range pinning area is larger than with the null model, as well as the extinction area. We should also note that, while there is indeed a decrease in the pinning area over time, this decrease is less than in the DDD model. This leads us to say that the range pinning in AE is more stable, indeed, EA is underpinned by a deterministic process with two stable equilibrium points. What is interesting in this case is the part of the populations that went extinct which increase positively with the probability of dispersal. It is a known phenomenon, populations subjected to a strong Allee effect must remain above the Allee threshold to maintain a positive growth rate, and by increasing dispersal, we reduce the number of individuals in the population, allowing them to go below the Allee threshold what leads to extinction (Keitt et al., 2001; Goodsman and Lewis, 2016; Walter et al., 2016). Although population disperse, a rescue effect is not possible since individuals still migrate in too small numbers to establish a persistent population straightaway.

The model mixing AE and DDD increased the possibilities of observing pinning by reducing extinction and colonization areas. The DDD reduced extinctions observe in the AE model because of the flight effect of migrants by making it more difficult for individuals to disperse, thus promoting population growth before migration. In the meantime, patch recolonization is limited by the Allee effect that prevents small populations from establishing. As population dispersal is reduced by the DDD and the population establishment is reduced by the AE, the colonized area only appear for $K > 150$ and $p_1 > 0.16$.

The effect of K , the probability of dispersal and the neighbor effect have the same consequence: reducing or increasing the number of migrants coming onto the empty patches, they impact the propagule pressure. When DDD occurs, a small K means small dispersal probability and therefore few chances of colonization. In the case of Allee effect, a small K leads to a higher risk that settlers, in the new patch, will be below the Allee threshold and will not establish the population. In what we called the neighbor effect, we showed that an empty patch surrounded by two colonized patches was more likely

to be successfully colonized than an empty patch only surrounded by a single colonized patch. In the first case, the propagule pressure is twice as high as in the second. Thus the size of the gap, will impact the propagule pressure. Propagule pressure is the key factor in the success of establishment (Lockwood et al., 2005; Simberloff, 2009; Lockwood et al., 2009), it determines how much individuals disperse, how often. Here we suggest to consider it in a more global way as it impacts the entire expansion dynamic.

Until then, range pinning was considered as a characteristic of populations experiencing a strong Allee effect. We have shown that this can impact populations with positive density dependent dispersal, but also small populations that experience demographic or dispersal stochasticity. This corresponds to populations with pushed expansion dynamics (Stokes, 1976; Roques et al., 2012; Haond et al., 2018). In these dynamics, expansion is not driven by the few individuals at the edge of the range (pulled dynamics), but is driven by intermediate number of individuals from the core of the population. This type of expansion has characteristics such as maintaining the internal diversity of the population (Roques et al., 2012) or a dependence of the expansion speed on the carrying capacity of the environment (Haond et al., 2018). From this work, we suggest to add the phenomenon of range pinning as a characteristic of the dynamics of pushed expansion.

From an applied point of view, this work highlights two essential aspects of population management programs. (1) The carrying capacity of the environment is a factor of success or failure for the expansion of populations. To colonize, populations subjected to Allee effects or positive density dependent dispersal need to reach a certain number of individuals; if the environment does not allow them to do so, they risk at best range pinning, at worst extinction. (2) Mechanisms such as AE and DDD mean that small populations, if they manage to maintain themselves, send too few migrants to make effective colonization. Propagule pressure is a key to successful expansion and the ideal propagule pressure is strongly dependent on species (Berggren, 2001). Therefore, if there is a risk of range pinning occurrence, management programs have every interest in doing several reintroduction in order to strengthening existing populations. In addition, several strategies exist to overcome the Allee effects in reintroduction processes, such as releasing fertilized females, creating a biased sex ratio or limiting the dispersal of individuals until the population size allows both the survival of the local population and the colonization of new areas (DeredéC and Courchamp, 2007; Armstrong and Wittmer, 2011).

On the opposite, the range pinning capacity of pushed populations dynamics can be an advantage in the management of invasive species. Allee effects are already being exploited in this kind of situations

(Liebhold and Bascompte, 2003; Chan et al., 2017; Blackwood et al., 2018). The aim is to create or enhance Allee effects to reduce the population below the Allee threshold in order to stop its expansion or even to retract its range. Populations with positive density dependent dispersal have a threshold below which few individuals will migrate, so we can imagine a management similar to populations with Allee effects to stop their expansion and in particular by reducing their carrying capacity.

To conclude our work allowed us to empirically test and extend the concept of range pinning that, although widely cited and used to justify the slowness of population expansions with the Allee effect, had never before been taken out of its theoretical and deterministic context. This also highlighted the importance of propagule pressure in regulating expansion dynamics. This study also shows the obvious link between carrying capacity and expansion pattern, and the important role of the initial distribution of a population to consider its expansion. Finally, it should be kept in mind that it is not because a population persists in a patch that it will succeed in colonizing a patch with identical characteristics.

References

- Allee, W. C. (1938). *The social life of animals*. Norton, New York.
- Almeida, R. C., S. A. Delphim, and M. I. d. S. Costa (2006). A numerical model to solve single-species invasion problems with allee effects. *Ecological Modelling* 192(3), 601–617.
- Armstrong, D. P. and H. U. Wittmer (2011). Incorporating allee effects into reintroduction strategies. *Ecological Research* 26(4), 687–695.
- Balasuriya, S. (2010). Invasions with density-dependent ecological parameters. *Journal of theoretical biology* 266(4), 657–666.
- Berggren, Å. (2001). Colonization success in roesel’s bush-cricket metrioptera roeseli: the effects of propagule size. *Ecology* 82(1), 274–280.
- Blackwood, J. C., R. Vargas, and X. Fauvergue (2018). A cascade of destabilizations: Combining wolbachia and allee effects to eradicate insect pests. *Journal of Animal Ecology* 87(1), 59–72.
- Briers, R. A. (2003). Range limits and parasite prevalence in a freshwater snail. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 270(Suppl 2), S178–S180.
- Brown, J. H., D. W. Mehlman, and G. C. Stevens (1995). Spatial variation in abundance. *Ecology* 76(7), 2028–2043.
- Chan, D., C. Kent, and D. Johnson (2017). Management of invasive allee species. *Letters in Biomathematics* 4(1), 167–186.
- Courchamp, F., L. Berec, and J. Gascoigne (2008). Allee effects in ecology and conservation. *Environ. Conserv* 36(1), 80–85.
- DeredeC, A. and F. Courchamp (2007). Importance of the allee effect for reintroductions. *Ecoscience* 14(4), 440–451.
- Gaston, K. J. (2009). Geographic range limits of species. *Proc R Soc B. Biol Sci* 276(1661), 1391–1393.
- Goodsman, D. W. and M. A. Lewis (2016). The minimum founding population in dispersing organisms subject to strong allee effects. *Methods in Ecology and Evolution*.

- Gotelli, N. J. (1991). Metapopulation models: the rescue effect, the propagule rain, and the core-satellite hypothesis. *The American Naturalist* 138(3), 768–776.
- Haond, M., T. Morel-Journel, E. Lombaert, E. Vercken, L. Mailleret, and L. Roques (2018). When higher carrying capacities lead to faster propagation. *bioRxiv*.
- Hargreaves, A. L., K. E. Samis, and C. G. Eckert (2013). Are species range limits simply niche limits writ large? a review of transplant experiments beyond the range. *The American Naturalist* 183(2), 157–173.
- Hengeveld, R. and J. Haeck (1982). The distribution of abundance. i. measurements. *Journal of Biogeography*, 303–316.
- Hill, M. F., A. Hastings, and L. W. Botsford (2002). The effects of small dispersal rates on extinction times in structured metapopulation models. *The American Naturalist* 160(3), 389–402.
- Hochberg, M. E. and A. R. Ives (1999). Can natural enemies enforce geographical range limits? *Ecography* 22(3), 268–276.
- Holt, R. D. and M. Barfield (2009). Trophic interactions and range limits: the diverse roles of predation. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 276(1661), 1435–1442.
- Holt, R. D. and T. H. Keitt (2000). Alternative causes for range limits: a metapopulation perspective. *Ecology letters* 3(1), 41–47.
- Holt, R. D., T. H. Keitt, M. A. Lewis, B. A. Maurer, and M. L. Taper (2005). Theoretical models of species borders: single species approaches. *Oikos* 108(1), 18–27.
- Johnson, D. M., A. M. Liebhold, P. C. Tobin, and O. N. Bjørnstad (2006). Allee effects and pulsed invasion by the gypsy moth. *Nature* 444(7117), 361.
- Keitt, T. H., M. A. Lewis, and R. D. Holt (2001). Allee effects, invasion pinning, and species' borders. *Am Nat* 157, 203–216.
- Lewis, M. A. and P. Kareiva (1993). Allee dynamics and the spread of invading organisms. *Theor Popul Biol* 43, 141–158.
- Liebhold, A. and J. Bascompte (2003). The allee effect, stochastic dynamics and the eradication of alien species. *Ecology Letters* 6(2), 133–140.

- Lockwood, J. L., P. Cassey, and T. Blackburn (2005). The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 20(5), 223–228.
- Lockwood, J. L., P. Cassey, and T. M. Blackburn (2009). The more you introduce the more you get: the role of colonization pressure and propagule pressure in invasion ecology. *Diversity and Distributions* 15(5), 904–910.
- Louthan, A. M., D. F. Doak, and A. L. Angert (2015). Where and when do species interactions set range limits? *Trends in Ecology & Evolution* 30(12), 780–792.
- Morel-Journel, T., P. Girod, L. Mailleret, A. Auguste, A. Blin, and E. Vercken (2015, oct). The highs and lows of dispersal: how connectivity and initial population size jointly shape establishment dynamics in discrete landscapes. *Oikos* 125(6), 769–777.
- Os, N. and R. Varshney (2018). Utilization of trichogrammatid egg parasitoid in pest management. *Acta Scientific Agriculture (ISSN: 2581-365X)* 2(3).
- Pachepsky, E. and J. M. Levine (2011). Density dependence slows invader spread in fragmented landscapes. *The American Naturalist* 177(1), 18–28.
- Parmesan, C., N. Ryrholm, C. Stefanescu, J. K. Hill, C. D. Thomas, H. Descimon, B. Huntley, L. Kaila, J. Kullberg, T. Tammaru, et al. (1999). Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature* 399(6736), 579.
- Peterson, A. T. (2003). Predicting the geography of species invasions via ecological niche modeling. *The quarterly review of biology* 78(4), 419–433.
- Pironon, S., G. Papuga, J. Villellas, A. L. Angert, M. B. García, and J. D. Thompson (2017). Geographic variation in genetic and demographic performance: new insights from an old biogeographical paradigm. *Biological Reviews* 92(4), 1877–1909.
- Roques, L., J. Garnier, F. Hamel, and E. K. Klein (2012). Allee effect promotes diversity in traveling waves of colonization. *Proc Natl Acad Sci USA* 109(23), 8828–8833.
- Sagarin, R. D. and S. D. Gaines (2002). The ‘abundant centre’ distribution: to what extent is it a biogeographical rule? *Ecology letters* 5(1), 137–147.
- Sexton, J. P., P. J. McIntyre, A. L. Angert, and K. J. Rice (2009). Evolution and ecology of species range limits. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 40, 415–436.

- Simberloff, D. (2009). The role of propagule pressure in biological invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40, 81–102.
- Simberloff, D., I. M. Parker, and P. N. Windle (2005). Introduced species policy, management, and future research needs. *Frontiers in Ecology and the Environment* 3(1), 12–20.
- Slatyer, R. A., M. Hirst, and J. P. Sexton (2013). Niche breadth predicts geographical range size: a general ecological pattern. *Ecology letters* 16(8), 1104–1114.
- Stephens, P. A., W. J. Sutherland, and R. P. Freckleton (1999). What is the allee effect? *Oikos*, 185–190.
- Stokes, A. N. (1976). On two types of moving front in quasilinear diffusion. *Math Biosci* 31, 307–315.
- Taylor, C. M. and A. Hastings (2005). Allee effects in biological invasions. *Ecology Letters* 8(8), 895–908.
- Thomas, C. D. (2000). Dispersal and extinction in fragmented landscapes. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 267(1439), 139–145.
- Thuiller, W., C. Albert, M. B. Araujo, P. M. Berry, M. Cabeza, A. Guisan, T. Hickler, G. F. Midgley, J. Paterson, F. M. Schurr, et al. (2008). Predicting global change impacts on plant species distributions: future challenges. *Perspectives in plant ecology, evolution and systematics* 9(3–4), 137–152.
- Tobin, P. C., S. L. Whitmire, D. M. Johnson, O. N. Bjørnstad, and A. M. Liebhold (2007). Invasion speed is affected by geographical variation in the strength of allee effects. *Ecology Letters* 10(1), 36–43.
- Veit, R. R. and M. A. Lewis (1996). Dispersal, population growth, and the Allee effect: dynamics of the house finch invasion of eastern North America. *Am Nat* 148, 255–274.
- Verdonschot, P. F. and A. A. Besse-Lototskaya (2014). Flight distance of mosquitoes (culicidae): a metadata analysis to support the management of barrier zones around rewetted and newly constructed wetlands. *Limnologia-Ecology and Management of Inland Waters* 45, 69–79.
- Walter, J. A., D. M. Johnson, and K. J. Haynes (2016, may). Spatial variation in allee effects influences patterns of range expansion. *Ecography* 40(1), 179–188.

Wang, M. and M. Kot (2001). Speeds of invasion in a model with strong or weak Allee effects. *Math Biosci* 171 (1), 83-97.

5 Supplementary

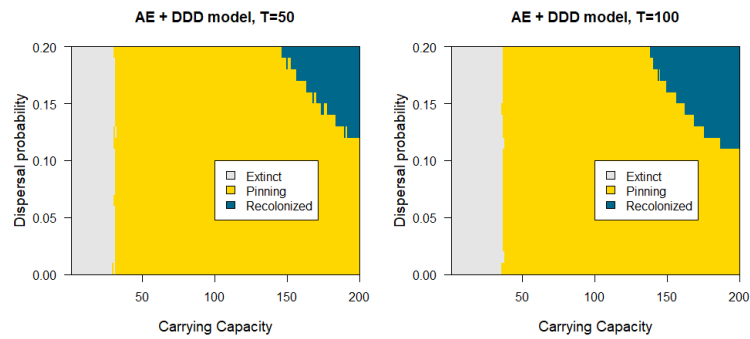


Figure 6: Analysis of the occurrence of range pinning for strong Allee effect + density dependent dispersal (AE+DDD). For generation time equal 50 to the right and 100 to the left. Horizontal axis: range of carrying capacities from 1 to 200; vertical axis: dispersal probability. A patch is empty if the number of individuals it contains is less than $k/10$, otherwise it is considered occupied. A metapopulation is Extinct if all these patches are unoccupied. Range pinning is defined as a metapopulation that has at least one middle patches unoccupied. A metapopulation is Recolonized if all these patches are occupied. Each modality was replicated 100 times.

Chapitre 5

Expansion en Paysage hétérogène

Les premières parties de mes travaux de thèse ont été effectués sur des environnements homogènes. Quelque soit le patch étudié dans le paysage, sa capacité de charge était identique à celle des autres patches du paysage. Nous avons ainsi pu constater que la capacité de charge est un facteur de réussite ou d'échec de colonisation et donc de vitesse d'expansion pour des populations particulières soumises à des effets Allee ou de la dispersion densité dépendante positive. Dans ce nouveau chapitre, nous avons cherché à savoir ce qu'il advient de cette dépendance lorsque le paysage est hétérogène, et notamment ce que des variations spatiales de capacité de charge vont pouvoir changer. Répondre à cette interrogation est une partie essentielle de ce travail puisqu'il paraît difficile de généraliser des résultats obtenus en milieux homogènes à un environnement naturel très souvent hétérogène. En effet, les paysages dans lesquels évoluent les organismes sont souvent comparés à des mosaïques d'habitat de tailles et qualités variables. Si localement un paysage peut sembler homogène, une plus large échelle peut faire apparaître de l'hétérogénéité spatiale.

Les patches qui composent un paysage peuvent avoir des caractéristiques biotiques et abiotiques différentes et leur délimitation peut être aussi bien liée à des phénomènes naturels de barrière physique, à la biosphère, ou bien à des pressions anthropiques telles que des cultures, pâturages ou aménagements urbains. La fragmentation des paysages menant à une diminution du nombre d'habitats disponibles est une des principales causes de perte de biodiversité dans le monde (Haddad et al., 2015; Newbold et al., 2015; Fletcher Jr et al., 2018). Il apparaît donc essentiel de traiter cette forme d'hétérogénéité spatiale qu'est la fragmentation mais également l'hétérogénéité de répartition des ressources lorsque nous étudions les dynamiques d'expansion.

Dans un premier temps, l'intérêt s'est porté sur la fragmentation des habitats, c'est-à-dire un habitat favorable entre-coupé d'une matrice défavorable pour les individus créant plusieurs patches d'habitats plus ou moins grands. De nombreuses études ont ainsi été faites sur les métapopulations afin de comprendre l'importance du nombre et de la taille des patches

habitables disponibles (Hanski, 1994; With and Crist, 1995; Dewhurst and Lutscher, 2009). D'autres études se sont focalisées sur l'environnement non pas en tant qu'habitat favorable ou défavorable, mais en tant que panel de patches aux qualités différentes (Moilanen and Hanski, 1998; Thomas et al., 2001; Fleishman et al., 2002). Ces études ont, pour majorité, cherché à expliquer les répartitions des populations dans l'espace, mais il convient de regarder également à quelles vitesses ces populations vont coloniser le paysage selon la qualité des patches traversés.

Lorsque l'on pense à des différences de qualité dans le paysage, on pense souvent à représenter cela comme une variation du taux de croissance et au final de la fitness des individus qui composent la population. Les nombreuses études faites sur ce schéma ont toutes montré que la variation du taux de croissance faisait varier la vitesse de propagation de ces populations (Shigesada and Kawasaki, 1997; Neubert and Caswell, 2000; Altwegg et al., 2013; Barros et al., 2016). De plus, la réponse de la vitesse de propagation aux hétérogénéités spatiales peut ne pas être triviale. Quelques anecdotes intéressantes (réaction-diffusion) : (Berestycki et al., 2005a) montrent que la vitesse de propagation est toujours plus rapide dans un milieu à r hétérogène que dans un milieu à r homogène (à moyenne de égale). Une hétérogénéité dans le paysage peut aussi se traduire par des changements dans la capacité d'accueil des patches, mais pour le moment les études incluant la capacité de charge comme facteur impactant les vitesses d'expansion ont été menées sur une capacité de charge homogène dans le paysage (Bocedi et al., 2014; Barros et al., 2016; Haond et al., 2018).

Regarder la variation des dynamiques d'expansion que peut entraîner une hétérogénéité de capacité de charge est particulièrement intéressant dans le contexte des dynamiques poussées et tirées. Au vu de nos premiers résultats (Haond et al., 2018), nous avons considéré que la dépendance de la vitesse d'une expansion à la capacité de charge était révélatrice d'une dynamique de population poussée, considérant cette relation K/v comme un proxy de la nature poussée des dynamiques d'expansion. Or ces conclusions ont été basées sur des modélisations et expérimentations conduites sur des comparaisons entre des paysages homogènes en capacité de charge. Aussi afin de généraliser notre proxy K/v de la nature poussée/tirée des expansions, nous avons besoin de savoir si cette dépendance se traduit dans les paysages hétérogènes.

Pour ce faire nous avons étudié deux types d'hétérogénéité du paysage. Le premier type est un gradient descendant de capacité de charge, le second est un paysage avec alternance de « bons » et « mauvais » patches. Dans les « mauvais » patches la capacité de charge est fixée suffisamment petite pour marquer une différence avec les « bons » patches mais elle est suffisamment grande pour que les populations locales ne s'éteignent pas ou peu.

D'un point de vue théorique, l'utilisation des équations de réaction-diffusion montre que dans des paysages hétérogènes périodiques en espace, le cas Fisher-KPP qui est une dynamique tirée en paysage homogène, est également une dynamique tirée dont la vitesse de propagation ne dépend pas de K (Berestycki et al., 2005b; Hamel et al., 2010). Il existe aussi des résultats

dans le cas d'un effet Allee en paysage périodique (Hamel et al., 2010). Lorsque la période spatiale d'alternance de petites et grandes capacités de charge est courte, la vitesse tend vers la vitesse de la vague dans un milieu homogène où la capacité de charge serait la moyenne des K alternés. D'un autre côté, lorsque la période est grande il y a des blocages de type range pinning dans les zones à petites capacités de charge. En ce qui concerne le scénario du gradient, les théories prédisent que lorsqu'il y a un gradient descendant de ressources, cela crée une limitation de l'aire de répartition de l'espèce (Keitt et al., 2001; Holt et al., 2005), cette hypothèse est soutenue par des observations de terrain (Caughley et al., 1988).

Nous avons alors cherché à répondre aux questions suivantes : (1) Est-ce qu'en conditions de ressources hétérogènes l'impact de K sur la dynamique de colonisation poussée est maintenu ? Le cas échéant, comment se traduit cet impact de K dans (2a) un paysage hétérogène à gradient descendant et (2b) un paysage hétérogène où sont alternés patch à forte capacité de charge et patchs à faible capacité de charge.

Pour cela nous avons utilisé le système expérimental microcosme décrit dans la partie 2.4.2 ainsi que des modèles individus centrés. Les modèles individus-centrés nous ont permis de tester à la fois des dynamiques d'expansion tirées et des dynamiques d'expansion poussées. Ils nous permettront de tester la robustesse des prédictions théoriques en contexte stochastique discret et de tester leur généralisation aux dynamiques poussées. L'expérimentation, quant à elle, nous a permis de tester une dynamique d'expansion poussée avec des organismes ayant une dispersion densité dépendante positive (dispersion DD) selon (Haond et al., 2018). Si la capacité de charge impacte bien la dynamique de colonisation nous nous attendons à voir un ralentissement de l'expansion dans le cas du paysage à gradient, alors que dans les paysages alternés nous pouvons envisager que les populations se trouvent régulièrement bloquées dans les petits patchs et peinent à traverser pour atteindre de « bons » patchs.

5.1 Matériel et méthodes

5.1.1 Protocole expérimental

Dans un premier temps nous avons testé nos hypothèses via le dispositif expérimental des paysages. A défaut de pouvoir comparer le comportement d'expansion de populations ayant des dynamiques tirées et poussées, nous avons repris la souche de *Trichogramma chilonis* caractérisée par de la dispersion densité dépendante positive de migration, la considérant toujours comme une dynamique poussée du fait de la dépendance de sa vitesse à la capacité de charge du milieu.

Le protocole expérimental reprend en majorité ce qui a été présenté dans la section 2.4.2. Nous avons réalisé deux types de paysages : Gradient (Fig.5.1a) et Alterné (Fig.5.1b). Pour chacun d'eux avons réalisé 20 réplicats répartis dans 4 blocs expérimentaux aléatoirement

répartis et dans deux pièces climatiques dont les conditions de température, luminosité, d'humidités étaient contrôlées. Nous avons suivi les populations sur 19 générations. Les individus trichogrammes ont été introduits dans les paysages à t_0 sous la forme d'une centaine d'œufs parasités. Ils ont été placés dans le premier des 7 patchs composant l'intégralité d'un paysage.

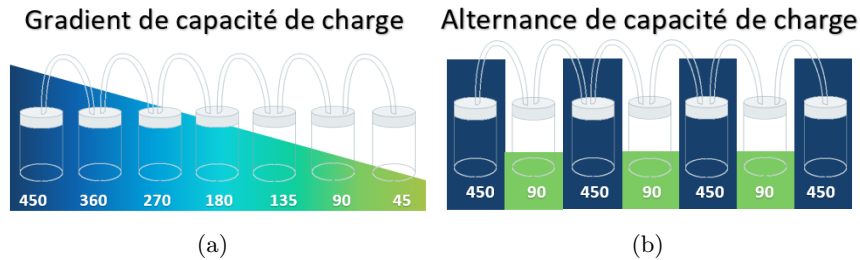


FIGURE 5.1 – Modalités expérimentales : Les paysages consistent en 7 tubes représentant des patchs habitables pour les trichogrammes reliés de proche en proche par des tuyaux transparents. (a) Gradient descendant de capacité de charge réparti sur 7 patchs. Les capacités de charge pour les patchs allant de 1 à 7 sont composées de 450 ; 360 ; 270 ; 180 ; 135 ; 90 et 45 œufs hôtes. (b) Alternance de capacité de charge avec cycle 1/1 réparti sur 7 patchs. Les capacités de charge sont un motif répété de 450 puis 90 œufs hôtes.

5.1.2 Modélisation IBM

Une seconde partie du travail a consisté à tester nos hypothèses via de la modélisation individus-centrée. Cette modélisation permet (1) de tester d'autres comportements de population en utilisant un modèle nul représentant une dynamique tirée, un modèle avec effet Allee fort représentant une dynamique poussée et un modèle dispersion densité dépendante représentant lui aussi les dynamiques poussées et faisant écho à nos dynamiques expérimentales. (2) Elle permet également d'avoir des données simulées sur plus de générations, un plus grand paysage ou simplement d'autres configurations de paysages non testées expérimentalement.

Nous avons repris les mêmes formules que pour le Chapitre 4 (section 4.2) . Les dynamiques d'expansion de nos simulations se décomposent en deux processus : reproduction/compétition puis dispersion.

Afin de concorder au mieux avec nos données expérimentales pour la condition initiale, nous avons fixé pour $N_1(t_0) = 100$ avec le restant des patchs vides.

Nous avons testé plusieurs configurations de paysage. Dans un premier temps, nous avons considéré des paysages de tailles et compositions similaires aux modalités expérimentales, avec 7 patchs linéaires et un gradient décroissant de capacité de charge ($K = 450 ; 360 ; 270 ; 180 ; 135 ; 90 ; 45$) ou une alternance de grandes et petites capacité de charges ($K = 450 ; 90 ; 450 ; 90 ; 450 ; 90 ; 450$). Afin d'observer les dynamiques de propagation sur le long terme, nous avons également étudié des paysages plus grands, composés de 28 patchs avec une suite de gradients descendants ou une alternance de gradients descendants puis ascendants

pour observer d'éventuels phénomènes de blocage tel que du range pinning. Nous avons aussi simulé des expansions de populations dans des paysages alternés dont le cycle spatial était plus ou moins long afin d'observer qualitativement l'impact de longueur spatiale des cycles à faible capacité de charge sur la dynamique d'expansion. Nous avons ainsi des paysages composés uniquement de patches à $K = 450$, des paysages avec seulement des patches à $K = 90$ et des paysages alternés $K/k/K$, $K/k/k/K$ ou $K/k/k/k/K$. Puis nous avons simulé des paysages homogènes afin de comparer les vitesses avec les paysages alternés.

Nos simulations se déroulent sur 100 générations, avec 200 réplicats par scénario. Nous avons fixé $p_1 = 0.1$ et $r = \exp(0.2)$.

5.1.3 Protocole d'analyses statistiques des données

Afin de savoir si la capacité de charge influençait la dynamique de colonisation, nous avons analysé les données expérimentales des 40 paysages sur 18 générations (19 générations en prenant en compte la génération 0). Sur les 40 métapopulations, une seule s'est éteinte en génération 16, il s'agissait d'une alternée; 5 ont atteint le septième patch du paysage et ont donc été arrêtées à ce moment, 3 étaient des alternées et ont été arrêtées en génération 9, 16 et 17, les deux autres étaient des gradients et ont été arrêtées toutes deux en génération 15. Pour chacun de nos 40 paysages nous avons donc le nombre d'individus présents dans chaque patch à chaque génération. Un patch est dit occupé dès lors qu'il est colonisé par au moins un individu. Les analyses qui vont être présentées dans la partie suivante, ont également été faites sur les paysages simulés dont la configuration spatiale était identique aux configurations expérimentales afin de comparer les résultats.

Comparaison des dynamiques de chaque paysage pour la modalité M0 Dans le modèle nul, nous simulons une dynamique de propagation tirée, dont la vitesse ne devrait alors pas dépendre de la capacité de charge du milieu. Nous avons utilisé un modèle linéaire généralisé (GLM) avec une loi de Poisson afin de savoir si l'avancée du front était différente selon le type de paysage, gradient ou alterné. La mesure de l'avancée du front correspond au numéro du patch colonisé le plus en avant du paysage.

Probabilité de colonisation Afin de savoir si la capacité de charge a une influence sur la vitesse d'expansion des populations, pour toutes les populations expérimentales et simulées à 7 patches, nous avons analysé la probabilité de colonisation d'un patch en fonction de la capacité de charge du patch source avec un modèle linéaire généralisé. Pour avoir la variable probabilité de colonisation nous regardons à chaque génération si le patch vide adjacent au front de la population a été colonisé. C'est une variable qui suit une loi binomiale, soit le front a avancé, l'évènement de colonisation vaut 1, soit le front n'a pas avancé et donc la variable

est égale à 0. Nous supposons que la dépendance de la vitesse de colonisation à K devrait se retrouver encore ici et se manifester par une probabilité de colonisation plus faible pour les petites valeurs de capacité de charge.

Temps de résidence dans le front Un scénario possible dans nos expériences est que le temps pour coloniser un nouveau patch est plus long quand la capacité de charge du patch source est petite. Nous avons donc utilisé une analyse de survie afin de comparer le temps que passe le front dans un patch en fonction de sa capacité de charge pour les populations expérimentales et modélisées. Cette analyse permet de tenir compte du temps écoulé jusqu'à la survenue d'un évènement qui est ici une colonisation. Puis l'effet de la capacité de charge du patch source sur le temps de colonisation est analysé via un modèle de Cox à hasards proportionnels.

5.2 Résultats

5.2.1 Modèle nul, dynamique indépendante de la configuration du paysage

La comparaison de la dynamique de colonisation des deux paysages pour le modèle nul montre que les différentes variations de capacité de charge n'impactent pas la dynamique d'expansion ($zvalue = 0.385$; $p - value = 0.7$). L'analyse de survie montre également que le temps de résidence dans le patch du front pour ce genre de dynamique n'est pas influencé par la capacité de charge des patches ($z\ value = 0.046$; $p-value = 0.963$).

5.2.2 Impact de la capacité de charge sur la colonisation

Notre analyse par GLM des données expérimentales montrent que la capacité de charge est toujours un facteur déterminant de la probabilité de colonisation ($z\ value = 3.661$; $p-value = 0.000251$). Dans les paysages en gradient, la probabilité pour le front d'avancer à partir d'un patch à $K = 90$ est en moyenne de 0.11 alors qu'elle est en moyenne de 0.56 depuis $K = 450$. Dans les paysages Alternés, cette probabilité est en moyenne de 0.32 pour les patches à $K = 90$ et d'en moyenne 0.41 depuis les patches à $K = 450$. Nous constatons donc que plus la capacité de charge du patch du front est élevée et plus il y a de chance pour voir le front de la population avancer.

L'analyse par GLM de la probabilité de coloniser pour le scénario DDD montre que celle-ci dépend bien de la capacité de charge du patch de provenance ($z\ value = 9.282$; $p-value < 2.10^{-16}$), montrant que plus la capacité de charge du patch d'origine est élevée plus la chance de coloniser le patch suivant est elle aussi élevée. Ce résultat vaut aussi pour le scénario avec effet Allee fort ($z\ value = 10.57$; $p-value < 2.10^{-16}$).

5.2.3 Paysages en Gradient

Paysages microcosmes et IBM à configuration en 7 patches

Nous pensions qu'en paysages Gradient descendant, la diminution de la capacité de charge au fur et à mesure des patches devait ralentir la colonisation. Sur la figure 5.2.a nous observons que les populations expérimentales ont tendance à ne plus avancer à partir de la génération 11 et à rester au patch pour lequel $K = 135$. De plus l'analyse de survie montre bien qu'il y a une corrélation entre la capacité de charge et le temps passé par le front dans un patch (z value=2.233, p -value=0.0256) : plus la capacité de charge d'un patch est grande et moins le front restera longtemps dans ce patch. Les résultats sont similaires pour les simulations selon les scénarios effet Allee (z value=18.23, p -value $< 2.10^{-16}$) et dispersion DD (z value=29.1, p -value $< 2.10^{-16}$).

Paysages IBM à configuration en 28 patches

De plus, nous avons aussi regardé ce qu'il se passait en simulation pour un temps et un paysage prolongé, ces résultats sont visibles dans les Fig.5.2.b,c. Dans 5.2.b, nous avons modélisé un paysage présentant une suite de gradient descendant de capacité de charge. Alors que pour les modèles nul et dispersion DD, cette suite ne semble pas changer la dynamique d'expansion, pour l'effet Allee nous observons une longue période de blocage du front à la frontière des deux gradients. Les populations se trouvent bloquées vers la génération 50 jusqu'à la fin des 100 générations dans le plus grand patch ($K = 450$) suivant directement le patch au plus petit K . Une seconde simulation (Fig.5.2.c), montre une alternance de gradients descendants et ascendants. La dynamique d'expansion change très peu pour le modèle nul. Dans le modèle avec effet Allee, le front se trouve une nouvelle fois bloqué dans le patch suivant directement le patch à $K = 45$, semblant montrer pour l'effet Allee que la capacité de charge du patch de provenance est plus importante pour la dynamique de colonisation que la capacité de charge du patch d'arrivée. Dans le modèle à dispersion DD, le front semble passer plus de temps dans les zones où K est petit et accélérer lorsque K est plus grand.

5.2.4 Paysages Alternés

Paysages microcosmes et IBM à configuration en 7 patches

Dans les paysages Alternés nous avons supposé que ceux-ci devraient pâtir de la présence de petits K ralentissant l'expansion de façon répétée au cours du processus d'expansion. L'analyse de survie sur les populations expérimentales ne montre ici pas de lien entre la capacité de charge des patches composant le paysage et le temps que met le front pour avancer (z value=-0.137, p -value=0.891). En revanche les simulations avec effet Allee (z value=18.23,

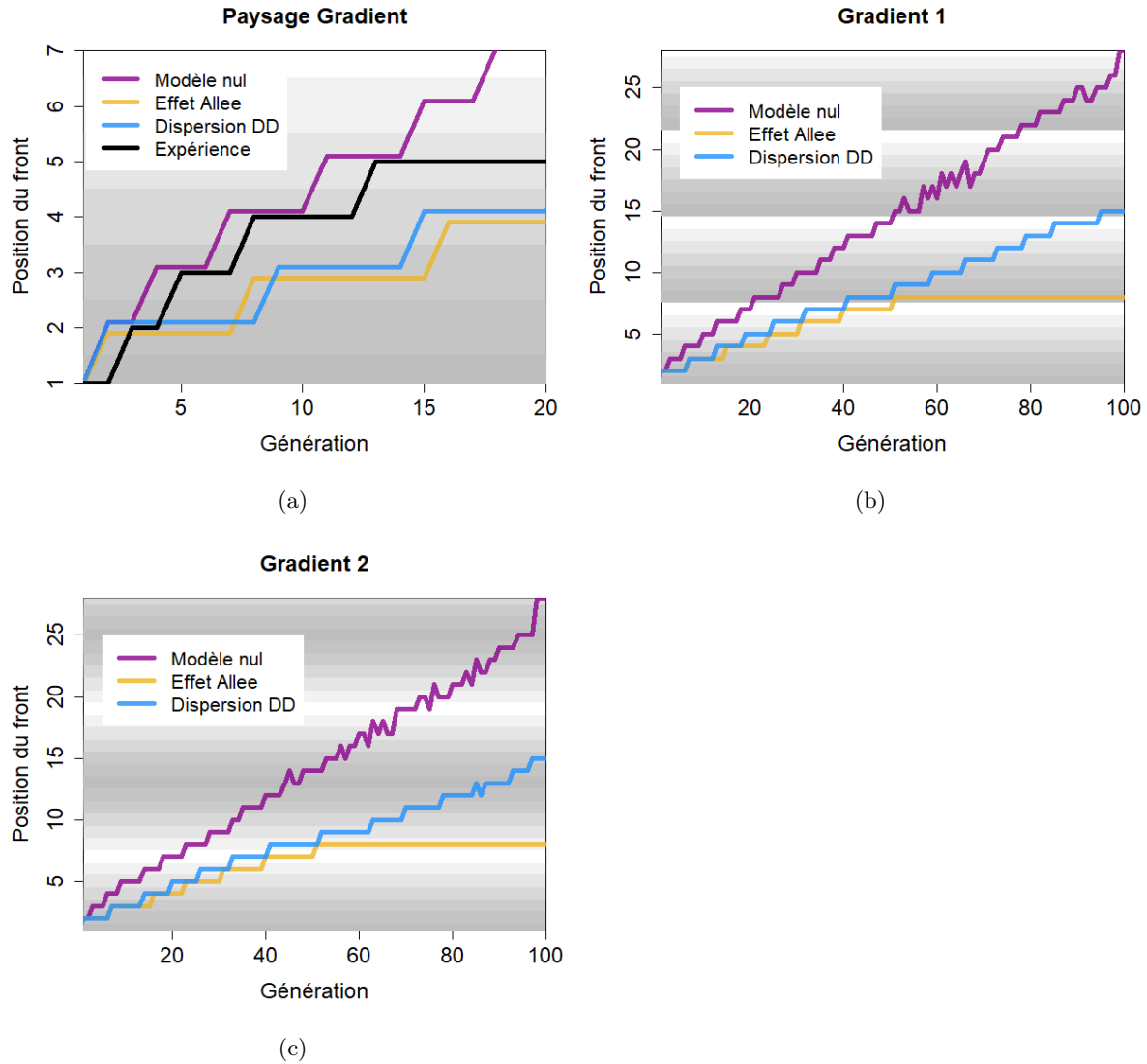


FIGURE 5.2 – (a) Comparaison des dynamiques d’expansions des populations modélisées et expérimentales pour les paysages en Gradient. La position du front représente le dernier patch colonisé dans un paysage pour la génération donnée, avec ici l’utilisation du mode sur l’ensemble des réplicats comme valeur représentative de la position du front pour un scénario. (b) Dynamique d’expansion des populations simulées selon les 3 scénarios : modèle nul, effet Allee fort et dispersion densité dépendante positive. Le paysage est composé de 28 patches alternant 4 fois un gradient descendants de 7 patches sur 100 générations. La position du front est le mode pour 200 réplicats. (c) Dynamique d’expansion des populations simulé selon les 3 scénarios avec un paysage de 28 patches alternant gradients descendants de K sur 7 patches avec gradients ascendants de K sur 7 patches. Le dégradé de zones grises représente le gradient descendant ou ascendant de capacité de charge avec de la zone la plus foncée à la zone blanche : $K = 450; 360; 270; 180; 135; 90; 45$.

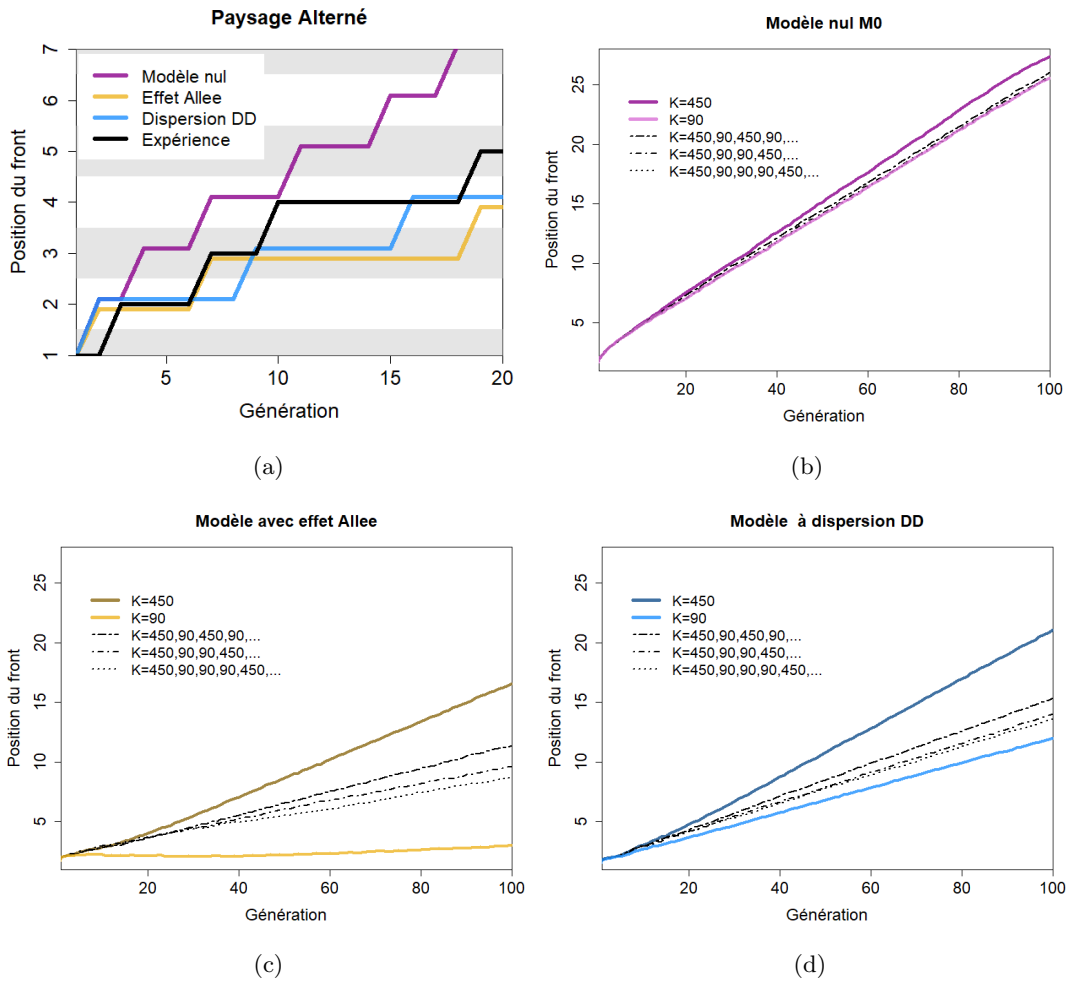


FIGURE 5.3 – (a) Comparaison des dynamiques d’expansions des populations modélisées et expérimentales pour les paysages Alternés. La position du front représente le dernier patch colonisé dans un paysage pour la génération donnée, avec ici l’utilisation du mode sur l’ensemble des répliquats comme valeur représentative de la position du front pour un scénario. Les zones grises représentent des patches à grande capacité de charge ($K = 450$) et les zones blanches des patches à faible capacité de charge ($K = 90$). (b,c,d) Dynamique d’expansion des populations simulées sur 100 générations selon le modèle nul (b), le modèle avec effet Allee fort avec le seuil Allee=20 (c) et le modèle à dispersion densité dépendante positive (d). La position du front correspond à la position moyenne du front sur les 200 répliquats. Pour chaque scénario nous avons simulé deux paysages homogènes en capacité de charge, une petite $K = 90$ et une grande $K = 450$. Suivent 3 modalités d’alternance de capacité de charge, cycle de $K = 450, 90, 450, \dots$, cycle de $K = 450, 90, 90, 450, \dots$ et cycle de $K = 450, 90, 90, 90, 450, \dots$.

$p\text{-value} < 2.10^{-16}$) et dispersion DD ($z\text{ value}=2.606$, $p\text{-value}=0.0092$) montrent que de provenir d'un grand patch favorise un temps avant colonisation court.

Paysages IBM à configuration en 28 patches

Les résultats pour les configurations supplémentaires de paysages alternés sont présentés dans les figures 5.3.b,c,d. Pour le modèle nul, dont l'expansion ne dépend a priori pas de K nous observons une légère différence dans la position du front entre les deux paysages homogènes, cela est dû à l'ensemble des processus stochastiques qui régissent l'expansion de la population qui donnent moins de chances de succès en petit K qu'en grand. Cependant, nous observons que les dynamiques dans les 5 paysages sont assez similaires. Aussi bien pour l'effet Allee que le dispersion DD, plus le cycle spatial de petit K est grand et plus la dynamique d'expansion est ralentie.

5.3 Discussion

De premiers résultats montraient que la vitesse d'expansion d'une population dans un paysage homogène pouvait être dépendante de sa capacité de charge lorsque nous avions affaire à des populations de petite taille, soumises aux effets Allee ou bien ayant une dispersion densité-dépendante positive (Haond et al., 2018). Cette dépendance est corrélée au fait que les populations ont une dynamique de type tiré ou poussé. Nous avons dans ce chapitre cherché à étendre nos conclusions à des paysages dont la capacité de charge était patch dépendante. Nous avons comparé deux types d'hétérogénéité possibles. Le premier est un paysage en Gradient descendant de capacité de charge pouvant être assimilé à un effet bordure progressif. Le second est un paysage comportant une Alternance de petites et grandes capacités de charge, pouvant être assimilé à un paysage fragmenté en bons et mauvais patches. La question sous-jacente à ce travail est de comparer les dynamiques dites tirées avec celles dites poussées et voir comment celles-ci réagissent à la composition de l'environnement.

Nous considérons que notre modèle nul est une dynamique d'expansion de type tiré et que notre expérience ainsi que les modèle avec effet Allee et dispersion densité-dépendante sont des dynamiques de type poussé. Tous nos résultats montrent qu'une expansion en dynamique tirée se fait plus rapidement qu'avec une dynamique poussée qui alterne des phases d'expansion et des phases de stagnation. Dans notre modèle tiré nous avons montré que la capacité de charge des patches du paysage n'impacte pas les probabilités de colonisation ou la survenue d'un événement de colonisation. En revanche, la probabilité de coloniser un nouveau patch est dépendante de la capacité de charge du patch d'origine pour les populations ayant une dynamique d'expansion poussée.

5.3.1 Capacité de charge et mécanismes de densité dépendance

Une colonisation réussie dépend fortement du nombre et de la fréquence des migrants venant coloniser ce nouveau patch et donc de la pression de propagule qu'est capable de fournir la population source. La pression de propagule a un rôle déterminant dans les dynamiques d'expansion (Lockwood et al., 2005; Drake and Lodge, 2006; Simberloff, 2009; Lockwood et al., 2009). La variation de la capacité de charge dans les cas d'effet Allee et dispersion densité dépendante va faire varier la pression de propagule de deux différentes façons.

Il est important dans le cas d'un effet Allee que la pression de propagule soit suffisante pour permettre à la population de passer au-dessus du seuil Allee et de devenir auto-suffisante dans le nouveau patch sans pour autant pâtir de l'envoi de migrants dans les patches adjacents (Leung et al., 2004; Drake and Lodge, 2006; Goodsman and Lewis, 2016). La pression de propagule venant des patches à petite capacité de charge est insuffisante pour dépasser le seuil Allee et donc la colonisation échoue, ce qui crée un phénomène de range pinning (Keitt et al., 2001). En effet, dans nos modèles avec effet Allee, on peut voir un blocage de l'expansion en paysages à gradient lors du passage du front à un patch avec une très petite capacité de charge ($K = 45$). Le front se bloque dans une fois arrivé dans ce patch et cela quelle que soit la capacité de charge du patch suivant, grande ou petite. Ce blocage n'est pas observé en paysage alterné. Deux raisons à cela, la première étant que la plus petite capacité de charge en Gradient est inférieure à celle en Alterné ($K_{min} \text{Gradient} = 45$; $K_{min} \text{Alterne} = 90$). La seconde raison est un effet rescousse absent dans le paysage Gradient. En effet le patch en amont du plus patch à petit K a aussi une petite capacité de charge ($K = 90$) et sera donc moins en mesure d'apporter du support au patch à $K = 45$, tandis qu'en paysage alterné, le patch en amont de $K = 90$ a une grande capacité de charge, pouvant fournir régulièrement des propagules.

Tout comme avec l'effet Allee, dans le modèle à dispersion densité dépendante, la survenue d'un événement de colonisation est plus rapide lorsque le patch source a une plus grande capacité de charge. En revanche, dans ce cas-ci le frein n'est pas le même que pour l'effet Allee, alors que ce dernier nécessite une forte pression de propagule pour dépasser le seuil Allee et assurer une colonisation, en dispersion densité dépendante il n'y a pas d'empêchement à ce que la population se reproduise de suite après colonisation. Ce qui va être limitant dans ce scénario, c'est la pression de propagule envoyée et non celle qui est reçue. La probabilité de disperser étant très faible pour les petites populations, une faible capacité de charge va entraîner une très faible pression de propagule, augmentant les chances d'échec de colonisation, alors qu'une grande population va engendrer une grande pression de propagule et ainsi assurer la colonisation.

5.3.2 Dette de colonisation et influence du paysage

Les variations spatiales de la capacité de charge vont donc induire des variations de pression de propagules, qui se traduisent par deux effets opposés : une dette de colonisation et un effet starting block.

L'idée de la dette de colonisation est que l'influence d'un patch défavorable se prolonge au-delà de ses propres limites en affectant la taille de propagule, créant par la suite un retard dans la dynamique de colonisation des patchs à forte capacité de charge dans les paysages en alternance de capacité de charge. Dans les microcosmes, dans les patchs à forte capacité de charge, la probabilité de colonisation depuis un de ces patchs est plus grande pour les paysages en gradients. Cela reflète l'effet dette de colonisation, dans les patchs en gradient, il n'y a qu'une seule occurrence de $K = 450$, dans le premier patch du paysage, qui est rempli à T_0 par une centaine d'individus, alors que dans les paysages alternés, il y a aussi des patchs à $K = 450$ encadrés par des patchs à petit K et qui vont donc souffrir d'une dette de colonisation.

Les simulations nous montrent que la présence de petites capacités de charge en alternance avec des plus grandes freinent la dynamique de colonisation, plus la période à petite capacité de charge est longue et plus la dynamique d'expansion est ralentie. Lorsque l'on regarde les dynamiques pour le modèle à dispersion DD, nous observons le même schéma. Toutefois il faut également prendre en compte que l'augmentation de la période des petites capacités de charge va de pair avec une diminution de la capacité de charge moyenne du paysage. Ces résultats de modélisation concordent avec Morel-Journel et al. (2018) qui ont expérimenté le processus d'établissement de population de trichogrammes dans des paysages à alternance de faible et forte capacité de charge, les paysages avec des groupements de capacité de charge ralentissaient la colonisation, alors qu'une alternance avec une période plus courte favorisaient la dispersion des individus sur plus de patchs.

L'effet starting block est quant à lui l'inverse de la dette de colonisation, il reflète l'effet positif qu'un patch va avoir en dehors de ses limites. Nous pouvons observer cet effet via nos simulations. En effet, la forte capacité de charge du départ donne lieu à une colonisation quasi immédiate. Dans les microcosmes, nous observons une différence des probabilités moyennes de colonisation pour les populations expérimentales entre paysages à gradient et paysages alternés. Les patchs à $K = 90$ ont une probabilité plus grande d'entraîner une colonisation en paysages alternés. Cela peut s'expliquer en partie par un échantillonnage plus grand pour les paysages alternés avec respectivement l'étude de 34 et 49 patchs pour $K = 90$ et $K = 450$, contre 8 et 20 valeurs pour $K = 90$ et $K = 450$ en gradient. Une explication serait que dans les paysages alternés les patchs à 90 reçoivent de plus grosses propagules (source à 450) que dans les gradients (source à 135) créant un effet starting block.

La fragmentation ou bien l'alternance de qualité des patchs d'un paysage a été montrée

à plusieurs reprises comme impactant la vitesse des expansion, tantôt en l'accélérant, notamment quand les individus ont conscience de leur environnement et sont capables de sélectionner le meilleur patch (Shigesada et al., 2015; Kawasaki et al., 2017)., tantôt en ralentissant voire bloquant l'expansion quand l'environnement ou l'alternance de ressources se fait trop défavorable (Pachepsky and Levine, 2011; Hodgson et al., 2012; Morel-Journel et al., 2018) Dans nos modèles et nos microcosmes, nous observons plutôt une diminution de la vitesse due à l'alternance de patches à grand et petit K . Nos modèles n'ont pas été construits selon ce schéma et ne reflètent donc aucune accélération due à de l'évaluation du milieu de la part des individus. Ce n'est pas non plus le processus qui semble être à l'œuvre dans nos microcosmes. De multiples expérimentations ont été faites sur ce modèle expérimental et avec la même souche de trichogramme et aucune expérience n'a permis d'établir que les individus pouvait avoir conscience de la limitation de la ressource et décider d'émigrer en conséquence. Ici nous n'observons pas de différence significative entre le nombre de patches colonisés dans les différents paysages. Le type de dispersion densité dépendante positive que nous observons semble être dictée par le nombre de rencontres que peut faire chacun des individus à l'intérieur d'un même patch. Dans nos conditions expérimentales, il est possible de penser que l'émigration est dû à un harcèlement des mâles sur les femelles pour s'accoupler (Matthysen, 2005) poussant ces dernières à plus de mouvement pour éviter cette pression pouvant les mener à la sortie du patch.

5.3.3 Conclusion

Ce travail nous a permis de conforter notre hypothèse de dépendance des vitesses d'expansion à la capacité de charge pour des dynamiques dites poussées, mais pas pour des dynamiques tirées. Au contraire de nos attentes, cette relation positive ne provient pas du patch où se trouve le front, mais du patch en amont, le patch source. Une forte capacité de charge entraînera une plus grande pression de propagule dans le patch suivant et donc un effet starting block, alors qu'au contraire, une petite capacité de charge donnera lieu à une petite pression de propagule et donc une dette de colonisation .

Chapitre 6

Discussion générale et conclusions

6.1 Retour sur les résultats

6.1.1 La base d'une expansion : le succès de colonisation

Les expansions d'aire de répartition sont des processus qui s'inscrivent dans le temps ; si nous découpons cette échelle de temps nous pouvons voir les expansions comme une succession d'évènements de colonisation d'un nouveau patch d'habitat. Expliquer une dynamique d'expansion revient donc à expliquer le succès de chacun de ses évènements de colonisation.

Pour amorcer un processus de colonisation, il faut que la population ait la possibilité d'avancer : que l'environnement le lui permette, ensuite il faut qu'elle en ait l'opportunité : (qu'elle ait un moyen d'atteindre ce nouvel environnement, puis qu'il y ait effectivement des individus migrants).

Dans le Chapitre 4 nous avons réussi à montrer que lorsque la capacité de charge était suffisamment petite, mais suffisamment grande pour ne pas mener la population à l'extinction, nous avons du range pinning avec de l'effet Allee. Cela s'applique à des populations en espace discret qui, soumises à un effet Allee, ne vont pas pouvoir coloniser l'environnement dans lequel elles se trouvent, malgré des conditions favorables à l'établissement de la population. Cela est dû au fait que de l'envoi de trop peu de migrants pour passer au-dessus du seuil Allee dans les nouveaux patches, rend très peu probable l'établissement de la population. Ce blocage est dû à deux handicaps auxquels font face les populations sujettes aux effets Allee, tout deux étant intimement liés au seuil Allee. En effet, la population d'un patch doit avoir une taille supérieure à ce seuil pour avoir un taux de croissance positif, mais en plus cette taille de population doit être suffisamment grande pour qu'elle ne descende pas en-deçà du seuil lorsque des individus émigrent. Le second handicap est que la taille de propagule envoyée dans un patch encore non colonisé doit elle aussi être supérieure au seuil Allee pour permettre l'établissement de cette population (Goodsman and Lewis, 2016). Le passage à un paysage

hétérogène dans le Chapitre 5 nous a permis de retrouver ce phénomène de range pinning dans les paysages hétérogènes selon un gradient descendant de capacité de charge. Une fois la population arrivée au patch avec le plus petit K du paysage, celle-ci se retrouvait bloquée et quelque soit la capacité de charge dans le patch suivant, elle n'arrivait pas à le coloniser et continuer l'expansion parce que celle-ci ne produisait pas une propagule suffisamment grande.

Nous avons, lors de l'étude d'occurrence du range pinning, découvert son apparition pour des populations ayant une dispersion densité dépendante positives. Dans ces populations, les blocages ne se font pas exactement au même niveau que l'effet Allee, la colonisation d'un nouveau patch se fait très bien à partir du moment où des individus sont arrivés. Le blocage se crée au moment d'envoyer des migrants puisque la probabilité individuelle de migrer est très faible lorsque la population est petite. En diminuant la capacité de charge nous pouvons donc créer une phase de range pinning. Toutefois le range pinning observable en dispersion densité dépendante positive n'a pas la même stabilité que l'effet Allee, puisque une fois que les populations à dispersion DD ont réussi à envoyer des colons dans un nouvel environnement, il n'y a rien d'autre que la stochasticité comme barrière à leur établissement au contraire des populations soumises à des effet Allee qui devront dépasser le seuil Allee afin de s'établir.

Dans les deux cas, le problème vient d'un déficit de colonisation dû à la dynamique même de la population. Les populations sont dans l'incapacité de créer une pression de propagule suffisante pour mener à bien une colonisation à un temps t , menant à une latence avant une colonisation effective. Cela va créer des expansions par étapes, avec des arrêts de front puis des reprises de l'expansion. Ce phénomène est déjà décrit pour les effets Allee, et porte le nom d'invasion pulsée et a notamment été utilisé pour décrire le cas du bombyx disparate aux États-Unis par Johnson et al. (2006); Walter et al. (2015).

La pression de propagule est donc importante pour la colonisation de nouveaux patches et donc l'avancée des populations. Ainsi, les facteurs environnementaux qui vont impacter la pression de propagule, vont être responsables des variations de vitesse des expansions.

6.1.2 La capacité de charge comme moteur de l'expansion

Suite aux travaux réalisés dans le cadre de cette thèse, il apparaît que la capacité de charge est un facteur majeur d'explication des vitesses d'expansions lorsque l'on étudie les populations sujettes aux effets Allee et à la dispersion densité dépendante positive. Le Chapitre 4 démontre l'importance de la capacité de charge sur la survenue des événements de colonisation, le Chapitre 3 montre son importance dans la vitesse des expansions. Une grande capacité de charge va amener à une plus grande vitesse d'expansion des populations en milieu homogène.

La raison d'un tel impact de la capacité de charge vient du fait qu'elle va déterminer la taille des populations. Ensuite la taille de la population va participer à la détermination de la pression de propagule qui va à son tour être déterminante dans le succès d'une colonisation.

Dans le chapitre 5, nous avons pu observer des comportements différents des populations selon la configuration du paysage. En paysage à gradient descendant de capacité de charge, les dynamiques poussées ralentissent et dans le cas de l'effet Allee se trouvent bloquées dans le patch à plus petite capacité de charge, sans réussir à en sortir quelle que soit la valeur de capacité de charge suivante. Dans une configuration d'alternance de capacité de charge, la population arrive à passer les petits patches, mais avec plus de difficulté à mesure que leur nombre augmente, ce résultat est par ailleurs confirmé par Morel-Journel et al. (2018). La gestion de ce genre de population peut donc se faire par la création de zones défavorables, il faudra que la taille de ces zones soit suffisante pour créer une dette de colonisation et éviter qu'il puisse y avoir un effet starting block. Une proposition similaire pour bloquer une population à effet Allee consiste à créer une barrière avec de petits corridors dans lesquels peu d'individus pourront passer, ainsi à l'arrivée dans le nouveau patch, la pression de propagule sera trop faible pour que la population puisse s'établir dans ce nouvel espace plus grand (Roques et al., 2008; Tanaka et al., 2017)

Un des résultats qui est souvent revenu dans notre travail est la dépendance de l'expansion à la capacité de charge lorsque la population est uniquement soumise à de la stochasticité démographique. Cette dépendance n'apparaît que pour de petites capacités de charge, sous-entendant de petites populations. Nous retrouvons cette dépendance dans les modèles IBM du Chapitre 3, et dans les modèles IBM en paysages fragmentés du Chapitre 5. Comme nos expansions sont une somme de processus stochastiques, il apparaît que dans les petites populations, la stochasticité peut amener à un blocage temporaire de l'expansion et ainsi diminuer la vitesse d'expansion. Cette stochasticité démographique est une forme de densité dépendance positive avec une variance du taux de croissance plus grande lorsque les populations sont petites.

Cette stochasticité peut se trouver amplifiée par la stochasticité environnementale. Dans nos modèles nous n'avons pas de stochasticité environnementale, alors que dans nos populations expérimentales celle-ci est présente. Une première source de stochasticité est liée à la ressource-hôte : le nombre d'œufs, bien que relativement standardisé, peut toutefois varier légèrement autour de la moyenne visée, et leur qualité peut être hétérogène. Les conditions d'élevage elles aussi, bien que contrôlées peuvent parfois laisser place à de légères variations. Ces résultats expérimentaux montrent d'ailleurs plus souvent des dynamiques d'expansion variables, avec des arrêts plus fréquents ou plus long que dans les simulations. Cette variation est aussi à mettre sur le compte de la stochasticité démographique. Cette dernière est prise en compte dans nos simulations, mais il est probable qu'elle reste bien plus forte dans nos microcosmes ce qui pourrait expliquer en grande partie nos résultats souvent plus extrêmes que dans les simulations.

La capacité de charge va donc permettre une diminution des effets stochastiques en aug-

mentant et inversement, une augmentation des effets stochastiques en diminuant, augmentant les risques d'extinctions locales ou de non succès d'un processus de colonisation. La stochasticité peut s'appliquer sur toutes les populations, sans mécanismes intrinsèques sous-jacents particuliers. En revanche, les effets de la capacité de charge sur la dette de colonisation ou la pression de propagule ne s'appliquent pas à tous les types de dynamiques de population, mais seulement quand la production de migrants est un facteur limitant de l'expansion comme il est le cas pour les dynamiques poussées.

6.2 La dispersion densité dépendante positive crée-t-elle des dynamiques poussées ?

Morel-Journel et al. (2015) travaillant sur des Trichogrammes en microcosmes se sont demandés quel genre de dynamique interne à la population pouvait créer les patrons d'expansions qu'ils observaient, à savoir, de fréquents arrêts de front qu'ils caractérisaient comme étant signe d'une dynamique poussée. Trois hypothèses avaient été avancées, soit ces populations subissaient des effets Allee, soit il s'agissait de dispersion densité dépendante positive, soit cela était uniquement dû à de la stochasticité. Des tests menés dans ce travail, mais également dans le notre (Haond et al., 2018), ont montré qu'il s'agissait de dispersion densité dépendante positive. Ces fréquents arrêts de front correspondent donc à un temps de latence nécessaire à l'augmentation de la taille de population locale amenant à augmenter la probabilité individuelle de migrer. Dans nos différents chapitres (3,4,5), nous avons également observé que la dispersion densité dépendante positive avait qualitativement les mêmes réactions que les modèles avec effet Allee, qui eux sont des dynamiques poussées caractérisées (Stokes, 1976; Roques et al., 2012). Au vu de ces résultats, il semble donc légitime de penser que la dispersion densité dépendante positive de migration conduit à des dynamiques d'expansion poussées. Afin d'établir formellement ce point, nous avons cherché à appliquer la définition de Roques et al. (2012) sur la DDD (Encart 1.3).

Jusqu'alors, il n'existe que deux façons de différencier les dynamiques tirées des dynamiques poussées : la définition de Stokes (1976) et celle de Roques et al. (2012). Les travaux de Roques et al. (2012) permettent de déterminer, via l'observation de l'évolution dans le temps de la répartition de la diversité interne neutre de la population, si une vague de propagation est de nature tirée ou poussée. Si la fraction de diversité qui était le plus en avant de la vague est très majoritairement trouvée sur le front après plusieurs générations, la dynamique est de type tirée, en revanche si le front reste composé de sa diversité interne de départ, la dynamique est considérée poussée. On oppose donc une érosion de diversité face à une conservation de la diversité interne des vagues. Les graphiques ainsi obtenus pour la dispersion densité dépendante positive sont présentés dans la figure 6.1. À $t = 0$, le front est divisé

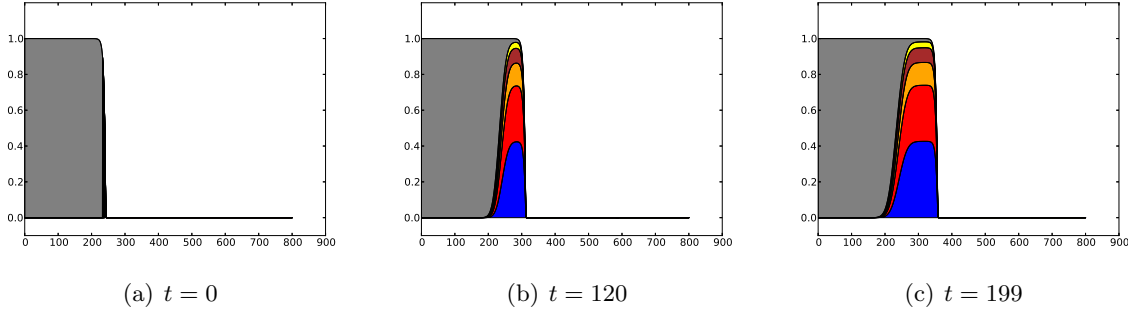


FIGURE 6.1 – Vagues de propagation pour des populations ayant une dispersion densité dépendante positive, équation référente depuis (Newman, 1980) . En abscisse se trouve l'espace x , en ordonné la densité de population. Les fractions colorées représentent une partie de la diversité interne neutre de la vague qui vont évoluer au cours du temps et du mouvement de la vague. (a) À $t = 0$, toutes les fractions de la population sont présentes à l'avant du front et répartie verticalement côte à côte. La conservation de toutes les fractions de diversité sur le front de la vague de propagation est typique des dynamiques poussées, ces graphiques permettent donc d'affirmer la nature poussée qu'induit la dispersion densité dépendante positive.

verticalement en fractions qui chacune représente un pan de la diversité interne. Toutes ces fractions composant la diversité interne neutre sont disposées côte à côte verticalement dans la partie noire, au niveau du front. La vague va avancer suivant sa fonction de croissance et de dispersion faisant changer la position de chacune des fractions ainsi que leur densité. On peut constater, qu'au cours du temps, les fractions avancent ensemble et qu'aucune ne prend les devants sur une autre, permettant ainsi une conservation de la diversité. La vague avec de la dispersion densité positive se comporte donc comme une dynamique poussée au sens de Roques et al. (2012).

Comme décrit dans la partie 6.2, plusieurs informations laissent penser que la dispersion densité dépendante positive conduisait à des dynamiques d'expansion poussées. Nous avons pu démontrer que cette forme de dispersion induit bien des dynamiques poussées. Notre postulat de départ étant que la vitesse d'expansion devait dépendre de la capacité de charge pour les dynamiques poussées, mais pas pour les dynamiques tirées, semble donc vérifié par l'ensemble de nos travaux (voir tableau 6.2). Les modèles mathématiques de type EDP montrent que les dynamiques tirées sont indépendantes de K alors que les poussées en sont dépendantes. Les modèles IBM en environnement homogène et hétérogènes montrent également ces résultats, avec une légère variation puisque le modèle nul, construit sur les mêmes hypothèses que Fisher-KPP (absence de densité dépendance positive dans la reproduction ou la dispersion), conduit à une dépendance à la capacité de charge pour les petites valeurs de K . Enfin, nos expérimentations vont également dans le sens d'une relation K/v pour les dynamiques poussées à dispersion densité dépendante positive.

Nous proposons donc de considérer la relation positive entre K et la vitesse des expansions

comme un proxy de la nature poussée/tirée des dynamiques de propagation, ajoutant ainsi cette définition à celles déjà existantes de Stokes (1976) et Roques et al. (2012). La caractérisation de ce proxy est une avancée dans la caractérisation des dynamiques d'expansion, en effet la relation positive K/v est mesurable, elle est donc une façon plus sûre de classer les dynamiques que l'étude de la raideur du front, qui par ailleurs, nécessite de pouvoir comparer un front poussé et un front tiré (Gandhi et al., 2016). Une autre solution de mesure de la nature poussée/tirée serait celle de l'évolution de la diversité neutre sur le front. Cependant cette caractéristique n'a pour le moment pas été mise en évidence dans des populations expérimentales ou naturelles.

Modèle	Type de dynamique d'expansion			
	Stokes (1976)	Roques et al. (2012)	Effet de K sur la vitesse de propagation	
			EDP	Paysages discrets (IBM + Microcosmes)
Fisher-KPP (Modèle nul)	Tirée	Tirée	Tirée $v = 2\sqrt{rD}$	Petites populations
				Poussée
				Populations moyennes/grandes
Effet Allee fort	Poussée	Poussée	Poussée $v = \sqrt{2rD} \left(\frac{K-2\rho}{K-\rho} \right)$	Poussée
Dispersion DD positive	ne s'applique pas	Poussée	Poussée $v = \sqrt{rDK}$	Poussée

FIGURE 6.2 – Ce tableau regroupe les scénarios que nous avons testés au cours de ce travail de thèse ainsi que leur classification en tant que dynamiques d'expansion poussée ou tirée selon les trois possibles définitions.

6.3 De la théorie à la pratique : une histoire de gradient

La notion de vagues poussées/tirées, bien qu'assez ancienne (Stokes, 1976), n'a pas connu une grande notoriété en Écologie avant la publication de Roques et al. (2012) proposant une nouvelle définition incluant des notions biologiques de diversité interne neutre. En plus de fournir une nouvelle façon de déterminer la nature des dynamiques poussées/tirées, ce travail a permis de mieux comprendre l'apparition du phénomène de "surfing". Le surfing correspond au fait qu'un allèle rare de la population puisse se retrouver au cours du processus d'expansion sur le devant du front et en fraction majoritaire. Par la suite cette allèle pourra se répandre dans toutes la population. Le surfing est un effet de la dérive génétique et des effets fondateurs répétés au cours de l'expansion, qui sont plus accentués sur le front des expansions, là où la population est de plus petite taille (Hallatschek and Nelson, 2008; Excoffier and Ray, 2008; Slatkin and Excoffier, 2012). La nature de la dynamique d'expansion, en l'occurrence tirée,

peut expliquer ce phénomène : la dérive génétique va être forte sur le front dans les expansions tirées et créer un effet d'échantillonnage qui, couplé à une augmentation du taux de croissance des individus sur le front, va entraîner une sur-représentation d'une petite part de la diversité de la population . Dans ce contexte il apparaît important de pouvoir déterminer la nature d'une expansion puisque les dynamiques tirées vont être plus susceptibles d'accumuler de mutations délétères au cours du processus d'expansion. En revanche, les dynamiques poussées devraient conserver un pool génétique plus important et moins souffrir des effets de la dérive génétique.

La notion de dynamique poussée/tirée en écologie commence à attirer l'attention et est traitée dans de récents travaux. Gandhi et al. (2016) ont ainsi été les premiers à comparer expérimentalement les prédictions théoriques sur les expansions tirées et poussées montrant, qu'en l'absence de coopération dans la population, l'expansion est menée par les individus en avant du front, alors qu'avec l'ajout de coopération, l'expansion est menée par les individus plus au cœur de la population. Ils soulignent également que les dynamiques poussées peuvent subir des temps de latence avant colonisation dû au fait que celles-ci sont de mauvaises colonisatrices en petite population. Ce temps de latence peut amener à un biais dans le calcul des vitesses d'expansion *in natura* s'il n'est pas clairement dissocié.

Une des caractéristiques des dynamiques poussées, qui a pu être mise en avant tout au long de ce travail de thèse, est la propension de ces dynamiques aux arrêts de front, qu'il soient temporaires ou plus longs comme le range pinning. Aussi leur vitesse d'expansion ne serait pas linéaire. C'est également ce que démontre le travail de Sullivan et al. (2017) qui se sont intéressés aux vitesses d'expansions dans des cas d'effets Allee. Ils observent que les dynamiques poussées dues à un effet Allee et associé à de la surcompensation en arrière du front ou de la dispersion densité dépendante positive, allaient subir des fluctuations de vitesse d'expansion. Par ailleurs, le fait que les dynamiques poussées puissent être stoppées est une information importante en gestion de populations invasives ou bien pour des stratégies d'introduction. Une utilisation intéressante de cette propriété est proposée par Tanaka et al. (2017) lors de l'introduction d'organismes génétiquement modifiés afin de pouvoir bloquer leur expansion si nécessaire, ou tout risque de relâchement accidentel en induisant un effet Allee chez des populations.

Ce travail de thèse a permis de rapprocher davantage le concept de la nature poussée/tirée des dynamiques du cadre écologique, en apportant de la discrétisation, de la stochasticité et de l'expérimentation en microcosme. Cependant, l'ajout de la stochasticité nous a aussi amené à observer que les dynamiques poussées pouvaient apparaître simplement du fait des processus stochastiques en petite population. Nous pouvons déduire cela selon la définition des dynamiques poussées sur la relation positive entre capacité de charge et vitesse d'expansion. Cependant, il convient de rester prudent sur l'interprétation de cette stochasticité. En

effet, si nous prenons la définition de dynamiques poussées de Roques et al. (2012), observer des dynamiques poussées en petites populations semble contradictoire puisque l'érosion de la diversité, par les processus stochastiques de dérive et effets fondateurs, est plus importante dans ces petites populations, amenant donc à les considérer comme des dynamiques tirées. Il apparaît possible, qu'en diminuant la capacité de charge, nous fassions également diminuer le taux de croissance de la population amenant ainsi à une apparente dépendance de la vitesse d'expansion à la capacité de charge pour les petites populations. En effet diminuer la capacité de charge diminue la taille de population, augmentant l'impact des processus stochastiques induisant ainsi une diminution possible du taux de croissance. Si toutefois, nous considérons la stochasticité en petite population comme une cause de dynamique poussée, il convient de s'interroger sur la délimitation des dynamiques poussées/tirées.

D'autres travaux tendent à montrer que la limite entre dynamique tirée et poussée tient plus de la nuance que de la dichotomie. Panja (2004) proposent l'existence de vagues dites faiblement poussées dans des environnements discrets, en effet, le fait de parler de nombre d'individus plutôt que de densité conduit à une colonisation avec des arrêts de front, même sans mécanismes de densité dépendance. Une autre étude affirme que le passage d'une dynamique poussée à une dynamique tirée est possible si l'on considère les processus évolutifs (Erm and Phillips, 2018). Dans ce travail, les individus du front vont évoluer pour perdre l'effet Allee auquel est soumis le reste de la population. Ainsi alors que le cœur de la population va continuer à avoir une nature poussée, le front passera à une dynamique d'expansion tirée. L'inverse existe aussi, de façon artificielle Gandhi et al. (2016) ont manipulés des microorganismes pour qu'ils montrent tantôt une dynamique tirée tantôt une dynamique poussée basée sur de la coopération intrapopulation et donc créant un effet Allee. Birzu et al. (2017) proposent eux aussi de considérer une classe intermédiaire de dynamique semi-poussée basée sur la provenance des ancêtres des individus composant le front et l'érosion de la diversité sur le front. En montrant que les populations peuvent passer de l'une à l'autre des dynamiques via des processus évolutifs ou sous l'effet d'un environnement favorisant la coopération, ces études montrent que la définition poussée ou tirée d'une dynamique n'est pas figée et que celle-ci pourrait s'exprimer à des degrés divers.

Finalement, une des hypothèses qui ressort de ce travail est que la nature poussée ou tirée des dynamiques d'expansion ne doit pas être envisagée comme une dichotomie, mais comme un gradient. De plus, il serait possible que sur cet axe, le curseur puisse se déplacer au cours du temps et de l'avancement d'une population dans un paysage, ainsi que de l'évolution de ses individus.

Vers un indice de l'intensité de la dynamique poussée Nous avons tenté de trouver un indice de la part de dynamique poussée/tirée que possédait une dynamique d'expansion.

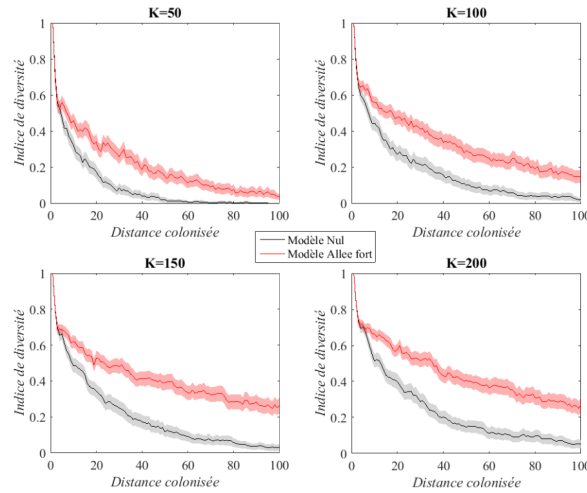


FIGURE 6.3 – Évolution de la dynamique de diversité interne neutre au cours de la colonisation sur l'avant du front pour le modèle nul (en noir) et effet Allee fort (en rouge). L'indice de diversité est le rapport entre le pourcentage de chaque sous-population du dème considéré. Les traits pleins sont les indices de diversité moyens pour 200 réplicats et les ombres respectives l'erreur standard ($2 \times SE$). La distance colonisée se compte en dème. Chaque vignette présente les résultats pour une certaine capacité de charge notée K (50, 100, 150, 200), la probabilité de rester sur le patch de naissance est de 0.5, le taux de croissance $r = \exp(1)$, le seuil Allee $\rho=20$.

En effet nous pensons qu'*in natura*, les populations, du fait de leur caractère discret et de la stochasticité, expriment plus de caractéristiques poussées que tirées. Plusieurs pistes peuvent être suivies pour la création de cet indice, (i) déterminer la réaction de la dynamique d'expansion à une variation de K , (ii) la propension d'une population à surmonter un blocage de type du range pinning, ou encore, (iii) caractériser l'érosion de la diversité interne neutre sur le front de la population.

C'est cette dernière option qui a été envisagée, il s'agissait d'adapter nos IBM afin de faire évoluer deux sous-populations dans le paysage et déterminer s'il y avait maintien des deux sous-populations. Nous nous attendions à ce que dans les scénarios pour lesquels nous avons déjà pu établir une relation de dépendance de la vitesse de propagation à la capacité de charge, les deux sous-populations se maintiennent à l'avant du front de colonisation plus longtemps que dans le cas où nous n'observons pas cette dépendance. Nous pourrions éventuellement réussir à déterminer le degré de dynamique poussée grâce au temps de conservation des deux sous-populations en avant du front.

Plusieurs résultats préliminaires ont été obtenus. Ce sont des simulations avec le modèle nul et le modèle avec effet Allee fort qui montrent qu'en effet un effet Allee fort induit une meilleure conservation de la diversité sur l'avant du front que dans le cas du modèle nul. La figure 6.3 représente la diversité sur l'avant du front pour chaque nouvelle colonisation d'un dème. Toutefois, la conservation de la diversité n'est pas aussi stable que les travaux de Roques

et al. (2012) pouvaient le laisser à penser. D'après ces premiers résultats, la stochasticité causant de la dérive génétique aurait un impact fort lors des processus d'expansion, faisant perdre rapidement la diversité interne neutre. Un travail plus important sera nécessaire afin de caractériser au mieux cet indice.

6.4 Conclusion

Lorsque l'on parle expansion de populations, souvent nous pensons invasions biologiques, et par là même, nous pensons à des populations à dispersion et reproduction rapide. L'environnement est souvent considéré comme un facteur impactant le taux de croissance de la population, ou comme connecteur de patches. Nous avons alors, via ce travail, cherché à réhabiliter la capacité de charge pensant que celle-ci pouvait être essentielle dans la dynamique de populations évoluant en grandes densités et où la compétition intraspécifique est importante. Nous pouvons affirmer que la capacité de charge est un facteur majeur d'explication de la diversité des patrons de dynamiques d'expansions, elle peut expliquer des changements de vitesse et des blocages de type range pinning. Nous avons donc pu montrer que l'impact de la capacité de charge était fortement corrélé au type d'expansion. Nos résultats ont montré une forte similitude entre les populations à effet Allee et celles à dispersion densité dépendance positive, nous permettant d'avancer que toutes deux appartiennent aux dynamiques poussées. Dans ces populations, la capacité de charge va influencer la taille de la population qui va à son tour impacter la pression de propagule qui permettra de réaliser ou non un événement de colonisation réussi permettant de continuer le processus d'expansion. Nous pensons aussi que le caractère tiré des populations sans effet Allee et sans dispersion densité dépendance, seulement soumises à la stochasticité démographique, est encore incertain. En effet, en petites populations ce scénario semble conduire à de la dynamique poussée ou du moins faiblement poussée au sens de Panja (2004).

Nous proposons plusieurs pistes pour continuer dans la transposition du concept poussé/-tiré en Écologie, à savoir considérer la relation entre la vitesse d'expansion et la capacité de charge comme un proxy de la nature des expansions. Nous pensons également qu'il serait plus judicieux de considérer le concept poussé/tiré comme un gradient et non plus une dichotomie, et de concevoir un indice permettant de caractériser le degré de poussé/tiré d'une expansion et les particularités qui en découleront.

Bibliographie

- Allee, W. C. (1931). *Animal aggregations, a study in general sociology*. Chicago : The University of Chicago Press.
- Alpert, P., E. Bone, and C. Holzapfel (2000). Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in plant ecology, evolution and systematics* 3(1), 52–66.
- Altwegg, R., Y. C. Collingham, B. Erni, and B. Huntley (2013). Density-dependent dispersal and the speed of range expansions. *Diversity and Distributions* 19(1), 60–68.
- Austerlitz, F., S. Mariette, N. Machon, P. H. Gouyon, and B. Godelle (2000). Effects of colonization processes on genetic diversity : differences between annual plants and tree species. *Genetics* 154(3), 1309–1321.
- Barros, C., S. C. Palmer, G. Bocedi, and J. M. Travis (2016). Spread rates on fragmented landscapes : the interacting roles of demography, dispersal and habitat availability. *Diversity and Distributions* 22(12), 1266–1275.
- Belovsky, G. E., C. Mellison, C. Larson, and P. A. Van Zandt (1999). Experimental studies of extinction dynamics. *Science* 286(5442), 1175–1177.
- Benton, T. G., M. Solan, J. M. Travis, and S. M. Sait (2007). Microcosm experiments can inform global ecological problems. *Trends in Ecology & Evolution* 22(10), 516–521.
- Berestycki, H., F. Hamel, and L. Roques (2005a). Analysis of the periodically fragmented environment model : I - Species persistence. *J. Math. Biol.* 51(1), 75–113.
- Berestycki, H., F. Hamel, and L. Roques (2005b). Analysis of the periodically fragmented environment model : II - Biological invasions and pulsating travelling fronts. *J Math Pures Appl* 84(8), 1101–1146.
- Birzu, G., O. Hallatschek, and K. S. Korolev (2017). Neither pulled nor pushed : Genetic drift and front wandering uncover a new class of reaction-diffusion waves. *arXiv preprint arXiv :1709.01601*.

- Black, A. J. and A. J. McKane (2012). Stochastic formulation of ecological models and their applications. *Trends in ecology & evolution* 27(6), 337–345.
- Blackburn, T. M., P. Pyšek, S. Bacher, J. T. Carlton, R. P. Duncan, V. Jarošík, J. R. Wilson, and D. M. Richardson (2011). A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in ecology & evolution* 26(7), 333–339.
- Bocedi, G., D. Zurell, B. Reineking, and J. M. Travis (2014). Mechanistic modelling of animal dispersal offers new insights into range expansion dynamics across fragmented landscapes. *Ecography* 37(12), 1240–1253.
- Briers, R. A. (2003). Range limits and parasite prevalence in a freshwater snail. *Proceedings of the Royal Society of London B : Biological Sciences* 270(Suppl 2), S178–S180.
- Burkey, T. V. (1997). Metapopulation extinction in fragmented landscapes : using bacteria and protozoa communities as model ecosystems. *The American Naturalist* 150(5), 568–591.
- Caughley, G., D. Grice, R. Barker, and B. Brown (1988, oct). The edge of the range. *The Journal of Animal Ecology* 57(3), 771–785.
- Chen, I.-C., J. K. Hill, R. Ohlemüller, D. B. Roy, and C. D. Thomas (2011). Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science* 333(6045), 1024–1026.
- Chuang, A. and C. R. Peterson (2016). Expanding population edges : theories, traits, and trade-offs. *Global change biology* 22(2), 494–512.
- Clutton-Brock, T., D. Gaynor, G. McIlrath, A. Maccoll, R. Kansky, P. Chadwick, M. Manser, J. Skinner, and P. Brotherton (1999). Predation, group size and mortality in a cooperative mongoose, *suricata suricatta*. *Journal of Animal Ecology* 68(4), 672–683.
- Courchamp, F., L. Berec, and J. Gascoigne (2008). Allee effects in ecology and conservation. *Environ. Conserv* 36(1), 80–85.
- Courchamp, F., T. Clutton-Brock, and B. Grenfell (2000). Multipack dynamics and the allee effect in the african wild dog, *lycaon pictus*. *Animal Conservation* 3(4), 277–285.
- Davidson, A. M., M. Jennions, and A. B. Nicotra (2011). Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptive? a meta-analysis. *Ecology letters* 14(4), 419–431.
- Davis, M. A. (2009). *Invasion biology*. Oxford University Press on Demand.
- Davis, M. A., K. Thompson, and J. Philip Grime (2005). Invasibility : the local mechanism driving community assembly and species diversity. *Ecography* 28(5), 696–704.

- Day, J. R. and H. P. Possingham (1995). A stochastic metapopulation model with variability in patch size and position. *Theoretical Population Biology* 48(3), 333–360.
- Dennis, R. L. and H. T. Eales (1997). Patch occupancy in *coenonympha tullia* (muller, 1764)(lepidoptera : Satyrinae) : habitat quality matters as much as patch size and isolation. *Journal of Insect Conservation* 1(3), 167–176.
- Denno, R. F. (1994). The evolution of dispersal polymorphisms in insects : the influence of habitats, host plants and mates. *Researches on Population Ecology* 36(2), 127.
- Denno, R. F. and M. A. Peterson (1995). *Density-dependent dispersal and its consequences for population dynamics*. Academic Press San Diego, CA, USA.
- Dewhurst, S. and F. Lutscher (2009). Dispersal in heterogeneous habitats : thresholds, spatial scales, and approximate rates of spread. *Ecology* 90(5), 1338–1345.
- Dhondt, A. A. (1988). Carrying capacity : a confusing concept. *ACTA OECOL.(OECOL. GEN.)*. 9(4), 337–346.
- Dixon, A. (1985). Structure of aphid populations. *Annual review of entomology* 30(1), 155–174.
- Drake, J. M. and A. M. Kramer (2012). Mechanistic analogy : how microcosms explain nature. *Theoretical ecology* 5(3), 433–444.
- Drake, J. M. and D. M. Lodge (2006). Allee effects, propagule pressure and the probability of establishment : risk analysis for biological invasions. *Biological Invasions* 8(2), 365–375.
- Epstein, P. R., H. F. Diaz, S. Elias, G. Grabherr, N. E. Graham, W. J. Martens, E. Mosley-Thompson, and J. Susskind (1998). Biological and physical signs of climate change : focus on mosquito-borne diseases. *Bulletin of the American Meteorological Society* 79(3), 409–418.
- Erm, P. and B. L. Phillips (2018). Evolution transforms pushed waves into pulled waves. *bioRxiv*, 266007.
- Excoffier, L. and N. Ray (2008). Surfing during population expansions promotes genetic revolutions and structuration. *Trends Ecol Evol* 23(7), 347–351.
- Fagan, W. F., M. Lewis, M. G. Neubert, C. Aumann, J. L. Apple, and J. G. Bishop (2005). When can herbivores slow or reverse the spread of an invading plant ? a test case from mount st. helens. *The American Naturalist* 166(6), 669–685.
- Fahrig, L. and G. Merriam (1985). Habitat patch connectivity and population survival : Ecological archives e066-008. *Ecology* 66(6), 1762–1768.

- Fisher, R. A. (1937). The wave of advance of advantageous genes. *Ann Eugen* 7, 335–369.
- Fleishman, E., C. Ray, P. Sjögren-Gulve, C. L. Boggs, and D. D. Murphy (2002). Assessing the roles of patch quality, area, and isolation in predicting metapopulation dynamics. *Conservation Biology* 16(3), 706–716.
- Fletcher Jr, R. J., R. K. Didham, C. Banks-Leite, J. Barlow, R. M. Ewers, J. Rosindell, R. D. Holt, A. Gonzalez, R. Pardini, E. I. Damschen, et al. (2018). Is habitat fragmentation good for biodiversity? *Biological conservation* 226, 9–15.
- Fox, G. A. and B. E. Kendall (2002). Demographic stochasticity and the variance reduction effect. *Ecology* 83(7), 1928–1934.
- Franken, R. J. and D. S. Hik (2004). Influence of habitat quality, patch size and connectivity on colonization and extinction dynamics of collared pikas *Ochotona collaris*. *Journal of Animal Ecology* 73(5), 889–896.
- Fraser, L. H. and P. Keddy (1997). The role of experimental microcosms in ecological research. *Trends in ecology & evolution* 12(12), 478–481.
- Gabriel, W. and R. Bürger (1992). Survival of small populations under demographic stochasticity. *Theoretical Population Biology* 41(1), 44–71.
- Galil, B., A. Marchini, A. Occhipinti-Ambrogi, D. Minchin, A. Narščius, H. Ojaveer, and S. Olenin (2014). International arrivals : widespread bioinvasions in european seas. *Ethology Ecology & Evolution* 26(2-3), 152–171.
- Gandhi, S. R., E. A. Yurtsev, K. S. Korolev, and J. Gore (2016, may). Range expansions transition from pulled to pushed waves as growth becomes more cooperative in an experimental microbial population. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113(25), 6922–6927.
- Gilarranz, L. J., B. Rayfield, G. Liñán-Cembrano, J. Bascompte, and A. Gonzalez (2017). Effects of network modularity on the spread of perturbation impact in experimental metapopulations. *Science* 357(6347), 199–201.
- Goodsman, D. W. and M. A. Lewis (2016, jun). The minimum founding population in dispersing organisms subject to strong allee effects. *Methods in Ecology and Evolution* 7(9), 1100–1109.
- Goodwin, B. J., A. J. McAllister, and L. Fahrig (1999). Predicting invasiveness of plant species based on biological information. *Conservation Biology* 13(2), 422–426.

- Griffen, B. D. and J. M. Drake (2008). Effects of habitat quality and size on extinction in experimental populations. *Proceedings of the Royal Society of London B : Biological Sciences* 275(1648), 2251–2256.
- Haddad, N. M., L. A. Brudvig, J. Clobert, K. F. Davies, A. Gonzalez, R. D. Holt, T. E. Lovejoy, J. O. Sexton, M. P. Austin, C. D. Collins, et al. (2015). Habitat fragmentation and its lasting impact on earths ecosystems. *Science Advances* 1(2), e1500052.
- Hadwen, I. A. S. and L. J. Palmer (1922). *Reindeer in Alaska*. Number 1089. US Department of Agriculture.
- Hallatschek, O. and D. R. Nelson (2008). Gene surfing in expanding populations. *Theor Popul Biol* 73, 158–170.
- Hamel, F., J. Fayard, and L. Roques (2010). Spreading speeds in slowly oscillating environments. *Bull Math Biol* 72(5), 1166–1191.
- Hanski, I. (1994, jan). A practical model of metapopulation dynamics. *The Journal of Animal Ecology* 63(1), 151–162.
- Hanski, I. (1997). Metapopulation dynamics : from concepts and observations to predictive models. In *Metapopulation biology*, pp. 69–91. Elsevier.
- Hanski, I. and M. Gyllenberg (1993). Two general metapopulation models and the core-satellite species hypothesis. *The American Naturalist* 142(1), 17–41.
- Haond, M., T. Morel-Journel, E. Lombaert, E. Vercken, L. Mailleret, and L. Roques (2018). When higher carrying capacities lead to faster propagation. *bioRxiv*.
- Hassan, S. A. (1993). The mass rearing and utilization of trichogramma to control lepidopterous pests : achievements and outlook. *Pesticide Science* 37(4), 387–391.
- Hochberg, M. E. and A. R. Ives (1999). Can natural enemies enforce geographical range limits? *Ecography* 22(3), 268–276.
- Hodgson, J. A., C. D. Thomas, C. Dytham, J. M. Travis, and S. J. Cornell (2012). The speed of range shifts in fragmented landscapes. *PLoS One* 7(10), e47141.
- Holt, R. D. and M. Barfield (2009). Trophic interactions and range limits : the diverse roles of predation. *Proceedings of the Royal Society of London B : Biological Sciences* 276(1661), 1435–1442.
- Holt, R. D., T. H. Keitt, M. A. Lewis, B. A. Maurer, and M. L. Taper (2005). Theoretical models of species borders : single species approaches. *Oikos* 108(1), 18–27.

- Holyoak, M. (2000). Habitat patch arrangement and metapopulation persistence of predators and prey. *The American Naturalist* 156(4), 378–389.
- Hui, C., D. M. Richardson, P. Landi, H. O. Minoarivelo, J. Garnas, and H. E. Roy (2016). Defining invasiveness and invasibility in ecological networks. *Biological Invasions* 18(4), 971–983.
- Hulme, P. E. (2009). Trade, transport and trouble : managing invasive species pathways in an era of globalization. *Journal of applied ecology* 46(1), 10–18.
- Jessup, C. M., R. Kassen, S. E. Forde, B. Kerr, A. Buckling, P. B. Rainey, and B. J. Bohannan (2004). Big questions, small worlds : microbial model systems in ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 19(4), 189–197.
- Johnson, D. M., A. M. Liebhold, P. C. Tobin, and O. N. Bjørnstad (2006). Allee effects and pulsed invasion by the gypsy moth. *Nature* 444(7117), 361.
- Kawasaki, K., N. Shigesada, and M. Iinuma (2017). Effects of long-range taxis and population pressure on the range expansion of invasive species in heterogeneous environments. *Theoretical Ecology* 10(3), 269–286.
- Kearney, M., W. P. Porter, C. Williams, S. Ritchie, and A. A. Hoffmann (2009). Integrating biophysical models and evolutionary theory to predict climatic impacts on species' ranges : the dengue mosquito *aedes aegypti* in australia. *Functional Ecology* 23(3), 528–538.
- Keitt, T. H., M. A. Lewis, and R. D. Holt (2001). Allee effects, invasion pinning, and species' borders. *Am Nat* 157, 203–216.
- Kelly, A. E. and M. L. Goulden (2008, aug). Rapid shifts in plant distribution with recent climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105(33), 11823–11826.
- Kennedy, T. A., S. Naeem, K. M. Howe, J. M. Knops, D. Tilman, and P. Reich (2002). Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature* 417(6889), 636.
- Kerr, J. T., A. Pindar, P. Galpern, L. Packer, S. G. Potts, S. M. Roberts, P. Rasmont, O. Schweiger, S. R. Colla, L. L. Richardson, et al. (2015). Climate change impacts on bumblebees converge across continents. *Science* 349(6244), 177–180.
- Kettunen, M., P. Genovesi, S. Gollasch, S. Pagad, U. Starfinger, P. ten Brink, and C. Shine (2009). Technical support to eu strategy on invasive alien species (ias).
- Kimura, M. and G. H. Weiss (1964). The stepping stone model of population structure and the decrease of genetic correlation with distance. *Genetics* 49(4), 561.

- Kolmogorov, A. N., I. G. Petrovsky, and N. S. Piskunov (1937). Étude de l'équation de la diffusion avec croissance de la quantité de matière et son application à un problème biologique. *Bull Univ État Moscou, Sér Int A* 1, 1–26.
- Kramer-Schadt, S., E. Revilla, T. Wiegand, and U. Breitenmoser (2004). Fragmented landscapes, road mortality and patch connectivity : modelling influences on the dispersal of eurasian lynx. *Journal of Applied Ecology* 41(4), 711–723.
- Lande, R. (1993). Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *The American Naturalist* 142(6), 911–927.
- Lawton, J. H. (1995). Ecological experiments with model systems. *Science* 269(5222), 328–331.
- Legendre, S., J. Clobert, A. P. Møller, and G. Sorci (1999). Demographic stochasticity and social mating system in the process of extinction of small populations : the case of passerines introduced to new zealand. *The American Naturalist* 153(5), 449–463.
- Leung, B., J. M. Drake, and D. M. Lodge (2004). Predicting invasions : propagule pressure and the gravity of Allee effects. *Ecology* 85, 1651–1660.
- Levin, S. A. (1970). Community equilibria and stability, and an extension of the competitive exclusion principle. *Am Nat* 104, 413–423.
- Levins, R. (1969). Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bull Entomol Soc Am* 15, 237–240.
- Lockwood, J. L., P. Cassey, and T. Blackburn (2005). The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 20(5), 223–228.
- Lockwood, J. L., P. Cassey, and T. M. Blackburn (2009). The more you introduce the more you get : the role of colonization pressure and propagule pressure in invasion ecology. *Diversity and Distributions* 15(5), 904–910.
- Lonsdale, W. M. (1999, jul). Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology* 80(5), 1522–1536.
- Losos, J. B., D. A. Creer, D. Glossip, R. Goellner, A. Hampton, G. Roberts, N. Haskell, P. Taylor, and J. Ettling (2000). Evolutionary implications of phenotypic plasticity in the hindlimb of the lizard anolis sagrei. *Evolution* 54(1), 301–305.
- Louthan, A. M., D. F. Doak, and A. L. Angert (2015). Where and when do species interactions set range limits? *Trends in Ecology & Evolution* 30(12), 780–792.

- MacArthur, R. H. and E. O. Wilson (1963). An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* 17(4), 373–387.
- Matthysen, E. (2005). Density-dependent dispersal in birds and mammals. *Ecography* 28(3), 403–416.
- Moilanen, A. and I. Hanski (1998). Metapopulation dynamics : effects of habitat quality and landscape structure. *Ecology* 79(7), 2503–2515.
- Molofsky, J. and J.-B. Ferdy (2005). Extinction dynamics in experimental metapopulations. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102(10), 3726–3731.
- Monte-Luna, D., B. W. Brook, M. J. Zetina-Rejón, V. H. Cruz-Escalona, et al. (2004). The carrying capacity of ecosystems. *Global ecology and biogeography* 13(6), 485–495.
- Moravcová, L., P. Pyšek, V. Jarošík, V. Havlíčková, P. Zákravský, et al. (2010). Reproductive characteristics of neophytes in the czech republic : traits of invasive and non-invasive species. *Preslia* 82(4), 365–390.
- Moravcová, L., P. Pyšek, V. Jarošík, and J. Pergl (2015). Getting the right traits : reproductive and dispersal characteristics predict the invasiveness of herbaceous plant species. *PloS one* 10(4), e0123634.
- Morel Journal, T. (2015). *Stratégies d'introduction d'organismes dans un environnement spatialement structuré*. Ph. D. thesis, Nice.
- Morel-Journal, T., C. R. Assa, L. Mailleret, and E. Vercken (2019). Its all about connections : hubs and invasion in habitat networks. *Ecology letters* 22(2), 313–321.
- Morel-Journal, T., P. Girod, L. Mailleret, A. Auguste, A. Blin, and E. Vercken (2015, oct). The highs and lows of dispersal : how connectivity and initial population size jointly shape establishment dynamics in discrete landscapes. *Oikos* 125(6), 769–777.
- Morel-Journal, T., M. Hautier, E. Vercken, and L. Mailleret (2018, feb). Clustered or scattered? the impact of habitat quality clustering on establishment and early spread. *Ecography* 41(10), 1675–1683.
- Morel-Journal, T., C. Piponiot, E. Vercken, and L. Mailleret (2016, nov). Evidence for an optimal level of connectivity for establishment and colonization. *Biology Letters* 12(11), 20160704.
- Neubert, M. G. and H. Caswell (2000). Demography and dispersal : calculation and sensitivity analysis of invasion speed for structured populations. *Ecology* 81(6), 1613–1628.

- Newbold, T., L. N. Hudson, S. L. Hill, S. Contu, I. Lysenko, R. A. Senior, L. Börger, D. J. Bennett, A. Choimes, B. Collen, et al. (2015). Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature* 520(7545), 45.
- Newman, W. I. (1980). Some exact solutions to a non-linear diffusion problem in population genetics and combustion. *J Theor Biol* 85, 325–334.
- Occhipinti-Ambrogi, A. and D. Savini (2003). Biological invasions as a component of global change in stressed marine ecosystems. *Marine pollution bulletin* 46(5), 542–551.
- Odum, E. P. and G. W. Barrett (1971). *Fundamentals of ecology*, Volume 3. Saunders Philadelphia.
- Os, N. and R. Varshney (2018). Utilization of trichogrammatid egg parasitoid in pest management. *Acta Scientific Agriculture (ISSN : 2581-365X)* 2(3), 49–53.
- Ovaskainen, O. and I. Hanski (2004). From individual behavior to metapopulation dynamics : unifying the patchy population and classic metapopulation models. *The American Naturalist* 164(3), 364–377.
- Owen, M. R. and M. A. Lewis (2001). How predation can slow, stop or reverse a prey invasion. *Bull Math Biol* 63, 655–684.
- Pachepsky, E. and J. M. Levine (2011). Density dependence slows invader spread in fragmented landscapes. *The American Naturalist* 177(1), 18–28.
- Panja, D. (2004). Effects of fluctuations on propagating fronts. *Physics Reports* 393(2), 87–174.
- Parmesan, C., N. Ryrholm, C. Stefanescu, J. K. Hill, C. D. Thomas, H. Descimon, B. Huntley, L. Kaila, J. Kullberg, T. Tammaru, et al. (1999). Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature* 399(6736), 579.
- Parmesan, C. and G. Yohe (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421(6918), 37–42.
- Parry, G. D. (1981). The meanings of r-and k-selection. *Oecologia* 48(2), 260–264.
- Pecl, G. T., M. B. Araújo, J. D. Bell, J. Blanchard, T. C. Bonebrake, I.-C. Chen, T. D. Clark, R. K. Colwell, F. Danielsen, B. Evengård, et al. (2017). Biodiversity redistribution under climate change : Impacts on ecosystems and human well-being. *Science* 355(6332), eaai9214.

- Perry, A. L., P. J. Low, J. R. Ellis, and J. D. Reynolds (2005). Climate change and distribution shifts in marine fishes. *science* 308(5730), 1912–1915.
- Phillips, B. L., G. P. Brown, J. K. Webb, and R. Shine (2006). Invasion and the evolution of speed in toads. *Nature* 439(7078), 803–803.
- Pianka, E. R. (1970). On r-and k-selection. *The American Naturalist* 104(940), 592–597.
- Pickett, S. T. and M. L. Cadenasso (1995). Landscape ecology : spatial heterogeneity in ecological systems. *Science* 269(5222), 331–334.
- Pulliam, H. R. and N. M. Haddad (1994). Address of the past president. human population growth and the carrying capacity concept. *Bulletin of the Ecological Society of America* 75(3), 141–157.
- Railsback, S. F. and V. Grimm (2005). Individual-based modeling and ecology. princeton series in theoretical and computational biology.
- Rehage, J. S. and A. Sih (2004). Dispersal behavior, boldness, and the link to invasiveness : a comparison of four gambusia species. *Biological Invasions* 6(3), 379–391.
- Rejmanek, M. and D. M. Richardson (1996). What attributes make some plant species more invasive? *Ecology* 77(6), 1655–1661.
- Reuter, H., B. Breckling, and F. Jopp (2011). Individual-based models. In *Modelling complex ecological dynamics*, pp. 163–178. Springer.
- Reznick, D., M. J. Bryant, and F. Bashey (2002). r-and k-selection revisited : the role of population regulation in life-history evolution. *Ecology* 83(6), 1509–1520.
- Ricciardi, A. (2007). Are modern biological invasions an unprecedented form of global change ? *Conservation Biology* 21(2), 329–336.
- Roche, B., L. Léger, G. L’Ambert, G. Lacour, R. Foussadier, G. Besnard, H. Barré-Cardi, F. Simard, and D. Fontenille (2015, may). The spread of aedes albopictus in metropolitan france : Contribution of environmental drivers and human activities and predictions for a near future. *PLOS ONE* 10(5), e0125600.
- Rockwood, L. L. (2015). *Introduction to population ecology*. John Wiley & Sons.
- Roques, L., J. Garnier, F. Hamel, and E. K. Klein (2012). Allee effect promotes diversity in traveling waves of colonization. *Proc Natl Acad Sci USA* 109(23), 8828–8833.

- Roques, L., A. Roques, H. Berestycki, and A. Kretzschmar (2008). A population facing climate change : joint influences of Allee effects and environmental boundary geometry. *Popul Ecol* 50(2), 215–225.
- Sæther, B.-E., S. Engen, A. Pape Møller, H. Weimerskirch, M. E. Visser, W. Fiedler, E. Matthysen, M. M. Lambrechts, A. Badyaev, P. H. Becker, et al. (2004). Life-history variation predicts the effects of demographic stochasticity on avian population dynamics. *The American Naturalist* 164(6), 793–802.
- Schadt, S., F. Knauer, P. Kaczensky, E. Revilla, T. Wiegand, and L. Trepl (2002). Rule-based assessment of suitable habitat and patch connectivity for the eurasian lynx. *Ecological Applications* 12(5), 1469–1483.
- Schaffner, F. and S. Karch (2000). First report of aedes albopictus (skuse, 1984) in metropolitan france. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences. Série III, Sciences de la vie* 323(4), 373–375.
- Seebens, H., T. M. Blackburn, E. E. Dyer, P. Genovesi, P. E. Hulme, J. M. Jeschke, S. Pagad, P. Pyšek, M. Winter, M. Arianoutsou, et al. (2017, feb). No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nature Communications* 8(1).
- Seebens, H., F. Essl, W. Dawson, N. Fuentes, D. Moser, J. Pergl, P. Pyšek, M. van Kleunen, E. Weber, M. Winter, et al. (2015). Global trade will accelerate plant invasions in emerging economies under climate change. *Global Change Biology* 21(11), 4128–4140.
- Sexton, J. P., P. J. McIntyre, A. L. Angert, and K. J. Rice (2009). Evolution and ecology of species range limits. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 40, 415–436.
- Shigesada, N. and K. Kawasaki (1997). *Biological Invasions : Theory and Practice*. Oxford Series in Ecology and Evolution, Oxford : Oxford University Press.
- Shigesada, N., K. Kawasaki, and H. F. Weinberger (2015). Spreading speeds of invasive species in a periodic patchy environment : effects of dispersal based on local information and gradient-based taxis. *Japan Journal of Industrial and Applied Mathematics* 32(3), 675–705.
- Simberloff, D. (2009). The role of propagule pressure in biological invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40, 81–102.
- Skellam, J. G. (1951). Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika* 38(1/2), 196–218.

- Slatkin, M. and L. Excoffier (2012). Serial founder effects during range expansion : a spatial analog of genetic drift. *Genetics* 191(1), 171–181.
- Smith, K. F., M. Behrens, L. M. Schloegel, N. Marano, S. Burgiel, and P. Daszak (2009). Reducing the risks of the wildlife trade. *Science* 324(5927), 594–595.
- Smith, S. M. (1996). Biological control with trichogramma : advances, successes, and potential of their use. *Annual review of entomology* 41(1), 375–406.
- Snyder, R. E. (2003). How demographic stochasticity can slow biological invasions. *Ecology* 84(5), 1333–1339.
- Stephens, P. A., F. Frey-roos, W. Arnold, and W. J. Sutherland (2002). Model complexity and population predictions. the alpine marmot as a case study. *Journal of Animal Ecology* 71(2), 343–361.
- Stocker, T. F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S. K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex, P. M. Midgley, et al. (2013). Climate change 2013 : The physical science basis.
- Stokes, A. N. (1976). On two types of moving front in quasilinear diffusion. *Math Biosci* 31, 307–315.
- Sullivan, L. L., B. Li, T. E. Miller, M. G. Neubert, and A. K. Shaw (2017). Density dependence in demography and dispersal generates fluctuating invasion speeds. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114(19), 5053–5058.
- Tanaka, H., H. A. Stone, and D. R. Nelson (2017). Spatial gene drives and pushed genetic waves. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114(32), 8452–8457.
- Taylor, C. M. and A. Hastings (2005). Allee effects in biological invasions. *Ecology Letters* 8(8), 895–908.
- Theoharides, K. A. and J. S. Dukes (2007, oct). Plant invasion across space and time : factors affecting nonindigenous species success during four stages of invasion. *New Phytologist* 176(2), 256–273.
- Thomas, J., N. Bourn, R. Clarke, K. Stewart, D. Simcox, G. Pearman, R. Curtis, and B. Goodger (2001). The quality and isolation of habitat patches both determine where butterflies persist in fragmented landscapes. *Proceedings of the Royal Society of London B : Biological Sciences* 268(1478), 1791–1796.
- Tobin, P. C., L. Berec, and A. M. Liebhold (2011). Exploiting allee effects for managing biological invasions. *Ecology letters* 14(6), 615–624.

- Turchin, P. (1998). *Quantitative Analysis of Movement : Measuring and Modeling Population Redistribution in Animals and Plants*. Sinauer, Sunderland, MA.
- Urban, M. C., B. L. Phillips, D. K. Skelly, and R. Shine (2008). A toad more traveled : the heterogeneous invasion dynamics of cane toads in australia. *The American Naturalist* 171(3), E134–E148.
- Valéry, L., H. Fritz, J.-C. Lefeuvre, and D. Simberloff (2009). Invasive species can also be native *Trends in Ecology & Evolution* 24(11), 585.
- Vega-Rua, A., K. Zouache, V. Caro, L. Diancourt, P. Delaunay, M. Grandadam, and A.-B. Failloux (2013). High efficiency of temperate aedes albopictus to transmit chikungunya and dengue viruses in the southeast of france. *PloS one* 8(3), e59716.
- Veit, R. R. and M. A. Lewis (1996). Dispersal, population growth, and the Allee effect : dynamics of the house finch invasion of eastern North America. *Am Nat* 148, 255–274.
- Verbruggen, E., M. G. Heijden, M. C. Rillig, and E. T. Kiers (2013). Mycorrhizal fungal establishment in agricultural soils : factors determining inoculation success. *New Phytologist* 197(4), 1104–1109.
- Vercken, E., F. Vincent, L. Mailleret, N. Ris, E. Tabone, and X. Fauvergue (2013). Time-lag in extinction dynamics in experimental populations : evidence for a genetic allee effect? *Journal of Animal Ecology* 82(3), 621–631.
- Verhulst, P.-F. (1838). Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Mathématiques & sciences humaines* 167, 51–81.
- Vindenes, Y., S. Engen, and B.-E. Sæther (2008). Individual heterogeneity in vital parameters and demographic stochasticity. *The American Naturalist* 171(4), 455–467.
- Vitousek, P. M., C. M. D’antonio, L. L. Loope, M. Rejmanek, and R. Westbrooks (1997). Introduced species : a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology* 21(1), 1–16.
- Walter, J. A., D. M. Johnson, P. C. Tobin, and K. J. Haynes (2015). Population cycles produce periodic range boundary pulses. *Ecography* 38(12), 1200–1211.
- Williams, J. L., B. E. Kendall, and J. M. Levine (2016). Rapid evolution accelerates plant population spread in fragmented experimental landscapes. *Science* 353(6298), 482–485.
- Williamson, M. and A. Fitter (1996). The varying success of invaders. *Ecology* 77(6), 1661–1666.

With, K. A. (2002). The landscape ecology of invasive spread. *Conservation Biology* 16(5), 1192–1203.

With, K. A. and T. O. Crist (1995). Critical thresholds in species' responses to landscape structure. *Ecology* 76(8), 2446–2459.