



HAL
open science

La modélisation pour mieux comprendre, prévoir et gérer les invasions biologiques et l'expansion d'espèces natives dans le contexte des changements globaux

Christelle Robinet

► **To cite this version:**

Christelle Robinet. La modélisation pour mieux comprendre, prévoir et gérer les invasions biologiques et l'expansion d'espèces natives dans le contexte des changements globaux. Milieux et Changements globaux. Université François Rabelais (Tours), 2016. tel-02795098

HAL Id: tel-02795098

<https://hal.inrae.fr/tel-02795098v1>

Submitted on 5 Jun 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.



Distributed under a Creative Commons Attribution - ShareAlike 4.0 International License

UNIVERSITÉ FRANÇOIS-RABELAIS DE TOURS



Année Universitaire : 2015-2016

HABILITATION A DIRIGER DES RECHERCHES

Discipline : Sciences de la Vie

présentée et soutenue publiquement

par :

Christelle ROBINET

le 14/06/2016

**« La modélisation pour mieux comprendre, prévoir et gérer
les invasions biologiques et l'expansion d'espèces natives
dans le contexte des changements globaux »**

JURY :

| | | |
|---------------------------------|-----------------------------|---------------------------|
| Mme Nathalie BREDA | Directrice de Recherche | INRA, Nancy |
| M. Franck COURCHAMP | Directeur de Recherche | CNRS, Université Paris XI |
| Mme Marie-Laure DESPREZ-LOUSTAU | Directrice de Recherche | INRA, Bordeaux |
| M. Étienne KLEIN | Directeur de Recherche | INRA, Avignon |
| M. Alain ROQUES | Directeur de Recherche | INRA, Orléans |
| Mme Christelle SUPPO | Professeure des Universités | Université de Tours |

Sommaire

| | |
|---|---------------|
| Remerciements | - 4 - |
| Abréviations | - 5 - |
| Avant-propos | - 7 - |
| | |
| Curriculum Vitae et productions scientifiques | - 9 - |
| | |
| Curriculum vitae | - 11 - |
| 1) Formation | - 11 - |
| 2) Expérience professionnelle..... | - 11 - |
| 3) Activités d’enseignement | - 12 - |
| 4) Encadrement d’étudiants | - 12 - |
| 5) Responsabilités collectives et contribution au fonctionnement de collectifs | - 13 - |
| 6) Expertises..... | - 14 - |
| 7) Organisation de conférences et workshops | - 14 - |
| 8) Participation à différents réseaux | - 15 - |
| 9) Projets régionaux, nationaux et internationaux (liste des principaux contrats) | - 15 - |
| Liste des publications | - 17 - |
| 1) Articles scientifiques (revues avec comité de lecture) | - 17 - |
| 2) Ouvrages, chapitres d'ouvrages, rapports diplômants..... | - 19 - |
| 3) Publications soumises ou en préparation | - 20 - |
| Liste des communications | - 20 - |
| 1) Communications invitées | - 20 - |
| 2) Autres communications..... | - 21 - |
| Produits destinés à des utilisateurs de la recherche | - 26 - |
| Produits destinés à un public large | - 27 - |
| 1) Activités de vulgarisation..... | - 27 - |
| 2) Communication à la presse et médias, interviews, salons | - 27 - |
| | |
| Mémoire d’Habilitation à Diriger des Recherches | - 29 - |
| | |
| Introduction générale | - 31 - |
| 1) Introduction..... | - 31 - |
| 2) Les invasion biologiques | - 31 - |
| 3) Les espèces natives en expansion | - 34 - |
| 4) Des problématiques communes malgré des différences biologiques fondamentales..... | - 35 - |
| 5) Le rôle de la modélisation | - 35 - |
| 6) Mes objectifs et le plan du mémoire | - 39 - |

| | |
|--|---------------|
| Chapitre 1 Les risques d'entrée d'espèces invasives : un modèle générique | - 41 - |
| 1) Introduction..... | - 43 - |
| 2) Description de l'étude | - 44 - |
| Les flux de bois et la chaîne du bois | - 44 - |
| Suivi de l'espèce invasive tout au long du chemin | - 44 - |
| Probabilité de dissémination sur un arbre hôte en Europe..... | - 46 - |
| Exposition des arbres hôtes en Europe..... | - 46 - |
| Résultats du modèle pour le nématode du pin | - 46 - |
| Résultats du modèle pour le pathogène responsable du flétrissement du chêne | - 47 - |
| 3) Conclusions..... | - 47 - |
| Chapitre 2 Le rôle des effets Allee dans les capacités d'établissement d'une espèce invasive, le bombyx disparate | - 49 - |
| 1) Introduction..... | - 51 - |
| 2) Description de l'étude | - 51 - |
| Rôle de la dispersion des individus dans le temps sur la probabilité d'accouplement | - 51 - |
| Rôle de la dispersion des individus dans l'espace sur la probabilité d'accouplement..... | - 53 - |
| La dispersion : un rôle antagoniste sur les invasions..... | - 54 - |
| 3) Conclusions..... | - 55 - |
| Chapitre 3 Les capacités d'expansion d'espèces invasives : le cadre générique | - 57 - |
| 1) Introduction..... | - 59 - |
| 2) Description de l'étude | - 59 - |
| Modèle d'expansion A : croissance logistique de l'aire envahie et valeur économique..... | - 60 - |
| Modèle d'expansion B : expansion radiale..... | - 61 - |
| Modèle d'expansion C : croissance logistique des populations..... | - 61 - |
| Modèle d'expansion D : noyau de dispersion | - 61 - |
| Evaluation des modèles sur différents cas d'études | - 62 - |
| 3) Conclusions..... | - 63 - |
| Chapitre 4 Les capacités de propagation d'espèces sociales : le frelon asiatique et le termite invasif nord-américain | - 65 - |
| 1) Introduction..... | - 67 - |
| 2) Description des études | - 68 - |
| Le frelon asiatique..... | - 68 - |
| Le termite invasif nord-américain | - 70 - |
| 3) Conclusions..... | - 71 - |
| Chapitre 5 Les capacités d'expansion d'une espèce invasive portée par une espèce native : le nématode du pin | - 73 - |
| 1) Introduction..... | - 75 - |
| 2) Description de l'étude | - 76 - |
| Efficacité des coupes rases..... | - 76 - |
| Rôle de la barrière pyrénéenne..... | - 78 - |
| Prévision d'expansion en Europe et impact économique | - 80 - |
| 3) Conclusions..... | - 81 - |
| Chapitre 6 Les capacités d'expansion d'espèces natives en lien avec le changement climatique et activités humaines : la processionnaire du pin et le puceron lanigère du peuplier | - 83 - |
| 1) Introduction..... | - 83 - |
| 2) Description de l'étude | - 85 - |
| L'expansion de la processionnaire du pin et la lutte | - 85 - |
| L'émergence du puceron lanigère du peuplier | - 90 - |
| 3) Conclusions..... | - 92 - |
| Applications : la modélisation pour une meilleure gestion des risques | - 93 - |
| 1) Introduction..... | - 95 - |
| 2) Un indicateur du changement climatique | - 95 - |
| 3) Expertise sur le nématode du pin pour l'OEPP et l'ANSES | - 97 - |
| 4) Modèles génériques pour les analyses de risques phytosanitaires..... | - 98 - |
| 5) Conclusions..... | - 98 - |

| | |
|--|--------------------|
| Perspectives | - 99 - |
| 1) Introduction | - 101 - |
| 2) Variabilité intra-spécifique | - 102 - |
| 3) Variabilité du climat..... | - 103 - |
| 4) Hétérogénéité du paysage..... | - 104 - |
| 5) Interaction entre espèces et lutte | - 105 - |
| 6) Conclusion | - 105 - |
| Bibliographie | - 107 - |
| Annexe : fiches d'identité des espèces étudiées | - 115 - |
| Bombyx disparate, <i>Lymantria dispar</i> | - 117 - |
| Capricorne asiatique, <i>Anoplophora glabripennis</i> | - 117 - |
| Capricorne asiatique des agrumes, <i>Anoplophora chinensis</i> | - 118 - |
| Chancre du pin, <i>Giberella circinata</i> | - 118 - |
| Flétrissement américain du chêne, <i>Ceratocystis fagacearum</i> | - 119 - |
| Chrysomèle des racines du maïs, <i>Diabrotica virgifera</i> | - 119 - |
| Frelon asiatique, <i>Vespa velutina</i> | - 120 - |
| Nématode à galles, <i>Meloidogyne enterolobii</i> | - 120 - |
| Nématode du pin, <i>Bursaphelenchus xylophilus</i> | - 121 - |
| Processionnaire du pin, <i>Thaumetopoea pityocampa</i> | - 121 - |
| Puceron lanigère du peuplier, <i>Phloeomyzus passerinii</i> | - 122 - |
| Pyrale du buis, <i>Cydalima perspectalis</i> | - 122 - |
| Termite nord-américain, <i>Reticulitermes flavipes</i> | - 123 - |

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier Alain Roques, Directeur de l'URZF (INRA, Orléans), qui m'a beaucoup apporté tout au long de ma carrière et Sandy Liebhold (USDA Forest Service, USA), qui m'a permis de faire un post-doctorat très enrichissant. J'ai vraiment eu beaucoup de chances de croiser vos chemins et d'avoir travaillé avec vous. Je vous en serai toujours reconnaissante. Sans vous, je ne serai pas actuellement en train d'écrire mon HDR.

Je remercie Christelle Suppo, Directrice adjointe de l'IRBI (Tours), d'avoir accepté d'être ma référente. Suite à nos récentes collaborations en modélisation, il me semblait évident que tu étais la mieux placée pour juger mon travail et me guider sur la voie de l'HDR.

Je tiens à adresser mes profonds remerciements à Nathalie Breda, Franck Courchamp, Marie-Laure Desprez-Loustau, Étienne Klein, Alain Roques et Christelle Suppo d'avoir accepté de faire partie de mon jury.

Je remercie sincèrement tous les collègues avec qui j'ai étroitement collaboré à un moment ou à un autre dans ma carrière : Andrea Battisti (Université de Padoue, Italie), Richard Baker (DEFRA, Royaume-Uni), Hugh Evans (Forest Research, Royaume-Uni), Jianghua Sun (CAS, Chine), Wopke van der Werf (Université de Wageningen, Pays-Bas), Bob Douma (Université de Wageningen, Pays-Bas), Hella Kehlenbeck (Julius Kühn-Institut, Allemagne), Patrick Tobin (Université de Washington, USA), Ottar Bjørnstad (PennState University, USA), Eric Darrouzet (IRBI, Tours), Anne-Geneviève Bagnères (IRBI, Tours), Dominique Andrieu (MSH, Tours), Stéphanie Bankhead-Dronnet (LBLGC, Orléans), François Lieutier (LBLGC, Orléans), Hervé Jactel (BIOGECO, Bordeaux), Dominique Piou (BIOGECO, Bordeaux ; DSF, Paris), Lionel Roques (BioSP, Avignon), Jean-Pierre Rossi (CBGP, Montpellier), Jean-Claude Martin (UEFM, Avignon) ainsi que bien d'autres.

Je remercie vivement mon premier doctorant « officiel », Julien Haran, pour sa persévérance dans la modélisation. Je suis vraiment très fière que tu aies réussi le concours de Chargé de Recherche au CIRAD à peine une semaine après ta soutenance de thèse. Tu mets la barre très haute. Ça va mettre beaucoup de pression à mes futurs doctorants ! Je remercie également les autres étudiants que j'ai eu le plaisir de co-encadrer avec d'autres collègues: Alice Leblond, Sophie Pointeau et Tarek Soliman.

Je remercie tous les collègues de l'Unité de Recherche de Zoologie Forestière pour leur soutien et leur aide. Un grand merci en particulier à Jérôme Rousselet pour les discussions scientifiques toujours plus passionnantes les unes que les autres sur la processionnaire du pin, à Mathieu Laparie pour son regard nouveau dans l'unité sur la thématique des invasions, à Géraldine Roux pour les discussions sur *Monochamus* et le nématode du pin, et également pour toutes les missions que nous avons faites ensemble dans le cadre de REPHRAME, de l'ANSES ou de colloques. Un grand merci également à Sylvie Augustin et Marie-Anne Auger-Rozenberg pour leur soutien et conseils, à Marie Millier pour l'assistance administrative et son soutien personnel, à Patrick Pineau pour le réconfort avec les Ferrero, à Alexis Bernard pour tous les kilomètres parcourus, et à Franck Rogeon pour son aide dans la biblio et le référencement de mes travaux. Un grand spasiba à Natalia Kirichenko, qui fait partie par intermittence de notre unité mais qui reste toujours dans nos cœurs, merci pour ta bonne humeur et ton soutien. Je remercie chaleureusement Olivier Denux pour son soutien indéfectible. C'est toi qui m'as poussé à réfléchir à mon HDR il y a plus d'un an. Et ca y est, maintenant on y est ☺.

Je tiens aussi à remercier celles et ceux qui m'ont aidé dans la dernière ligne droite de l'HDR avec la relecture de mon mémoire et leurs commentaires : Christelle Suppo, Alain Roques, Stéphanie Bankhead-Dronnet, Géraldine Roux, Jérôme Rousselet et Olivier Denux.

Enfin, je remercie ma plus fervente supportrice depuis tant d'années, ma mère.

Abréviations

ANSES : Agence nationale de sécurité sanitaire de l'alimentation, de l'environnement et du travail

ARP : Analyse de Risque Phytosanitaire (PRA en anglais)

ASC : Attaché Scientifique Contractuel (INRA)

AUC : « Area Under Curve », mesure de performance d'un modèle

CBGP : Centre de Biologie pour la Gestion des Populations (UMR, Montpellier)

CCR : « Correct Classification Rate », mesure de performance d'un modèle

CIPV : Convention Internationale pour la Protection des Végétaux (IPPC en anglais)

DSF : Département de la Santé des Forêts (Ministère de l'Agriculture, de l'Agroalimentaire et de la Forêt)

EFSA : European Food Safety Authority

EHES : École des Hautes Études en Sciences Sociales (Paris)

EI : Indice écoclimatique issu du logiciel CLIMEX

EPPO : European and Mediterranean Plant Protection Organization (OEPP en français)

FRB : Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité

GI : Indice de croissance issu du logiciel CLIMEX

GICC : Gestion des Impacts du Changement Climatique, programme piloté par le Ministère de l'Écologie

GIEC : Groupe d'experts Intergouvernemental sur l'Évolution du Climat (IPCC en anglais)

IF : Impact factor (facteur d'impact d'une revue scientifique)

INH : Institut National d'Horticulture (Angers)

INRA : Institut National de la Recherche Agronomique

IPCC : Intergouvernemental Panel on Climate Change (GIEC en français)

IPPC : International Plant Protection Convention (CIPV en français)

IPRMW : International Pest Risk Mapping Workgroup (maintenant devenu IPRRG)

IPRRG : International Pest Risk Research Group

IRBI : Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte (UMR, Tours)

IUCN : International Union for Conservation of Nature (UICN en français)

MNHN : Muséum National d'Histoire Naturelle

MSH Val de Loire : Maison des Sciences de l'Homme (USR, Tours)

NASA : National Aeronautics and Space Administration

NOAA : U.S. National Oceanic and Atmospheric Administration

OEPP : Organisation Européenne et Méditerranéenne pour la Protection des Plantes (EPPO en anglais)

OMC : Organisation Mondiale du Commerce (WTO en anglais)

ONERC : Observatoire National sur les Effets du Réchauffement Climatique

PRA : Pest Risk Assessment (ARP en français)

RCP : scénario climatique (« Representative Concentration Pathway ») utilisé dans le 5^{ème} rapport du GIEC

UEFM : Unité Expérimentale Entomologie et Forêt Méditerranéenne (INRA, Avignon)

UICN : Union Internationale pour la Conservation de la Nature

URZF : Unité de Recherche de Zoologie Forestière (INRA, Orléans)

USDA : United States Department of Agriculture

WoS : Web of Science

Avant-propos

M'inscrire à l'Université de Tours pour passer mon HDR me ramène à mes origines universitaires. C'est en effet dans cette Université que j'ai obtenu mon DEUG, ma Licence et ma Maîtrise de Mathématiques. Désirant m'orienter vers des mathématiques plus appliquées, en particulier dans le domaine de la biologie, j'ai alors suivi le DEA de Biostatistique à l'Université de Montpellier. À l'issue de mon DEA, j'ai passé le concours d'ASC à l'INRA en 2002. Ce contrat d'ASC est particulièrement intéressant car il est d'une durée de 3 ans, renouvelable une fois. Il permet de faire une thèse puis de partir en post-doctorat. J'ai été admise en tant qu'ASC sur un profil à l'URZF (Unité de Recherche de Zoologie Forestière, INRA, Orléans) pour effectuer une thèse co-encadrée par Alain Roques et Henri Berestycki. Après l'obtention de ma thèse, ce statut m'a ensuite permis de faire un post-doctorat aux USA (à l'USDA Forest Service ; Morgantown, Virginie Occidentale), encadré par Sandy Liebhold, tout en continuant à être rattachée à l'INRA. Un poste de Chargé de Recherché s'est alors ouvert à l'URZF et je l'ai obtenu en passant un concours externe. Comme le montre ce mémoire, depuis mon recrutement, j'ai pu poursuivre mes travaux de recherche sur la même thématique. Il y a donc une certaine continuité entre mes travaux de thèse, de post-doctorat et de chargée de recherche.

L'URZF est une unité de recherche, dirigée par Alain Roques et co-dirigée par Sylvie Augustin, qui a pour objectifs l'étude: 1) des populations en expansion sous l'effet du changement climatique et 2) des invasions biologiques. Malgré le nom de « Zoologie Forestière », les modèles biologiques étudiés dans l'unité ont essentiellement trait aux insectes. L'URZF se compose de scientifiques de diverses disciplines : écologie, génétique des populations et modélisation. Cette dernière discipline a fait son entrée dans l'unité avec mon recrutement. J'ai noué de nombreuses collaborations dans le domaine de la modélisation aussi bien en France qu'à l'étranger, notamment à travers le cadre de projets de recherche. Cette situation me permet d'être au cœur de mes problématiques tout en apportant une vision plus mathématicienne des choses. Mes activités sont donc transversales au sein de l'unité et me permettent d'interagir avec la plupart des chercheurs de l'URZF. Comme je vais le montrer dans ce mémoire, c'est bien l'association de recherches pluridisciplinaires qui permet souvent d'avancer dans la compréhension des mécanismes étudiés.

Curriculum Vitae
et
productions scientifiques

Curriculum vitae

Date et lieu de naissance : 28/09/1977 à Châteauroux (36)
Nationalité : Française
Adresse professionnelle : INRA Val de Loire
Unité de Recherche de Zoologie Forestière (URZF)
2160 avenue de la Pomme de Pin, CS 40001 Ardon
45075 Orléans cedex 2, France
Téléphone : 02.38.41.80.38
E-mail : christelle.robinet@orleans.inra.fr
Page internet : https://www.researchgate.net/profile/Christelle_Robinet

1) Formation

- 21/02/2006 : Obtention du **doctorat** de l'EHESS (Paris), spécialité « Mathématiques et Applications aux Sciences de l'Homme », mention très honorable avec félicitations du jury (composition du jury : H. Berestycki, J. Demongeot, A. Franc, M. Langlais, A. Roques). Intitulé : « Modélisation mathématique des phénomènes d'invasion en écologie : exemple de la chenille processionnaire du pin ».
- 2001-2002 : DEA de Biostatistique ; Université de Montpellier, 3^{ème} place avec mention Bien. Stage de 5 mois à l'INH à Angers, encadré par B. Pumo, intitulé : « Statistique sur les paramètres du Processus de Contact à temps discret »
- 2000-2001 : Maîtrise de Mathématiques, mention Ingénierie Mathématique. Université de Tours, 1^{ère} place avec mention Bien.
- 1998-2000 : Licence de Mathématiques, Université de Tours.
- 1996-1998 : DEUG MIAS (Mathématiques, Informatique et Application aux Sciences) Université de Tours
- 1995-1996 : MPSI (Mathématiques, Physique et Sciences de l'Ingénieur), Lycée Descartes, Tours

2) Expérience professionnelle

- 2012 –** : **Chargée de Recherche, CR1**
Unité de Recherche de Zoologie Forestière, INRA, Orléans
- 2008 – 2012** : **Chargée de Recherche, CR2**
Unité de Recherche de Zoologie Forestière, INRA, Orléans
- 2002 – 2008** : **Attachée Scientifique Contractuelle**
Unité de Recherche de Zoologie Forestière, INRA, Orléans

Mai-déc. 2006 & mars 2007: **Post-doctorat** dirigé par le Dr. Andrew Liebhold, Northeastern Research Station, USDA Forest Service, Morgantown, West Virginia (USA), « Modélisation du succès reproductif du bombyx disparate en fonction de la dispersion spatiale et temporelle des individus, et conséquences des effets Allée sur l'établissement des populations en Amérique du Nord ».

3) Activités d'enseignement

- **2008-2015** : 2h/an de cours en Master 2 « Biologie des organismes, des populations et des écosystèmes » (BOPE), Module « Dynamique et structuration des populations animales et végétales », **Université d'Orléans**. Intitulé du cours : « Modélisation de la dynamique d'insectes forestiers et de leur réponse au changement climatique ».
- **2007-2009** : 2h/an de cours en Master Pro 2 « Sciences de l'insecte », module « Entomologie forestière », **Université de Tours**. Intitulé du cours : « Modélisation mathématique de la dynamique spatio-temporelle des populations d'insectes forestiers ».
- **2007** : 2 h de cours pour les élèves en « Formation des Ingénieurs Forestiers » (FIF), **ENGREF**, Nancy. Intitulé du cours : « Réponse des insectes forestiers aux changements climatiques ».

4) Encadrement d'étudiants

- **Encadrement de doctorants**
 - **Co-encadrement officiel**
 - 1) 2012-2015 : co-encadrement de la thèse de Julien HARAN (URZF, Orléans) intitulée « Dispersion des espèces impliquées dans une association phorétique vecteur – pathogène nouvellement formée: le cas de *Monochamus galloprovincialis*, vecteur natif d'un nématode invasive en Europe (*Bursaphelenchus xylophilus*)» soutenue le 04/12/2015, mention très honorable (Université d'Orléans).
Directeur de thèse : A. Roques, co-directrice : G.Roux.
Recruté Chargé de Recherche au CIRAD, Montpellier.
[Publication : Haran et al. 2015 PLoS ONE.](#)
 - 2) 2009 -2011: implication dans la partie modélisation de la thèse de Sophie POINTEAU (Université d'Orléans), intitulée « Interactions peuplier –puçeron lanigère (*Phloeomyzus passerinii* (Sign.)) et processus à l'origine de l'émergence et de l'expansion des pullulations », soutenue le 20/12/2011.
Directeur de thèse : F. Lieutier, co-directrice: S. Bankhead-Dronnet.
[Publication : Pointeau et al., en préparation.](#)
 - 3) 2010-2012 : implication dans la partie « modèle de dispersion du nématode du pin » de la thèse de Tarek SOLIMAN (Université de Wageningen, Pays Bas) sur l'impact économique du nématode du pin. Thèse intitulée « Economic Impact Assessment of Invasive Plant pests in the European Union » soutenue le 05/09/2012.
Directeur de thèse: A Oude Lansink, co-directeurs: W van der Werf, M Mourits
[Publication: Soliman et al. 2012 PLoS ONE.](#)
 - **Implication dans le co-encadrement d'autres doctorants**
 - 4) 2012-2015 : co-encadrement d'un post-doctorant, Jacob DOUMA, dans le cadre du projet PPM-PIRATES: « Development of probabilistic models for quantitative pathway analysis of plant pest introduction into the European Union », Université de Wageningen, Pays-Bas.
Autres co-encadrants: W. van der Werf, L. Hemerik, M. Mourits
[Publications: Robinet et al. , soumis à *Forestry* ; Douma et al., soumis à *Ecological Applications*; Douma et al., en prep.](#)
- **Encadrement de post-doctorants**
 - 4) 2012-2015 : co-encadrement d'un post-doctorant, Jacob DOUMA, dans le cadre du projet PPM-PIRATES: « Development of probabilistic models for quantitative pathway analysis of plant pest introduction into the European Union », Université de Wageningen, Pays-Bas.
Autres co-encadrants: W. van der Werf, L. Hemerik, M. Mourits
[Publications: Robinet et al. , soumis à *Forestry* ; Douma et al., soumis à *Ecological Applications*; Douma et al., en prep.](#)

▪ **Encadrement de stagiaires**

5) 2009 : co-encadrement d'une stagiaire en Master 2 Environnement-Droit (Université de Rennes 1), Alice LEBLOND, accueillie à l'UEFM (INRA d'Avignon). Sujet de stage : Inventaire et évaluation des méthodes de contrôle des populations de chenilles processionnaires. Enquête nationale envoyée à tous les maires de France.

Autres co-encadrants : J.-C. Martin, C. Napoleone et D. Provendier.

Publications : [Leblond et al. 2009, 2010](#) (5 publications vulgarisées).

▪ **Autres encadrements**

6) 2013 : encadrement de Lionel RECAND, Master 2 embauché en main d'œuvre occasionnelle (MOO) pour lancer l'expérience taille des nids de la processionnaire du pin dans le cadre du projet FUTURE TREE PESTS.

7) 2012 : co-encadrement d'une CDD ingénieur, Emma FERRERO (UEFM, INRA Avignon) sur la modélisation de l'effet du réchauffement climatique sur la phénologie du bombyx disparate, *Lymantria dispar*.

Autre co-encadrant : J.-C. Martin.

8) 2011 : co-encadrement de Florie MIARD, Master 2 embauchée en main d'œuvre occasionnelle (MOO) pour déterminer l'état des œufs de processionnaire du pin dans l'expérience canicule (œuf éclos normalement, œuf parasité, œuf vide, œuf jaune, chenille morte dans l'œuf).

Autre co-encadrant : C.-E. Imbert.

Recrutée adjointe technique à l'Université d'Orléans en 2015.

Publication : [Robinet et al. 2013](#) *Ecology and Evolution*

▪ **Examinatrice dans un jury de thèse**

- 2014 : Guillaume DAVID (UMR Biogeco, INRA, Cestas). Thèse intitulée: « Étude des capacités de dispersion de *Monochamus galloprovincialis* vecteur du nématode du pin *Bursaphelenchus xylophilus* », soutenue le 27/10/2014 (Université de Bordeaux).

Directeur de thèse : H. Jactel, co-directeur : A. Roques.

▪ **Membre du comité de thèse**

- 2014 et 2015 : Julie CAT (Campus Vétérinaire de Lyon). Thèse intitulée: «Intégration des effets de la météorologie sur les modèles d'activité et de dynamique de population de tiques ».

Directrice de thèse : K. Chalvet-Monfray, co-directeur : T. Hoch.

- 2014 et 2015: Claudio PETUCCO (UMR LEF, INRA, Nancy). Thèse intitulée: "Economics of forest health- Management of forest pathogens risk under climate change".

Directrice de thèse : A. Stenger, co-directeur : P.A. Domenech.

5) Responsabilités collectives et contribution au fonctionnement de collectifs

▪ **Rapporteur pour des revues internationales (30 reviews dans 17 journaux depuis 2007)**

African Journal of Agriculture Research : 1 en 2011

Agricultural and Forest Entomology : 1 en 2008, 1 en 2009, 1 en 2011

Crop Protection : 1 en 2013

Ecology : 1 en 2007

Ecology and Evolution : 1 en 2013

Entomologia Experimentalis et Applicata : 1 en 2013, 1 en 2016

Global Change Biology : 2 en 2007

| | |
|--|--|
| <i>Global Ecology and Biogeography</i> | : 2 en 2009 |
| <i>Insect Science</i> | : 1 en 2007 |
| <i>Journal of Economic Entomology</i> | : 1 en 2014 |
| <i>Journal of Environmental Management</i> | : 1 en 2012, 1 en 2013 |
| <i>MEDINSECT</i> | : 1 en 2014 |
| <i>Neobiota</i> | : 1 en 2013, 1 en 2014 |
| <i>Oikos</i> | : 1 en 2011 |
| <i>PLoS ONE</i> | : 2 en 2011, 1 en 2014 |
| <i>Population Ecology</i> | : 1 en 2008, 1 en 2010, 1 en 2011, 1 en 2012 |
| <i>Revue d'Ecologie (Terre et Vie)</i> | : 1 en 2014, 1 en 2015 |

- **Rapporteur pour le Département EFPA de l'INRA** (projet innovant) en 2010.
- **Membre du groupe Modélisation-Bioinformatique** initié par la présidence des centres INRA d'Orléans et de Tours en 2012.
- **Membre de la CLSI** (Commission Locale des Systèmes d'Information) du Centre INRA Val de Loire 2013-2014
- **Participation à la réflexion sur le chantier « biologie prédictive » pour le département EFPA** (résultats présentés devant le Conseil Scientifique du département EFPA le 19 mai 2014).
- **Participation à la préparation du séminaire sur les défis 3 & 4 du Département EFPA** (« Évaluer les risques environnementaux pour mieux gérer les écosystèmes » et « Évaluer et favoriser l'adaptation aux changements globaux ») pour alimenter la réflexion pour la définition du prochain Schéma Stratégique du Département, juin-sept 2015.

6) Expertises

- **Participation à l'analyse de risque** sur le nématode du pin à l'OEPP Paris 18-20/05/2009. Evans H, Kulinich O, Magnusson C, Robinet C & Schroeder T (2009) Pest risk analysis for *Bursaphelenchus xylophilus* (Steiner & Buhner) Nickle. http://www.eppo.int/QUARANTINE/Pest_Risk_Analysis/PRA_intro.htm
- **Nommée experte de l'ANSES** (Agence Nationale de Sécurité Sanitaire Alimentation, environnement, travail) dans le groupe de travail "demande d'avis sur la stratégie de lutte imposée par la décision d'exécution 2012/535/UE du 26 septembre 2012 relative à la mise en place de mesures d'urgence destinées à prévenir la propagation, dans l'Union, de *Bursaphelenchus xylophilus*", juin 2014 – juin 2015 (Jactel et al., 2015).

7) Organisation de conférences et workshops

- **Co-organisatrice** avec Patrick Tobin (USDA Forest Service, Morgantown WV, USA) d'une session ("Changes in distributional ranges in a changing world") au **congrès mondial IUFRO, Salk Lake City (USA)**, Oct 5-11 2014.
- **Co-organisatrice** avec Dylan Parry (College of Environmental Science and Forestry, State University of New-York, NY, USA) et Patrick Tobin (School of Environmental and Forest Sciences, University of Washington, WA, USA) d'un symposium ("Forest Insect Invasions in a Changing Climate: Mechanisms and Risks") au **congrès international d'entomologie (ICE2016), Orlando (USA)**, Sept 25-30 2016.
- **PRATIQUE-EPPO Workshop**, Hammamet (Tunisie), 23-26 novembre 2010. Organisation avec Wopke van der Werf (Université de Wageningen, Pays-Bas) et Hella Kehlenbeck (JKI, Allemagne) d'une initiation au module générique d'expansion développé dans le cadre d'une analyse de risque phytosanitaire.

- **Workshop on wood pathway model for risk assessment of quarantine plant pests**, European Forestry House, Bruxelles (Belgique), 19 septembre 2014, avec Bob Douma (Université de Wageningen, Pays-Bas).
- **Pathway modelling workshop**, Bruxelles (Belgique), 27 mai 2015. Initiation au modèle générique calculant les probabilités d'introduction des espèces invasives dans le cadre d'analyses de risque phytosanitaire, avec Bob Douma et Wopke van der Werf (Université de Wageningen, Pays-Bas).

8) Participation à différents réseaux

- **GEFF** (Groupe des Entomologistes Forestiers Francophone), depuis 2007
- **IPRRG** (International Pest Risk Research Group), depuis 2009, <http://www.pestrisk.org/>
- **Cascimodot** (Calcul Scientifique et Modélisation Orléans Tours), depuis 2007
- **MISC** (Maison Interdisciplinaire des Systèmes Complexes), réseau transversal de recherche financé par la Région Centre et les Universités de Orléans et Tours, depuis 2014
- **GdR Invasions Biologiques**, 2014-2017

9) Projets régionaux, nationaux et internationaux (liste des principaux contrats)

Coordination de projet de recherche

- **Contrat DSF**: contrat financé par le DSF en 2009-2010, "Modélisation prédictive de l'expansion du nématode du pin en France et en Europe".

Coordination de tâches ou work-packages dans des projets de recherche

- **PPM-PIRATES**: contrat financé par l'EFSA de 2011 à 2015, "Probabilistic Pathway Modelling for Pest Invasion Risk Assessment and Transparency in European bioSecurity" corresponding to the call "Development of probabilistic models for quantitative pathway analysis of plant pest introduction for the EU territory" CFT/EFSA/PLH/2011/03. **Coordinatrice des tâches 1** (round wood) **et 2** (sawnwood or wood particles/wood shavings), et **co-encadrante du post-doc** recruté dans ce projet. **Coordinatrice pour l'URZF** (seul partenaire français)
- **REPHRAME**: contrat financé par l'Union Européenne de 2011 à 2014, FP7 KBBE-2010-265483, "Analysis of the potential of the pine wood nematode (*Bursaphelenchus xylophilus*) to spread, survive and cause pine wilt in European coniferous forests in support of EU plant health policy". **Coordinatrice du WP 7**: "Prediction of pine wilt expression across eco-climatic zones, taking account of latency".
- **PRATIQUE**: contrat financé par l'Union Européenne de 2008 à 2011, FP7 KBBE-2007-212459 "Enhancements of Pest Risk Analysis Techniques" (<https://secure.csl.gov.uk/pratique/>). **Co-coordinatrice** de la tâche 3: "Development of a spread module" du WP2 "To enhance techniques for assessing economic, environmental and social impacts" avec W. van der Werf et H. Kehlenbeck.

Participation à d'autres projets de recherche

- **INCA**: contrat financé par la région Centre Val de Loire de 2015 à 2018, "Invasion fulgurante de la pyrale du buis *Cydalima perspectalis* en région Centre Val de Loire".
- **GEEK**: contrat financé par le métaprogramme SMaCH (INRA) de 2014 à 2016, "Google trends network and pest outbreak".
- **FUTURE TREE PESTS**: contrat financé par DEFRA (Department for Environment, Food and Rural Affairs (Royaume-Uni) de 2013-2016, "Future tree pests": "Research supporting risk

analysis, contingency planning and preparedness for future priority pest threats – Tree Health”. **Coordinatrice pour l’URZF** (seul partenaire français).

- **ADRIEN:** contrat financé par la région Centre de 2012 à 2014, “Arbres dispersés et rôle dans les invasions d’espèces nuisibles”.
- **TERMICENTRE:** contrat financé par la région Centre de 2012 à 2014, “Les termites en Région Centre : impact socio-économique d’une invasion biologique”. **Coordinatrice pour l’URZF**.
- **FRELON:** contrat financé par la région Centre de 2012 à 2014, “Frelon asiatique: étude et lutte ciblée contre une espèce invasive prédatrice des abeilles”.
- **PCLIM :** “Réseau multidisciplinaire euro- méditerranéen de recherches sur la réponse adaptative au changement climatique des processionnaires et de leurs organismes associés”, financé par le méta-programme ACCAF (Adaptation au changement climatique de l’agriculture et de la forêt) de l’INRA, de 2011 à 2015.
- **ISEFOR:** contrat financé par l’Union Européenne de 2010 à 2013, FP7 KBBE-2009-1-2-08, “Increasing Sustainability of European Forests: Modelling for Security Against Invasive Pests and Pathogens under Climate Change”.
- **FAST:** contrat financé par le GICC en 2010-2012, “Analyse des évolutions régionalisées de la forêt métropolitaine face aux aléas climatiques et biotiques, avec des scénarios de gestion forestière d’atténuation et d’adaptation”.
- **ECO NET 2009:** contrat financé par Égide en 2009-2010, “Modélisation prédictive de l’expansion de la processionnaire du pin avec le réchauffement climatique dans les Balkans”.
- **URTICLIM:** contrat financé par l’ANR de 2008 à 2011, “Anticipation des effets du changement climatique sur l’impact écologique, sanitaire et social d’insectes forestiers urticants”.
- **Contrat PRA franco-chinois:** contrat financé par Égide en 2007, “INVACHINE - Identification et gestion des espèces d’insectes forestiers potentiellement invasifs entre la Chine et l’Europe”.
- **ALARM:** contrat financé par l’Union Européenne de 2004 à 2007, FP6 GOCE-CT-2003-506675, “Assessing LARge-scale environmental Risks with tested Methods” (<http://www.alarmproject.net/alarm/>).
- **Contrat Région Centre:** contrat financé par la Région Centre de 2003 à 2005, “Incidence du réchauffement climatique sur l’impact économique et sanitaire de la processionnaire du pin : étude de l’évolution génétique des populations françaises et modélisation des processus de colonisation spatio-temporelle en Région Centre”.
- **PROMOTH:** contrat financé par l’Union Européenne de 2002 à 2005, FP5 QLK5-CT-2002-00852, “Global change and pine processionary moth : a new challenge for integrated pest management” (<http://www.daapv.unipd.it/promoth/>).

Liste des publications

Les publications surlignées en jaune sont le résultat du co-encadrement d'étudiants.

| Articles scientifiques | Ouvrages ou chapitres de livre |
|------------------------|--------------------------------|
| 25 articles dont : | 9 productions dont : |
| - 12 en premier auteur | - 5 en premier auteur |
| - 1 en dernier auteur | - 4 en dernier auteur |

H-index = 10 (WoS) – 15 (Google Scholar)
Total citations = 820 (WoS) – 1456 (Google Scholar)

1) Articles scientifiques (revues avec comité de lecture)

- [1] **Robinet C**, Laparie M, Rousselet J (2015) Looking beyond the large scale effects of global change: local phenologies can result in critical heterogeneity in the Pine Processionary Moth. *Frontiers in Physiology*, 6:334. doi:10.3389/fphys.2015.00334 (invited paper). IF (2015) = 3.534
- [2] Haran JM, Roques A, Bernard A, **Robinet C**, Roux G (2015) Altitudinal barrier to the spread of an invasive species: Could the Pyrenean chain slow the natural spread of the pine wood nematode? *PLoS ONE*, 10(7): e0134126, doi:10.1371/journal.pone.0134126. IF (2015) = 3.234
- [3] Li S, Daudin JJ, Piou D, **Robinet C**, Jactel H (2015) Periodicity of pine processionary moth outbreaks. *Forest Ecology & Management*, 354: 309-317. IF (2015) = 2.66
- [4] Pukkala T, Möykkynen T, **Robinet C** (2014) Comparison of the potential spread of pinewood nematode (*Bursaphelenchus xylophilus*) in Finland and Iberia simulated with a cellular automaton model. *Forest Pathology*, 44:341-352. IF (2 ans) = 1.373, Notoriété=Correcte (forestry), citations (WoS)=4
- [5] **Robinet C**, Rousselet J, Roques A (2014) Potential spread of the pine processionary moth in France: preliminary results from a simulation model and future challenges. *Annals of Forest Science*, 71: 149-160. IF (2 ans) = 1.981, Notoriété=Excellente (forestry), citations (WoS)=4
- [6] Rousselet J, Imbert C-E, Dekri A, Garcia J, Goussard F, Vincent B, Denux O, **Robinet C**, Dorkeld F, Roques A, Rossi J-P (2013) Assessing species distribution using Google Street View: a pilot study of the pine processionary moth. *PLoS ONE*, 8(10): e74918. doi:10.1371/journal.pone.0074918. IF (2 ans) = 3.534, Notoriété=Exceptionnelle (multidiscip.sci.), citations (WoS)=3
- [7] **Robinet C**, Rousselet J, Pineau P, Miard F, Roques A (2013) Are heatwaves susceptible to mitigate the expansion of a species progressing with global warming? *Ecology and Evolution*, 3: 2947-2957. IF (2 ans) = 1.658, Notoriété=Acceptable (ecology), citations (WoS)=5
- [8] Rousselet J, Imbert C-E, Dekri A, Garcia J, Goussard F, Vincent B, Denux O, **Robinet C**, Dorkeld F, Roques A, Rossi J-P (2012) Utilisation des données Google Street View pour cartographier la distribution géographique des espèces. Une étude préliminaire de la processionnaire du pin (*Thaumetopoea pityocampa*). *Annales de l'INRGREF*, 17, Numéro spécial, 173-188.
- [9] **Robinet C**, Kehlenbeck H, Kriticos DJ, Baker RHA, Battisti A, Brunel S, Dupin M, Eyre D, Faccoli M, Ilieva Z, Kenis M, Knight J, Reynaud P, Yart A, van der Werf W (2012) A suite of models to support quantitative assessment of spread in pest risk analysis. *PLoS ONE*, 7(10): e43366. doi:10.1371/journal.pone.0043366s. IF (2 ans) = 3.73, Notoriété= Exceptionnelle (multidiscip.sci.), citations (WoS)=10
- [10] Soliman T, Hengeveld GM, **Robinet C**, Mourits MCM, van der Werf W, Oude Lansink AGJM (2012) Framework for modelling economic impacts of invasive species, applied to pine wood nematode in Europe. *PLoS ONE*, 7(9): e45505. doi:10.1371/journal.pone.0045505. IF (2 ans) = 3.73, Notoriété= Exceptionnelle (multidiscip.sci.), citations (WoS)=9

- [11] **Robinet C**, Imbert C-E, Rousselet J, Sauvard D, Garcia J, Goussard F, Roques A (2012) Human-mediated long-distance jumps of the pine processionary moth in Europe. *Biological Invasions*, 14:1557-1569 (invited paper). IF (2 ans) = 2.509, Notoriété= Excellente (biodivers.conserv.), citations (WoS)=8
- [12] Kehlenbeck H, **Robinet C**, Van der Werf W, Kriticos D, Reynaud P, Baker R (2012) Modelling and mapping spread in pest risk analysis: a generic approach. *Bulletin OEPP/EPPO Bulletin*, 42: 74-80.
- [13] Baker RHA, Benninga J, Bremmer J, Brunel S, Dupin M, Eyre D, Ilieva Z, Jarosik V, Kehlenbeck H, Kriticos DJ, Makowski D, Pergl J, Reynaud P, **Robinet C**, Soliman T, Van der Werf W, Worner S (2012) A decision support scheme for mapping endangered areas in pest risk analysis. *Bulletin OEPP/EPPO Bulletin*, 42: 65-73.
- [14] Eyre D, Baker R, Brunel S, Dupin M, Jarosik V, Kriticos DJ, Makowski D, Pergl J, Reynaud P, **Robinet C**, Worner S (2012) Rating and mapping the suitability of the climate for pest risk analysis. *Bulletin OEPP/EPPO Bulletin*, 42: 48-55.
- [15] **Robinet C**, Van Opstal N, Baker R, Roques A (2011) Applying a spread model to identify the entry points from which the pine wood nematode, the vector of pine wilt disease, would spread most rapidly across Europe. *Biological Invasions*, 13:2981-2995. IF (2 ans) = 2.896, Notoriété= Correcte (biodivers.conserv. ; ecology), citations (WoS)=14
- [16] **Robinet C** & Roques A (2010) Direct impacts of recent climate warming on insect populations. *Integrative Zoology*, 5:132-142 (publication invitée). IF (2 ans) = 1.0, Notoriété= Correcte (zoology), citations (WoS)=81
- [17] Bjørnstad O, **Robinet C**, Liebhold A (2010) Geographic variation in the North-American gypsy moth population cycles: sub-harmonics, generalist predators and spatial coupling. *Ecology*, 91: 106-118. IF (2 ans) = 5.073, Notoriété= Excellente (ecology), citations (WoS)=20
- [18] Walther G-R, Roques A, Hulme PE, Sykes MT, Pyšek P, Kühn I, Zobel M, Bacher S, Botta-Dukát Z, Bugmann H, Czúcz B, Dauber J, Hickler T, Jarošík V, Kenis M, Klotz S, Minchin D, Moora M, Nentwig W, Ott J, Panov VE, Reineking B, **Robinet C**, Semchenko V, Solarz W, Thuiller W, Vilà M, Vohland K, Settele J (2009) Alien species in a warmer world: risks and opportunities. *Trends in Ecology and Evolution*, 24: 686-693. IF (2 ans) = 11.564, Notoriété= Exceptionnelle (ecology; evol.biol.; genet.hered.), citations (WoS)=331
- [19] **Robinet C** & Liebhold A (2009) Dispersal polymorphism in an invasive forest pest affects its ability to establish. *Ecological Applications*, 19: 1935-1943. IF (2 ans) = 3.672, Notoriété= Excellente (ecology; environ.sci.), citations (WoS)=3
- [20] Tobin P, **Robinet C**, Johnson DM, Whitmire SL, Bjørnstad ON, Liebhold AM (2009) The role of Allee effects in gypsy moth (*Lymantria dispar* (L.)) invasions. *Population Ecology*, 51(3): 373-384. IF (2 ans) = 1.539, Notoriété= Acceptable (ecology), citations (WoS)=42
- [21] **Robinet C**, Roques A, Pan H, Fang G, Ye J, Zhang Y, Sun J (2009) Role of human-mediated dispersal in the spread of the pinewood nematode in China. *PLoS ONE* 4(2): e4646. doi:10.1371/journal.pone.0004646. IF (2 ans) = 4.351, Notoriété= Excellente (biology), citations (WoS)=24
- [22] **Robinet C**, Lance DR, Thorpe KW, Onufrieva KS, Tobin PC, Liebhold AM (2008) Dispersion in time and space affect mating success and Allee effects in invading gypsy moth populations. *Journal of Animal Ecology*, 77: 966-973. IF (2 ans) = 4.22, Notoriété= Exceptionnelle (zoology), citations (WoS)=24
- [23] **Robinet C**, Liebhold A, Gray D (2007) Variation in developmental time affects mating success and Allee effects. *Oikos*, 116: 1227-1237. IF (2 ans) = 3.136, Notoriété= Excellente (ecology), citations (WoS)=22
- [24] **Robinet C**, Baier P, Pennerstorfer J, Schopf J, Roques A (2007) Modelling the effects of climate change on the pine processionary moth (*Thaumetopoea pityocampa* L.) expansion in France. *Global Ecology and Biogeography*, 16: 460-471. IF (2 ans) = 5.3, Notoriété= Excellente (ecology), citations (WoS)=37

- [25] Battisti A, Stastny M, Netherer S, **Robinet C**, Schopf A, Roques A, Larsson S (2005) Expansion of geographic range in the pine processionary moth caused by increased winter temperatures. *Ecological Applications*, 15: 2084-2096. IF (2 ans) = 3.804, Notoriété= Excellente (ecology), citations (WoS)=179

2) Ouvrages, chapitres d'ouvrages, rapports diplômants

- [26] **Robinet C**, Kehlenbeck H, Van der Werf W (2015) Modelling the spread of invasive species to support pest risk assessment: principles and application of a suite of generic models. Chapter 8 in: *Pest Risk Modeling and Mapping for Invasive Alien Species*. Robert C. Venette (ed.), publisher: CABI, pp. 115-130. Supplementary material available at: <http://www.cabi.org/openresources/43953>.
- [27] Roques A, Zhao LL, Sun J, **Robinet C** (2015). Pine wood nematode, pine wilt disease, vector beetle and pine tree: how a multiplayer system could reply to climate change. Chapter 12 in: Björkman C. & Niemelä P. (Eds), *Climate Change and Insect Pests*. CABI Editions, in press
- [28] Roques L, Rossi J-P, Rousselet J, Berestycki H, Garnier J, Soubeyrand S, **Robinet C** (2015) Modelling the spatio-temporal dynamics of the pine processionary moth. Chapter 5 in "Processionary moths and climate change: an update", A. Roques, Editor. Springer / Quae Editions, pp. 227-263.
- [29] Roques A, Rousselet J, Avci M, Avtzis DN, Battisti A, Ben Jamaa M, Bensidi A, Berardi L, Berretima W, Branco M, Chakali G, Çota E, Dautbašić M, Delb H, El Alaoui El Fels MA, El Mercht S, El Mokhefi M, Forster B, Garcia J, Georgiev G, Glavendekić MM, Goussard F, Halbig P, Henke L, Hernandez R, Hodar JA, İpekdağ K, Jurc M, Klimetzek D, Laparie M, Larsson S, Mateus E, Matošević D, Meier F, Mendel Z, Meurisse N, Mihajlović L, Mirchev P, Nasceski S, Nussbaumer C, Paiva MR, Papazova I, Pino J, Podlesnik J, Poirot J, Protasov A, Rahim N, Sanchez Peña G, Santos H, Sauvard D, Schopf A, Simonato M, Tsankov G, Wagenhoff E, Yart A, Zamora R, Zamoum M, **Robinet C** (2015) Climate warming and past and present distribution of the processionary moths (*Thaumetopoea* spp.) in Europe, Asia Minor and North Africa. Chapter 3 in "Processionary moths and climate change: an update", A. Roques, Editor. Springer / Quae Editions, pp.81-161.
- [30] **Robinet C**, Rousselet J (2015) Mapping the past and present range of the pine processionary moth in Europe and Mediterranean Basin. Chapter 3.3 in "Processionary moths and climate change: an update", A. Roques, Editor. Springer / Quae Editions, pp.93-94.
- [31] **Robinet C**, Garcia J, Goussard F, Rousselet J (2015) The pine processionary moth in France. Chapter 3.4.1 in "Processionary moths and climate change: an update", A. Roques, Editor. Springer / Quae Editions, pp.95-99.
- [32] **Robinet C**, Roques A (2014) Une tendance à la recrudescence des insectes ravageurs et pathogènes. Dans la section : Comprendre les effets du changement climatique sur les écosystèmes. Chapitre B : « Effets attendus du changement climatique sur l'arbre et la forêt », Rapport de l'ONERC au premier Ministre et au Parlement « L'arbre et la forêt à l'épreuve d'un climat qui change », pp.47-50.
- [33] Zhao L, Sun J, Roques A, **Robinet C** (2010) Modelling the potential expansion as a result of global warming of the invasive pinewood nematode in China. In: *Atlas of Biodiversity Risk*, Settele J. et al. (eds.). Pensoft Publishers, Sofia-Moscow, pp.214-215.
- [34] **Robinet C**, Rousselet J, Goussard F, Garcia J, Roques A (2010) Modelling the range expansion with global warming of an urticating moth: a case study from France. In: *Atlas of Biodiversity Risk*, Settele J. et al. (eds.). Pensoft Publishers, Sofia-Moscow, pp. 86-87.
- [35] **Robinet C** (2006) Modélisation mathématique des phénomènes d'invasion en écologie: exemple de la chenille processionnaire du pin. Thèse, École des Hautes Études en Sciences Sociales, Paris.

3) Publications soumises ou en préparation

- [1] **Robinet C**, Suppo C, Darrouzet E. Potential range expansion of the yellow-legged hornet in France under control measures. Soumis à *Journal of Applied Ecology*.
- [2] **Robinet C**, Douma JC, Piou D, van der Werf W. Assessing the efficiency of regulation measures against the oak wilt disease. Soumis à *Forestry*.
- [3] Douma JC, Pautasso M, Venette R, **Robinet C**, Hemerik L, Mourits M, van der Werf W. Pathway models to predict introduction and spread of invasive plant pests and pathogens: a review and synthesis. Soumis à *Ecological Applications*.
- [4] Douma JC, Hemerik L, van der Werf W, Magnusson C, **Robinet C**. A generic pathway model to assess the role of coniferous wood import in introducing pine wood nematode to Europe. En préparation pour *Ecological Applications*.
- [5] Pointeau S, **Robinet C**, Sallé A, Lieutier F, Bankhead-Dronnet S. Does climate change has led to the emergence and expansion of the woolly poplar aphid's outbreaks in France? En préparation.
- [6] Suppo C, **Robinet C**, Perdereau E, Andrieu D, Bagnères A-G. Assessing the potential spread of the invasive north-american termite, *Reticulitermes flavipes*, and impact of climate change. En préparation.

Liste des communications

Les communications surlignées en jaune sont le résultat du co-encadrement d'étudiants.

| Communications orales invitées | Autres communications |
|--------------------------------|--------------------------|
| 13 communications dont : | 71 communications dont : |
| - 9 en premier auteur | - 25 en premier auteur |
| - 3 en dernier auteur | - 11 en dernier auteur |

1) Communications invitées

- [1] **Robinet C**, Rousselet J, Laparie M, Roques A (2015) A model insect for global change, the pine processionary moth. IUBS 2015 – Frontiers in Unified Biology, Berlin (Germany), 14-16 Dec 2015. (Com. Orale)
- [2] **Robinet C**, Jactel H, Piou D, David G, Haran J, Roux G, Roques A (2015) Modélisation spatio-temporelle de la dispersion des insectes vecteurs et du nématode du pin – facteurs déterminants. AFPP, journée d'informations techniques et scientifiques sur le nématode du pin, Bordeaux (France), 22 oct 2015. (Com. Orale)
- [3] Jactel H, David G, Piou D, **Robinet C** (2015) Performance de vol des vecteurs, capacité de dispersion et efficacité des méthodes de piégeage. AFPP, journée d'informations techniques et scientifiques sur le nématode du pin, Bordeaux (France), 22 oct 2015. (Com. Orale)
- [4] Douma JC, van der Werf W, Hemerik L, Mourits MM, Roques A, **Robinet C** (2015) Probability of pest dissemination in Europe with imported wood products: a focus on pine wood nematode and oak wilt disease. 55th Plant Health Panel Plenary meeting, Brussels, 27-29 May 2015. (Com. Orale)
- [5] **Robinet C**, Rousselet J, Laparie M, Roques A (2015) Effects of climate change on pine processionary moth and pest management. IMPACT project final conference (Integrated Management of forest Pests Addressing Climate Trends), Bangor (UK), 12 May 2015 (Com. Orale)

- [6] **Robinet C**, Douma JC, Magnusson C, Hemerik L, Mourits MM, Roques A, van der Werf W (2014) Assessing the invasion probability of the pine wood nematode with imported wood. Conference "Insect invasions in a changing world", Orléans 17-19 décembre 2014. (Com. Orale)
- [7] **Haran J**, Roques A, **Robinet C**, Roux-Morabito G (2014) Landscape genetics of *Monochamus galloprovincialis*, vector of the pine wood nematode in Europe. Conference "Insect invasions in a changing world", Orléans 17-19 décembre 2014. (Com. Orale).
- [8] **Robinet C**, Rousselet J, Avci M, Avtzis DN, Battisti A, Ben Jamaa M, Bensidi A, Berardi L, Berretima W, Branco M, Chakali G, Çota E, Dautbašić M, Delb H, El Alaoui El Fels MA, El Mercht S, El Mokhefi M, Forster B, Garcia J, Georgiev G, Glavendekić MM, Goussard F, Halbig P, Henke L, Hernandez R, Hodar JA, İpekdağ K, Jurc M, Klimetzek D, Laparie M, Larsson S, Mateus E, Matošević D, Meier F, Mendel Z, Meurisse N, Mihajlović L, Mirchev P, Nasceski S, Nussbaumer C, Paiva MR, Papazova I, Pino J, Podlesnik J, Poirot J, Protasov A, Rahim N, Sanchez Peña G, Santos H, Sauvard D, Schopf A, Simonato M, Tsankov G, Wagenhoff E, Yart A, Zamora R, Zamoum M & Roques A (2014) Distribution of the pine processionary moth in Europe and Mediterranean countries, and potential range expansion with climate change. PCLIM meeting, Paris, 16-17 décembre 2014. (Com. Orale)
- [9] Gruffudd H, Evans H, Haran J, Roux-Morabito G, Roques A, **Robinet C** (2013) How could climate change affect the potential spread of pine wilt disease in Europe? ClimTree 2013, Zurich (Switzerland), 2-4 Sept 2013 (Com. Orale)
- [10] **Robinet C**, Sun J, Baker R, Evans H & Roques A (2012) Potential range expansion of the invasive pine wood nematode in Europe: current predictions and future improvements of the model. International workshop on the impact of climate change on forest and agricultural ecosystems and adaptation strategies, Krasnoyarsk, Russia, 20-23 Sept 2012. (Com. Orale)
- [11] **Robinet C**, Sun J, Baker R, Evans H & Roques A (2012) A simulation model to predict the potential spread of the pine wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus* over a range of scales. XXIV International Congress of Entomology, Daegu (South Korea), 19-25 August 2012. (Com. Orale)
- [12] **Robinet C**, Kehlenbeck H, Van der Werf W (2010) Application of the spread module to Citrus long-horned beetle, *Anoplophora chinensis*. PRATIQUE-EPP0 Workshop, Hammamet, Tunisia, 23-26 November 2010. (Com. Orale)
- [13] **Robinet C**, Kehlenbeck H, Van der Werf W (2010) Generic spread module: an example with *Diabrotica virgifera*. PRATIQUE-EPP0 Workshop, Hammamet, Tunisia, 23-26 November 2010. (Com. Orale)

2) Autres communications

- [14] **Kerdelhué C**, Laparie M, **Robinet C**, Rousselet J (2015) Pourquoi prendre en compte les changements de phénologie chez les insectes ? Recherches en cours et perspectives dans le cas de la processionnaire du pin. Colloque francophone PHENOLOGIE 2015, Clermont-Ferrand (France), 17-19 nov 2015. (Com. Orale)
- [15] **Denux O**, Yart A, Bernard A., Courtin C, Lorme P, Pineau P, Magnoux E, Courtial B, Javal M, **Robinet C**, Roques A (2015) Détection précoce et surveillance d'insectes exotiques xylophages dans les sites potentiels d'entrée sur le territoire national. GEFF, Mur-de-Bretagne (France), 21-24 Sept 2015. (Com. Orale)
- [16] **Rousselet J**, Bernard A, Laparie M, **Robinet C**, Roques A (2015) 3ème campagne de cartographie du front de la processionnaire du pin à l'échelle nationale (2015-2016) : méthode suivie et résultats attendus. GEFF, Mur-de-Bretagne (France), 21-24 Sept 2015. (Com. Orale)
- [17] **Laparie M**, **Robinet C**, Rousselet J, Bernard A, Pineau P, Garcia J, Roques A (2015) Influence de la densité de la colonie larvaire sur le succès de développement chez la processionnaire du pin. GEFF, Mur-de-Bretagne (France), 21-24 Sept 2015. (Com. Orale)

- [18] **Robinet C**, David G, Piou D, Jactel H (2015) Dispersion de *Monochamus galloprovincialis* : les coupes claires sont-elles efficaces pour empêcher la propagation du nématode du pin, *Bursaphelenchus xylophilus* ? GEFF, Mur-de-Bretagne (France), 21-24 Sept 2015. (Com. Orale)
- [19] **Robinet C**, Rousselet J, Laparie M, Roques A (2015) The pine processionary moth : a good bioindicator of climate warming ? EFOR seminar, 6th edition, Paris, 9-10 March 2015. (Com. Orale)
- [20] **Laparie M**, **Robinet C**, Rousselet J, Bernard A, Pineau P, Garcia J, Roques A (2015) Processionnaire du pin : effets de la taille de colonie sur le développement et la survie. Rencontres ADALEP (Adaptation à l'environnement biotique chez les Lépidoptères), Montpellier, 27-28 janvier 2015. (Com. Orale)
- [21] **Robinet C** (2015) Insectes forestiers invasifs et insectes natifs en expansion: la modélisation pour mieux comprendre et prévoir. Premier atelier de la maison interdisciplinaire des systèmes complexes (MISC), Orléans, 9 janvier 2015. (Com. Orale)
- [22] Suppo C, **Robinet C**, Andrieu D, Perdereau E, Bagnères A.-G (2014) Predicting range expansion of the invasive North American termite, *Reticulitermes flavipes*, in Région Centre (France) under various climate change scenarios. Conference "Insect invasions in a changing world", Orléans 17-19 décembre 2014. (Poster)
- [23] **Robinet C**, Sauvard D, Imbault V, Darrouzet E, Suppo C (2014) Predicting range expansion of the invasive yellow-legged hornet, *Vespa velutina*, in France and the effects of control measures. Conference "Insect invasions in a changing world", Orléans 17-19 décembre 2014. (Poster)
- [24] **Haran J**, **Robinet C**, Roques A, Roux G (2014) Identifications of dispersal pathways of *Monochamus galloprovincialis*, vector of the pine wood nematode: the effect of mountain ranges. Conference "Insect invasions in a changing world", Orléans 17-19 décembre 2014. (Poster)
- [25] **Haran J**, Roques A, **Robinet C**, Roux-Morabito G (2014) Landscape genetics of *Monochamus galloprovincialis*, vector of the pine wood nematode in Europe. 8th International Conference on Biological Invasions: From Understanding to Action (NEOBIOTA 2014), Antalya (Turkey), 03-08 November 2014. (Com. Orale)
- [26] **Robinet C**, Sauvard D, Imbault V, Darrouzet E, Suppo C (2014) Capacités de dispersion du frelon asiatique en France et rôle de l'homme dans sa dispersion à longue distance. GDR Invasions Biologiques, Rennes, 20-22 Octobre 2014. (Com Orale)
- [27] Douma JC, Hemerik L, Mourits MM, Roques A, van der Werf W, **Robinet C**. Risque d'entrée de ravageurs et pathogènes invasifs avec l'importation de bois. GDR Invasions Biologiques, Rennes, 20-22 Octobre 2014. (Poster)
- [28] **Haran J**, Roques A, **Robinet C**, Roux-Morabito G (2014) Etude des processus de dispersion de *Monochamus galloprovincialis*, vecteur du nématode du pin : rôle potentiel de la chaîne pyrénéenne. GDR Invasions Biologiques, Rennes, 20-22 Octobre 2014. (Poster)
- [29] **Laparie M**, **Robinet C**, Roques A (2014) Range expansion of the pine processionary moth under climate change: research directions on the responses to thermal heterogeneity. GDR Invasions Biologiques, Rennes, 20-22 Octobre 2014. (Poster)
- [30] **Suppo C**, Bagnères AG, Andrieu D, Perdereau E, **Robinet C** (2014) Modélisation de l'expansion des termites en Région Centre. GDR Invasions Biologiques, Rennes, 20-22 Octobre 2014. (Poster)
- [31] **Robinet C**, Tobin PC (2014) The importance of range dynamics of insects and pathogens in forest ecosystems. XXIV IUFRO World Congress. 5-11 October 2014 Salt Lake City, United State. (Com. Orale)
- [32] **Douma JC**, van der Werf W, Hemerik L, Mourits MM, Roques A, **Robinet C**. Probability of pest dissemination in Europe with imported wood products: a focus on pine wood nematode and oak wilt disease. XXIV IUFRO World Congress. 5-11 October 2014 Salt Lake City, United State. (Com. Orale)

- [33] Rousselet J, **Robinet C**, Battisti A, Roques A, Rossi J-P (2014) Increasing damage due to the pine processionary moth in Europe: role of climate and landscape changes. XXIV IUFRO World Congress. 5-11 October 2014 Salt Lake City, United State. (Com. Orale)
- [34] Rousselet J, **Robinet C**, Rossi J-P (2014) Googling forest pests - use of Google as a monitoring tool for forest pests XXIV IUFRO World Congress. 5-11 October 2014 Salt Lake City, United State. (Poster).
- [35] Sallé A, Pointeau S, **Robinet C**, Bankhead-Dronnet S, Lieutier F (2014) Climate change and silvicultural practices promoted the emergence of a novel pest of poplar stands XXIV IUFRO World Congress. 5-11 October 2014 Salt Lake City, United State. (Poster)
- [36] Douma B, **Robinet C** (2014) Part 2: Data needs for developing a wood pathway model. Workshop on wood pathway model for risk assessment of quarantine plant pests, Brussels, 19 sept 2014. (Com. Orale)
- [37] Douma B, **Robinet C** (2014) Part 1: Assessing the risk of introducing invasive species through modelling the wood pathway. Workshop on wood pathway model for risk assessment of quarantine plant pests, Brussels, 19 sept 2014. (Com. Orale)
- [38] Haran J, **Robinet C**, Bernard A, Roques A & Roux G. Etat des connaissances sur la dispersion de *Monochamus galloprovincialis*, vecteur du nématode du pin en Europe. GEFF, Lucelle (France), 15-18 Sept 2014. (Com. Orale)
- [39] Baranchikov Y, **Robinet C**, Roques A (2014) Emerald ash borer expansion into Europe: present status and preliminary prediction for the future. 25th USDA interagency research forum on invasive species, Annapolis, USA, 7-10 Jan 2014. (Com. Orale)
- [40] **Robinet C** (2013) Expansion potentielle du nématode du pin : vers une modélisation calibrée sur l'Europe. GEFF, Brens (France), 22-24 Oct 2013. (Com. Orale)
- [41] Haran J, Garcia J, Bernard A, Roques A, **Robinet C**, Roux-Morabito G (2013) Etude des processus de dispersion de *Monochamus galloprovincialis*, vecteur du nématode du pin : rôle potentiel de la chaîne pyrénéenne. GEFF, Brens (France), 22-24 Oct 2013. (Com. Orale)
- [42] Imbault V, Garcia J, Lamant T, **Robinet C**, Roques A, Dowkiw A, Rossi JP, Rousselet J (2013) Inventaire des arbres-hôtes de la processionnaire du pin à l'interface ville-forêt-champs. 3^{ème} conférence sur l'entretien des jardins, espaces verts, forêts, gazons, zones aquatiques et autres zones non agricoles, 15-17 octobre 2013, Toulouse. (Poster)
- [43] Rousselet J, Imbault V, Garcia J, Lamant T, **Robinet C**, Roques A, Dowkiw A, Rossi J-P (2013) Inventaire des arbres-hôtes de la processionnaire du pin à l'interface ville-forêt-champs. AFPP – 3^{ème} conférence sur l'entretien des espaces verts, jardins, gazons, forêts, zones aquatiques et autres zones non agricoles. Toulouse, 15-17 oct 2013. (Com. Orale)
- [44] **Robinet C**, David G, Piou D, Roques A, Jactel H (2013) Simulating the dispersal of *Monochamus galloprovincialis* based on its flight mill performance and testing several pest management scenarios. Pine Wilt Disease Conference 2013, Braunschweig (Germany), 15-18 Oct 2013. (Com. Orale)
- [45] Douma JC, **Robinet C**, Hemerik L, Roques A, Mourits M, van der Werf W (2013) The role of trade flows and the introduction of exotic species (pests). 2nd International Congress on Biological Invasions, Qingdao (China), 23-27 Oct 2013. (Com. Orale)
- [46] Roques A, **Robinet C**, Rousselet J (2013) Movement of mature trees by man, an unexpected pathway for invasion of the urticating pine processionary moth. Research Forum on Invasive Species. Annapolis, USA, Jan 2013. (Com. Orale)
- [47] Douma JC, Mourits M, **Robinet C**, Hemerik L & van der Werf W (2012) Probabilistic pathway models for risk assessment of plant pest invasions. EFSA 10th Anniversary Event, Risk Assessment in Plant Health, Helsinki, Finland, 1st Oct 2012. (Com. Orale)
- [48] **Robinet C**, Imbert CE, Rousselet J, Sauvard D, Garcia J, Goussard F, Roques A (2012) Transplanting large potted trees: a factor involved in the range expansion of the pine processionary moth, *Thaumetopoea pityocampa*. XXIV International Congress of Entomology, Daegu (South Korea), 19-25 August 2012. (Poster)

- [49] Van der Werf W, **Robinet C**, Kehlenbeck H, Soliman T, Mourits M, Oude Lansink A (2012) Estimating spread, impact, and their uncertainty in pest risk analysis using simple models. International Pest Risk Mapping Workshop VI “Advancing risk assessment models for invasive alien species in the food chain: contending with climate change, economics and uncertainty”, Tromso, Norway, 23-26 July 2012. (Com. Orale)
- [50] Douma JC, Mourits M, **Robinet C**, Hemerik L, van der Werf W (2012) Probabilistic pathway models for risk assessment of plant pest invasions. International Pest Risk Mapping Workshop VI “Advancing risk assessment models for invasive alien species in the food chain: contending with climate change, economics and uncertainty”, Tromso, Norway, 23-26 July 2012. (Com. Orale)
- [51] **Robinet C**, Rousselet J, Goussard F, Garcia J, Roques A (2012) Observed and expected impact of climate change on a defoliator insect species, the pine processionary moth, in France and Europe. International conference “Tackling climate change: the contribution of forest scientific knowledge”, Tours (France), 21-24 May 2012. (Com. Orale)
- [52] **Robinet C**, Rousselet J, Goussard F, Garcia J, Roques A (2011) A simulation model to predict the pine processionary moth range expansion in France based on active flight, human-mediated dispersal and climate warming. International meeting on pine processionary moths, Belgodère, Corsica, France, 17-19 Oct 2011. (Com. Orale)
- [53] **Robinet C**, Soliman T, Sun J, Baket R, Evans H, Roques A (2011) Modèle d’expansion du nématode du pin. GEFF, Le Teich, 12-14 Sept 2011. (Com. Orale)
- [54] Soliman T, Hengeveld GM, **Robinet C**, Mourits M, van der Werf W, Lansink AO (2011) A risk assessment model on pine wood nematode in the EU. EAAE (European Association of Agricultural Economists) 2011 Congress, Zurich, Switzerland, 30 Aug – 2 Sept 2011. (Poster)
- [55] **Robinet C**, Kehlenbeck H, Van der Werf W (2011) A suite of simple models to support quantitative assessment of spread and impact in pest risk analysis – concepts and applications. International Pest Risk Mapping Workshop V. Pest risk in a changing world, Fort Collins, Colorado, USA, 16-18 August 2011. (Com. Orale)
- [56] **Robinet C**, Baker R, Evans H, Roques A (2011) Assessing the risk of invasion of the pine wood nematode and wilt disease expression in Europe: preliminary model and future directions. International Pest Risk Mapping Workshop V. Pest risk in a changing world, Fort Collins, Colorado, USA, 16-18 August 2011. (Poster)
- [57] Baker R, Dupin, M, Brunel S, Eyre D, Makowski D, Reynaud P, Kriticos D, **Robinet C**, Kehlenbeck H, van der Werf W, Jarosik V, Pergl J, Bremmer J, Soliman T, Ilieva Z, Worner S (2011) A decision support scheme for mapping endangered areas in pest risk analysis. International Pest Risk Mapping Workshop V. Pest risk in a changing world, Fort Collins, Colorado, USA, 16-18 August 2011. (Com. Orale)
- [58] Van der Werf W, **Robinet C**, Kehlenbeck H (2011) A suite of simple models to support quantitative assessment of spread and impact in pest risk analysis. Plantgezondheid Grenzeloos, Wageningen, Netherlands, 8 June 2011. (Com. Orale)
- [59] Pointeau S, Bankhead-Dronnet S, **Robinet C**, Sallé A, Pineau X, Vala J-C, Lieutier F (2010) Modélisation de l’infestation des peupleraies françaises par le puceron lanigère en relation avec le climat et l’arbre hôte. Forum RESONAT, BRGM Orléans, 14 décembre 2010. (Poster)
- [60] **Robinet C**, Imbert CE, Rousselet J, Sauvard D, Garcia J, Goussard F, Roques A (2010) Heated islands and the trade of large trees responsible for long distance jumps of the pine processionary moth beyond its expanding edge. IUFRO meeting “Population dynamics, biological control, and integrated management of forest insects”, Eberswalde, Germany, 12-16 September 2010. (Com. Orale)
- [61] Baker R, Brunel S, Eyre D, Kriticos D, Makowski D, Reynaud P, Dupin M, Jarošík V, Pergl J, **Robinet C** (2010) Drafting a modelling decision support scheme for pest risk analysts. Fourth meeting of the International Pest Risk Modelling Workgroup. Pest risk in a changing world. Port Douglas, Australia, 23-25 Aug 2010. (Com. Orale)

- [62] Roques A, Rousselet J, **Robinet C** (2009) Expanding native or invasive? The combination of warming up and trade allows long-distance jumps of pine processionary moth in Europe. International Congress on Biological Invasions. Fuzhou, China, 2-6 Nov 2009. (Com. Orale)
- [63] **Robinet C**, Roques A, Van Opstal N, Baker R, Pan HY, Fang GF, Ye JR, Zhang YZ, Tröltzsch K, Sun JH (2009) Anthropogenic pathways in the spread of the pinewood nematode and predictions of future expansion. International Congress on Biological Invasions. Fuzhou, China, 2-6 Nov 2009. (Poster)
- [64] Leblond A, **Robinet C**, Provendier D, Napoléone C, Martin J-C (2009) Résultats de l'enquête effectuée auprès des 26000 communes de France « Inventaire et évaluation des méthodes de lutte contre la processionnaire du pin ». Réunion du GEFF (Groupement des Entomologistes Française Forestiers), 20-22 oct 2009, Semur en Auxois. (Com. Orale)
- [65] Roques A, **Robinet C** (2009) Alien insect species in a warmer world – patterns and trends. XXII Italian Congress of Entomology. Ancona, 15-18 juin 2009. Proceedings p.11-20. (Com. Orale)
- [66] Rousselet J, **Robinet C**, Sauvard D, Goussard F, Garcia J, Roques A (2009) Progression de la processionnaire du pin. Colloque DSF, Beaune, 10-11 mars 2009. (Poster)
- [67] **Robinet C**, Roques A, Battisti A (2008) Effects of climate change on the pine processionary moth range expansion: observations and predictions. EURECO-GFOE 2008, Joint meeting of the European Ecological Federation and the Ecological Society of Germany, Austria and Switzerland, Leipzig (Germany), 12-19 Sept 2008. (Com. Orale)
- [68] **Robinet C**, Roques A, Rousselet J, Battisti A (2008) Expansion of pine processionary moth in Europe: patterns and predictive modelling. XXIII International Congress of Entomology, ICE 2008, Section 16: Invasive Species, Symposium 16.3: Insect Invasions and Climate Change. Durban (South Africa), 06-12 July 2008. (Com. Orale)
- [69] Liebhold A, Bjørnstad O, Johnson D, Haynes K, **Robinet C** (2008) Spatial synchrony in forest insect outbreaks: Why is it so ubiquitous? Symposium "Insect outbreaks revisited" at XXIII International Congress of Entomology, Durban, South Africa, 6-12 July 2008. (Com. Orale)
- [70] Liebhold AM, Bjørnstad ON, Derek JM, Haynes K, **Robinet-Makhdoud C** (2008) Spatial dynamics of gypsy moth outbreaks in North America. The 23rd Annual Landscape Ecology Symposium, Madison, Wisconsin, 6-10 April 2008. (Com. Orale)
- [71] **Robinet C**, Liebhold AM (2007) Allee effects caused by mating failure: role of spatial and temporal dispersion in establishment and invasion. Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing (China), 17 Dec 2007. (Com. Orale)
- [72] Bjørnstad ON, Liebhold AM, Tobin P, **Robinet C**, Johnson DM (2007) Forest insect outbreaks: synchronization and spatiotemporal dynamics in the gypsy moth. The 23rd Symposium of the Society of population Ecology. Spatial structure and dynamics of ecological system, Sapporo (Japon), 19-21 Oct 2007. (Com. Orale)
- [73] Bjørnstad ON, Liebhold AM, Tobin AM, **Robinet C**, Johnson DM (2007) Synchronization of gypsy moth outbreaks along an invasion front. ESA/SER Joint Meeting, San Jose (USA), 5-10 Aug 2007. (Com. Orale)
- [74] Bjørnstad ON, Liebhold AM, Tobin P, **Robinet C**, Johnson DM (2007) Forest Insect outbreaks: synchrony and spatiotemporal dynamics. BIOFEEDBACK vol. 24(10), University of Alberta, Edmonton (Canada), 19 March 2007. (Com. Orale)
- [75] **Robinet C**, Liebhold A, Gray D, Thorpe K, Tcheslavskaja K, Lance D (2007) Lost and lonely gypsy moths: mate location failure as a mechanism causing an Allee effect in the gypsy moth. 18th USDA Interagency Research Forum on Invasive Species, Annapolis (USA), 9-12 Jan 2007. (Poster)
- [76] **Robinet C**, Gray D, Liebhold A (2006) Mating success driven by individuals' isolation in space and time. Joint meeting of the Entomological Society of Canada and the société d'Entomologie du Québec, Montreal (Canada), 18-22 Nov 2006. (Poster)

- [77] **Robinet C**, Roques A (2006) Modelling the Pine Processionary Moth range expansion in the Paris Basin. The North American Forest Insect Work Conference, Asheville (USA), 22-26 May 2006. (Poster)
- [78] Roques A, **Robinet C** (2005) Impact du changement climatique sur les populations d'insectes forestiers. Colloque : La forêt face aux changements climatiques : acquis et incertitudes, Paris, 15 déc 2005. (Com. Orale)
- [79] Rousselet J, **Robinet C**, Zhao R, Goussard F, Roques A (2005) I. Forest entomology in France, II. Forest zoology unit: research activities, III. An example of a research project: the pine processionary moth. Liaoning Forest Pest and Disease Control and Quarantine station, Shenyang (China), 17 June 2005. (Com. Orale)
- [80] Roques A, Rousselet J, **Robinet C**, Goussard F, Battisti A (2005) Range of the PPM in Europe. I. Mechanisms underlying PPM expansion in France in relation to global warming. USDA meeting on Invasive Pests, Annapolis (USA), 18-21 Jan 2005 (Com. Orale)
- [81] **Robinet C** (2004) Modelling of the Pine Processionary Moth's dynamics in relation with climatic conditions. Mathematical Understanding of Invasion Processes in Life Sciences, CIRM, Luminy (France), 15-19 mars 2004. (Poster)
- [82] Rousselet J, **Robinet C**, Goussard F, Roques A (2004) Analyse expérimentale de l'expansion en latitude et en altitude d'un insecte forestier d'importance économique et sanitaire, la processionnaire du pin, sous l'influence du réchauffement climatique. Journées MICCES 04 (Mission Changement Climatique et Effet de Serre), L'Isle-sur-la-Sorgue, 22-23 jan 2004. (Poster)
- [83] **Robinet C** (2003) Dispersion de la Processionnaire du Pin et progression de son aire de répartition. Réunion du groupe Dynamique des Populations et Modélisation, INRA, Paris, 30 oct 2003. (Com. Orale)
- [84] **Robinet C** (2003) Modélisation de la propagation de la chenille processionnaire du pin, *Thaumetopoea pityocampa* L., en relation avec le changement climatique. École-chercheurs INRA "Modélisation appliquée à l'écologie des populations et des communautés", Le Croisic, 24-28 mars 2003. (Com. Orale)

Produits destinés à des utilisateurs de la recherche

Les produits surlignés en jaune sont le résultat du co-encadrement d'étudiants.

- [1] **Robinet C**, Kehlenbeck H, van der Werf W (2011) A report comparing the advantages and disadvantages of different approaches for creating a generic integrated model for pest spread and impacts. Deliverable 2.6, EU project PRATIQUE, pp. 220. Développement d'un **module générique de dispersion** (« Spread Module ») dans le langage R comme outil d'aide à la décision pour mieux quantifier l'expansion potentielle dans les analyses de risques d'espèces invasives (ARP). Le code ainsi qu'un guide sont disponibles pour ceux qui souhaitent appliquer ce module dans le cadre d'une analyse de risque.
Le module générique d'expansion est disponible à l'adresse suivante : <https://easy.dans.knaw.nl/ui/datasets/id/easy-dataset:51346/tab/2>
- [2] Douma JC, **Robinet C**, Hemerik L, Mourits MM, Roques A, van der Werf W (2015) Development of probabilistic models for quantitative pathway analysis of plant pests introduction for the EU territory. EFSA External Scientific Report, pp. 435. Disponible à l'adresse: <http://www.efsa.europa.eu/en/supporting/pub/809e>
- [3] Jactel H, Castagnone P, Mota M, Piou D, **Robinet C**, Roux G, Sarniguet C (2015) Demande d'avis sur la stratégie de lutte imposée par la décision d'exécution 2012/535/UE du 26 septembre 2012 relative à la mise en place de mesures d'urgence destinées à prévenir la

propagation dans l'Union Européenne de *Bursaphelenchus xylophilus*. Rapport d'expertise collective, pp. 42. Disponible à : <https://www.anses.fr/fr/system/files/SVEG2014sa0103Ra.pdf>

Produits destinés à un public large

Les produits surlignés en jaune sont le résultat du co-encadrement d'étudiants.

1) Activités de vulgarisation

- [1] Perdereau E, Andrieu D, Suppo C, **Robinet C**, Bagnère A-G (2015) Termites en région Centre : Vous voulez tout savoir sur les termites dans la région ? Réunion publique finale du projet scientifique TermiCentre, Tours, 10 février 2015.
- [2] **Robinet C**, Rousselet J (2014) L'évolution du climat et des paysages favorise l'expansion de la processionnaire du pin. Dossier «Le climat change, que faire au jardin ? ». Jardins de France 635. Nov-déc 2014, p. 27-28.
- [3] Jactel H, Desprez Loustau ML, Marcais B, Piou D, **Robinet C**, Roques A (2012). Evolution des risques biotiques en forêt. Innovations Agronomiques, 18, 87-94.
- [4] **Robinet C**, Rousselet J, Imbert CE, Sauvard D, Garcia J, Goussard F, Roques A (2010) Le réchauffement climatique et le transport accidentel par l'homme responsables de l'expansion de la chenille processionnaire du pin. Forêt Wallonne, 108, 19-27.
- [5] Leblond A, Martin J-C, Provendier D, Gutleben C, Napoléone C, Géniaux G, **Robinet C** (2010) Processionnaire du pin, la première enquête. Nuisibles et Parasites Information, pp. 23-25.
- [6] Leblond A, Martin J-C, Napoléone C, G Géniaux, **Robinet C**, Provendier D, Gutleben C (2010) La processionnaire du pin vue par ses gestionnaires. Une enquête auprès des communes françaises donne un nouveau regard sur ce ravageur. Phytoma, avril 2010, pp. 18-23.
- [7] Leblond A, Martin J-C, **Robinet C**, Napoléone C, Géniaux G, Provendier D, Gutleben C (2010) La processionnaire du pin prend ses aises. Le lien horticole, volume 7/693, pp. 12-13.
- [8] Leblond A, Martin J-C, **Robinet C**, Napoléone C, Géniaux G, Provendier D, Gutleben C (2010) Processionnaire du pin, le grand inventaire. Horticulture et paysage, N°113, pp. 38-39.
- [9] Leblond A, Martin J-C, Provendier D, Gutleben C, **Robinet C**, Napoléone C (2009) Inventaire et évaluation des méthodes de lutte contre la processionnaire du pin. Enquête nationale – Guide technique.
- [10] **Robinet C** (2009) Un ver à l'assaut des pinèdes. *Pour la Science*, 65, p.46.
- [11] Rousselet J, **Robinet C**, Saintonge F-X (2005) Progression de l'aire de répartition de la processionnaire du pin : relation avec le climat. *Forêt Entreprise*, 162, 38-41.

2) Communication à la presse et médias, interviews, salons

- [1] Augustin S, Bertel O, **Robinet C**, Rousselet J. (2014) Le Monde change, les espèces bougent. Fêtes de la Science, 4-5 octobre 2014, Orléans. (Poster)
- [2] Amouroux V (2013) Film documentaire de 43 minutes « La chenille processionnaire du pin », « Conquérants ¾ », ARTE, diffusé le 25 sept 2013. Interview de plusieurs scientifiques, dont **C Robinet**. Grand Prix du Festival International du Film Animalier d'Albert (2014)
- [3] **Robinet C** (2013) Interview par le Journal La Croix pour l'article « Maladie des plantes. Un nouvel outil pour prédire l'expansion des parasites », 23/10/2012.
- [4] **Robinet C** (2012) Interview par Jacques Exbalin dans le dossier « Coup de chaleur sur la faune et la flore – Les effets du réchauffement climatique », « Jusqu'où la processionnaire du pin peut-elle coloniser le Massif Central ? » « Comment enrayer la progression de la chenille processionnaire du pin ? », LIBRI 2 – 2012, p 32-33.
- [5] Marçais B & **Robinet C** (2011) L'évolution du climat modifie-t-elle l'impact des parasites sur la forêt ? Intervention au salon international de l'agriculture dans le cadre d'une rencontre

organisée par l'INRA autour du thème « Bioagresseurs en forêt : comprendre les évolutions, analyser les risques, chercher des solutions », Paris, 24/02/2011.

- [6] **Robinet C** & Roques A (2009) Diaporama sur l'expansion de la chenille processionnaire du pin en lien avec le changement climatique, salon « Planète Mode d'Emploi », Paris, 24-27/09/2009.
- [7] Fiche de Presse Info (INRA), 05/08/2009, « Le rôle de l'homme désormais intégré aux modèles de dissémination du nématode du pin ».
- [8] Rousselet J, **Robinet C** & Roques A (2009) Réchauffement climatique : De nouveaux insectes jouent les envahisseurs. La Tribune d'Orléans, N° 122 du 14 au 20 mai 2009.
- [9] **Robinet C**, Goussard F & Rousselet J (2009) Interview de France 3 sur la progression de la processionnaire du pin et les dangers en ville, diffusé le 23/03/2009.
- [10] Moutou F, Rousselet J & **Robinet C** (2007) Interview de France-Info sur la progression de la processionnaire du pin en France, diffusé le 19/04/2007.
- [11] **Robinet C** & Roques A (2007) Diaporama sur l'évolution passée et la prévision future de l'aire de distribution de la processionnaire du pin (résultant du modèle mathématique), salon international de l'agriculture, Paris, 4-11/03/2007.
- [12] Rousselet J, **Robinet C** & Roques A (2007) Processionnaire du pin et changement climatique : d'un ravageur forestier à une nuisance urbaine, salon international de l'agriculture, Paris, 4-11/03/2007 (poster, dépliant et film de 4'21, réalisation Paillard G.).

Mémoire d'Habilitation à Diriger des Recherches

Introduction générale

1) Introduction

Les recherches en modélisation que j'ai conduites depuis ma thèse visent à mieux comprendre les mécanismes sous-tendant les réponses des espèces aux changements d'origine anthropique, en se déclinant selon deux grands axes : invasions biologiques et espèces natives en expansion.

La définition des termes utilisés en écologie des invasions est sujette à débat de manière récurrente et fait l'objet de différentes publications (e.g., IUCN, 2000 ; Richardson et al., 2011 ; Thévenot, 2013). Dans ce mémoire, je considère qu'une invasion biologique correspond à l'arrivée et la propagation démographique et spatiale d'une espèce exotique, celle-ci étant définie comme une espèce introduite volontairement ou accidentellement par l'homme en dehors de son aire de distribution naturelle (Thévenot, 2013). Une espèce invasive se réfère à une espèce exotique pouvant se maintenir sur plusieurs cycles biologiques, se reproduire souvent en grand nombre à une grande distance des parents et/ou du site d'introduction et s'étendre sur de grandes distances (Richardson et al., 2011). Selon la définition choisie, cette espèce est dite invasive indépendamment de son impact (e.g., Richardson et al., 2011). Dans d'autres cas, elle est dite invasive si elle a un impact négatif sur l'économie, l'environnement ou la santé (IUCN, 2000). Une espèce native est une espèce qui a évolué dans son aire d'origine ou est arrivée par des moyens naturels, sans intervention de l'homme (Richardson et al., 2011). Une espèce native en expansion devient donc invasive dès lors qu'elle est introduite volontairement ou accidentellement par l'homme sur un nouveau territoire.

Dans cette introduction générale, je vais tout d'abord détailler ces deux axes, invasions biologiques et espèces natives en expansion, en mettant en lumière les problématiques qui leur sont communes et le rôle de la modélisation dans ce contexte. Puis, je présenterai mes objectifs et l'organisation des chapitres. Je finirai cette introduction générale en rappelant le contexte des études correspondant à chacun des chapitres. Les références citées en gras sont les publications dans lesquelles je suis co-auteur, et lorsqu'elles sont suivies d'un astérisque, elles sont issues d'un encadrement d'un Master 2, un doctorant ou un post-doctorant.

2) Les invasions biologiques

Le nombre d'espèces invasives a augmenté de manière exponentielle ces dernières années notamment en lien avec la mondialisation, l'intensification des échanges commerciaux et l'accélération des moyens de transport (Levine & D'Antonio, 2003 ; Lin et al., 2007 ; Westphal et al., 2008 ; DAISIE, 2009 ; Hulme, 2009 ; Aukema et al., 2010 ; Roques, 2010). Les marchandises proviennent de n'importe quelle région du globe, en nombre de plus en plus élevé. Par conséquent,

la probabilité d'importer un produit infesté par une espèce potentiellement invasive augmente et cette espèce a plus de chance de survivre durant son transport qui est de plus en plus rapide entre son pays d'origine et le pays de destination (DAISIE, 2009 ; Roques, 2010). Une fois arrivée sur un nouveau territoire, cette espèce fait face à différentes barrières (Blackburn et al., 2011). Elle peut ou non survivre dans le milieu environnant, s'y établir durablement, augmenter son niveau de population, étendre sa distribution et causer des dégâts aussi bien d'ordre écologique que phytosanitaire, sanitaire et/ou économique. Toutefois, les espèces exotiques arrivées dans un nouveau territoire ne deviennent pas toutes invasives et elles ne causent pas toutes des nuisances. Seulement un certain pourcentage de ces espèces peuvent franchir chacune des étapes d'une invasion biologique : transport, introduction, établissement et expansion (Figure 1 ; Williamson et Fitter, 1996).

Après les deux premières étapes (transport et introduction), l'espèce exotique doit alors s'établir. Au-delà des caractéristiques de l'espèce étudiée, de ses traits de vie et de ses contraintes climatiques, le nombre d'individus introduits dans un nouvel environnement peut jouer un rôle dans ses capacités à s'établir. Lorsque la densité de population est faible, chez certaines espèces, cela peut affecter ses capacités à trouver de la nourriture, à échapper aux ennemis naturels, à se reproduire de manière viable (problèmes de consanguinité à faible densité de population) et à trouver son partenaire pour se reproduire. Tous ces effets, connus sous le nom d'effets Allee, peuvent conduire à la baisse de la densité de population et à l'extinction d'une population (Allee et al., 1949 ; Dennis, 1989 ; Courchamp et al., 1999 ; Berec et al., 2007 ; Courchamp et al., 2008), en particulier chez les espèces invasives (Liebhold & Bascompte, 2003 ; Drake & Lodge, 2006 ; **Tobin et al., 2009** ; Tobin et al., 2011). Plus précisément, chez certaines espèces, il existe un seuil de densité de population, appelé seuil d'Allee, en dessous duquel le taux de croissance de la population diminue. Ce seuil est un point d'équilibre instable (Liebhold & Tobin, 2010). Lorsque le niveau de population passe au-dessus de ce seuil, alors le taux de croissance augmente, éloignant la densité de population de ce seuil critique. Lorsque des individus sont introduits dans un nouveau territoire, ces effets d'Allee peuvent expliquer en partie l'échec de l'établissement d'une population. Ces effets sont importants à prendre en compte en matière d'éradication car l'élimination d'un certain nombre d'individus peut suffire pour éliminer toute une population (Liebhold & Bascompte, 2003 ; Tobin et al., 2011 ; Liebhold et al., 2015). D'autre part, des introductions répétées d'individus à un même endroit peut éventuellement permettre à la population de franchir le seuil critique et ainsi de s'établir (Drake & Lodge, 2006 ; Drury et al., 2007). Cette pression de propagules est donc un élément clé pour comprendre le succès d'établissement d'une population (Kolar & Lodge, 2001 ; Lockwood et al., 2005).

Entre l'établissement et l'expansion des populations, il peut y avoir une phase de latence (Pyšek & Prach, 1993 ; Crooks, 2005 ; Facon et al., 2006). Cette phase peut être plus ou moins longue suivant les groupes, et atteindre jusqu'à plusieurs décennies, avant que la population puisse se propager. Connaître la date d'introduction des espèces invasives est donc relativement difficile car elles sont souvent détectées seulement lors de leur expansion ou de leur impact, soit plusieurs années après leur introduction. Chez les insectes, les oiseaux et les reptiles, cette phase de latence semble être plus courte que chez les autres groupes en raison de leur mobilité (Essl et al., 2011). De plus, pour les insectes, la durée de cette phase de latence en Europe s'est considérablement réduite depuis la fin des années 1990 (Roques et al., 2016).

Après l'établissement, l'espèce invasive doit franchir l'étape d'expansion de son aire de distribution dans le nouveau territoire. On peut définir l'expansion comme la résultante de la croissance de la population et de ses capacités de dispersion (Shigesada & Kawasaki, 1997). La croissance peut dépendre de multiples facteurs et notamment du climat. La dispersion peut se faire de différentes manières : une dispersion à courte distance généralement due à la dispersion active de l'espèce, une dispersion à longue distance généralement due au transport accidentel (ou intentionnel) par l'homme, ou une dispersion stratifiée combinant ces deux types de dispersion (Shigesada & Kawasaki, 1997).

Par ailleurs, les invasions biologiques se déroulent dans le contexte d'un monde changeant. L'effet du changement climatique ne peut être ignoré car il peut affecter chacune des étapes de l'invasion (Walther et al., 2009 ; Figure 1).

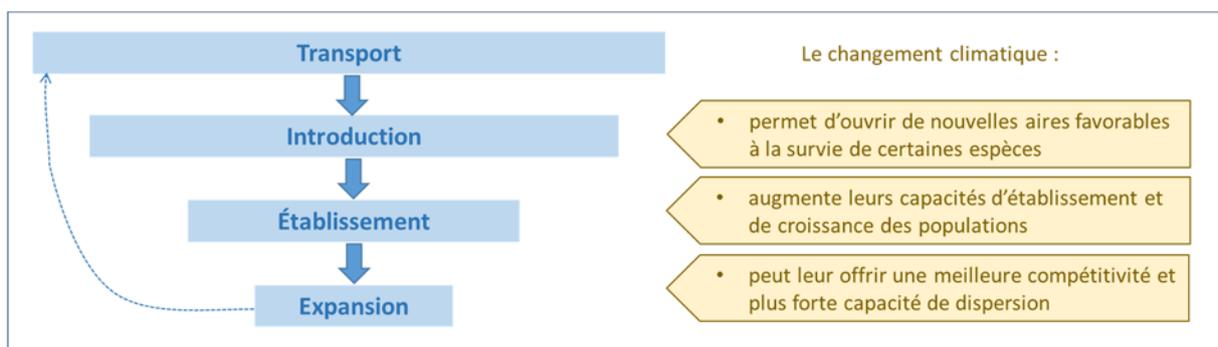


Figure 1 : Principales étapes d'une invasion biologique et effets du changement climatique sur ces différentes étapes (dérivé de Williamson & Fitter, 1996 ; Ducan et al., 2003 ; Walther et al., 2009).

Devant le danger que représentent ces espèces invasives, la Convention Internationale pour la Protection des Végétaux (CIPV) ainsi que l'Organisation Mondiale du Commerce (OMC) recommandent de faire des analyses de risques phytosanitaires (ARP) afin de justifier scientifiquement des mesures de protection prises par chacun des pays (accord sur les mesures sanitaires et phytosanitaires). Ces analyses sont réalisées pour les espèces les plus préoccupantes, généralement placées sur des listes de quarantaine. Par exemple, l'OEPP tient à jour une liste A1 pour les espèces préoccupantes qui ne sont pas encore présentes sur son territoire et une liste A2 pour celles qui sont présentes mais seulement localement. Ces analyses de risques évaluent les probabilités de transport, d'introduction, d'établissement, les capacités potentielles d'expansion et les conséquences économiques potentielles en tenant compte des incertitudes associées (FAO, 2007 ; EFSA PLH, 2010 ; Soliman et al., 2010 ; Leung et al., 2012 ; Soliman et al., 2015). Elles permettent de faire évoluer la législation tout en cherchant un compromis entre la réduction de ce risque d'invasion à un niveau acceptable et la poursuite du commerce international (FAO, 2007 ; Jeger et al., 2012). Ces analyses de risques ont évolué ces dernières années, allant d'une évaluation qualitative vers une quantification des risques grâce aux nouveaux moyens technologiques d'acquisition de données, à de nouveaux outils d'aide à la décision et à l'essor de la modélisation dans ce domaine (Baker et al., 2009 ; Venette et al., 2010 ; Baker et al., 2012 ; Kehlenbeck et al., 2012 ; Venette, 2015).

3) Les espèces natives en expansion

Les changements globaux, incluant le changement climatique mais aussi la modification des habitats et leur fragmentation, peuvent affecter l'aire de distribution des espèces natives. Certaines voient leur aire se rétracter et d'autres se déplacer ou s'étendre vers les pôles ou en altitude (Parmesan et al., 1999 ; Hughes, 2000 ; Walther et al., 2002 ; Parmesan, 2006 ; Chen et al., 2011 ; Bebbler, 2015). Bien que différents facteurs puissent expliquer ces modifications d'aires de distribution, c'est souvent le rôle de la hausse moyenne des températures qui est étudié. Chez les insectes, comme chez les plantes, ce facteur revêt une importance particulière car leur vitesse de développement est étroitement liée à la température. Les animaux ectothermes ainsi que les plantes subissent directement les effets des variations de températures (Liu et al., 1995 ; Chuine et al., 2003 ; **Robinet & Roques 2010 ; Robinet et al., 2015a**). Les températures à la surface du globe ont augmenté de 0,85°C entre 1880 et 2012, avec une accélération au cours des dernières décennies (IPCC, 2014). Par ailleurs, les scénarii climatiques du GIEC prévoient une hausse des températures de l'ordre de 0,3°C à 4,8°C en 2081-2100 par rapport à la période de référence 1986-2005 (IPCC, 2014). Dans ce contexte, les espèces natives (en particulier les insectes et les plantes) vont devoir s'adapter et des changements importants sont attendus dans le futur.

Au cours de mes recherches, je me suis principalement intéressée aux processus de dispersion et par extension aux espèces étendant leur aire de distribution. C'est pourquoi, dans ce mémoire, je ne traite que des espèces natives qui sont en expansion. Après la dispersion des individus au-delà de leur aire de distribution, encore faut-il qu'ils puissent survivre dans ce nouveau territoire. En effet, à la marge de leur aire climatique favorable, des individus peuvent potentiellement se disperser dans un milieu défavorable et ne pas y survivre. C'est pour cette raison que l'étude de l'expansion d'espèces natives nécessite de prendre en compte non seulement le processus de dispersion mais également les capacités d'établissement et de croissance des populations dans le contexte du changement climatique.

Chez les espèces natives en expansion soumises à des effets Allee, les capacités d'expansion peuvent être inversement corrélées aux capacités de dispersion. Supposons qu'une population fait face à une barrière (climatique ou physique) et qu'elle doit franchir un corridor étroit pour continuer ensuite son expansion dans un vaste territoire qui lui est favorable. À la sortie de ce corridor, si les individus ont de grandes capacités de dispersion, ils vont être subitement disséminés dans un vaste espace. La densité de population va brusquement chuter, pouvant alors passer sous le seuil critique d'Allee. Dans ce cas, l'espèce ne va pas pouvoir s'étendre au-delà du corridor (Roques et al., 2008a). Cela montre que les capacités de dispersion peuvent paradoxalement être un frein à l'expansion. Toutefois, la forme du corridor est très importante car un élargissement progressif du corridor peut permettre à la densité population de se maintenir au dessus du seuil d'Allee et ainsi poursuivre son expansion. Par conséquent, l'expansion d'une espèce est la résultante non seulement ses capacités de dispersion et de croissance (dépendant notamment des effets Allee) mais aussi de la forme de son enveloppe bioclimatique.

4) Des problématiques communes malgré des différences biologiques fondamentales

De manière évidente, le processus d'expansion est un point commun entre invasions biologiques et espèces natives en expansion. Au-delà de facteurs limitants tels que le climat ou l'habitat, les mécanismes de croissance et de dispersion sont des éléments importants à prendre en compte dans les deux cas. De plus, lorsqu'une espèce invasive ou native en expansion arrive sur un nouveau territoire, les conditions doivent permettre son établissement pour qu'elle puisse s'y maintenir. C'est à ce titre que l'étape d'établissement doit être étudiée aussi bien chez les espèces natives en expansion que chez les espèces invasives. De plus, lorsque ces espèces arrivent sur un nouveau territoire, elles peuvent faire face toutes les deux à des effets Allee. En dehors de l'étape d'introduction, les autres étapes sont donc communes aux invasions biologiques et aux espèces natives en expansion. Cela justifie donc de les étudier ensemble.

Toutefois, malgré des problématiques communes évidentes, il ne faut pas oublier que les invasions biologiques et les espèces natives en expansion se distinguent par des différences biologiques fondamentales. Comme je le montrerai dans la dernière partie de ce mémoire (voir partie « Perspectives »), les variabilités entre populations d'une espèce sont importantes à prendre en compte. Chez les espèces invasives, les individus introduits dans un nouveau territoire ne peuvent pas fournir un pool génétique représentatif de la diversité génétique de la population d'origine (Puillandre et al., 2008). Cette réduction de la diversité génétique pourrait être un facteur qui limite l'adaptation de ces populations à leur nouveau milieu (Facon et al., 2006) et avoir des répercussions sur les capacités d'établissement et d'expansion. De plus, les individus introduits dans un nouveau territoire ne sont généralement pas accompagnés de leurs ennemis naturels, ce qui peut expliquer une meilleure survie que celle des espèces natives (Wolfe, 2002). Dans la suite de ce mémoire, je me concentrerai sur les problématiques communes et je ne reviendrai sur les variabilités entre populations d'une même espèce que dans la partie « Perspectives ».

5) Le rôle de la modélisation

Pour comprendre le mécanisme d'invasion ou d'expansion, divers outils peuvent être utilisés : (i) des expériences sur le terrain ou en laboratoire sous conditions contrôlées pour tester le rôle de différents facteurs, (ii) l'analyse génétique pour étudier les flux de gènes, tracer l'origine des populations et déterminer les voies de dispersion, et (iii) la modélisation pour mieux comprendre les mécanismes et prévoir l'évolution future. C'est souvent la combinaison de plusieurs outils qui permet d'avancer dans la compréhension des mécanismes. La modélisation est une représentation mathématique simplifiée d'un processus qui permet à la fois de mieux comprendre le passé en testant différentes hypothèses mais aussi de prévoir l'évolution possible dans le futur sous différents scénarios. La modélisation est généralement basée sur une série d'hypothèses émises à partir de connaissances préalables. Les résultats sont donc valables sous la condition que ces hypothèses soient effectivement vérifiées. En fonction de la question posée et des données disponibles, différents modèles peuvent être développés. Si l'on veut obtenir une représentation moyenne du processus, on utilise des modèles déterministes dans lesquels les paramètres prennent chacun une seule valeur. Si l'on veut tenir compte de la variabilité, notamment dans le cas de processus faisant

Intervenir un événement aléatoire, on utilise des modèles stochastiques dans lesquels la valeur de chaque paramètre est tirée au hasard selon une certaine loi de probabilité. Dans le cas de modèles stochastiques, il est alors nécessaire de faire plusieurs répétitions pour obtenir un résultat représentatif.

Un élément central dans la modélisation est la qualité du jeu de données disponible et son exhaustivité. Les données ont en effet des répercussions directes sur la précision et la fiabilité des résultats obtenus. Les données permettent à la fois de calibrer le modèle et de le valider. Dans l'idéal, deux jeux de données indépendants doivent être considérés pour chacune de ces étapes. En pratique, dans le domaine des invasions biologiques et des espèces natives en expansion, les données sont souvent difficiles à obtenir car elles doivent être récoltées à grande échelle spatiale et/ou temporelle, et sont empreintes d'une grande variabilité et stochasticité. Les modèles doivent prendre en compte autant que possible la sensibilité et l'incertitude liées à chacun des paramètres (Figure 2). Les paramètres les plus sensibles doivent être connus avec une grande précision.

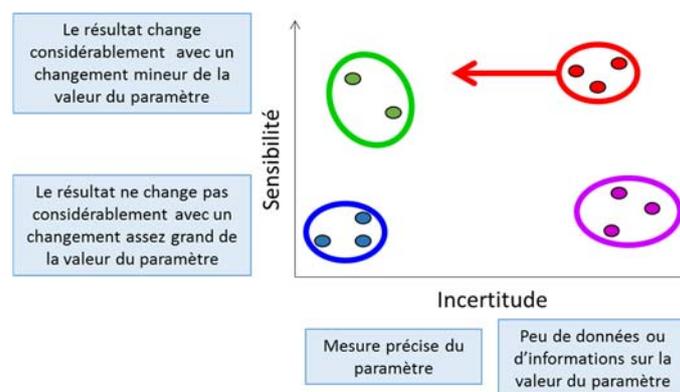


Figure 2 : La sensibilité et l'incertitude sont deux éléments importants à prendre en compte dans les modèles. Les paramètres les plus sensibles et les plus incertains (en rouge) doivent être mieux estimés pour pouvoir réduire l'incertitude (flèche rouge) et obtenir un résultat plus robuste. Les paramètres estimés avec une grande incertitude mais peu sensibles (en violet), les paramètres très sensibles mais estimés de manière très précise (en vert) et les paramètres peu sensibles estimés de manière précise (en bleu) ne posent pas de problème important dans la robustesse du modèle et la fiabilité des résultats.

Différents types de modèles peuvent être développés pour étudier chacune des étapes d'une invasion biologique.

Étape 1 : transport et introduction

Les routes empruntées par les espèces invasives sont variées (Hulme et al., 2008). L'identification et la quantification des facteurs impliqués dans ces routes d'invasion sont devenues essentielles pour réduire les risques d'invasion (Essl et al., 2015). Les modèles, appelés en anglais « pathway models », décrivent les risques d'introduction d'une espèce invasive avec l'activité humaine en fonction des marchandises potentiellement infestées et déplacées à travers un réseau. Par exemple, en prenant en compte les marchandises arrivant dans les ports maritimes internationaux au Canada ainsi que les flux le long des principaux axes routiers au Canada, Yemshanov et al. (2012) ont construit une matrice de probabilités de passage d'un point à un autre. Cette approche leur a permis d'identifier deux zones urbaines canadiennes particulièrement susceptibles de recevoir des espèces invasives forestières. La diversité de ces modèles étant très grande, j'ai participé à l'élaboration d'une synthèse concernant ces modèles, en proposant une classification : (1) les modèles déterministes décrivant les flux, (2) les modèles stochastiques décrivant les flux, (3) les modèles « agent-centrés » (l'agent étant

soit un individu de l'espèce invasive soit son vecteur) sans interaction entre l'agent et la trajectoire qu'il va suivre, (4) les modèles « agent-centrés » avec interaction entre l'agent et la trajectoire qu'il va suivre (Douma et al., soumis *).

Étape 2 : établissement

Comme les facteurs environnementaux expliquent en grande partie la distribution des espèces, ils sont souvent utilisés pour déterminer leur distribution potentielle et prévoir leurs modifications dans le contexte des changements globaux (Guisan & Zimmermann, 2000). Deux grands types de modèles existent : les modèles corrélatifs et les modèles mécanistes, chacun ayant leurs propres avantages et inconvénients (Tableau 1 ; Leriche, 2010). Les modèles corrélatifs reposent sur la caractérisation de l'enveloppe bioclimatique d'une espèce et de son établissement potentiel (e.g., MAXENT, BIOCLIM, GARP) (Elith et al., 2006 ; Elith & Leathwick, 2009). Ils peuvent aussi être appelés empiriques ou statistiques. Dans ce cas, des points de présence et éventuellement d'absence ou de pseudo-absence permettent d'identifier les conditions climatiques ou plus largement environnementales favorables à la présence de cette espèce par similarité aux conditions qu'elle rencontre là où elle est présente. Ces modèles peuvent s'appliquer lorsque les connaissances sur la biologie de l'espèce sont limitées. Ils sont particulièrement utiles pour déterminer l'aire de distribution potentielle d'une espèce exotique invasive. En revanche, la validité de cette approche peut être remise en question dans le contexte du changement climatique où certaines corrélations pourraient ne plus se vérifier dans le futur (Tableau 1). Si ces modèles peuvent être utiles pour la compréhension, les prévisions qui en résultent sont à interpréter avec précaution (Araújo et al., 2005). Chez les espèces invasives qui, par définition, ne sont pas en équilibre avec leur environnement, les points de présence ne suffisent pas à caractériser l'aire climatiquement favorable. En effet, elles pourraient potentiellement coloniser un territoire beaucoup plus grand que l'aire où elles sont présentes. Ce biais est clairement montré pour la chrysomèle des racines du maïs, *Diabrotica virgifera virgifera*, en testant différents jeux de données pour calibrer les modèles (Dupin et al., 2011). Pour éviter de tels problèmes, des modèles mécanistes décrivant la survie, la croissance, la phénologie et/ou la physiologie peuvent être développés. Ces modèles permettent de tester différentes hypothèses en prenant en compte les caractéristiques biologiques propres à l'espèce étudiée et le mécanisme de réponse sous-jacent. Il existe une grande variété de modèles mécanistes, allant de modèles estimant la mortalité des populations aux températures minimales hivernales (e.g., Tràn et al., 2007) aux modèles phénologiques sur une partie ou sur la totalité du cycle biologique, et éventuellement sur plusieurs générations (e.g., Gray, 2004). Bien que basés essentiellement sur les contraintes climatiques, les modèles décrivant la distribution des espèces peuvent et devraient également tenir compte de la couverture des sols et du changement d'occupation des sols pour l'habitat, mais aussi des interactions biotiques et des mécanismes de dispersion (Hill et al., 2001 ; Heikkinen et al., 2006 ; Thuiller et al., 2006). Un modèle intermédiaire entre les modèles corrélatifs et les modèles mécanistes, couramment utilisé chez les insectes, est le modèle CLIMEX (Sutherst & Maywald, 1985; Kriticos et al., 2015). Il permet à la fois de tenir compte des points de présence et absence tout en considérant certains paramètres biologiques.

Tableau 1 : Comparaison des modèles mécanistes et corrélatifs (d'après Leriche, 2010).

| | Modèles mécanistes | Modèles corrélatifs |
|---------------------------------------|--------------------|---------------------|
| Besoin en données | Fort | Faible |
| Temps de calibration et de traitement | Long | Court |
| Nombre d'espèces traitées | Faible | Élevé |
| Puissance explicative | Forte | Faible |
| Projection future | Possible | Erronée |
| Validation | Indépendante | Croisée |
| Approximation de la niche : | Fondamentale | Réalisée |

Étape 3 : expansion

L'expansion de l'aire de distribution d'une espèce dépend à la fois des capacités de dispersion et de croissance mais aussi d'établissement dans le nouveau territoire. Certaines études sur les capacités d'expansion privilégient plutôt l'étape d'établissement en prenant en compte des processus de dispersion très simples (e.g., pas de dispersion, dispersion au sein des habitats continus, dispersion infinie ; Peterson et al., 2002). D'autres études, plus théoriques, se focalisent sur la dispersion d'une espèce au sein d'un habitat homogène bien que la question de l'hétérogénéité spatiale soit maintenant de plus en plus prise en compte (Shigesada & Kawasaki, 1997 ; Hastings et al., 2005 ; Roques et al., 2008b).

Selon la théorie des chemins aléatoires, si des individus sont tous initialement placés à un point donné et qu'ils ont une certaine probabilité de se déplacer d'un pas dans chaque direction à chaque pas de temps, alors la densité de population à tout instant t suit une courbe gaussienne. Cette courbe est solution du modèle de diffusion (Shigesada & Kawasaki, 1997). En prenant également en compte la croissance, les modèles de réaction-diffusion décrivent l'expansion d'une population. Ces modèles, considérant une dispersion courte distance, génère une vague de colonisation avançant à vitesse constante. En revanche, un modèle de diffusion stratifiée combinant à la fois dispersion courte et longue distance génère une vague de colonisation qui accélère (Shigesada & Kawasaki, 1997). Le type de dispersion laisse une signature au niveau de la diversité génétique des populations. Alors que les dispersions à longue distance se traduisent par une grande diversité génétique mais peu de différenciation entre populations, les dispersions à courte distance se traduisent par une baisse progressive de la diversité le long du gradient de colonisation et un éloignement par la distance entre les populations (Klein et al., 2006). L'analyse génétique des populations peut donc permettre au modélisateur de choisir le modèle le plus approprié pour décrire la dispersion. Au-delà des modèles de réaction-diffusion, d'autres types de modèles sont également utilisés. Par exemple, les noyaux de dispersion permettent de décrire les probabilités qu'une propagule se disperse dans tout point de l'espace selon une loi statistique qui peut prendre différentes formes (Klein et al., 2006). Les automates cellulaires quant à eux permettent de décrire l'état d'une cellule au temps $t+1$ sur l'ensemble d'une grille en fonction de l'état au temps t d'un nombre fini de cellules dans son voisinage (Pukkala et al., 2014). Tous ces modèles qui décrivent de manière explicite la dispersion spatiale peuvent être utilisés plus généralement pour décrire l'expansion des populations.

6) Mes objectifs et le plan du mémoire

Au cours de ma carrière, j'ai développé des modèles afin d'explorer les différents mécanismes impliqués dans les invasions biologiques et dans l'expansion géographique d'espèces natives, couvrant ainsi les deux volets de recherche de l'URZF où je travaille.

Pour cela, je me suis appuyée sur différents cas d'études, principalement insectes ou organismes forestiers causant des nuisances sanitaires et/ou phytosanitaires (voir descriptif des espèces donné en annexe). Au-delà de ces modèles espèce-centrés, j'ai également développé des modèles génériques, maintenant à disposition de la communauté scientifique impliquée dans les analyses de risques phytosanitaires (voir la partie Applications). Ces modèles génériques sont donc applicables à toute espèce (insecte ou pathogène) potentiellement invasive.

Ce mémoire n'a pas le but d'accumuler les cas d'étude mais au contraire d'illustrer, à travers différents modèles biologiques et problématiques, les différentes approches de modélisation que j'ai utilisées ainsi que les mécanismes identifiés par ces approches. Le plan de ce rapport ne suit donc pas l'ordre chronologique de mes recherches mais il suit l'ordre chronologique du processus d'invasion, en séparant les deux thématiques (invasions biologiques *versus* espèces natives en expansion) (Tableau 2). Mes principales publications, mes co-encadrements, mes collaborations ainsi que le type de modèle utilisé sont clairement indiqués au début de chaque chapitre. Le Tableau 3 résume par chapitre le contexte de chaque étude et présente mes responsabilités dans les projets associés.

Le chapitre 1 traite des risques d'entrée des espèces invasives, le chapitre 2 traite des capacités d'établissement du bombyx disparate, *Lymantria dispar*, et les chapitres 3 à 6 traitent des capacités d'expansion. L'étude des capacités de dispersion et d'expansion potentielle d'aires de distribution étant l'axe principal de mes recherches, cette partie est dominante dans ce mémoire. J'ai abordé cette problématique de l'expansion sous différents angles. Tout d'abord, concernant les espèces invasives, j'ai participé au développement d'un modèle générique d'expansion (chapitre 3), je me suis également intéressée à l'expansion des espèces sociales (frelon asiatique, *Vespa velutina*, et termite invasif nord-américain, *Reticulitermes flavipes*) (chapitre 4), et à l'expansion d'un organisme invasif en association phorétique avec un insecte vecteur natif (le nématode du pin, *Bursaphelenchus xylophilus*, et le vecteur *Monochamus galloprovincialis*) (chapitre 5). Concernant les espèces natives en expansion, je me suis intéressée dans le chapitre 6 au cas de l'expansion la processionnaire du pin, *Thaumetopoea pityocampa*, et du puceron lanigère du peuplier, *Phloeomyzus passerinii*, en lien avec le changement climatique et les activités humaines. Je terminerai ce rapport par les applications, montrant l'intérêt de mes recherches dans la gestion concrète des risques, et par mes perspectives scientifiques pour les prochaines années.

Tableau 2 : Organisation des chapitres de ce mémoire.

| Étape | Invasions biologiques | Espèces natives en expansion |
|---------------|---|---|
| Introduction | Chapitre 1 : modèle générique d'introduction | |
| Établissement | Chapitre 2 : modélisation des effets Allee | |
| Expansion | Chapitre 3 : modèle générique d'expansion Chapitre 4 : modèle d'expansion d'espèces sociales Chapitre 5 : modèle d'expansion d'un invasif porté par un natif | Chapitre 6 : modèles d'expansion en lien avec le changement climatique et les activités humaines |

Tableau 3 : Contexte de chacune des études.

| Chapitre | Contexte |
|----------|--|
| 1 | Mon travail sur le risque d'entrée d'espèces invasives est le fruit d'une collaboration avec des collègues de l'Université de Wageningen (Pays-Bas), Wopke van der Werf, Lia Hemerik, Monique Mourits et Jacob (Bob) Douma dans le cadre du projet PPM-PIRATES financé par l'EFSA (2012-2015). Ce projet visait à évaluer les probabilités d'entrée d'espèces invasives avec l'importation de différents produits : fleurs coupées, plantes en pot, graines, bois rond et bois scié. J'ai été responsable du travail pour les deux derniers groupes sur l'importation de bois. C'est à ce titre que j'ai supervisé un post-doctorant, Jacob Douma, recruté à l'Université de Wageningen. J'ai participé à la rédaction d'un rapport scientifique externe de l'EFSA (Douma et al., 2015*). |
| 2 | Le travail présenté dans ce chapitre sur les probabilités de reproduction du bombyx disparate et le rôle des effets Allee dans son invasion a été fait dans le cadre de mon post-doctorat aux USA à l'USDA Forest Service, Morgantown (WV) avec Andrew (Sandy) Liebhold ainsi qu'avec Ottar Bjørnstad de l'université de PennState, University Park (PA). Ce post-doctorat m'a permis d'étendre mon réseau de collaboration, notamment avec Patrick Tobin (Université de Washington, Seattle, WA, USA) et David Gray (Ressources naturelles Canada, Fredericton, NB, Canada). |
| 3 | Le développement du module générique d'expansion s'est fait en collaboration avec Wopke van der Werf (Université de Wageningen, Pays-Bas) et Hella Kehlenbeck (Julius Kühn Institute, Allemagne) avec la contribution de nombreux partenaires du projet européen PRATIQUE. J'ai été co-responsable d'une tâche dans ce projet et j'ai participé à la rédaction du rapport du livrable (D2.6 ; Robinet et al., 2011a). |
| 4 | Le développement du modèle d'expansion du frelon asiatique et du termite invasif s'est fait en étroite collaboration avec Christelle Suppo (IRBI, Tours) dans le cadre de deux contrats régionaux, FRELON et TERMICENTRE. Dans le projet TERMICENTRE, j'ai également collaboré avec Dominique Andrieu (MSH Val de Loire, Tours) pour la définition de l'aire favorable aux termites. |
| 5 | La modélisation de l'expansion du nématode du pin s'est déroulée au cours de différents projets, notamment un projet financé par le DSF que j'ai coordonné et par un projet européen, REPHRAME, dans lequel j'ai été responsable de la partie consacrée à la modélisation. J'ai collaboré avec de nombreux partenaires européens (français, portugais, anglais,...) et chinois (Jianghua Sun, Chinese Academy of Sciences). J'ai co-encadré un doctorant sur cette thématique, Julien Haran, et j'ai participé à l'encadrement d'un autre doctorant, Tarek Soliman, sur l'aspect dispersion du nématode. |
| 6 | Le travail de modélisation que j'ai fait sur l'expansion de la processionnaire du pin a débuté avec ma thèse et s'est poursuivi jusqu'à présent. J'ai participé à plusieurs projets (réseau PCLIM, FAST, ANR URTICLIM, projet Européen PROMOTH, contrat régional), coordonné la partie française d'un projet financé par le Royaume-Uni (FUTURE TREE PESTS), collaboré avec de nombreux partenaires européens (français, italiens, autrichiens, anglais ...) et encadré un Master 2. Mon travail sur le puceron lanigère du peuplier s'est fait en collaboration avec Stéphanie Bankhead (Université d'Orléans) dans le cadre du projet régional ADRIEN. J'avais préalablement co-encadré la partie modélisation de la thèse de Sophie Pointeau sur cette problématique. |

Chapitre 1

Les risques d'entrée d'espèces invasives : un modèle générique



Publications dans des journaux scientifiques:

- Douma JC, Pautasso M, Venette R, **Robinet C**, Hemerik L, Mourits M, Schans J, van der Werf W. Pathway models for the introduction of alien plant pests – an overview and cluster analysis. Soumis à *Ecological Applications*
- Douma JC, Hemerik L, van der Werf W, Magnusson C, Roques A, **Robinet C**. A generic pathway model to assess the role of coniferous wood import in introducing pine wood nematode to Europe. En préparation pour *Ecological Applications*.
- **Robinet C**, Douma JC, Piou D, van der Werf W. European regulation on imports of oak logs substantially reduces the probability of introduction of oak wilt disease. Soumis à *Forestry*.

Co-encadrement : Post-doctorant (Jacob Douma, Université Wageningen, Pays Bas)

Collaboration principale : Université de Wageningen, Pays Bas

Projet : PPM-PIRATES (EFSA) 2011-2015 (responsable de deux tâches)

Modèle : probabiliste



1) Introduction

L'objectif de ce travail était d'évaluer la probabilité d'entrée d'espèces invasives avec l'importation de bois rond et bois scié en Europe. L'originalité de cette étude consiste à décrire de manière simultanée les flux de bois et l'ensemble de la chaîne du bois, puis d'évaluer les probabilités de dissémination sur un arbre hôte en Europe d'une espèce invasive en fonction du parcours du bois. Le but était de fournir aux experts en risques phytosanitaires un outil qui soit applicable à toute espèce invasive (insecte ou pathogène) pouvant être transportée par le bois. C'est pour cette raison que ce modèle a été conçu de manière générique. Nous avons ensuite illustré cette approche en prenant deux exemples particulièrement pertinents en matière de surveillance du territoire et santé des forêts.

Le premier exemple concerne la probabilité d'introduire le nématode du pin, *Bursaphelenchus xylophilus*, avec du bois de conifère importé de Chine. Le nématode du pin est un organisme invasif d'origine nord-américaine qui a été introduit dans plusieurs pays d'Asie (découvert au Japon en 1905, en Chine en 1982, à Taïwan en 1995 et en Corée en 1988) (Zhao *et al.*, 2008). En Europe, il a été découvert pour la première fois au Portugal en 1999 (Mota *et al.*, 1999) et il constitue une menace majeure pour les pins en Europe (Suzuki, 2002). Le nématode, transporté et transmis par des insectes autochtones du genre *Monochamus*, peut provoquer la mort d'un arbre en quelques semaines. Une fois introduit, l'éradication du nématode paraît difficile voire impossible malgré les mesures prises par l'Union Européenne (chapitre 5 ; Jactel *et al.*, 2015). Il est donc crucial d'éviter toute autre introduction. Comme des études génétiques ont montré que les populations au Portugal pourraient provenir de Chine (Vieira *et al.*, 2007; Valadas *et al.*, 2012), cela justifiait de prendre en compte l'importation de conifères de Chine. Toutefois, une étude récente remet en cause cette origine en suggérant une origine nord-américaine (Mallez, 2014).

Le deuxième exemple concerne la probabilité d'introduire le pathogène responsable du flétrissement du chêne, *Ceratocystis fagacearum*, avec l'importation de grumes de chêne des USA. Ce pathogène originaire d'Amérique se propage aux USA, notamment sur les chênes rouges qui meurent très rapidement après l'infection (Liebhold *et al.*, 1995). Les chênes blancs américains sont moins sensibles mais peuvent également être affectés. Le pathogène se disperse grâce à différents insectes vecteurs. L'invasion de ce pathogène est à craindre en Europe car les chênes y sont sensibles et le scolyte du chêne, *Scolytus intricatus*, est un candidat potentiel pour être vecteur (Nageleisen *et al.*, 2010). Des mesures strictes concernant l'importation de bois rond de chêne des USA vers l'Europe sont donc actuellement en vigueur (décisions 2005/359/CE, 2006/750/CE et 2010/723/UE). Ces mesures permettent d'importer des grumes de chênes des USA selon trois options : (1) importation de grumes de chêne (rouge ou blanc) avec écorce ayant subi une fumigation (entrée autorisée dans 35 ports européens seulement et transformation dans les scieries certifiées), (2) importation de grumes de chêne blanc avec écorce n'ayant pas subi de fumigation (entrée autorisée dans 35 ports européens seulement, transformation dans les scieries certifiées, et conditions de transport et de stockage réglementées), et (3) importation de grumes de chêne sans écorce. Nous avons donc évalué la probabilité d'entrée du pathogène selon ces trois options d'importation ainsi qu'en l'absence hypothétique de réglementation.

2) Description de l'étude

Le modèle est décrit brièvement ci-dessous. Une description plus complète est présentée par **Douma et al. (2015)***.

Les flux de bois et la chaîne du bois

Le modèle prend en compte les principales étapes de la filière bois, incluant la transformation et la redistribution entre pays européens (Figure 3). Il dépend de plusieurs paramètres: proportion de bois rond transformé en bois scié dans chaque pays européen (w_α), proportion de bois rond terminant en résidus durant cette première transformation ($w_{F1,res}$), proportion de bois scié restant dans le pays (w_β), proportion de bois scié subissant une seconde transformation (w_γ) et proportion de bois scié terminant en résidus durant cette seconde transformation ($w_{F2,res}$).

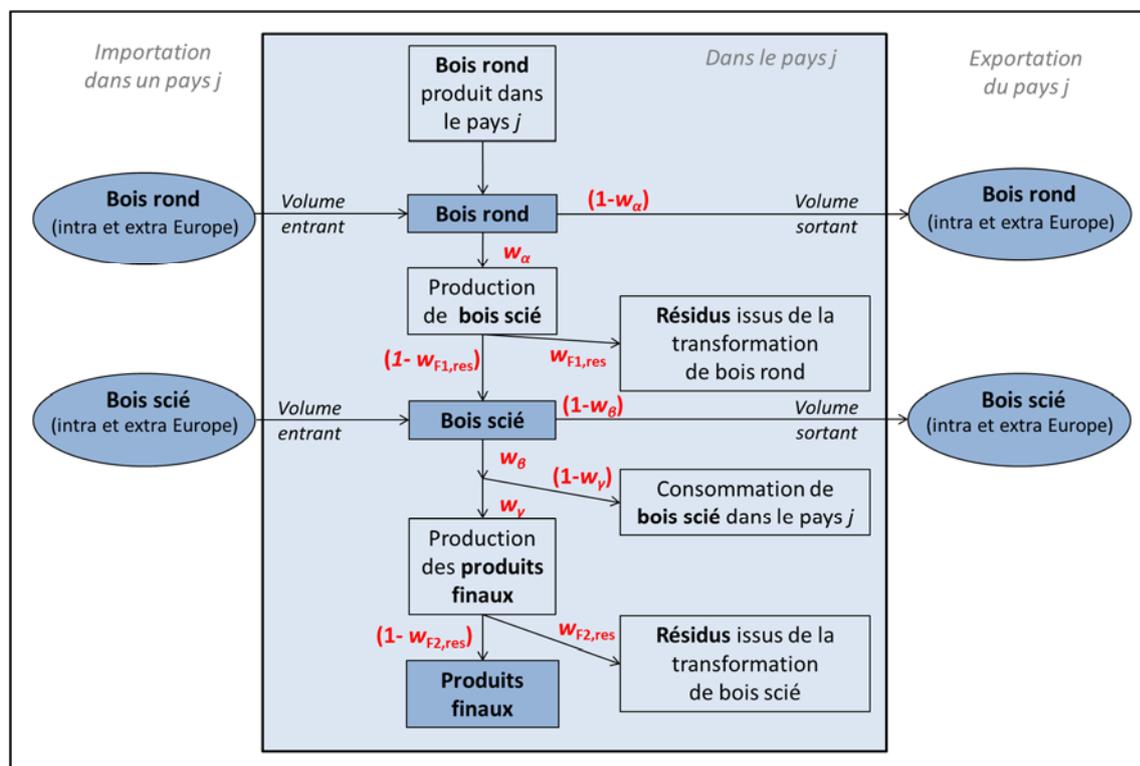


Figure 3 : Schéma décrivant le flux de bois et sa transformation ainsi que les paramètres non spécifiques au ravageur pris en compte dans le modèle.

Suivi de l'espèce invasive tout au long du chemin

Le modèle prend ensuite en compte le parcours de l'espèce invasive transportée avec le bois importé tout au long de cette chaîne (Figure 4). Cette partie du modèle dépend des paramètres suivants: proportion de bois initialement infesté dans le pays d'origine (w_{co}), probabilité de trouver l'espèce dans l'écorce (w_b) à relier avec la proportion de bois importé avec de l'écorce (w_{ba}), probabilité que l'espèce soit détectée à l'arrivée en Europe lors de l'inspection ($1-q$), probabilité qu'elle survive aux

transformations et traitement du bois (S_{F1CO} , S_{F1} , S_{F2} , S_T , S_{RES}) et d'autres paramètres permettant d'estimer la probabilité qu'elle puisse passer sur un arbre-hôte en Europe.

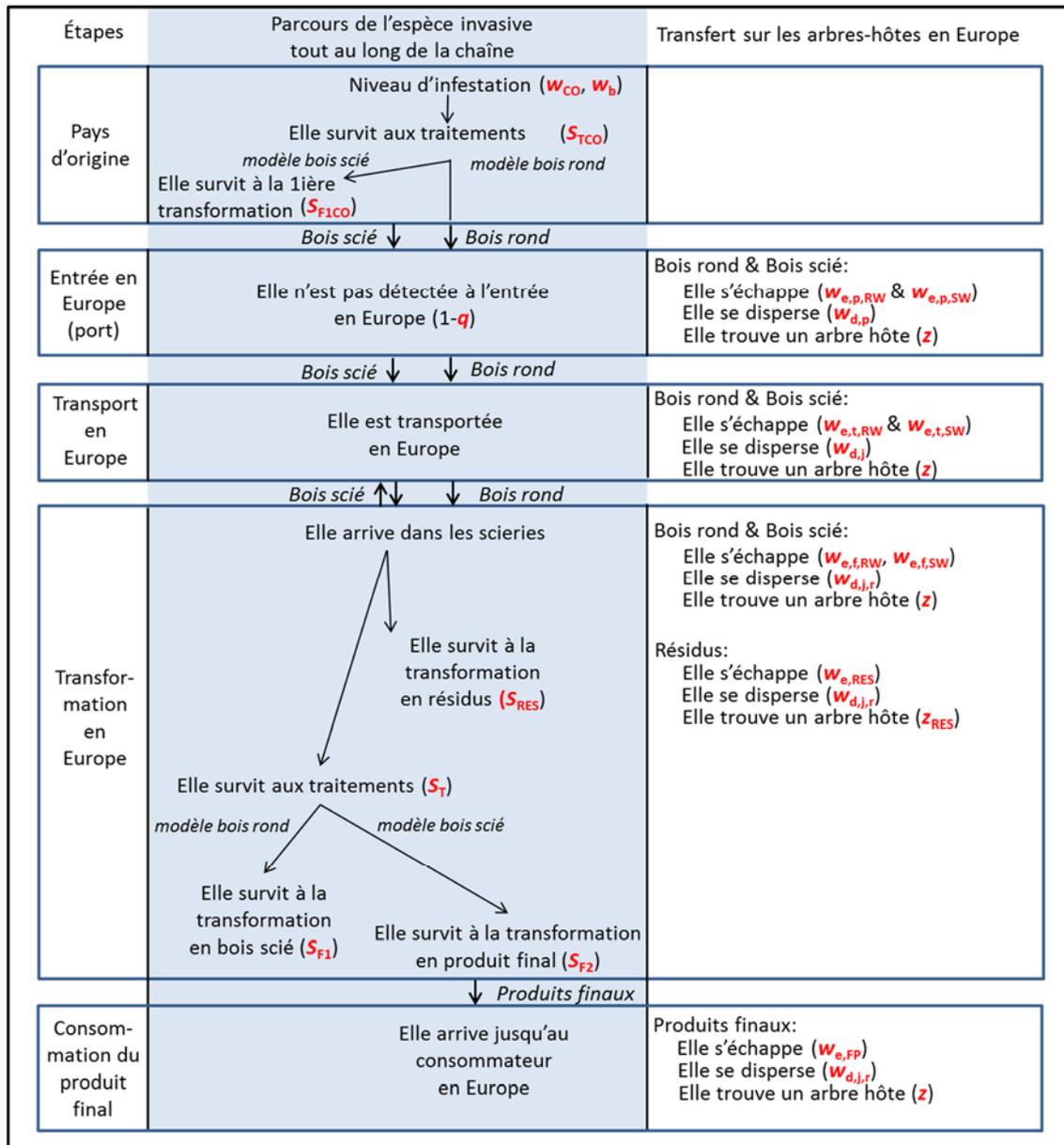


Figure 4 : Schéma décrivant le parcours d'une espèce invasive arrivant en Europe avec l'importation de bois et les paramètres spécifiques à l'espèce étudiée

Probabilité de dissémination sur un arbre hôte en Europe

Cette probabilité est obtenue par la multiplication des probabilités suivantes:

- probabilité de s'échapper du bois (à partir des ports : $w_{e,p,RW}$ et $w_{e,p,SW}$, lors du transport en Europe : $w_{e,t,RW}$ et $w_{e,t,SW}$, lors du stockage dans les scieries : $w_{e,f,RW}$ et $w_{e,f,SW}$, à partir des résidus de bois : $w_{e,RES}$ et $w_{e,RES}$, à partir des produits finaux : $w_{e,FP}$ et $w_{e,FP}$), qui dépend notamment si l'espèce a besoin d'un vecteur et si le bois est entreposé dans un espace confiné ;
- probabilité de se disperser (autour des ports : $w_{d,p}$, lors du transport dans chaque pays j : $w_{d,j}$, lors du stockage dans les scieries, à partir des résidus et des produits finaux dans chaque région r et pays j : $w_{d,j,r}$), qui dépend de la période de vol de l'espèce invasive ou de son vecteur ;
- probabilité de trouver un arbre-hôte, qui dépend de la distance de dispersion de l'espèce invasive ou de son vecteur (z ou z_{RES}), et de la distribution des arbres-hôtes en Europe.

Exposition des arbres hôtes en Europe

Le nombre de propagules pouvant passer sur un arbre hôte, E , et la probabilité qu'au moins une propagule passe sur un arbre, W , sont calculés de la manière suivante :

$$E_{P,j,r} = V_{P,j,r} n_P w_{e,P} w_{d,j,r} h_{j,r} \quad \text{Équation 1}$$

$$W_{P,j,r} = 1 - (1 - h_{j,r})^{(V_{P,j,r})(n_P)(w_{e,P})(w_{d,j,r})} \quad \text{Équation 2}$$

avec $V_{P,j,r}$ le volume de produit P (bois rond, RW ; bois scié, SW ; produit final, FP ou résidus, RES) infesté dans le pays j et la région r , n_P le nombre de propagules dans 1 m³ de produit P , et $h_{j,r}$ la proportion de la région r dans le pays j couverte par l'arbre hôte.

Ce calcul est effectué pour le bois rond et bois scié autour des ports, lors du transport du bois rond et du bois scié, lors du stockage du bois rond et du bois scié dans les scieries, à partir des résidus de bois générés par la transformation du bois, et à partir des produits finaux. Nous avons donc 8 valeurs pour chaque pays européen puis nous calculons cette valeur à l'échelle de l'Europe. L'ensemble de ce modèle a été codé dans le langage R (R Core Team, 2015).

Résultats du modèle pour le nématode du pin

En moyenne à l'échelle de l'Europe 6,4 propagules par an auraient pu infester les pins en Europe avec l'importation de bois de conifères en provenance de Chine entre 2000 et 2012 (**Douma et al., in prep***). Il y a toutefois une grande fluctuation entre les années et entre les pays. La densité de propagules est la plus élevée dans la région de Setubal au Portugal où le nématode du pin a été découvert en 1999. Le modèle montre aussi que le nématode pourrait arriver dans des pays européens où le climat ne serait pas favorable au dépérissement des pins causé par le nématode. Cela est d'autant plus inquiétant que la détection du nématode dans ces conditions est rendue plus

difficile car les pins sont asymptomatiques. Ces pays pourraient jouer un rôle de réservoir du nématode avant sa propagation à d'autres pays.

Résultats du modèle pour le pathogène responsable du flétrissement du chêne

Le modèle démontre que le risque d'introduire le pathogène est très élevé en l'absence de réglementation et que les mesures prises actuellement réduisent considérablement ce risque (**Robinet et al., soumis-a***). Ce modèle permet donc de montrer l'efficacité des mesures. Plus généralement, cet outil peut être utilisé pour déterminer les meilleures stratégies en matière de réduction de risque.

3) Conclusions

Ce modèle décrit pour la première fois le parcours d'une espèce invasive tout au long de la chaîne et du commerce du bois, depuis l'importation du bois jusqu'au produit final. Il a été appliqué aux 28 pays de l'Union Européenne mais peut s'appliquer à tous les pays pour lesquels les données sont disponibles. Sa structure a été discutée avec un groupe d'experts forestiers et experts en évaluation des risques phytosanitaires lors d'un workshop organisé à Bruxelles le 19 septembre 2014. Un second workshop à Bruxelles le 27 mai 2015 a permis d'initier des experts du Plant Health Panel de l'EFSA à l'utilisation de ce modèle. Cet outil permet d'identifier où se trouvent les risques les plus élevés d'introduire une espèce invasive avec l'importation de bois et d'explorer les moyens pour réduire ces risques. Cette approche permet également d'identifier les paramètres estimés avec une grande incertitude et les données à collecter à l'avenir pour réduire cette incertitude et ainsi quantifier plus précisément ce risque. Le modèle et le code R associé sont librement accessibles (**Douma et al., 2015***). Cette étude offre désormais un nouvel outil pour évaluer les risques d'entrée d'espèces invasives dans le contexte des analyses de risques phytosanitaires.

Chapitre 2

Le rôle des effets Allee dans les capacités d'établissement d'une espèce invasive, le bombyx disparate

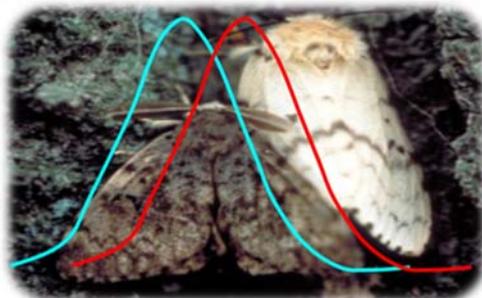
Publications dans des journaux scientifiques :

- Bjørnstad O, **Robinet C** & Liebhold A (2010) Geographic variation in the North-American gypsy moth population cycles: sub-harmonics, generalist predators and spatial coupling. *Ecology*, 91: 106-118.
- **Robinet C** & Liebhold A (2009) Dispersal polymorphism in an invasive forest pest affects its ability to establish. *Ecological Applications*, 19, 1935-1943.
- Tobin P, **Robinet C**, Johnson DM, Whitmire SL, Bjørnstad ON & Liebhold AM (2009) The role of Allee effects in gypsy moth (*Lymantria dispar* (L.)) invasions. *Population Ecology*, 51(3): 373-384.
- **Robinet C**, Lance DR, Thorpe KW, Onufrieva KS, Tobin PC & Liebhold AM (2008) Dispersion in time and space affect mating success and Allee effects in invading gypsy moth populations. *Journal of Animal Ecology*, 77:966-973.
- **Robinet C**, Liebhold A & Gray D (2007) Variation in developmental time affects mating success and Allee effects. *Oikos*, 116:1227-1237.

Co-encadrement : Emma Ferrero (CDD ingénieur)

Collaborations principales : USDA Forest Service, USA ; PennState Université, USA ; Natural Resources Canada, Canada

Modèle : phénologique et probabiliste



1) Introduction

Le bombyx disparate, *Lymantria dispar*, est originaire d'Europe, d'Afrique du Nord et d'Asie. Des individus ont été introduits en Amérique du Nord, près de Boston, en 1869. Cet insecte défoliateur s'attaque à de nombreuses essences de feuillus et progresse de manière hétérogène (Liebhold et al., 1992). Il se disperse selon une diffusion stratifiée, c'est-à-dire à la fois à courte distance (les premiers stades larvaires étant transportés par le vent) et à longue distance (transport accidentel par l'homme) (Sharov & Liebhold, 1998). Lorsqu'il colonise de nouveaux territoires loin de toute autre population, il se trouve en faible densité et pourrait faire face à des effets Allee. Selon les conditions climatiques, la phénologie n'est pas la même d'une région à l'autre (Gray, 2004). En revanche, l'effet des conditions climatiques sur les probabilités d'accouplement en prenant en compte les courbes d'émergence des adultes ainsi que leur longévité n'avait pas été étudié.

L'objectif de ce travail était d'étudier le rôle des effets Allee dans l'invasion du bombyx disparate, *Lymantria dispar*, aux USA en modélisant explicitement les probabilités d'émergence des mâles et des femelles selon un modèle de type degré-jours préalablement développé (GLS model ; Gray, 2004), et en calculant les probabilités d'accouplement. Un deuxième axe d'étude a été considéré afin de comprendre la périodicité du cycle de pullulation du bombyx disparate (Bjørnstad et al., 2010) mais cette partie ne sera pas développée dans ce mémoire.

2) Description de l'étude

Rôle de la dispersion des individus dans le temps sur la probabilité d'accouplement

Supposons que les mâles et les femelles soient répartis de manière aléatoire dans l'espace, alors la probabilité pour qu'une femelle rencontre au moins un mâle peut se déduire d'une loi exponentielle négative. Soit M_j le nombre de mâles matures (c'est-à-dire potentiellement capables de féconder la femelle) le jour j et s la probabilité que la femelle soit fécondée en présence d'un seul mâle mature, alors la probabilité qu'elle soit fécondée par M_j mâles est donnée par :

$$P_j = 1 - \exp(-sM_j) \quad \text{Équation 3}$$

Ainsi, plus le nombre de mâles M_j va augmenter, plus cette probabilité va tendre vers 1. Si la femelle vit du jour j au jour $j+t$, alors la probabilité qu'elle soit fécondée sur l'ensemble de sa vie d'adulte est :

$$P_{j,t} = 1 - \exp\left(-s(M_j + \dots + M_{j+t})\right) \quad \text{Équation 4}$$

Soit $survf$ la probabilité journalière qu'une femelle survive un jour (quel que soit ce jour), alors $1-survf$ est le taux journalier de mortalité des femelles. Soit ef_j la probabilité que la femelle émerge le jour j . Comme les adultes (mâles et femelles) vivent généralement trois jours au plus, alors la probabilité d'accouplement des femelles sur l'ensemble de la population est donnée par :

$$MS = \sum_j ef_j \left((1 - survf)P_{j,0} + survf(1 - survf)P_{j,1} + survf^2P_{j,2} \right) \quad \text{Équation 5}$$

Cette probabilité d'accouplement (MS pour « mating success » en anglais) prend donc en compte la courbe d'émergence des femelles, la probabilité qu'elles ne survivent pas au jour suivant ($1 - survf$), la probabilité qu'elles survivent le jour de leur émergence mais pas le jour suivant ($surv f(1 - surv f)$) et la probabilité qu'elles survivent deux jours après leur émergence ($surv f^2$).

Le nombre total de mâles matures présents un jour j (M_j) peut se calculer en fonction du nombre total de mâles qui vont émerger sur toute la saison (E), de la courbe d'émergence des mâles (em_j , probabilité qu'un mâle émerge le jour j) et de leur probabilité journalière de survivre ($survm$) jusqu'à deux jours après leur émergence :

$$M_j = em_j E + survm em_{j-1} E + survm^2 em_{j-2} E \quad \text{Équation 6}$$

La probabilité d'accouplement dépend donc de la variabilité dans les dates d'émergence et du décalage du pic d'émergence entre les mâles et les femelles (protandrie) (Robinet et al., 2007a). Ce mécanisme peut donc expliquer pourquoi la probabilité d'accouplement est plus faible à certains endroits qu'à d'autres en fonction du climat et de son effet sur l'émergence des adultes mâles et femelles (Figure 5).

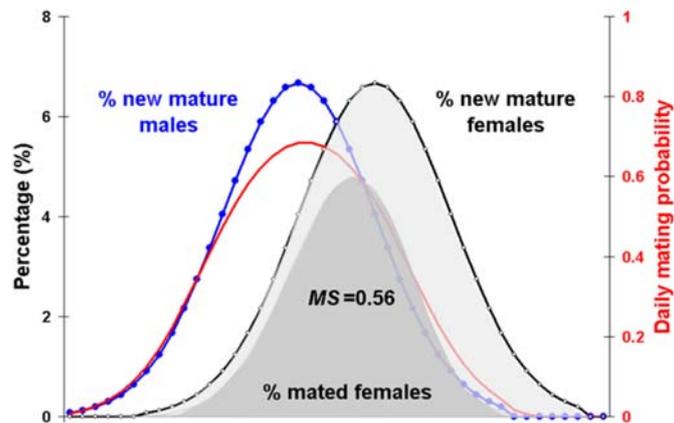


Figure 5 : Probabilité d'accouplement (MS) calculée en fonction de la courbe d'émergence des mâles (en bleu), de la courbe de présence des mâles prenant en compte leur émergence et leur taux de survie (en rouge), et de la courbe d'émergence des femelles (en noir). L'aire grisée foncée représente le pourcentage de femelles fécondées chaque jour.

En prenant en compte les données météorologiques journalières de 7591 stations climatiques réparties en Amérique du Nord sur la période 1960-2000, ce modèle montre l'hétérogénéité spatiale des probabilités d'accouplement et de l'effet d'Allee (Figure 6, Robinet et al., 2007a).

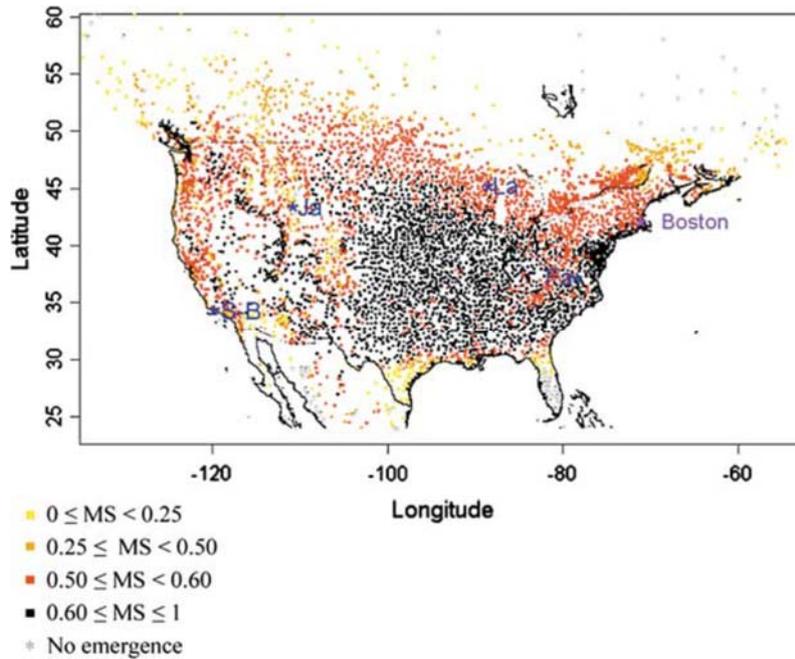


Figure 6 : Probabilité d'accouplement (MS , « Mating Success ») du bombyx disparate en Amérique du Nord sur la période 1960-2000 (source : **Robinet et al., 2007a**).

Rôle de la dispersion des individus dans l'espace sur la probabilité d'accouplement

Le modèle précédent a été appliqué en considérant que les individus se dispersaient préalablement dans l'espace afin de pouvoir étudier simultanément le rôle de la dispersion des individus dans le temps et dans l'espace sur la probabilité d'accouplement (**Robinet et al., 2008**). Un modèle de type diffusion a donc été appliqué en faisant varier le coefficient de diffusion D :

$$\frac{\partial U}{\partial t}(x, y, t) = D \left(\frac{\partial^2 U}{\partial x^2}(x, y, t) + \frac{\partial^2 U}{\partial y^2}(x, y, t) \right) \quad \text{Équation 7}$$

où U représente la densité de population standardisée à tout instant t dans la période de vol des adultes:

$$\iint U(x, y, t) dx dy = 1 \quad \forall t \geq 0 \quad \text{Équation 8}$$

Ensuite la position des mâles et des femelles est choisie de manière aléatoire selon cette probabilité U . La probabilité d'accouplement est alors calculée en fonction du décalage entre le pic d'émergence des mâles et des femelles, et du coefficient de diffusion D , en prenant en compte la probabilité d'attraction du mâle à différentes distances (**Robinet et al., 2008**). Selon cette probabilité d'accouplement, on choisit de manière aléatoire si chaque femelle est fécondée ou non. Grâce à ce modèle stochastique individu-centré, on peut alors calculer le nombre de femelles fécondées à partir d'un certain nombre d'œufs initialement introduits (Figure 7). Avec ce modèle, il est donc possible de déterminer le seuil d'Allee au-delà duquel la population peut se maintenir en fonction de la dispersion spatiale et temporelle des individus.

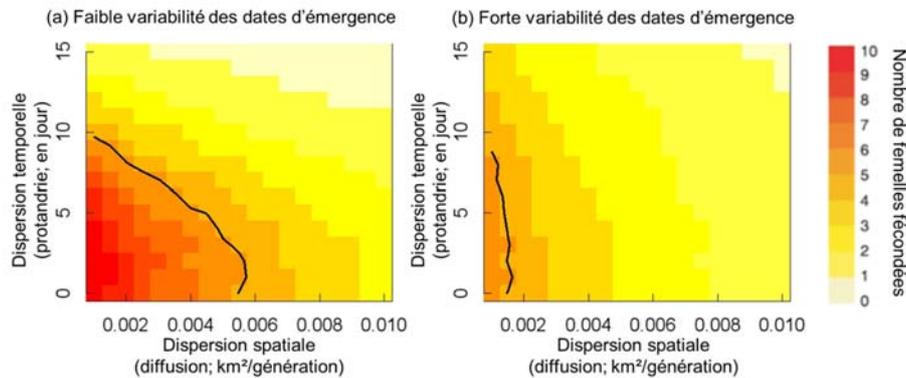


Figure 7 : Nombre de femelles accouplées (moyenne sur 500 répliques) en fonction du décalage entre le pic d'émergence des mâles et des femelles (protandrie) et du coefficient de diffusion en prenant en compte : (a) une faible variabilité dans les dates d'émergence ($SD = 5$ jours) et (b) une forte variabilité ($SD = 10$ jours) (source : **Robinet et al., 2008**). Nous supposons que 5 pontes contenant chacune 300 œufs ont été initialement introduites à un endroit donné. La ligne noire indique la fécondation de 5 femelles et par conséquent un taux de croissance de 1, une femelle pouvant déposer une seule ponte.

La dispersion : un rôle antagoniste sur les invasions

Chez le bombyx disparate, on observe une grande variabilité dans les capacités de vol des femelles au sein de son aire native (Europe, Afrique du Nord et Asie). Alors que la plupart des femelles en Europe ne peuvent pas voler, toutes les femelles en Asie ont une certaine capacité de vol. Les individus initialement introduits à Boston en 1869 provenaient de France, les femelles ne pouvaient donc pas voler. Or, depuis le début des années 1990, plusieurs introductions du bombyx disparate asiatique ont été observées. Des mesures d'éradication ont été appliquées immédiatement devant le risque d'une expansion fulgurante de ces populations asiatiques en raison de leur capacité de vol.

Grâce au modèle présenté précédemment, il est possible de calculer le taux de croissance des populations nouvellement introduites ainsi que leur expansion. Ce modèle a donc été appliqué en fonction des capacités de dispersion pour étudier les risques d'établissement et les possibilités d'éradication des populations de bombyx disparate européen et asiatique.

Les simulations ont montré que les populations se dispersant peu ont des taux de croissance plus élevés que les populations se dispersant beaucoup. Bien que les populations se dispersant beaucoup peuvent envahir un plus grand territoire, leur taux de croissance plus faible pourrait permettre de les éradiquer plus facilement (Figure 8 ; **Robinet & Liebhold, 2009**).

Ces résultats montrent que, dans les stratégies d'éradication, il est important de prendre en compte l'interaction entre les effets Allee et la dispersion car ces deux facteurs interagissent et peuvent expliquer l'échec de la reproduction et de l'invasion. Bien que la validation de ces résultats reste difficile, le fait qu'aucun établissement de ces populations du bombyx disparate asiatique n'ait été observé en dehors de leur aire d'origine pourrait indiquer qu'elles ont une faible probabilité d'établissement.

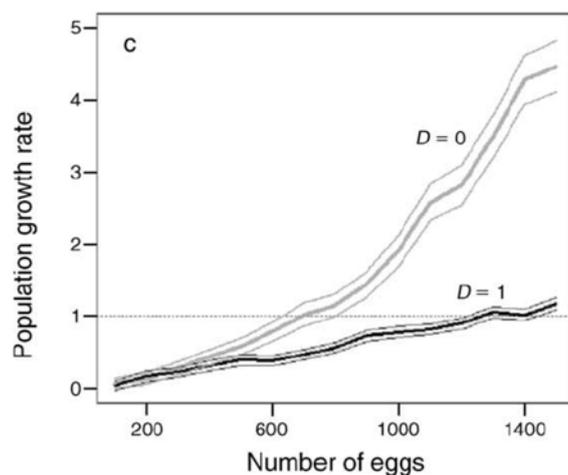


Figure 8 : Taux de croissance des populations sur deux ans en fonction du nombre d'œufs initialement introduits et des capacités de dispersion ($D = 0$ ou 1 km/an). Les courbes fines représentent l'intervalle de confiance à 95% d'après les résultats de 500 répliques (source : **Robinet & Liebhold, 2009**). On a considéré que la fécondité des femelles était de 500 œufs.

3) Conclusions

Les rôles de la stochasticité et du seuil d'Allee (seuil en dessous duquel le taux de croissance de la population décroît) sur les probabilités d'établissement et d'éradication avaient déjà été démontrés précédemment (Liebhold & Bascompte, 2003). Par l'étude présentée ici, j'ai décrit de manière explicite l'effet Allee causé par l'échec de reproduction à faible densité de population. Cela a permis de montrer le rôle du climat sur les capacités à se reproduire et à s'affranchir des effets Allee dans des conditions favorables. Cette approche originale se distingue donc des études classiques qui traitent du rôle du climat sur la survie des populations pour expliquer les capacités d'établissement des espèces invasives. L'étude présentée ici montre aussi que les deux types de dispersion, spatiale et temporelle, sont importants à considérer simultanément pour bien comprendre les risques d'établissement de populations soumises aux effets Allee. Comme nous l'avons vu, la dispersion en présence d'effets Allee pourrait avoir un effet antagoniste sur les invasions biologiques. Cet effet a également été montré dans le cas d'espèces natives en expansion (Roques et al., 2008a). Alors que les espèces invasives ayant de grandes capacités de dispersion pourraient représenter un risque d'invasion plus important, cette étude montre que, dans le cas d'espèces soumises à des effets Allee, les capacités de dispersion ont un effet antagoniste pouvant éventuellement faciliter leur éradication.

Chapitre 3

Les capacités d'expansion d'espèces invasives : le cadre générique

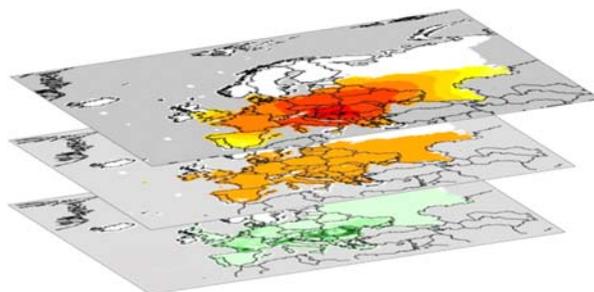
Sélection de publications dans des journaux scientifiques ou livre:

- **Robinet C**, Kehlenbeck H, Van der Werf W (2015) Modelling the spread of invasive species to support pest risk assessment: principles and application of a suite of generic models. Chapter 8 in: Pest Risk Modeling and Mapping for Invasive Alien Species. Robert C. Venette (ed.), publisher: CABI, pp. 115-130.
- **Robinet C**, Kehlenbeck H, Kriticos DJ, Baker RHA, Battisti A, Brunel S, Dupin M, Eyre D, Faccoli M, Ilieva Z, Kenis M, Knight J, Reynaud P, Yart A, van der Werf W (2012) A suite of models to support quantitative assessment of spread in pest risk analysis. *PLoS ONE*, 7(10): e43366. doi:10.1371/journal.pone.0043366s.
- Kehlenbeck H, **Robinet C**, Van der Werf W, Kriticos D, Reynaud P & Baker R. (2012) Modelling and mapping spread in pest risk analysis: a generic approach. *EPPO Bul*, 42: 74-80.
- Baker RHA, Benninga J, Bremmer J, Brunel S, Dupin M, Eyre D, Ilieva Z, Jarosik V, Kehlenbeck H, Kriticos DJ, Makowski D, Pergl J, Reynaud P, **Robinet C**, Soliman T, Van der Werf W, Worner S. (2012) A decision support scheme for mapping endangered areas in pest risk analysis. *EPPO Bul*, 42: 65-73.

Collaborations principales : Université de Wageningen, Pays Bas ; Julius Kühn Institute, Kleinmachnow, Allemagne ; FERA, York, Royaume-Uni

Projet : PRATIQUE (EU), co-responsable d'une tâche

Modèles : mécanistes déterministes



1) Introduction

L'objectif de ce travail consiste à développer des modèles génériques décrivant l'expansion d'espèces invasives afin de fournir un outil utilisable dans le cadre d'analyses de risques phytosanitaires pour toute espèce invasive (insecte, nématode, pathogène ou plante). Ces modèles se devaient donc d'être relativement simples à paramétrer et faciles à utiliser afin d'avoir rapidement une estimation du risque d'expansion de divers espèces invasives en capturant les processus les plus importants de dispersion et de croissance des populations. Une fois ces modèles développés, nous avons demandé à différents collègues, experts de différentes espèces invasives, de tester ces modèles sur une large gamme d'espèces (voir leur descriptif en Annexe):

- trois insectes : la chrysomèle des racines du maïs, *Diabrotica virgifera virgifera* ; le longicorne asiatique, *Anoplophora glabripennis* ; le longicorne asiatique des agrumes, *Anoplophora chinensis*
- deux nématodes : le nématode du pin, *Bursaphelenhus xylophilus* ; le nématode à galles, *Meloidogyne enterolobii*
- un pathogène : le chancre du pin, *Gibberella circinata*
- une plante : la jacinthe d'eau, *Eichhornia crassipes*

Dans ce mémoire, je ne détaillerai pas les résultats pour chaque cas d'étude. Je présenterai chacun des modèles de manière générale puis je montrerai comment leur performance a été évaluée. Comme ces modèles décrivent une expansion potentielle future, ils ne peuvent pas être validés directement à l'aide de données d'observation. L'application de ces modèles à différents cas d'études nous a permis de montrer non seulement la faisabilité mais aussi l'utilité de cette approche de modélisation.

2) Description de l'étude

Le module d'expansion se compose de quatre modèles, variant en termes de complexité, chacun des modèles ayant de un à quatre paramètres (**Kehlenbeck et al., 2012 ; Robinet et al., 2012 ; Robinet et al., 2015b**). Deux modèles permettent d'estimer la présence/absence de l'espèce (modèles A et B) alors que les deux autres permettent d'estimer la densité de population (modèles C et D) (Figure 9). Deux modèles (modèles B et D) permettent d'estimer l'expansion de l'espèce en prenant en compte explicitement la dispersion dans l'espace alors que les deux autres (modèles A et C) permettent d'estimer l'expansion potentielle sans prendre en compte la dispersion spatiale. Aucun de ces modèles n'est a priori meilleur qu'un autre. Le choix du modèle est orienté par les données disponibles et la question à laquelle la modélisation cherche à répondre.

Ces modèles nécessitent d'avoir préalablement défini l'aire climatiquement favorable à l'espèce générée sous un logiciel comme CLIMEX qui fournit à la fois un indice écoclimatique (*EI*) pour définir l'aire d'établissement potentiel et un indice de croissance (*GI*) pour définir le taux de croissance potentiel des populations (Sutherst & Maywald, 1985 ; Kriticos et al., 2015). Si nécessaire, ces modèles peuvent prendre en compte la distribution de la plante hôte. Dans ce cas, l'aire favorable

est définie comme l'aire climatiquement favorable où la plante hôte est présente. Pour le modèle A, il est également indispensable d'avoir des données spatialisées sur la valeur économique de la plante hôte menacée par l'espèce invasive étudiée. Initialement conçus pour être appliqués à l'échelle de l'Europe, sur un maillage donné (celui utilisé dans le logiciel CLIMEX), ces modèles peuvent être appliqués à n'importe quelle partie du monde sous réserve d'avoir l'aire favorable (EI et GI) sur ce territoire.

| Output variable \ Model dimension | Time | Time + space |
|-----------------------------------|-----------------|-----------------|
| Presence / absence | <p>A</p> | <p>B</p> |
| Population density | <p>C</p> | <p>D</p> |

Figure 9 : Classification des quatre modèles composant le module générique d'expansion selon la prise en compte de la dispersion dans l'espace ou non, et selon la variable simulée (présence/absence ou densité de population) (Robinet et al., 2012a).

Modèle d'expansion A : croissance logistique de l'aire envahie et valeur économique

Ce premier modèle permet d'estimer le pourcentage d'aire favorable envahie (n_t) selon une croissance de type logistique:

$$n_t = \frac{n_0 \exp(rt)}{1 + n_0(\exp(rt) - 1)/100} \quad \text{Équation 9}$$

avec r le taux de croissance relatif de l'aire envahie (/an) et t le temps (année). Après avoir calculé le nombre de mailles infestées, ce modèle permet d'avoir une estimation de l'impact économique. Il considère en effet trois scénarii : (1) ces mailles infestées se répartissent de manière aléatoire dans l'aire favorable, (2) elles se trouvent sur les mailles qui possèdent les valeurs économiques de la plante hôte les plus élevées (« worst case scenario ») (Figure 10), ou (3) elles se trouvent sur les mailles qui possèdent les valeurs économiques de la plante hôte les plus basses (« best case scenario »). En sommant les valeurs économiques sur l'aire infestée dans chacun des trois scénarii, ce modèle fournit un intervalle de valeurs permettant d'avoir une estimation rapide de l'impact économique possible de l'espèce invasive.

Modèle d'expansion B : expansion radiale

Le deuxième modèle suppose une progression radiale de l'espèce invasive sur l'aire favorable à partir d'un point d'introduction connu ou fictif (Figure 10). Seule la vitesse de l'expansion (c , km/an) doit être estimée. Le modèle considère alors une expansion radiale sur l'aire favorable uniquement. Ce modèle très simple permet d'obtenir une série temporelle de cartes d'invasion et de quantifier de manière rapide et transparente le temps nécessaire à l'espèce pour envahir un territoire.

Modèle d'expansion C : croissance logistique des populations

Le troisième modèle estime la densité de population dans le temps (Figure 10). Il considère que l'espèce est présente partout dans l'aire favorable mais à faible densité (par exemple, un nombre d'individus pouvant être introduits accidentellement par l'homme avec des marchandises infestées). Selon le climat, les populations vont pouvoir croître plus ou moins vite. La densité de population (en pourcentage par rapport à la capacité biotique, P_{max}) est calculée au temps t par la formule suivante :

$$p_t = \frac{p_0 \exp\left(\frac{GI}{GI_{max}} \ln(\lambda_{max}) t\right)}{1 + p_0 \left(\exp\left(\frac{GI}{GI_{max}} \ln(\lambda_{max}) t\right) - 1\right) / 100} \quad \text{Équation 10}$$

avec GI l'indice de croissance donné par le logiciel CLIMEX (ou autre logiciel similaire) ; GI_{max} l'indice de croissance maximal sur l'aire favorable ; λ_{max} le facteur multiplicatif annuel maximal sur l'aire favorable et p_0 la densité de population au temps initial (en pourcentage par rapport à P_{max}). Ce modèle, également très simple, permet de décrire l'expansion temporelle des populations d'espèces invasives et d'identifier les endroits où ces populations pourraient croître rapidement et ainsi dépasser un seuil de tolérance du milieu et/ou un seuil pouvant avoir un impact économique.

Modèle d'expansion D : noyau de dispersion

Ce dernier modèle est le plus complexe et nécessite l'estimation de quatre paramètres pour estimer la densité de population dans le temps et dans l'espace (Figure 10). Il est donc plus réaliste mais aussi plus difficile à appliquer. Il décrit à la fois la croissance des populations selon un modèle de croissance logistique comme celui utilisé dans le modèle C et la dispersion des populations selon le noyau de dispersion 2Dt :

$$K(x, y) = \frac{1}{u^2 \pi v} \frac{\Gamma\left(\frac{v+1}{2}\right)}{\Gamma\left(\frac{v-1}{2}\right)} \left(1 + \frac{1}{v} \frac{x^2 + y^2}{u^2}\right)^{-\frac{v+1}{2}} \quad \text{Équation 11}$$

avec (x, y) les coordonnées géographiques ; Γ la fonction gamma telle que $\Gamma(v) = \int_0^{+\infty} e^{-t} t^{v-1} dt$; u le paramètre d'échelle qui définit en quelque sorte la distance moyenne de dispersion ; et v le paramètre de forme qui définit la forme de la queue de distribution. Ce noyau de dispersion permet à la fois de simuler la dispersion à longue distance ($v \rightarrow 1$ correspondant à une distribution à queue

lourde car la décroissance est plus lente que celle des noyaux de dispersion de type exponentiel négatif) et la dispersion à courte distance ($v \rightarrow +\infty$ correspondant à une distribution à queue fine car la décroissance est plus rapide que celle des noyaux de dispersion de type exponentiel négatif).

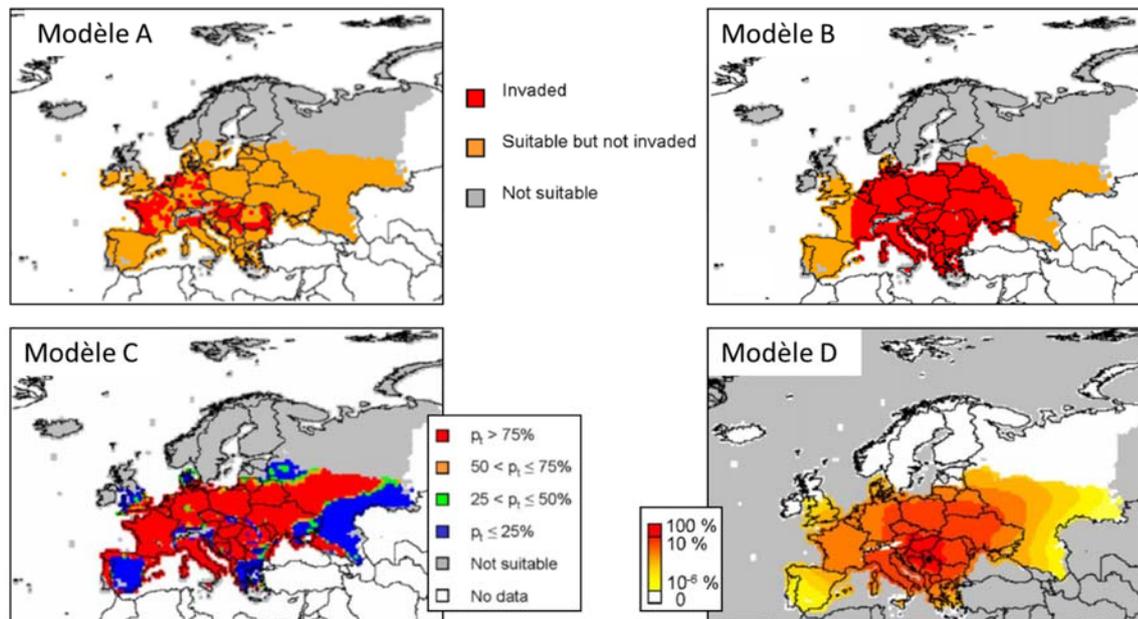


Figure 10 : Résultats obtenus avec chacun des quatre modèles pour la chrysomèle des racines du maïs en 2010. L'illustration du modèle A correspond au pire scénario économique (« worst case scenario ») (d'après Robinet et al., 2012a).

Evaluation des modèles sur différents cas d'études

Ce module générique d'expansion a été appliqué à sept espèces invasives (voir introduction). Malgré la simplicité des modèles, les principaux problèmes rapportés étaient le manque de données et la difficulté à estimer les paramètres. Les paramètres les plus faciles à estimer étaient la vitesse de dispersion (c) et la dispersion moyenne (u) alors que le paramètre le plus difficile à estimer était le paramètre de forme du noyau de dispersion (v). Toutefois, tous les paramètres ont souvent été estimés avec une grande incertitude. Malgré ces difficultés de paramétrisation, il semble possible d'appliquer ces modèles sauf le modèle A et le modèle B dans certains cas. Pour le modèle A, les valeurs économiques des plantes hôtes sur la zone d'étude (distribution spatiale de ces valeurs) étaient souvent difficiles à obtenir. Le modèle le plus facile à utiliser était le modèle B (expansion radiale) alors que le modèle le plus difficile à paramétrer était le modèle D (noyau de dispersion) en raison du nombre de paramètres à estimer. Toutefois, dans le cas où la dispersion à longue distance est dominante (e.g., *G. circinata* qui se disperse principalement entre pépinières), le modèle B qui décrit une dispersion radiale n'est pas applicable. Selon les cas d'étude, certains de ces modèles pourraient effectivement être utiles pour quantifier les risques d'expansion dans le contexte d'analyses de risques phytosanitaires (Tableau 4).

| Modèle | Approprié et devrait devenir un outil courant dans les ARP | Approprié et pourrait être utilisé dans les ARP | Approprié sous réserve d'amélioration | Pas approprié | <i>n</i> |
|--------|--|---|---------------------------------------|---------------|----------|
| A | 0 | 1 | 0 | 1 | 2 |
| B | 3 | 3 | 0 | 1 | 7 |
| C | 0 | 6 | 2 | 0 | 8 |
| D | 2 | 2 | 3 | 1 | 8 |

Tableau 4 : Evaluation de l'utilité des modèles dans le cadre d'analyses de risques phytosanitaires (ARP) (d'après **Robinet et al., 2012a**).

3) Conclusions

Ce module générique d'expansion est désormais librement accessible à l'adresse suivante : <https://easy.dans.knaw.nl/ui/datasets/id/easy-dataset:51346/tab/2>. Il peut ainsi être utilisé pour quantifier les risques d'expansion dans le cadre des analyses de risque phytosanitaires (ARP). Ce module a été codé dans le langage R. Au-delà d'un guide pratique mis à disposition avec ce module, un chapitre de livre a été publié comme guide pratique (**Robinet et al., 2015b**). De plus, une initiation a été organisée lors d'un workshop à Hammamet (Tunisie) les 23-26 novembre 2010. Un panel d'experts de l'OEPP a ainsi pu tester ce module sur *A. chinensis*. Ces modèles sont relativement simples pour pouvoir être utilisés le plus fréquemment possible dans ce cadre des ARP où les résultats doivent être obtenus rapidement, en ayant relativement peu de données et pas forcément d'expertise en modélisation. Bien entendu, ces modèles ne sauraient remplacer des modèles de dynamique spatio-temporelle plus sophistiqués et plus finement calibrés sur l'espèce étudiée. Ces modèles génériques sont un compromis entre une évaluation qualitative du risque d'expansion et une modélisation fine et précise de ce risque. Cet outil est donc une avancée vers une quantification plus standardisée et transparente du risque d'expansion.

Chapitre 4

Les capacités de propagation d'espèces sociales: le frelon asiatique et le termite invasif nord-américain

Publications dans des journaux scientifiques :

- **Robinet C**, Suppo C, Darrouzet E. Potential range expansion of the yellow-legged hornet in France under control measures. Soumis à *Journal of Applied Ecology*.
- Suppo C, **Robinet C**, Perdereau E, Andrieu D, Bagnères A-G. Impact of climate change on the range expansion of the North American termite, *Reticulitermes flavipes*, in Region Centre. En préparation.

Collaborations principales : IRBI et MSH Val de Loire, Tours

Projets : FRELON (région Centre), TERMICENTRE (région Centre)

Modèles : mécanistes (principalement modèle de réaction-diffusion et noyau de dispersion)



1) Introduction

Les insectes dits « sociaux » sont des insectes qui s'organisent en colonies et qui montrent une stratégie collective leur permettant de tirer un certain bénéfice. Parmi eux, on distingue les espèces eusociales qui divisent le travail en fonction de castes (ouvrières, reines, ...) et qui ont des comportements différenciés pour la recherche de nourriture, pour la défense de la colonie, pour la reproduction et pour la dispersion. Ces insectes, tels que les fourmis, les termites et les guêpes, montrent des capacités d'invasion élevées (Moller, 1996). Plusieurs traits peuvent expliquer ce pouvoir invasif, notamment leur très bonne capacité de dispersion (30-80 km), les risques de transport accidentel par l'homme d'objets où ils hibernent et leur taux de croissance exceptionnel. Leur capacité d'adaptation à de nouveaux milieux peut s'expliquer par leur flexibilité comportementale ainsi que par leur capacité d'apprentissage, de mémoire et de communication entre individus (Moller, 1996). L'objectif est de comprendre le rôle de la dispersion par l'homme et de la structure sociale de la colonie dans leur expansion afin de mieux évaluer l'efficacité de la lutte.

Le premier modèle d'étude que nous avons pris est le frelon asiatique, *Vespa velutina*, aussi appelé frelon à pattes jaunes. Ce frelon, originaire d'Asie, a été découvert la première fois en Europe dans le sud-ouest de la France en 2004 et identifié en 2005 (Haxaire et al., 2006 ; Villemant et al., 2006). Depuis cette date, il s'est rapidement propagé en France, couvrant maintenant plus des deux tiers de la France métropolitaine (Rome et al., 2013), ainsi qu'à d'autres pays européens (Espagne, Portugal, Italie et Allemagne). Le frelon asiatique est la première espèce exotique de la famille *Vespidae* à s'établir en Europe (Beggs et al., 2011). Il se disperse très rapidement, de l'ordre de 100 km/an, avec des foyers observés à plus de 200 km du front d'invasion (Villemant et al., 2011 ; Rome et al., 2012). Étant un prédateur important des abeilles, et plus généralement de l'entomofaune native, et étant redouté par les populations humaines à cause de ses piqûres, divers moyens de lutte ont été mis en place (piégeages et destruction de nids). Toutefois, l'intensité et l'efficacité de la lutte reste inconnues. Nous avons donc développé un modèle d'expansion des populations à l'échelle de la France décrivant la possibilité de transport par l'homme à longue distance et l'effet de la lutte sur le niveau de population.

Le deuxième modèle d'étude est le termite invasif, *Reticulitermes flavipes*, originaire d'Amérique du Nord. Il progresse en France et en particulier dans la région Centre Val de Loire. Ce termite a probablement été introduit vers le XVII^{ème} ou XVIII^{ème} siècle au cours d'échanges commerciaux par voie maritime entre l'Amérique du Nord et l'Europe (Bagnères et al., 1990). En Europe, ce termite souterrain s'attaque notamment aux arbres en ville ainsi qu'au bois composant les habitations. La loi termite (n°99-471 du 8 juin 1999) ainsi que de nombreux décrets permettent de protéger les acquéreurs et les propriétaires d'immeubles par des diagnostics, traitements et obligations de déclaration. Une cartographie relativement précise à fine échelle est donc possible. La région Centre Val de Loire est infestée depuis 1990, mais seulement partiellement. Le département de l'Indre-Et-Loire fait partie des départements les plus infestés de la région. L'organisation sociale de ce termite est particulièrement complexe avec de nombreuses castes (larves, nymphes, ouvriers, soldats, néoténiques et ailés ; Figure 11). Cette organisation étant potentiellement importante dans son pouvoir invasif, nous avons cherché à développer un modèle d'expansion stochastique individu-centré à l'échelle du département de l'Indre-Et-Loire en prenant en compte le nombre d'individus

dans la caste des ailés (reproducteurs primaires) ainsi que leur capacité de dispersion et l'expansion de la colonie par bouturage (dispersion de proche en proche).

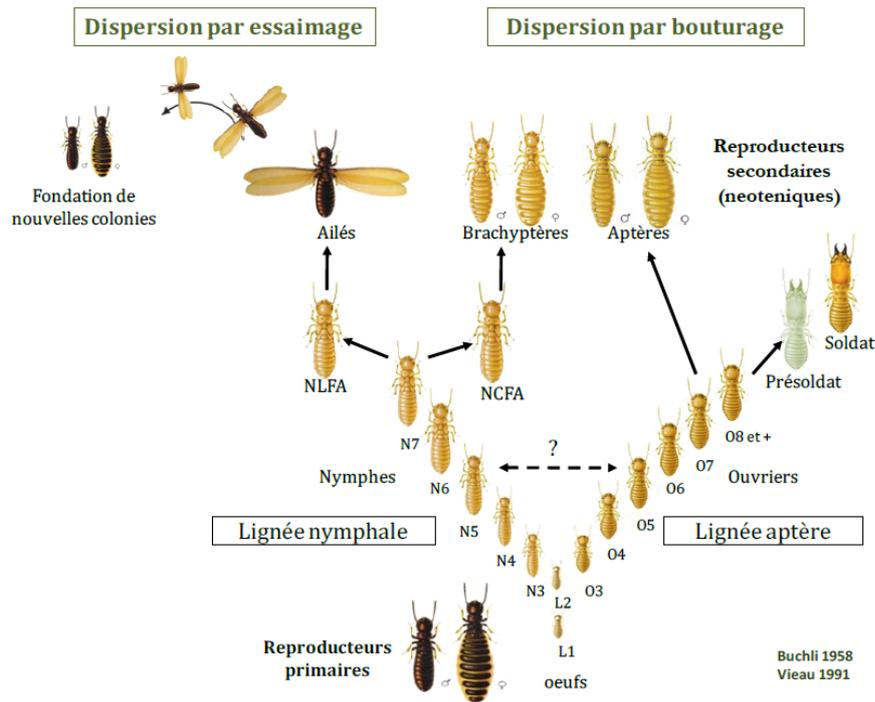


Figure 11 : Organisation sociale, cycle de développement et moyen de dispersion des termites (source : Perdereau, 2010).

2) Description des études

Le frelon asiatique

D'après des modèles bioclimatiques déjà développés, la quasi-totalité de la France est favorable à l'établissement du frelon asiatique (Villemant et al., 2006 ; Ibáñez-Justicia & Loomans, 2011). D'après l'indice de croissance G_I issu du modèle CLIMEX appliqué au frelon asiatique (Ibáñez-Justicia & Loomans, 2011) et les données d'observation du nombre de nids fournies par le MNHN, nous avons pu estimer le taux de croissance, r , en France. Nous avons ensuite appliqué un modèle de réaction-diffusion calibré sur les données fournies par le MNHN entre 2004 et 2009 :

$$\frac{\partial N}{\partial t} = D \left(\frac{\partial^2 N}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 N}{\partial y^2} \right) + rN \left(1 - \frac{N}{K} \right) \quad \text{Équation 12}$$

où N représente la densité du nombre de nids de frelon asiatique, D le coefficient de diffusion, r le taux de croissance et K la capacité biotique.

Pour tester la dispersion à longue distance due au transport accidentel par l'homme, nous avons tout d'abord identifié les points qui se trouvaient à une plus grande distance que la distance de dispersion moyenne estimée précédemment dans le modèle de réaction-diffusion. Comme la densité de population humaine est souvent un bon indicateur du risque de transport à longue distance (e.g.,

chez la mineuse du marronnier ; chez le nématode du pin, voir chapitre 5 ; et chez la processionnaire du pin, voir chapitre 6), nous avons tenté de déterminer un seuil de densité de population humaine au-delà duquel le risque d'introduction du frelon serait plus élevé. Basé sur la fréquence de ces dispersions à longue distance, nous avons considéré la probabilité P_{LDD} d'observer une telle dispersion une année donnée. Ces dispersions à longue distance ont donc été décrites par un modèle stochastique basé sur cette probabilité et sur la densité de population humaine.

Pour simuler l'effet des moyens de lutte, nous avons considéré que la probabilité de détecter les nids et de les détruire augmentait avec la densité de population humaine. Par conséquent, nous avons considéré une proportion de nids retirée chaque année d'après la formule suivante :

$$C(h) = \frac{\alpha h}{\frac{1}{2\rho} + h} \quad \text{Équation 13}$$

où h représente la densité de population humaine, α l'intensité maximale de la lutte (proportion de nids détruits parmi ceux qui sont détectés) et ρ la proportion de surface qu'une personne peut observer. Lorsque la densité de population humaine est très élevée alors les nids ont une grande probabilité d'être détectés et le niveau de contrôle $C(h)$ s'approche de α . Ce niveau de contrôle peut varier de 0 à 1.

Après une phase de calibration du modèle, nous l'avons validé sur les données de 2013. Le modèle a été appliqué à l'échelle de la France sur une grille de 10 km x 10 km. Les modèles simulant le transport accidentel par l'homme ne permettent pas de décrire l'expansion du frelon mieux que le modèle de réaction-diffusion à lui seul (**Robinet et al., soumis-b**). Cela signifie que la dispersion à longue distance n'est pas nécessairement due au transport accidentel par l'homme. Ce résultat est conforté par l'étude des capacités de vol faites en manège de vol. Les gynes (futurs fondatrices) sont en effet capables de voler 200 km en quelques jours (pers. com., Daniel Sauvard). Ces grandes capacités de dispersion (d'au moins quelques gynes) couplées à de grandes capacités d'établissement pourraient expliquer pourquoi on observe une expansion fulgurante de cet insecte. Ce type de dispersion est en fait très similaire à la dispersion due par l'homme avec la création de colonies pionnières loin du front de colonisation. Ce cas d'étude illustre donc la difficulté à discriminer nettement les deux types de dispersion à l'aide des données historique d'invasion.

Par ailleurs, les simulations ont montré que l'intensité de lutte est probablement modérée. Seulement 30-40% des nids détectés seraient détruits (**Robinet et al., soumis-b**). En doublant l'intensité de la lutte (de 30 à 60%), nous pourrions réduire l'expansion du frelon de 17% et la densité des nids de 29% d'ici 2020 (Figure 12). Avec un effort de lutte de 95% des nids détectés, nous pourrions réduire l'expansion de 43% et la densité des nids de 53%.

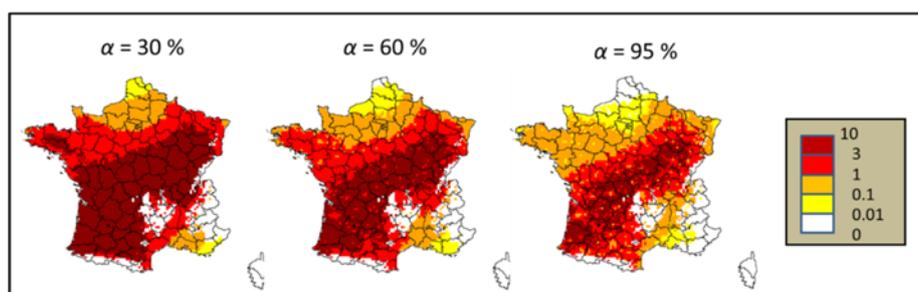


Figure 12 : Expansion potentielle du frelon asiatique en France en 2020 avec différentes intensité de lutte. Les couleurs indiquent le nombre de nids de frelons par maille de 10 km x 10 km.

Le termite invasif nord-américain

La modélisation de l'expansion du termite s'est déclinée selon trois axes : 1) l'identification des facteurs permettant de définir l'aire favorable à la présence du termite, 2) la modélisation de la dynamique temporelle d'une colonie et 3) la modélisation de l'expansion du termite en prenant en compte les résultats des deux points précédents et en simulant la dispersion. C'est sur le dernier point que j'ai travaillé personnellement.

Une combinaison entre la présence de voies ferrées, la présence de bâtis et une moyenne des températures annuelles minimales supérieure 1,7°C a permis de définir l'aire favorable. Les forêts sont considérées comme zones défavorables mais, avec le changement climatique, on pourrait tester leur effet potentiel si elles devenaient favorables. Concernant le modèle de dynamique temporelle, différents paramètres (taux de mortalité dans chaque caste, taux de passage d'une caste à l'autre et taux de reproduction) ont été estimés afin de déterminer le nombre d'ailés produits chaque année au sein d'une colonie.

Un modèle d'expansion a ensuite été développé sur un maillage de 100 m x 100 m couvrant le département de l'Indre-Et-Loire en considérant trois types de dispersion :

- 1) la dispersion par bouturage : une progression radiale de la colonie à une vitesse constante sur l'aire favorable dans la mesure où le nombre de colonies ne dépasse pas la capacité biotique ;
- 2) la dispersion des ailés : une dispersion stochastique des individus ailés (leur nombre étant estimé par le modèle de dynamique temporelle) selon une loi exponentielle négative, avec calcul de la probabilité de rencontre entre un mâle et une femelle et de la probabilité d'accouplement ;
- 3) la dispersion stochastique à longue distance (dans un rayon de 10 km) due au transport accidentel par l'homme.

Les simulations de l'expansion ont été faites entre 1985 et 2013, et validées sur les données de 2013. Ensuite des projections pour 2020, 2025 et 2030 ont été faites en testant l'effet du réchauffement climatique (+1°C). Les résultats montrent que : l'ensemble du département n'est pas favorable aux termites, ils vont probablement continuer leur expansion et, avec le réchauffement climatique, ils pourraient coloniser des territoires plus au nord (Figure 13 ; **Suppo et al., en prep**). Ce travail est très récent et pas encore totalement achevé. À terme, il devrait permettre d'anticiper la mise en place de moyens de surveillance et de lutte dans les zones où l'expansion est imminente d'après le modèle.

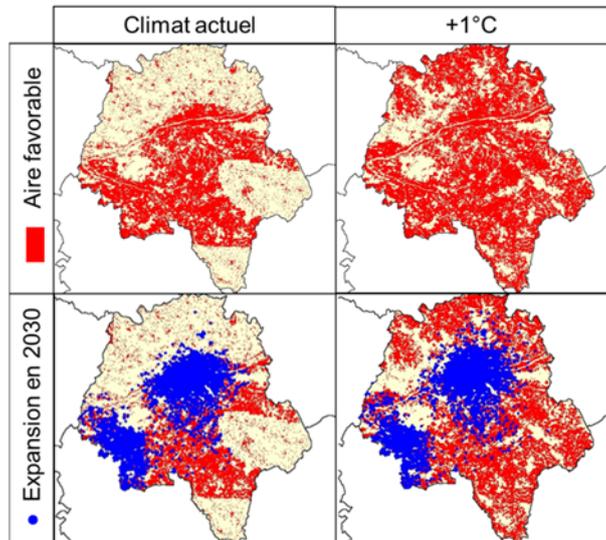


Figure 13 : Simulation de l'expansion du termite nord-américain dans le département d'Indre-et-Loire. Les zones en rouge indiquent l'aire favorable pour le termite sous le climat actuel (à gauche) et sous l'hypothèse d'un réchauffement de un degré (à droite). Les zones en bleue indiquent l'aire d'expansion potentielle du termite en 2030 (d'après une seule réplique prise au hasard) pour chacun des deux scénarii climatiques.

3) Conclusions

Ces deux études nous ont permis de montrer le pouvoir invasif d'insectes sociaux à travers :

- leur grande capacité de dispersion et d'établissement pour le cas du frelon asiatique
- leur structure sociale permettant de fournir un nombre considérable d'individus se dispersant chaque année (les termites ailés) et les différents modes de dispersion (bouturage/vol des ailés/dispersion par l'homme).

La modélisation peut ainsi nous aider à explorer l'effet de différents facteurs au sein d'un système complexe. Elle permet également de tester différents scénarii et quantifier l'effort nécessaire pour mieux contrôler l'expansion d'espèces invasives.

Chapitre 5

Les capacités d'expansion d'une espèce invasive portée par une espèce native : le nématode du pin

Sélection de publications dans des journaux scientifiques:

- Haran JM, Roques A, Bernard A, **Robinet C**, Roux G (2015) Altitudinal barrier to the spread of an invasive species: Could the Pyrenean chain slow the natural spread of the pine wood nematode? *PLoS ONE*, 10(7): e0134126.
- Soliman T, Hengeveld GM, **Robinet C**, Mourits MCM, van der Werf W, & Oude Lansink AGJM. (2012) Framework for modelling economic impacts of invasive species, applied to pine wood nematode in Europe. *PLoS ONE*, 7(9): e45505.
- **Robinet C**, Roques A, Pan H, Fang G, Ye J, Zhang Y & Sun J (2009) Role of human-mediated dispersal in the spread of the pinewood nematode in China. *PLoS ONE*, 4(2): e4646.

Co-encadrements : Doctorants (Julien Haran, INRA, Orléans ; Tarek Soliman, Université Wageningen, Pays Bas).

Collaborations principales : Chinese Academy of Sciences, Pékin, Chine ; Forestry Commission, Royaume-Uni ; Université d'Evora, Portugal ; INRA Bordeaux

Projets : DSF (responsable du projet), PRATIQUE (EU), ISEFOR (EU), REPHRAME (EU) (responsable d'un workpackage)

Modèles : mécanistes (principalement modèle de réaction-diffusion et noyau de dispersion)



1) Introduction

Alors que les études présentées dans les chapitres précédents ciblent une espèce invasive donnée, cette étude considère en plus les interactions entre une espèce invasive et l'espèce native qui la porte ainsi que les interactions avec l'arbre hôte. L'étude présentée dans le chapitre 1 permet d'identifier les points d'entrée possible du nématode du pin en Europe avec l'importation de bois infesté. Or, le nématode du pin est déjà présent au Portugal depuis 1999 (Mota et al., 1999). Malgré les mesures de lutte mises en place, il s'est propagé à quasiment tout le pays. Il a également été découvert sur l'île portugaise de Madère et des foyers ont été détectés en Espagne à proximité de la frontière portugaise. Le mécanisme d'expansion du nématode du pin est relativement complexe. Il fait intervenir le nématode lui-même, son insecte vecteur (*Monochamus galloprovincialis* en Europe et d'autres espèces de *Monochamus* natifs en Asie et en Amérique du Nord), les arbres hôtes et l'interaction entre ces trois acteurs. Le nématode du pin est transporté et dispersé par *Monochamus spp.* Il est généralement transmis à un arbre sain lors de son repas de maturation sexuelle et, dans une moindre mesure, à des arbres déclinant lors de la ponte des femelles. Sous certaines conditions environnementales et selon la susceptibilité du pin, le nématode une fois inoculé peut provoquer le flétrissement et la mort de l'arbre en quelques semaines. Devant le risque de propagation du nématode du pin au reste de l'Europe, l'objectif était ici de mieux comprendre les capacités d'expansion du nématode et d'identifier les zones à risque afin d'optimiser les mesures de contrôle. Cette étude se décline selon trois axes, avec une échelle spatiale de plus en plus grande :

a. Efficacité des coupes rases à fine échelle

Dès qu'un arbre infesté par le nématode du pin est détecté, la réglementation européenne (décision d'exécution 2012/535/UE) impose une série de mesures et notamment la coupe, le retrait et l'élimination de tous les arbres sensibles dans un rayon de 500 m (réductible sous conditions à 100 m). Malgré les mesures d'urgence visant à prévenir la propagation du nématode en Europe, le nématode poursuit sa progression. Évaluer l'efficacité de ces coupes est donc un enjeu primordial pour faire évoluer la législation. C'est pour cette raison que l'ANSES m'a missionné au sein d'un groupe d'experts pour déterminer en particulier les capacités de dispersion de *Monochamus galloprovincialis* et l'effet des coupes rases (**Jactel et al., 2015**).

b. Rôle de la barrière pyrénéenne dans l'expansion potentielle du nématode du pin

La chaîne des Pyrénées, par sa position stratégique entre la Péninsule ibérique (où se trouve actuellement le nématode du pin) et le reste de l'Europe, pourrait jouer le rôle d'une barrière ou d'un frein à l'expansion du nématode du pin. Les massifs montagneux sont des éléments importants de l'hétérogénéité du paysage pouvant affecter la connectivité des populations (Schmitt, 2007). Un modèle d'expansion a été développé pour décrire la relation synergique entre le nématode et son insecte vecteur, et explorer le rôle potentiel des Pyrénées comme frein ou barrière à l'invasion du nématode (**Haran et al., 2015***).

c. Expansion potentielle du nématode du pin et estimation de l'impact économique en Europe

Pour développer des modèles, il est nécessaire d'avoir suffisamment de données. Pour aborder cette question de l'expansion potentielle du nématode en Europe, une première étude a été conduite en Chine sur une série temporelle plus longue (le nématode ayant été découvert en 1982) (**Robinet et al., 2009**). Ce modèle a ensuite été appliqué à l'Europe pour déterminer à partir de quel port le nématode du pin pourrait se propager le plus rapidement à travers l'Europe (**Robinet et al., 2011b**). L'impact économique a alors été évalué en Europe jusqu'en 2030 sur la base de ce modèle d'expansion (**Soliman et al., 2012***). De nombreux facteurs interviennent dans la dynamique spatio-temporelle du nématode du pin en Europe, en particulier les conditions de développement de la maladie, les capacités de dispersion du vecteur et la durée du cycle biologique du vecteur à travers l'Europe. La prise en compte de ces facteurs permet de mieux caractériser les capacités d'expansion du nématode en Europe (**Pukkala et al., 2014**). Un modèle plus complet, prenant en compte l'ensemble des processus pouvant affecter la dynamique spatio-temporelle du nématode et l'ensemble des acteurs dans cette invasion, a alors été développé spécifiquement pour l'Europe. Il est présenté plus en détails ci-dessous.

2) Description de l'étude

Efficacité des coupes rases

Des données sur les capacités de vol de *Monochamus galloprovincialis* ont été récoltées à travers diverses expériences : manège de vol et capture-lâcher-recapture (**Jactel et al., 2015**). Ces données peuvent apparaître à première vue contradictoire : les individus matures sont capables de voler 16 km en moyenne en manège de vol alors que la plupart des expériences de capture-lâcher-recapture rapportent des distances nettement inférieures, de l'ordre de quelques centaines de mètres. Or, ces deux types d'expérience ne mesurent pas la même distance. Les données en manège de vol mesurent la capacité physiologique de l'insecte. Elles ne prennent pas en compte le comportement de dispersion sur le terrain et peuvent ainsi surestimer la distance « radiale » que peuvent parcourir les insectes au cours de leur période de vol. Les données de piégeage, quant-à-elles, sont contraintes par l'espacement entre le point de lâcher et les pièges, et peuvent ainsi sous-estimer la distance que les insectes peuvent parcourir. Un *Monochamus* capturé dans un piège aurait pu parcourir une distance plus importante s'il n'avait pas été capturé. Une approche originale a été développée afin de déterminer plus finement les capacités de dispersion de *Monochamus galloprovincialis*. Cette approche consiste à : 1) calibrer un modèle de dispersion sur les données de manège de vol pour capturer la forme de la distribution des distances de vol, 2) simuler avec ce modèle l'expérience de capture-lâcher-recapture et affiner l'estimation de certains paramètres, et 3) simuler l'effet des coupes rases à l'aide de ce modèle de dispersion affiné.

Les adultes immatures acquièrent progressivement leur capacité de vol jusqu'à une capacité maximale, qui est celle des adultes matures. Dans le modèle, on considère que les adultes deviennent matures 20 jours après l'émergence. Les nématodes étant principalement transmis aux

arbres sains durant les premières semaines de vie d'adulte de l'insecte lors de la nutrition de maturation, les capacités de vol des immatures (suivant leur âge) sont donc importantes à prendre en compte.

Un noyau de dispersion de type exponentiel négatif a permis de décrire les capacités de dispersion des adultes matures d'après les données de manège de vol :

$$k_M(x) = \frac{1}{\alpha} \exp\left(-\left|\frac{x}{\alpha}\right|\right) \quad \text{Équation 14}$$

avec α , la distance moyenne de dispersion journalière (en mètre). Un modèle stochastique individu centré permet de simuler la dispersion de chaque individu : la distance est choisie de manière aléatoire selon le noyau de dispersion précédent et la direction est choisie de manière aléatoire selon une loi uniforme $U[\min = 0, \max = 2\pi]$. Pour les adultes immatures, nous avons utilisé le noyau de dispersion suivant :

$$k_I(x, j) = \frac{1}{\delta(j)\alpha} \exp\left(-\left|\frac{x}{\delta(j)\alpha}\right|\right) \quad \text{Équation 15}$$

avec j le nombre de jour après émergence de l'adulte et $\delta(j)\alpha$ la distance moyenne de dispersion des individus au jour j après leur émergence. Plus précisément, $\delta(j) = 0.67 + 0.016 \times j$ et $\delta(j = 20) = \alpha$.

Ce modèle de dispersion a été ensuite utilisé pour simuler l'expérience de lâcher-recapture des immatures et des matures. Différentes valeurs ont été testées pour les paramètres suivants : α (500, 1000, 1500, 2000 et 2500 m), l'efficacité du piégeage (0,5, 1 et 2%), le délai de réponse au piégeage (4, 8 et 12 jours), le temps de repos entre deux vols (0, 1, 2 et 3 jours). La meilleure combinaison a été sélectionnée en minimisant le biais relatif et l'erreur quadratique moyenne commis en simulant le pourcentage de recapture dans les pièges et la durée de recapture:

$$\begin{aligned} \text{biais relatif} &= (|\text{moyenne prédite} - \text{moyenne observée}| / (\text{moyenne observée})) \\ \text{erreur quadratique moyenne} &= (\sqrt{\text{moyenne}((\text{valeur prédite} - \text{valeur observée})^2)}) \end{aligned}$$

Cette analyse a permis de sélectionner comme valeurs : $\alpha = 2000$ m et un jour de repos sur deux.

Pour simuler les coupes rases, nous avons considéré deux scénarii possibles :

- soit les coupes sont faites de manière préventive pour empêcher la dispersion d'insectes infestés qui pourraient subsister après abattage et retrait d'un arbre infesté (scénario 1) ; dans ce cas, deux types de stratégie de dispersion de l'insecte peuvent être envisagés : soit la coupe rase n'influence pas le comportement de dispersion de l'insecte, soit l'insecte cherche systématiquement à sortir de la coupe rase ;
- soit les coupes rases sont faites de manière curative pour éliminer les arbres infestés qui n'auraient pas été détectés et qui seraient distribués autour de l'arbre symptomatique détecté auparavant (scénario 2).

Nous avons utilisé le modèle de dispersion affiné avec les données de piégeage. À ce modèle, nous avons ajouté une partie « transmission du nématode ». Nous avons considéré que le nématode

pouvait être transmis au cours des 7 premières semaines après émergence de l'adulte aux endroits où il s'arrête, en considérant que les pins couvrent l'ensemble du territoire.

En simulant des coupes rases, nous avons montré :

- que l'on évite au mieux 11% des transmissions du nématode dans le scénario 1 et moins de 1% dans le scénario 2 avec un rayon de coupe rase de 500 m (Figure 14 ; **Jactel et al., 2015**)
- pour éviter 99.9% des transmissions, il faudrait établir à la place un rayon de coupe rase de 15 à 38 km selon le scénario, ce qui est difficilement envisageable (**Jactel et al., 2015**).

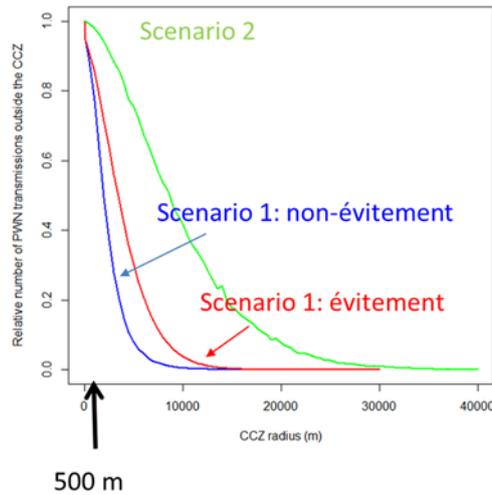


Figure 14 : Nombre relatif de transmission du nématode du pin selon les scénarii avec un rayon de coupe rase croissant (source : **Jactel et al., 2015**).

Ces résultats ne sont toutefois valables que dans le contexte d'une forêt non fragmentée, comme celle des Landes de Gascogne. En effet, les insectes testés en manège de vol et dans le dispositif de piégeage provenaient des Landes de Gascogne. De plus, nous avons considéré qu'en dehors des coupes rases les pins étaient présents partout.

Rôle de la barrière pyrénéenne

Afin d'étudier l'effet des Pyrénées sur l'expansion potentielle du nématode du pin vers le reste de l'Europe, un modèle de type réaction-diffusion a été appliqué :

$$\frac{\partial N}{\partial t} = D \left(\frac{\partial^2 N}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 N}{\partial y^2} \right) + f(N) \quad \text{Équation 16}$$

avec N la densité de vecteurs infestés, D le coefficient de diffusion et f la fonction de croissance (**Robinet et al., 2011b**). Nous supposons que le nématode arrive au temps $t=n$. La fonction de croissance f est modifiée pour prendre en compte le recrutement des populations locales de vecteurs, de densité R , et l'effet synergique de l'association (**Haran et al., 2015***):

- i) avant l'arrivée du nématode ($t < n$), il n'y a pas de vecteurs infestés ($N=0$) et la capacité biotique dépend de la densité des pins dépérissant ($K=K_0$)
- ii) au moment où le nématode arrive au temps $t=n$, un certain nombre de pins qui étaient auparavant sains sont affaiblis ou tués par le nématode, la capacité biotique augmente donc de K_0 à K_i . À ce stade, il n'y a pas encore le recrutement de la population native des vecteurs :

$$f(N) = \varepsilon N \left(1 - \frac{N + R}{K_i}\right) \quad \text{Équation 17}$$

- iii) Au temps $t=n+1$, les vecteurs de la génération suivante peuvent tous être potentiellement infestés par le nématode. On considère donc le recrutement de la population résidente:

$$f(N) = \varepsilon(N + R) \left(1 - \frac{N + R}{K_i}\right) \quad \text{Équation 18}$$

- iv) Les années suivantes, $t > n+1$, toute la population peut-être potentiellement infestée:

$$f(N) = \varepsilon N \left(1 - \frac{N}{K_i}\right) \quad \text{Équation 19}$$

Selon les résultats de ce modèle, qui décrit de manière plus précise l'interaction entre les trois acteurs principaux de ce système complexe, le nématode ne pourrait pas franchir les Pyrénées sauf s'il se dispersait à l'est ou à l'ouest du massif montagneux. En considérant un seuil de température de juillet de 20°C pour l'expression de la maladie conduisant au flétrissement des pins, le nématode pourrait franchir les Pyrénées uniquement par l'est (Figure 15). Ces résultats, couplés à l'analyse des flux de gènes de *Monochamus galloprovincialis* traduisant la dispersion effective des insectes natifs dans ce paysage, montrent que les Pyrénées représentent une barrière seulement partielle à la propagation du nématode (Haran et al., 2015*). Avec le réchauffement climatique, cette barrière sera de moins en moins forte.

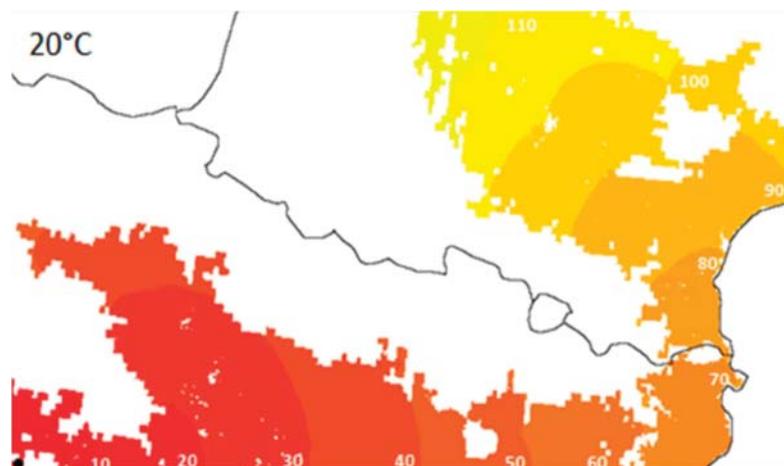


Figure 15 : Expansion potentielle du nématode du pin à travers les Pyrénées en considérant un seuil de température de juillet supérieur à 20°C pour l'expression de la maladie conduisant au flétrissement des pins. Les vagues de couleur représentent chacune l'aire colonisée par 10 générations (source : Haran et al., 2015*).

Prévision d'expansion en Europe et impact économique

Un premier modèle d'expansion calibré sur les données d'invasion du nématode du pin en Chine a montré l'importance de la dispersion à longue distance due au transport accidentel par l'homme (**Robinet et al., 2009**). Alors que la dispersion à courte distance des symptômes de la maladie est estimée à 7,5 km/an, plus de 90% des sites infestés proviendraient d'un transport à longue distance (distance moyenne de 111 km) du nématode. Ce modèle d'expansion est basé sur un modèle de réaction-diffusion et un modèle stochastique décrivant la probabilité de sauts à longue distance en fonction de la densité de population humaine. Ce modèle appliqué à l'Europe, où nous avons initialement peu de données sur l'historique d'invasion et sur la biologie du vecteur européen, nous a permis d'avoir une première estimation de l'expansion potentielle du nématode en Europe (**Robinet et al., 2011b**). Une introduction dans les 200 plus grands ports européens a été simulée. Le nématode pourrait se propager très vite s'il arrivait dans un port situé en Europe de l'Est ou du Nord. La maladie causant le flétrissement des pins pourrait se propager très vite, si le nématode était introduit au sud-est de l'Europe. Cette étude fournit donc des résultats importants en matière de surveillance du territoire, notamment pour établir un ordre de priorité parmi les zones à surveiller.

Ce modèle d'expansion couplé à des modèles économiques a permis également d'estimer : les impacts économiques directs provenant de la perte en bois (c'est-à-dire des arbres infestés par le nématode et dépérissant) et les impacts économiques indirects provenant de la théorie de l'équilibre partiel entre l'offre et la demande (**Soliman et al., 2012***). Ces impacts directs s'élèveraient à 22 milliards d'euros entre 2008 et 2030 si aucune mesure de contrôle du nématode n'était prise alors que les impacts indirects s'élèveraient à 218 millions d'euros pour le marché en aval et 357 millions d'euros pour les consommateurs. En revanche, les producteurs bénéficieraient d'un gain de 139 millions d'euros en raison du prix du bois plus élevé. Les producteurs non touchés par le nématode feraient un bénéfice conséquent alors que les producteurs touchés par le nématode feraient face à une perte. En effet, dans ce cas, la hausse du prix du bois ne pourrait pas compenser totalement la perte en bois. Les pays principalement touchés par cet impact économique seraient le Portugal, l'Espagne et la France (Figure 16). En France, ce serait surtout la région Aquitaine qui pourrait être impactée.

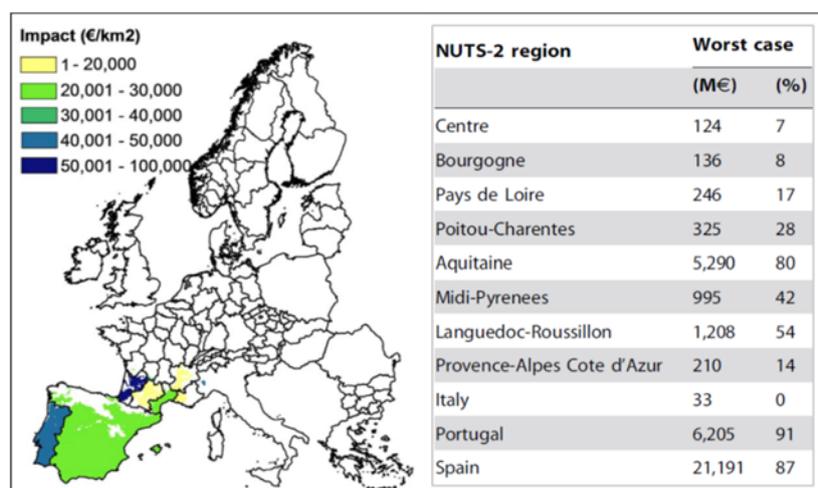


Figure 16 : Impact économique du nématode du pin en Europe sur la période 2008-2030 sous l'hypothèse où il n'y aurait pas de mesures de contrôle (source : **Soliman et al., 2012***)

Les données d'invasion du nématode du pin en Europe étant maintenant disponibles sur une grande période de temps (1999-2015) et la biologie du vecteur européen, *Monochamus galloprovincialis*, étant mieux connue, un modèle d'expansion a été calibré plus finement en Europe en prenant en compte : les capacités de dispersion du vecteur européen, la transmission du nématode du vecteur au pin, les conditions climatiques pour l'expression de la maladie et le dépérissement des pins, les mesures de contrôle, la croissance des populations de vecteurs, la durée du cycle biologique du vecteur (un an ou deux ans selon les climats), la transmission du nématode du pin au vecteur et le transport accidentel par l'homme. Le modèle a été validé au Portugal entre 1999 et 2011 sur une grille d'une résolution de 1 km et il a été ensuite projeté en Europe entre 2011 et 2020 sur une grille d'une résolution de 10 km. Les résultats montrent que le nématode pourrait effectivement continuer sa progression malgré les mesures de contrôles actuellement préconisées. Il ne pourrait toutefois pas se propager au-delà de la Péninsule Ibérique d'ici 2020 de manière naturelle (par la dispersion de son insecte vecteur). En revanche, le transport accidentel du nématode pourrait considérablement accélérer sa progression, en particulier en Hongrie et en Slovaquie. Avec le réchauffement climatique, la maladie pourrait s'étendre encore plus vite et apparaître là où elle ne peut pas actuellement se développer.

3) Conclusions

Cette étude montre que le potentiel d'expansion du nématode du pin en Europe est très important, que cela pourrait impacter l'économie et que les méthodes de lutte actuellement déployées sont peu efficaces. Par conséquent, il est d'autant plus important d'éviter d'autres introductions accidentelles. Bien analyser les risques d'introduction et identifier les voies d'entrée (voir chapitre 1) est donc un enjeu primordial pour protéger au mieux le territoire européen.

Par ailleurs, ce cas d'étude montre la pertinence de la modélisation comme outil pour mieux déterminer les risques d'expansion lorsque l'espèce invasive étudiée interagit de manière complexe avec d'autres espèces (insecte vecteur et plante hôte). Alors que l'analyse génétique permet de retracer la dynamique des populations dans le passé et la dispersion effective des populations contemporaines, la modélisation traduit des hypothèses et permet de tester différents scénarii, notamment l'impact produit par l'arrivée d'une nouvelle espèce. Ces deux approches sont donc complémentaires. De même, les expériences en laboratoire et sur le terrain permettent de mesurer différents types de dispersion (capacité de vol avec l'expérience en manège de vol et distance de piégeage avec les expériences de capture-lâcher-recapture). Grâce à la modélisation, nous avons pu relier ces deux types de mesures et montrer qu'elles n'étaient pas en contradiction malgré des valeurs très différentes.

Malgré une avancée notable dans la compréhension du mécanisme d'expansion du nématode du pin, il reste encore de nombreuses questions, notamment la caractérisation de l'expansion à l'échelle du paysage (en prenant en compte son hétérogénéité) ainsi que la variabilité des traits de l'insecte vecteur à travers son aire de distribution.

Chapitre 6

Les capacités d'expansion d'espèces natives en lien avec le changement climatique et activités humaines : la processionnaire du pin et le puceron lanigère du peuplier

Sélection de publications dans des journaux scientifiques ou de vulgarisation:

- Pointeau S, **Robinet C**, Sallé A, Lieutier F, Bankhead-Dronnet S. Has climate change led to the emergence and expansion of the woolly poplar aphid's outbreaks in France? En préparation.
- **Robinet C**, Rousselet J, Roques A (2014) Potential spread of the pine processionary moth in France: preliminary results from a simulation model and future challenges. *Annals of Forest Science*, 71: 149-160.
- **Robinet C**, Imbert C-E, Rousselet J, Sauvard D, Garcia J, Goussard F & Roques A (2012) Human-mediated long-distance jumps of the pine processionary moth in Europe. *Biological Invasions*, 14:1557-1569.
- Leblond A, Martin J-C, Napoléone C, G Géniaux, **Robinet C**, Provendier D, Gutleben C (2010) La processionnaire du pin vue par ses gestionnaires. Une enquête auprès des communes françaises donne un nouveau regard sur ce ravageur. *Phytoma*, avril 2010, pp. 18-23.
- Battisti A, Stastny M, Netherer S, **Robinet C**, Schopf A, Roques A & Larsson S (2005) Expansion of geographic range in the pine processionary moth caused by increased winter temperatures. *Ecological Applications*, 15:2084-2096.

Co-encadrement : Master2 (Alice Leblond, Université de Rennes), doctorante (Sophie Pointeau, Université d'Orléans)

Collaborations principales : BOKU, Autriche ; Université de Padoue, Italie ; Université d'Orléans

Projets : PROMOTH (EU), URTICLIM (ANR), PCLIM (INRA ACCAF), ADRIEN (région Centre), FUTURE TREE PESTS (DEFRA, Royaume-Uni),

Modèles : mécanistes (principalement modèle de réaction-diffusion et modèle degré-jour)

© C Robinet

© F-X Saintonge

1) Introduction

Dans ce dernier chapitre, je vais présenter mes travaux concernant deux espèces natives en expansion : la processionnaire du pin, *Thaumetopoea pityocampa*, et le puceron lanigère du peuplier, *Phloeomyzus passerinii*.

Le premier cas d'étude concerne l'expansion de l'aire de distribution de la chenille processionnaire du pin vers le nord et en altitude en Europe, et plus particulièrement en France depuis le début des années 1990 (**Battisti et al., 2005 ; Robinet et al., 2014**). Cette chenille est étudiée depuis de nombreuses années à cause des dégâts qu'elle occasionne dans les pinèdes et des problèmes sanitaires liés au caractère urticant des larves. Depuis près de 25 ans, on observe sa progression dans des territoires qui lui étaient auparavant défavorables. Elle avance en moyenne de 5,6 km par an dans le sud du Bassin-Parisien. Au-delà d'une simple corrélation avec le réchauffement climatique, on a cherché à comprendre le mécanisme d'expansion à travers des expériences de terrain, des expériences de laboratoire, des analyses de la structure génétique des populations et de la modélisation. Depuis le début des années 2000, on observe également des foyers isolés loin des populations les plus proches, notamment en région parisienne. L'objectif était ici de découpler l'effet du réchauffement climatique de celui du transport accidentel par l'homme à longue distance dans l'expansion de la processionnaire du pin. On a également cherché à évaluer l'évolution des pratiques de lutte en lien avec l'expansion de la processionnaire. Au-delà de ses problématiques spécifiques, la processionnaire du pin est un modèle biologique particulièrement pertinent pour explorer de nombreux concepts intervenant dans l'expansion d'espèces natives et dans les invasions biologiques dans le contexte des changements globaux.

Le deuxième cas d'étude concerne l'émergence d'un puceron dans les peupleraies françaises. Bien qu'il soit connu en France depuis très longtemps, ce n'est que depuis les années 1990 que des pullulations ont été observées, d'abord dans le sud-ouest de la France puis progressivement vers le nord (Pointeau, 2011). La question du rôle du changement climatique dans l'expansion des pullulations de ce ravageur s'est donc posée. Le puceron étant déjà présent avant l'observation de ces pullulations, nous avons cherché à comprendre l'impact du réchauffement climatique sur la croissance des populations. Par ailleurs, le puceron n'attaquant pas avec la même intensité les différents cultivars de peuplier (variétés hybrides obtenues par sélection), la question du rôle des pratiques sylvicoles s'est également posée. L'objectif de ce travail était donc de modéliser l'impact du réchauffement climatique et des changements de pratique sylvicole pour discerner le rôle de chacun de ces facteurs dans les pullulations du puceron.

2) Description de l'étude

L'expansion de la processionnaire du pin et la lutte

Un modèle de dynamique spatio-temporel a été développé pour décrire l'expansion de la processionnaire du pin en prenant compte de :

- a) ses capacités de survie hivernale
- b) ses capacités de dispersion active
- c) le risque de transport accidentel par l'homme à longue distance
- d) la croissance des populations.

a) Survie hivernale

Des expériences faites en laboratoire ont permis de montrer que les larves s'alimentaient la nuit si et seulement si deux conditions étaient réunies : la température dans le nid durant le jour précédent doit être supérieure à 9°C et la nuit suivante la température extérieure doit être supérieure à 0°C (**Battisti et al., 2005**). Le taux de survie de la colonie est étroitement corrélé à la durée d'alimentation durant la période hivernale. On a donc pu calculer rétrospectivement les conditions d'alimentation dans le passé en estimant la température dans le nid durant le jour à partir de la température extérieure et la radiation solaire (**Robinet et al., 2007b**). Les capacités d'alimentation se sont effectivement améliorées entre les périodes 1992-1996 et 2000-2004, et parallèlement la processionnaire du pin a réussi à franchir les territoires qui lui étaient moins favorables (Figure 17). Ce calcul nécessitant d'avoir des données journalières sur plusieurs années, nous avons cherché un indicateur de cette capacité d'alimentation. La moyenne des températures minimales d'octobre à mars s'avère être un très bon indicateur ($R^2= 0,77$; $P < 0,001$). Cette période d'octobre à mars correspond à la période de développement larvaire de la processionnaire du pin généralement observée en région Centre Val de Loire.

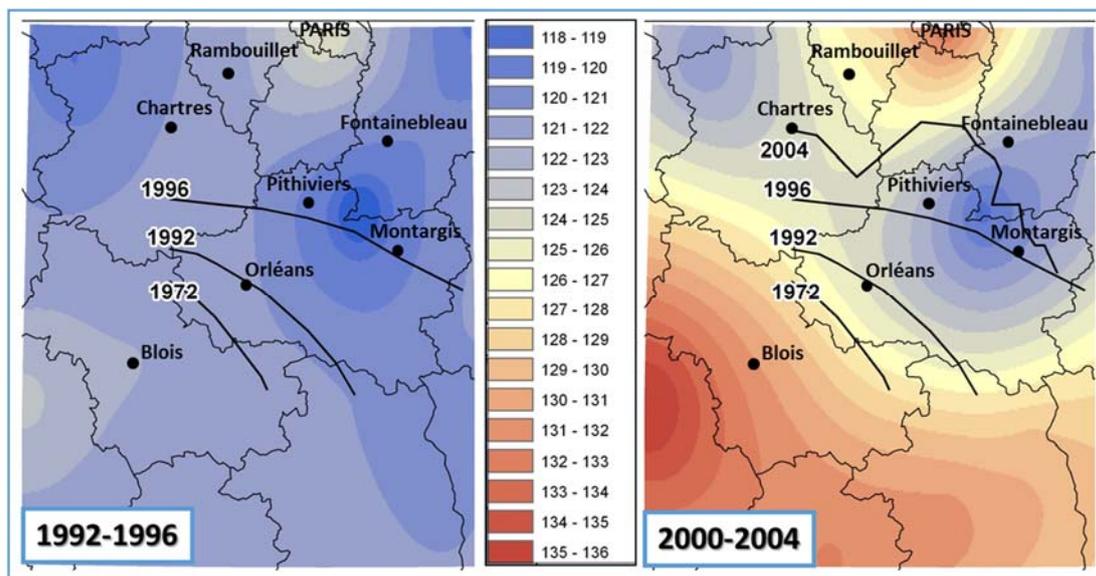


Figure 17 : Nombre de jours d'alimentation potentielle de la chenille processionnaire du pin entre octobre et mars sur deux périodes : 1992-1996 et 2000-2004 (d'après **Robinet et al., 2007b**). Les lignes noires représentent la limite nord de l'aire de distribution de la processionnaire à différentes dates.

Des expériences sur le terrain ont alors permis de calibrer une fonction de survie, S , sur la moyenne des températures minimales d'octobre à mars :

$$S(x, y, t) = \frac{1}{1 + \exp(s(T_c - T_t(x, y)))}$$

Équation 20

avec X les coordonnées géographiques de la population, t , le temps en année, T_c la température critique qui induit 50% de mortalité ($T_c = 3,3^\circ\text{C}$) et s un paramètre de sensibilité ($s = 1$) (**Robinet et al., 2014**).

(b) Capacités de dispersion

Les populations de processionnaire du pin se dispersent localement grâce aux capacités de vol des adultes. D'après les résultats de l'analyse génétique, il semble y avoir une perte progressive de la diversité génétique et un isolement par la distance, montrant la signature d'une dispersion de type diffusive (Rousselet et al., 2015). Ce type de dispersion indique que seuls les individus situés sur le front de colonisation contribuent à l'avancée du front et qu'il n'y a pas de dispersion à longue distance (Klein et al., 2006). La dispersion des individus est donc diffusive si on ne prend pas en compte l'apparition de foyers isolés depuis le début des années 2000. Pour simuler cette dispersion, nous avons utilisé un modèle de diffusion (Shigesada & Kawasaki, 1997) et nous avons estimé le coefficient de diffusion *a posteriori* en minimisant l'erreur commise par le modèle :

$$\frac{\partial A}{\partial \tau} = D \left(\frac{\partial^2 A}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 A}{\partial y^2} \right) \quad \text{Équation 21}$$

avec A la densité de processionnaire se dispersant (à l'année t), τ le temps entre le moment d'émergence ($\tau = 0$) et la ponte ($\tau = 1$), (x, y) les coordonnées géographiques, et D le coefficient de diffusion ($D = 2,9 \text{ km}^2/\text{an}$) (**Robinet et al., 2014**).

(c) Transport accidentel à longue distance

Une étude combinant une expérience en manège de vol, l'analyse génétique des individus dans les foyers isolés, et une recherche des ennemis naturels de la processionnaire dans les foyers a permis de montrer que plusieurs foyers étaient probablement dus à la transplantation de grands arbres en pot, avec une motte de terre infestée par des chrysalides de processionnaire du pin (**Robinet et al., 2012b**). Modéliser ce risque de transport à longue distance est difficile car les événements d'introduction sont rares et aléatoires. Pour simuler ce type de dispersion, nous avons tout d'abord choisi chaque année un nombre de transplantation de pins infestés selon la loi binomiale $\mathcal{B}(n=1000 ; p=0,001)$ et ensuite nous avons choisi de manière aléatoire le lieu de ces introductions en zone urbaine (définie comme zone où la densité de population humaine > 200 habitants/ km^2) (**Robinet et al., 2014**). Ce modèle stochastique a été couplé aux modèles présentés précédemment. Il a été développé à but exploratoire et non prédictive.

(d) Croissance des populations

La processionnaire du pin présente la particularité de faire des cycles de pullulation relativement réguliers, de l'ordre de 7 à 9 ans (**Li et al., 2015**). Nous avons donc pris en compte ce cycle de pullulation grâce au modèle de Ricker avec retard (**Robinet et al., 2014**) :

$$N_{t+1}(x, y) = A_t(x, y) \exp \left(r \left(1 - \frac{E_{t-1}(x, y)}{K(x, y)} \right) \right) \quad \text{Équation 22}$$

avec $N_{t+1}(x, y)$ la densité de processionnaires l'année t en (x, y) , $A_t(x, y)$ la densité de population l'année t après dispersion (à $\tau=1$), r le taux de croissance ($r = 1$), $E_{t-1}(x, y)$ la densité de population l'année $t-1$ avant dispersion, et $K(x, y)$ la capacité biotique (1 nid/pin).

La dynamique de la processionnaire a été simulée avec le couplage de ces modèles précédents à l'échelle de la France entre 1980 et 2011. Le modèle a été validé avec les données d'observation du front durant les hivers 2005-2006 et 2010-2011 en calculant l'aire sous la courbe (« Area Under the Curve », $AUC \approx 0,80$) et le taux de classification correct (« Correct Classification Rate », $CCR \approx 0,80$). Le modèle a ensuite été appliqué en testant deux scénarii différents : (1) en considérant les températures moyennes avant le début de son expansion, c'est-à-dire de 1969 à 1979, (2) en considérant les températures réellement observées entre 1980 et 2011 et notamment le réchauffement climatique observé au début des années 1990. Ces résultats ont montré que la processionnaire n'aurait pas pu progresser autant sans le réchauffement climatique observé sur la période 1980-2011 (**Robinet et al., 2014**).

Ensuite, la dynamique a été simulée entre 2011 et 2030 en testant différents scénarii climatiques (A1, A2 et B2 ; CCAFS, 2012) et en considérant ou non le transport accidentel par l'homme à longue distance. Les résultats montrent que les deux facteurs contribuent à l'avancée de la processionnaire du pin (**Robinet et al., 2014**). Alors que le réchauffement climatique lui offre de nouveaux territoires favorables, ses capacités de dispersion sont restreintes et elle ne peut pas suivre instantanément l'expansion de son enveloppe climatique. Le transport accidentel par l'homme peut conduire à l'introduction de la processionnaire dans une zone qui lui est défavorable et ne pas entraîner l'établissement d'une population mais, avec le réchauffement climatique, la probabilité que l'introduction ait lieu dans une zone favorable augmente. Même si on ne peut pas exclure un transport accidentel par l'homme dans le passé (un foyer existait probablement près d'Alençon dans les années 1980; Rousselet et al., 2015), les populations introduites n'avaient auparavant que de faibles chances de s'établir, ce qui est de moins en moins le cas aujourd'hui.

Ce modèle nous a donc permis de mieux comprendre le mécanisme d'expansion de la processionnaire du pin. Toutefois, il n'a pas été développé pour être utilisé à des fins prédictives à large échelle. La zone d'étude était initialement le Bassin Parisien, puis cette zone a été étendue à la France. L'effet du changement climatique est uniquement décrit par l'effet de la moyenne des températures minimales d'octobre à mars sur la survie larvaire. Or, les populations ne sont pas homogènes à travers toute l'aire de distribution, comme le montre la structure génétique des populations (Kerdelhué et al., 2015). Cette hétérogénéité pourrait avoir des conséquences sur la réponse au climat et au changement climatique.

La cartographie fine (sur un maillage de 16 km x 16 km) de la limite nord de son aire de distribution a été réalisée en 2012 de la France à la Turquie (**Roques et al., 2015a**). Alors que certaines populations sont limitées par les températures froides de l'hiver, d'autres peuvent être limitées par les températures chaudes de l'été. Même si les œufs de la processionnaire du pin semblent pouvoir supporter de fortes chaleurs, de fortes températures estivales peuvent affecter directement ou indirectement la survie des jeunes larves (**Robinet et al., 2013**). Nous avons donc considéré non

seulement la moyenne des températures minimales d'octobre à mars et la radiation solaire (pouvant jouer un rôle sur la température du nid durant l'hiver) mais aussi la moyenne des températures maximales de juillet-août dans une régression prenant en compte ces points d'occurrence à travers l'Europe, l'Asie mineure et l'Afrique du Nord. Les résultats montrent que l'aire potentiellement favorable à la processionnaire pourrait s'étendre considérablement en Europe avec la hausse des températures (Figure 18 ; **Roques et al., 2015b**).

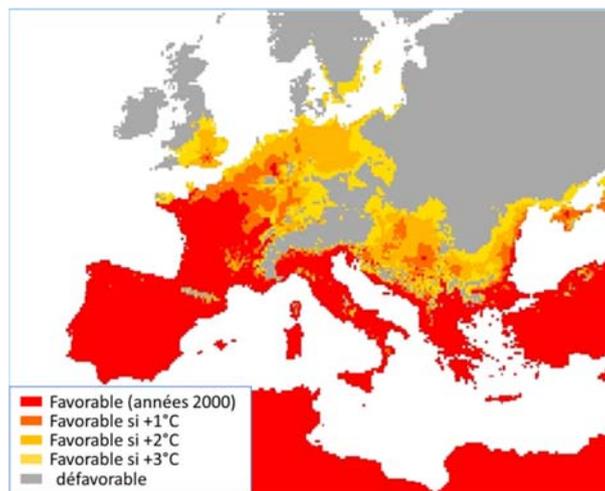


Figure 18 : Aire potentiellement favorable à la processionnaire du pin en fonction du réchauffement climatique d'après une régression faite sur la moyenne des températures minimales d'octobre à mars, la radiation solaire moyenne d'octobre à mars, et la moyenne des températures maximales de juillet-août, en considérant l'aire de distribution en 2012 sur un maillage de 16 km x 16 km (dérivé de **Roques et al. 2015b**).

Au-delà de la progression de la processionnaire du pin sur des territoires devenus climatiquement favorables, la processionnaire progresse également localement à plus fine échelle. Avec la plantation de pins ornementaux en ville et les îlots de chaleur urbains qui lui sont tous deux très favorables (**Robin et al., 2012b**), la processionnaire du pin n'est plus seulement un ravageur forestier mais elle est devenue une nuisance pour l'homme et les animaux domestiques en ville. L'arrivée de la processionnaire dans les zones urbaines a conduit au développement de nouvelles méthodes de lutte. Auparavant, les traitements concernaient essentiellement les forêts avec l'épandage par voie aérienne de produits chimiques et plus tard de produits microbiologiques (*Bt*). Ces traitements ne sont pas envisageables en ville où la densité d'habitants est élevée et les pins dispersés, et, suite au Grenelle de l'Environnement, les traitements aériens sont interdits sur l'ensemble du territoire (sauf dérogation). Afin de collecter des données sur les moyens de lutte déployés en ville, une enquête réalisée par Plante&Cit  et l'INRA a été envoyée aux 36000 communes de France métropolitaine en 2009. Les résultats ont montré que 35% des communes infestées ayant répondu mettaient en place un moyen de lutte contre la processionnaire du pin et que la perception du risque était plus élevée sur les territoires nouvellement colonisés par l'insecte (e.g., **Leblond et al., 2010***). Les communes privilégiaient principalement la lutte mécanique, puis le traitement microbiologique, le piégeage de papillons et le traitement chimique en 2009. Une seconde enquête réalisée en 2012 a montré que la lutte mécanique restait la principale méthode de lutte. Cette méthode diminue cependant (-9%) au profit du piégeage de chenilles (+12%) et de la lutte biologique (+4% ; par exemple, mise en place de

nichoir à mésanges) (Brinquin et al., 2013). Le traitement chimique, quant à lui, est nettement en baisse (-8%). De plus, en 2012, le nombre de communes infestées déclarant lutter contre la processionnaire du pin a quasiment doublé, passant à 62%. Les luttes alternatives et respectueuses de l'environnement sont donc des pratiques de plus en plus courantes dans les communes françaises et cette tendance devrait se poursuivre (Brinquin et al., 2013). Par contre, les communes, et particulièrement les plus petites, manifestent leur besoin d'aides financières pour lutter efficacement (Brinquin et al., 2013).

L'émergence du puceron lanigère du peuplier

Des expériences en chambre climatique ont permis de développer un modèle degré-jours (Pointeau, 2011 ; Pointeau et al.*, en prép.). Une accumulation de 198°C-jour au-dessus d'un seuil minimal de 6,4°C et en dessous d'un seuil maximal de 25°C est nécessaire pour accomplir une génération. À partir de ce modèle, il est possible de calculer le nombre annuel de générations dans le passé afin de détecter un éventuel changement dû au réchauffement climatique. Ce nombre de générations a été calculé sur la période 1982-2013 sur une grille de température journalière d'une résolution de 0,25° couvrant la France (données E-OBS issues du projet européen ENSEMBLES). Ensuite, nous avons considéré ce nombre de générations uniquement sur les mailles où des peupleraies étaient présentes (selon les données de l'IGN). Malgré d'importantes fluctuations dans le temps, le nombre de générations aurait effectivement augmenté sensiblement dans l'ensemble des régions françaises. En couplant ces estimations et les données d'observation du DSF, il semble que les pullulations soient observées à partir de 9 générations par an et en moyenne pour 12 générations par an. Les deux régions les plus infestées (Aquitaine et Midi-Pyrénées) sont les régions les plus favorables au puceron d'un point de vue climatique avec une moyenne estimée de 13 générations. En région Centre Val de Loire, le puceron a été détecté la première fois en 1998, sans nouvelle détection jusqu'en 2006. Les pullulations se sont alors rapidement étendues jusqu'en 2013 (source : DSF). D'après nos estimations du nombre de générations, la région Centre Val de Loire serait également très favorable, dépassant 12 générations en 1997, 2003, 2005, 2006, 2009 et 2011. Il semble toutefois difficile d'identifier un seuil climatique unique en France qui pourrait expliquer les pullulations du puceron.

Afin d'explorer le rôle des pratiques sylvicoles, nous avons cherché à estimer le nombre de cultivars sensibles (I214 et I45/51) sur pied. Pour cela, nous avons considéré le nombre de cultivars vendus chaque année dans chaque région entre 1996 et 2012 (seules données disponibles), en supposant que ceux-ci étaient effectivement plantés dans les régions en question. Ce nombre total de plants vendus diminue avec les années. Nous avons ensuite calculé pour chaque région le pourcentage de cultivars sensibles plantés. Il n'y a pas de tendance générale qui se dégage en fonction des années. Ce pourcentage était particulièrement élevé (environ 70%) en 1996 dans les deux régions les plus infestées. Toutefois, ce pourcentage diminue sensiblement ces dernières années dans certaines régions (par exemple, en Aquitaine et région Centre Val de Loire). Étant donnée une durée de rotation moyenne de 18 ans, nous avons pu estimer le nombre total de peupliers sensibles présents dans chaque région chaque année ainsi que leur pourcentage par rapport à tous les peupliers. À la fois en pourcentage et en nombre de peupliers sensibles, les régions Aquitaine et Midi-Pyrénées offrent au puceron les ressources les plus favorables. Alors que le pourcentage d'attaque (P_{ATT})

n'était pas corrélé avec le nombre de générations annuel potentiel (G) ou le pourcentage de cultivars sensibles plantés, il est corrélé avec ce nombre de peupliers sensibles sur pied ($R^2=0.12$, $P < 0.001$). Par la suite, on a donc estimé ce pourcentage (P_{ATT}) en fonction du nombre de peupliers sensibles présents.

Enfin, nous avons combiné les deux facteurs : l'effet du climat à travers le nombre de générations annuel (G) et l'effet des pratiques sylvicoles à travers le pourcentage d'attaque (P_{ATT}) qui dépend lui-même du nombre de peupliers sensibles chaque année. Pour cela, nous avons considéré le risque de pullulation R comme suit:

$$R = \begin{cases} 0 & \text{si } G < 9 \\ \text{fonction linéaire allant de } 0 \text{ à } P_{ATT} & \text{si } 9 \leq G < 12 \\ P_{ATT} & \text{si } G \geq 12 \end{cases} \quad \text{Équation 23}$$

Nous montrons ainsi que :

- pour les régions du Sud de la France, avec un climat largement favorable, ce risque de pullulation est principalement affecté par le nombre de peupliers sensibles sur pied qui a tendance à diminuer progressivement (par exemple, en Aquitaine et Midi-Pyrénées)
- pour les régions plus au nord, avec un climat pas toujours favorable, ce risque fluctue nettement plus d'une année sur l'autre en fonction des températures correspondantes (par exemple, en région Centre Val de Loire) (Figure 19).

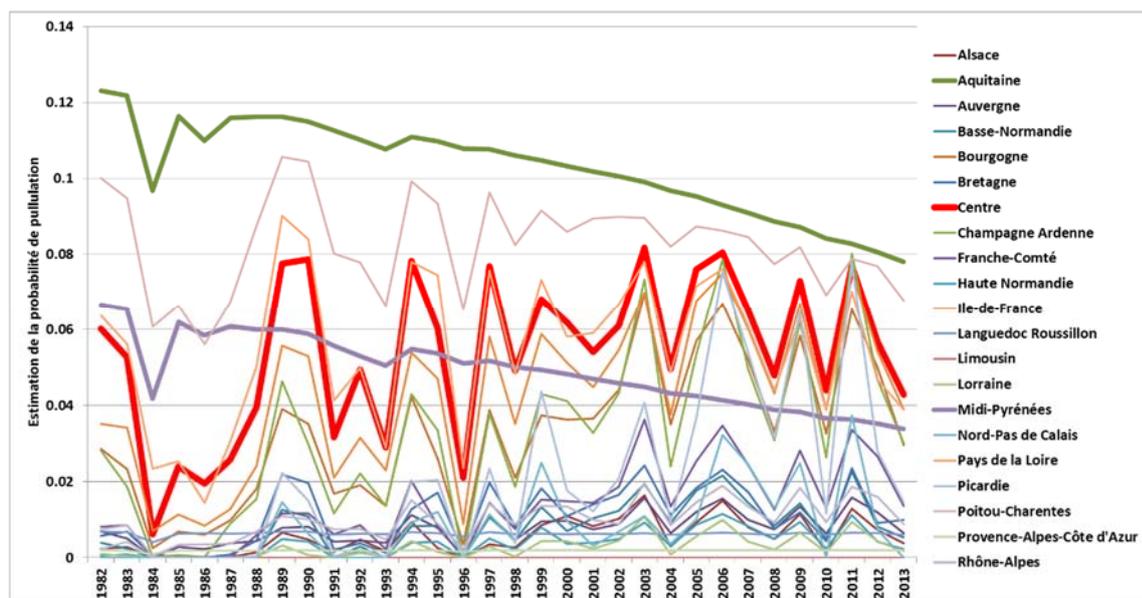


Figure 19 : Estimation de la probabilité de pullulation (R) du puceron lanigère du peuplier en fonction des années et des régions.

Cette étude montre que le réchauffement climatique augmente sensiblement le nombre de générations que le puceron peut faire mais ne peut expliquer à lui seul les pullulations du puceron observées en France depuis 1996. La plantation de cultivars sensibles au puceron pourrait avoir joué un rôle dans l'émergence de ces pullulations car le nombre de peupliers sensibles sur pied explique de manière significative le taux d'attaque. La tendance observée à la diminution du nombre de peupliers montre que le nombre de peupliers sensibles sur pied décroît, réduisant ainsi le risque de pullulation du puceron. L'effet combiné de ces deux facteurs contrastés, réchauffement climatique et des pratiques sylvicoles, est donc relativement complexe. Le réchauffement climatique va probablement s'intensifier alors que les cultivars les plus sensibles vont probablement être de moins en moins utilisés. Avec deux facteurs aux effets opposés qui vont se renforcer, l'équilibre entre les deux reste difficile à prévoir.

3) Conclusions

Chez la processionnaire du pin, nous avons montré l'effet indéniable du réchauffement climatique hivernal depuis le début des années 1990 sur l'expansion de son aire de distribution. De plus, nous avons montré le rôle de la dispersion à longue distance par l'homme dans les capacités de l'espèce à suivre son enveloppe bioclimatique et à étendre son aire de distribution plus rapidement.

Chez le puceron lanigère du peuplier, nous supposions initialement que le réchauffement climatique était l'élément déclencheur des pullulations observées en France depuis les années 1990. Or, la modélisation a clairement montré que les pratiques sylvicoles à travers la plantation de cultivars sensibles pouvaient également jouer un rôle important.

À travers ces deux modèles d'étude, nous avons ainsi montré que le changement climatique n'est pas le seul facteur impliqué dans l'expansion des populations. Même s'il peut effectivement jouer un rôle important, il est souvent difficile de dissocier son effet de l'effet d'autres facteurs. La modélisation, à l'aide de modèles mécanistes, peut donc apporter des éléments de réponses pour de tels systèmes complexes.

Applications : la modélisation pour une meilleure gestion des risques



1) Introduction

Comme nous l'avons vu dans les chapitres précédents, la modélisation, en association avec différentes études de terrain et de laboratoire, et d'analyse génétique, est un outil puissant pour mieux comprendre les mécanismes sous-tendant les réponses des espèces aux changements d'origine anthropique. Elle permet d'évaluer les risques d'introduction d'espèces invasives, les capacités potentielles d'établissement et d'expansion en prenant en compte différents facteurs. Elle permet également d'explorer l'efficacité des moyens de lutte. Nous avons vu qu'au-delà du changement climatique, ce sont bien les changements globaux qui bouleversent la distribution des espèces. Dans ce monde changeant, il est donc indispensable de limiter autant que possible les impacts écologiques, phytosanitaires, sanitaires et économiques.

Au-delà d'une meilleure connaissance des mécanismes, la modélisation permet de franchir une étape supplémentaire dans le domaine de la recherche finalisée. En évaluant les risques d'invasion au sens large, elle offre un outil d'aide à la décision incontournable dans le cadre des analyses de risques phytosanitaires. Elle permet d'identifier et de quantifier les risques majeurs, guidant ainsi les décideurs sur les mesures à prendre pour limiter ces risques. D'après le GIEC (IPCC, 2014), on peut définir un risque climatique comme étant la résultante d'un aléa (e.g., hausse moyenne des températures), de l'exposition (e.g., exposition des plantes à cet aléa) et de la vulnérabilité (e.g., intensité à laquelle ces plantes peuvent être affectées par cet aléa si elles y sont exposées). Alors que les plans d'atténuations visent à réduire l'aléa, les plans d'adaptation visent à réduire l'exposition et la vulnérabilité. Au-delà de ce risque climatique, la santé des plantes peut être menacée par un aléa plus généralement dû aux changements globaux et à l'arrivée de nouveaux ravageurs. Les travaux présentés dans ce mémoire ont contribué à fournir des éléments décisifs dans le contexte des invasions et expansions d'espèces natives. Ci-dessous, je vais montrer comment certaines études présentées précédemment ont contribué à une meilleure identification et gestion des risques.

2) Un indicateur du changement climatique

L'année 2015 fut l'année la plus chaude enregistrée depuis le début des enregistrements en 1880 (Figure 20a ; Schmidt & Karl, 2016). Le changement climatique est avéré et devrait se poursuivre dans le futur (Figure 20b ; IPCC, 2014). Les scientifiques visent à mieux comprendre les impacts du changement climatique sur les espèces et plus généralement les écosystèmes mais ces impacts ne sont pas encore suffisamment bien connus pour pouvoir déterminer l'ampleur des modifications à venir avec certitude.

Au niveau des décideurs, les pays du monde entier ont pris conscience des perturbations à venir et se sont désormais engagés à réduire leurs émissions de gaz à effet de serre afin de limiter l'augmentation des températures à +2,0°C voire même +1,5°C par rapport aux niveaux préindustriels (selon la convention-cadre sur les changements climatiques issue de la COP 21 à Paris en 2015). Cela orienterait les prévisions vers le scénario climatique RCP2.6 (le plus optimiste des scénarii du GIEC ; Figure 20b ; IPCC, 2014), ce qui pourrait permettre de limiter les impacts futurs.

Au niveau du grand public, la prise de conscience de la nécessité d'agir contre le changement climatique passe par l'observation directe de changements locaux. L'utilisation d'indicateurs revêt donc une pertinence particulière pour suivre l'impact du changement climatique et orienter localement les politiques publiques. L'Observatoire National sur les Effets du Réchauffement Climatique (ONERC), dépendant du Ministère de l'Écologie, du Développement durable et de l'Énergie, a sélectionné 24 indicateurs du changement climatique en France. Ces indicateurs décrivent l'état du climat et les impacts liés au changement climatique sur l'ensemble du territoire français. Ils fournissent une information simple qui peut aider à mettre en évidence des phénomènes complexes (ONERC, 2010) et ainsi faire prendre conscience des changements locaux auprès du grand public.

Parmi ces indicateurs, dans la thématique biodiversité et écosystèmes terrestres, se trouve le front d'expansion de la processionnaire du pin. Les travaux réalisés sur la processionnaire du pin ont permis d'identifier clairement le mécanisme de réponse au changement climatique (chapitre 6). Cette étude a été rendue possible grâce à la disponibilité de longues séries d'observations de la processionnaire du pin et aux connaissances que nous avons progressivement acquies. Contrairement à la plupart des espèces pour lesquelles nous avons une simple corrélation entre un changement observé et le changement climatique, nous avons clairement démontré le lien de cause à effet chez la processionnaire du pin. C'est aussi pour cette raison que cette espèce est citée dans le quatrième rapport du GIEC comme un modèle de réponse au changement climatique (Rosenzweig et al., 2007). La processionnaire du pin est donc devenue une espèce emblématique du changement climatique. Même si nous avons montré que le mécanisme d'expansion est probablement plus complexe qu'une réponse directe à la hausse des températures, la processionnaire du pin ne demeure pas moins un modèle d'étude exceptionnel pour comprendre les effets des changements globaux.

À travers cet indicateur du changement climatique, nous participons à l'identification et le suivi des risques d'expansion de ravageurs dans le contexte du changement climatique.

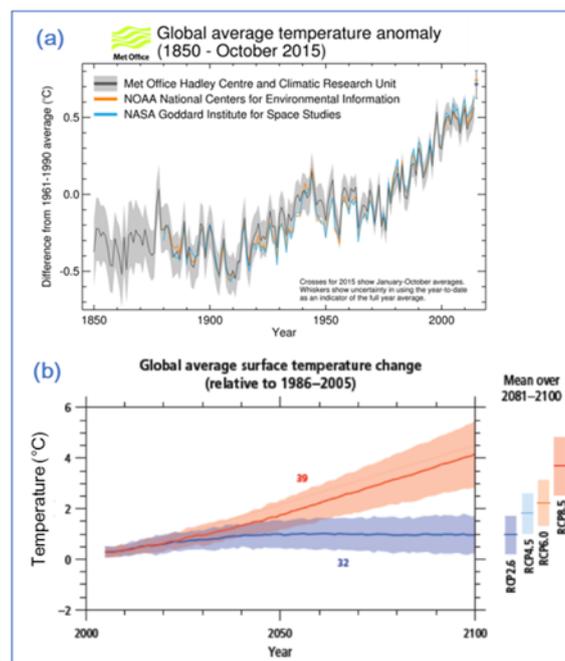


Figure 20 : Changement climatique : (a) anomalies climatiques montrant 2015 comme année la plus chaude jamais enregistrée (source : Organisation Météorologique Mondiale) et (b) scénarii climatiques du GIEC (IPCC, 2014).

3) Expertise sur le nématode du pin pour l'OEPP et l'ANSES

Le nématode du pin est un organisme préoccupant pour les pays européens à cause des dégâts considérables qu'il occasionne, des difficultés à le contrôler et de sa présence dans la Péninsule Ibérique. Afin de justifier les mesures adoptées par les pays pour protéger leur territoire contre l'introduction de nouveaux organismes nuisibles, des analyses de risque phytosanitaire sont généralement faites. Dans le cas du nématode du pin, une première analyse de risque avait été faite en 1996 (Evans et al., 1996). Depuis cette date, le nématode est arrivé en Europe et l'OEPP a souhaité mettre à jour cette analyse de risque. J'ai donc été invitée en 2009 à faire partie d'un comité restreint d'experts à l'OEPP pour réévaluer ces risques. À partir des données et informations trouvées dans la littérature et des connaissances propres aux experts présents, nous avons évalué : a) la probabilité d'introduction du nématode du pin selon sa distribution géographique dans le monde, ses plantes hôtes, les risques de transports accidentels avec différents produits ; b) la probabilité d'établissement selon la distribution des plantes hôtes et de son vecteur en Europe, la similarité du climat en Europe avec le climat des territoires où il est actuellement présent; c) les conséquences économiques potentielles ; et d) le degré d'incertitude. Les résultats de cette analyse montrent que des mesures de contrôle doivent être impérativement mises en place pour éviter le transport de produits infestés car le risque d'établissement et d'impact économique est très élevé.

Depuis 2010, une directive de l'Union Européenne (2000/29/CE) a établi une série de mesures de protection contre l'introduction dans la Communauté d'organismes nuisibles aux végétaux ou aux produits végétaux et contre leur propagation à l'intérieur de la Communauté. À cela, s'est ajoutée en 2012, une décision d'exécution de l'Union Européenne (2012/535/UE) ciblant spécifiquement le nématode du pin. D'après cette réglementation, différentes mesures doivent être appliquées concernant : la surveillance du territoire (enquêtes dans les zones dans lesquelles la présence du nématode du pin n'est pas attestée), la mise en place de plans d'urgence en cas de présence confirmée ou suspectée du nématode du pin, la délimitation des zones (zone infestée et zone tampon), l'éradication du nématode du pin, et finalement son enrayment lorsque son éradication n'est plus possible. Parmi les mesures d'éradication, il y a le retrait et l'élimination de tous les arbres sensibles dans un rayon de 500 m autour de chaque végétal sensible dans lequel le nématode du pin a été trouvé. L'ANSES a été saisie par la Direction Générale de l'Alimentation du Ministère en charge de l'Agriculture pour obtenir un avis sur la stratégie de lutte imposée par la réglementation européenne. J'ai été nommée experte en 2014 dans un groupe de travail de l'ANSES sur le nématode du pin à l'ANSES et les travaux auxquels j'ai participé ont remis en cause l'efficacité de ces coupes sur un rayon de 500 m (chapitre 5). Le travail de modélisation, couplé à des expériences de terrain et de laboratoire, permet de fournir une justification pour faire évoluer la réglementation en vigueur et mieux protéger le territoire.

4) Modèles génériques pour les analyses de risques phytosanitaires

Les deux types de modèles génériques présentés dans ce mémoire, probabilité d'introduction d'espèces invasives (chapitre 1) et modèles génériques d'expansion (chapitre 3), offrent de nouveaux outils permettant de quantifier les risques d'introduction et d'expansion dans le cadre d'analyses de risques phytosanitaires. Ces outils sont désormais à disposition de la communauté scientifique.

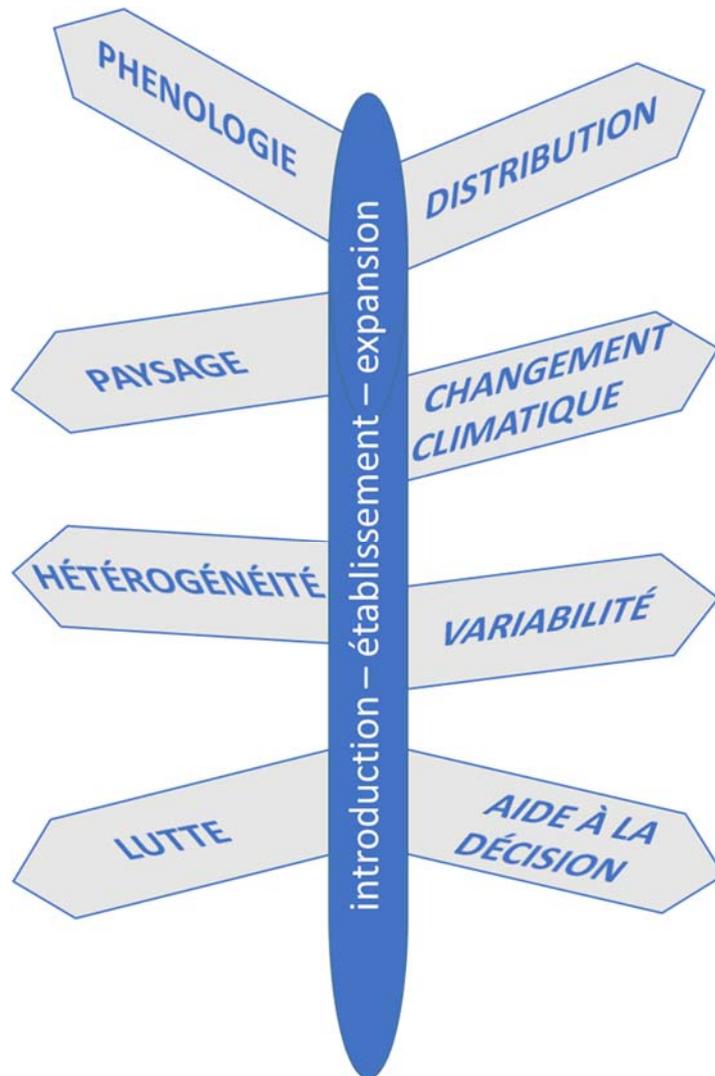
Le premier modèle permet d'identifier les risques d'introduction de ravageurs qui pourraient entrer sur le territoire européen avec l'importation de bois rond ou de bois scié (chapitre 1). Il permet également de tester différentes options pour réduire ces risques. Au-delà de ces modèles sur lesquels j'ai travaillé, d'autres modèles ont été développés pour quantifier les risques d'introduction de ravageurs des plantes avec l'importation de fleurs coupées, de plantes en pot et de graines (**Douma et al., 2015***). Après avoir organisé une initiation, nous avons fourni l'ensemble de ces modèles à l'EFSA. Leurs experts pourront donc les appliquer à différents cas d'étude pour quantifier les risques d'introduction à l'échelle de l'Europe et déterminer les mesures les plus appropriées pour réduire ces risques.

Le deuxième groupe de modèles permet de quantifier l'expansion potentielle d'espèces invasives qui pourraient être introduites ou déjà présentes localement en Europe (chapitre 3). Un schéma d'aide à la décision a été développé pour guider l'utilisateur et faire le lien entre les questions posées dans les analyses de risques phytosanitaires de l'OEPP et ce modèle générique d'expansion (**Kehlenbeck et al., 2012 ; Robinet et al., 2012a**). De plus, nous avons organisé une initiation auprès d'un panel d'experts de l'OEPP. Suite à la demande de scientifiques américains lors d'une conférence où je présentais ce modèle, j'ai adapté le code du modèle pour qu'il puisse être appliqué à n'importe quelle partie du monde et non plus seulement à l'Europe. Ce modèle s'insère au sein d'un ensemble d'outils visant à cartographier les zones menacées (**Baker et al., 2012**).

5) Conclusions

Les illustrations présentées ici montrent l'intérêt de la modélisation auprès des autorités nationales et internationales pour optimiser les mesures de contrôle des espèces invasives mais aussi pour alerter et communiquer sur les changements observés chez les espèces natives. Si au final de tels travaux permettent d'agir sur la réglementation, il est important de souligner qu'ils sont initialement issus d'une recherche multidisciplinaire reposant sur une acquisition d'importants jeux de données. De tels jeux de données ne sont toutefois pas disponibles pour toutes les espèces invasives nuisibles, potentiellement nuisibles ou potentiellement invasives. En effet, la plupart des espèces invasives ne posent pas de problèmes particuliers dans leur aire d'origine où elles ont co-évolué avec les autres espèces avec qui elles sont en interaction. C'est par exemple le cas du nématode du pin qui ne cause pas de dégâts importants en Amérique du Nord sur les pins natifs (Evans et al., 1996). De ce fait, généralement peu d'études sont menées dans leur aire d'origine et peu de données sont disponibles au moment où elles deviennent invasives. Nous devons donc nous appuyer sur des modèles d'études qui puissent nous apporter des éléments de compréhension généraux tout en collectant les données nécessaires pour alimenter une modélisation plus ciblée sur l'espèce étudiée.

Perspectives



1) Introduction

Les travaux présentés dans ce mémoire montrent l'intérêt de la modélisation pour mieux comprendre les mécanismes de réponses des espèces aux changements globaux mais aussi pour apporter des éléments clés afin de faire évoluer la réglementation et mieux protéger le territoire d'organismes nuisibles aux végétaux. Toutefois, pour optimiser les moyens de surveillance et de lutte, il faut pouvoir mieux anticiper les dynamiques d'invasion ou d'expansion futures. Pour cela, les modèles se doivent de fournir des prédictions avec un niveau de confiance suffisamment élevé. Plusieurs points doivent être améliorés dans les modèles pour décrire plus finement les processus impliqués dans les invasions et expansions d'espèces natives. À l'avenir, je tâcherai de prendre en compte dans les modèles:

- la variabilité intra-spécifique des populations
- la variabilité du climat
- l'hétérogénéité du paysage
- l'interaction entre espèces et la lutte

Je vais revenir sur chacun de ces points en détail ci-dessous en prenant quelques exemples tirés des travaux précédents. Des pistes de recherche plus ou moins avancées sont envisagées et pourront être développées au cours de projets déjà financés (projet région INCA, 2015-2018, coordonné par Alain Roques, URZF, Orléans) ou d'autres projets à venir.

Mon implication dans le projet INCA

La pyrale du buis, *Cydalima perspectalis*, est une espèce invasive se propageant de manière fulgurante en Europe avec le commerce des buis. Ce ravageur témoigne de manière plus générale de l'importance du commerce des plantes ornementales dans les invasions d'insectes forestiers. Le projet INCA (projet région Centre Val de Loire ; 2015-2018) a pour but d'étudier cette invasion fulgurante en alliant traçage génétique des populations, étude de la biologie, modélisation et gestion des risques. Dans ce projet, je travaillerai avec Christelle Suppo (IRBI, Tours) dans la tâche IV « Outils d'aide à la gestion du risque : modélisation de la dynamique de la pyrale du buis ». Le premier objectif est de développer un modèle de dynamique temporelle de la pyrale du buis structuré en stades qui dépendra du climat local. Ce modèle permettra de comparer l'efficacité de différents scénarios de lutte en fonction des stades sur lesquels ils sont appliqués, de déterminer les meilleures périodes de traitement, et de déterminer l'effet potentiel du changement climatique. Le second objectif est d'établir des cartes de risques de présence de la pyrale du buis. Ces travaux se feront avec la collaboration d'autres partenaires afin de collecter les données nécessaires au développement du modèle et à la construction de cartes de risques.

2) Variabilité intra-spécifique

Jusqu'à présent, j'ai considéré la réponse d'une espèce donnée à différents changements. Cependant, que ce soit pour les invasions biologiques ou pour les espèces natives en expansion, la prise en compte de la variabilité intra-spécifique est importante.

Lors d'une invasion biologique, seulement quelques individus sont initialement introduits. Ils offrent donc à la population un pool génétique restreint dans ce nouvel environnement, la rendant vulnérable aux effets de la dérive génétique. Ce goulot d'étranglement génétique (appelé « genetic bottleneck » en anglais) réduit considérablement la diversité génétique et par conséquent les capacités potentielles de cette espèce à survivre et s'adapter dans ce nouveau territoire (Puillandre et al., 2008). Avec la hausse de la pression de propagules, la diversité génétique augmente, pouvant ainsi faciliter l'installation de l'espèce.

Concernant les espèces natives en expansion, elles ont pu avoir une longue histoire évolutive permettant aux populations d'être fortement différenciées d'une région à l'autre. Selon l'adaptation à l'environnement local et l'identité génétique (clade d'appartenance) des populations, elles peuvent avoir différentes contraintes thermiques, différents niveaux de tolérance et donc différentes réponses au changement climatique.

Dans les années à venir, je tâcherai de prendre en compte la variabilité intra-spécifique des réponses et non une réponse supposée représentative de tous les individus. Cela peut se faire de différentes manières :

- d'une part, il est possible de prendre en compte les clades génétiques comme différentes sous-populations et de développer des modèles différents pour chacune de ces sous-populations (Godefroid et al., 2015, 2016) ;
- d'autre part, s'il est possible de comprendre plus finement les différences entre les populations ou les clades génétiques qui contribuent à la divergence des réponses, il est alors possible d'intégrer directement ces différences dans un modèle général. Par exemple, dans le cas de la processionnaire du pin, nous savons que toutes les populations n'ont pas la même phénologie à travers l'aire de distribution de l'espèce probablement par adaptation au climat local. Par conséquent, les stades exposés à différentes saisons dépendent de la phénologie. Chacun des stades réagissant de manière différente aux conditions climatiques, nous pouvons en conclure que les conditions climatiques agissent non seulement directement sur la distribution de l'espèce mais également indirectement à travers la phénologie (**Robinet et al., 2015a**). Si nous pouvions développer un modèle de type degré-jours pour la processionnaire du pin, nous pourrions affiner nos prévisions d'expansion potentielle en lien avec le changement climatique.

3) Variabilité du climat

Au-delà de la variabilité intra-spécifique, il est aussi important de prendre en compte la variabilité des conditions climatiques. Les espèces ne font pas face à des conditions climatiques « moyennes » mais aux fluctuations de ces conditions rencontrées jour après jour. La prise en compte de ces fluctuations peut s'avérer très importante lorsque l'on cherche à évaluer le taux de survie ou la vitesse de développement des individus. De plus, dans le contexte du changement climatique, nous n'observons pas seulement une hausse moyenne des températures mais également une hausse de la variabilité et donc une fréquence accrue d'événements climatiques extrêmes (Figure 21 ; Folland et al., 2001). Les vagues de chaleur, comme celle de 2003, seront probablement de plus en plus fréquentes dans le futur. Il est donc nécessaire de comprendre l'effet ponctuel de certains événements climatiques.

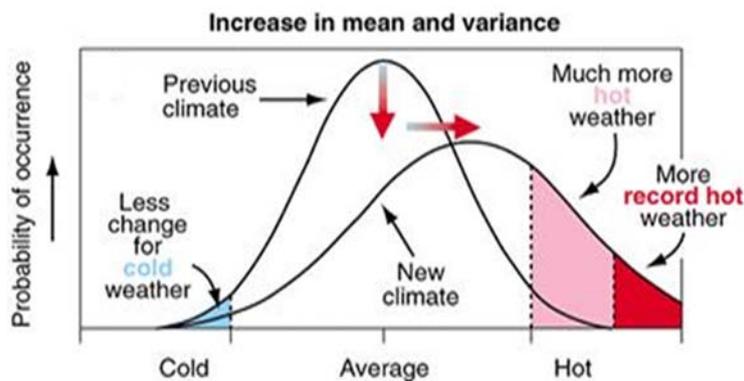


Figure 21: Le changement climatique est caractérisé par un réchauffement climatique moyen et hausse de la variabilité (Folland et al., 2001).

Chez la processionnaire du pin, nous avons observé un effet contrasté de la canicule de 2003. En effet, le niveau de population a chuté en région Centre-Val de Loire suite à cette canicule. Cette chute est probablement due à une mortalité directe ou indirecte des jeunes larves exposées à des températures exceptionnellement élevées (température maximale journalière atteignant plus de 40°C sur plusieurs jours) (Robinet et al., 2013). Il y a donc un premier effet contrasté entre l'effet négatif de cette canicule et l'effet positif de la tendance au réchauffement climatique durant l'hiver sur les populations de processionnaire. Le premier induit une forte mortalité alors que le deuxième permet aux larves de s'alimenter plus fréquemment, à la colonie de mieux survivre, et aux populations de s'étendre spatialement. Il y a un second effet contrasté : alors que la densité de population a chuté en région Centre-Val de Loire (Robinet et al., 2013), une progression dix fois plus rapide que les années précédentes a été observée dans les Alpes italiennes suite à cette canicule (Battisti et al., 2006). S'il y a une variabilité temporelle des conditions climatiques, il y a aussi une variabilité spatiale. La canicule de 2003 s'est caractérisée dans les Alpes italiennes par un grand nombre de nuits tout au long de cet été 2003 avec des températures dépassant fréquemment la température d'activation du vol des femelles (14°C, Battisti et al., 2006), sans toutefois atteindre de fortes températures maximales la journée comme en région Centre-Val de Loire. Cet exemple illustre l'intérêt de décrire les effets du changement climatique plus finement qu'en considérant uniquement des moyennes. Cela montre également qu'il faut prendre en compte le stade de l'insecte subissant ces événements climatiques. Les œufs, les larves, les chrysalides et les adultes ne vont pas tous réagir

de la même manière à un même événement climatique. Alors que les œufs de la processionnaire peuvent survivre à 40°C (Robinet et al., 2013), les jeunes larves ne résisteraient pas à plus de 32°C (Démolin, 1969). Par conséquent, une canicule atteignant 40°C durant plusieurs jours n'aura pas les mêmes effets si les populations sont au stade œuf ou bien larve. Prendre en compte la phénologie pour connaître le stade exposé à de tels épisodes climatiques extrêmes est donc primordial pour mieux comprendre l'effet du changement climatique (Robinet et al., 2015a). Le changement climatique affectant lui-même la phénologie des espèces, déterminer la résultante de tous ces changements sera un défi à relever dans les années à venir.

4) Hétérogénéité du paysage

Alors que l'hétérogénéité du paysage a été prise en compte à travers l'effet de la densité des plantes hôtes sur la capacité biotique, l'hétérogénéité du paysage comme corridor ou barrière à la dispersion n'est pas encore suffisamment bien documentée pour être modélisée chez les espèces que j'ai étudiées. Chez le vecteur du nématode du pin, une forte densité en pins semblerait jouer un rôle de barrière à la dispersion d'après les résultats de la structure génétique des populations (Haran, 2015). Toutefois, des données précises de terrain manquent actuellement pour calibrer un modèle de dispersion qui tienne compte de la fragmentation du paysage. L'étude présentée dans le chapitre 5 concernant l'efficacité des coupes rases sur l'éradication du nématode du pin n'est valable que dans le contexte de la forêt des Landes de Gascogne mais ne peut être extrapolée à des forêts fragmentées. Si le comportement de vol de l'insecte au sein de différents types de paysage était connu de manière suffisamment précise, on pourrait envisager de décliner cette étude selon les différents types de paysages.

Par ailleurs, les arbres hors forêt, peuvent jouer un rôle très important dans la dispersion des espèces. Les arbres isolés permettent en effet d'accroître la connectivité du paysage et la circulation des individus. Par exemple, les pins isolés ont permis l'expansion rapide de la processionnaire du pin à travers la Beauce, une région naturelle pauvre en forêt (Rossi et al., 2015). Chez les espèces invasives nouvellement introduites, ces arbres hors forêt peuvent également jouer un rôle important. En effet, beaucoup d'espèces invasives arrivent avec le transport de marchandises (Levine & d'Antonio, 2003), et peuvent se disperser à partir des ports ou aéroports, un milieu qui est fortement anthropisé. Les arbres ornementaux, couvrant généralement une large gamme d'espèces aux origines géographiques variées, situés à proximité de ces points d'entrée dans les parcs, les jardins, ou le long des routes, peuvent alors faciliter l'établissement de ces espèces (Koch et al., 2011). La prise en compte de ces arbres hors forêt est donc un enjeu important pour mieux comprendre les mécanismes d'invasion et d'expansion.

5) Interaction entre espèces et lutte

Les espèces invasives ou natives en expansion interagissent avec d'autres espèces au sein de l'écosystème, notamment avec leurs arbres hôtes et leurs ennemis naturels. Pour mieux comprendre leur dynamique, il est donc nécessaire d'étudier également ces autres espèces. Des modèles de type proie-prédateur peuvent alors être développés. Toutefois, chez les espèces étudiées ici, très peu de données étaient disponibles.

Chez la processionnaire du pin, les parasitoïdes des œufs (notamment le spécialiste *Baryscapus servadeii* et le généraliste *Ooencyrtus pityocampae*) pourraient être un facteur important de mortalité des individus. De plus, ce facteur pourrait avoir des répercussions sur la survie des colonies. En effet, les nids initialement composés d'un faible nombre d'individus auraient une mortalité plus importante (**Roques et al., 2015b**). La mortalité des œufs intervenant avant la construction du nid pourrait donc affecter le taux de survie hivernal de la colonie. Par ailleurs, le taux de parasitisme des œufs de processionnaire du pin est plus faible dans les zones nouvellement colonisées par la processionnaire (Imbert, 2012). Le retard de ses ennemis naturels pourrait donc bénéficier à la processionnaire sur les zones d'expansion. Avec l'acquisition de données sur les parasites des œufs, le modèle d'expansion de la processionnaire pourrait donc être affiné afin de fournir des prévisions plus précises en matière de lutte et d'alerte de la population et des autorités.

Comme nous l'avons vu à travers différents chapitres, l'efficacité de la lutte a été modélisée (contre le frelon asiatique, chapitre 4 ; et contre le nématode du pin, chapitre 5). Des modèles pourraient être adaptés pour décrire l'effet de la lutte biologique. Un modèle tenant compte des parasitoïdes des œufs de la processionnaire du pin pourrait permettre de tester par exemple des scénarii avec des lâchers de parasitoïdes dans les foyers isolés où ces parasitoïdes ne sont pas encore présents et ainsi d'évaluer l'efficacité potentielle d'une telle approche.

6) Conclusion

La modélisation à l'interface entre les mathématiques et la biologie est devenue incontournable pour mieux comprendre, prévoir, et gérer les invasions biologiques et les espèces natives en expansion dans le contexte des changements globaux. Pourtant, il y a encore trop peu de modélisateurs dans ce domaine par rapport aux besoins. Former des étudiants, notamment des doctorants, à cette discipline s'avère indispensable pour pouvoir répondre aux enjeux de demain. L'obtention de l'HDR va me permettre d'encadrer des doctorants et ainsi participer activement à l'essor de la modélisation dans ce domaine.

Sur un plan plus personnel, la modélisation m'a permis de mettre mes compétences en mathématiques au profit de l'écologie. Par le biais de projets de recherche, j'ai collaboré avec de nombreux modélisateurs en dehors de mon unité et j'ai développé mon propre réseau de collaborations d'envergure internationale tout en gardant une stratégie de recherche globalement cohérente par rapport à mes problématiques. Au sein de mon unité, mes activités en modélisation me permettent d'interagir avec la plupart des chercheurs de l'URZF sur des modèles biologiques

communs et ainsi de développer des modèles mathématiques pertinents. Il me semble que j'ai réussi à trouver un juste équilibre entre ma propre trajectoire de recherche, ma position transversale au sein de l'unité et ma participation à différents projets de recherche.

Les axes présentés dans cette partie « Perspectives » résument les directions vers lesquelles je souhaite orienter mes recherches au cours des prochaines années. La plupart de ces axes de recherche sont en fait intimement liés. Par exemple, l'effet des événements climatiques extrêmes ne pourra être modélisé qu'en tenant compte de l'hétérogénéité des populations et des contraintes thermiques spécifiques du stade exposé à ces événements. Par ailleurs, il sera également important de prendre en compte l'incertitude liée aux prédictions issues de ces modèles. Dans le domaine d'aide à la décision, connaître le degré de confiance des prédictions et/ou la gamme de scénarii possibles pour le futur est un élément crucial pour orienter correctement le choix des décideurs dans les mesures à prendre. À travers les processus de migration, cette problématique des invasions et des expansions d'espèces natives fait partie d'une problématique plus générale sur les capacités d'adaptation des espèces aux changements globaux. Dans ce domaine, les interactions entre les différentes sources de flexibilité de ces espèces (plasticité phénotypique, l'évolution génétique, la migration, le réarrangement des communautés et le changement des pratiques) restent encore à explorer (FRB, 2015).

Bibliographie

- Allee WC, Emerson AE, Park O, Park T, Schmidt KP (1949) Principles of animal ecology. WB Saunders company, Philadelphia and London, 837 pp.
- Araújo M, Pearson RG, Thuiller W, Erhard M (2005) Validation of species-climate impact models under climate change. *Global Change Biology*, 11:1504-1513.
- Aukema JE, McCullough DG, Von Holle B, Liebhold AM, Britton K, Frankel SJ (2010) Historical accumulation of nonindigenous forest pests in the continental United States. *BioScience*, 60:886-897.
- Bagnères A-G, Clément J-L, Blum MS, Severson RF, Joulie C, Lange C (1990) Cuticular hydrocarbons and defensive compounds of *Reticulitermes flavipes* (Kollar) and *R. santonensis* (Feytaud): polymorphism and chemotaxonomy. *Journal of Chemical Ecology*, 16: 3213-3244.
- Baker RHA, Battisti A, Bremmer J, Kenis M, Mumford J, Petter F, Schrader G, Bacher S, De Barro P, Hulme PE, Karadjova O, Lansink AO, Pruvost O, Pyšek P, Roques A, Baranchikov Y, Sun J-H (2009) PRATIQUE: a research project to enhance pest risk analysis techniques in the European Union. *Bulletin OEPP/EPPO Bulletin*, 39:87-93.
- Baker RHA, Benninga J, Bremmer J, Brunel S, Dupin M, Eyre D, Ilieva Z, Jarošik V, Kehlenbeck H, Kriticos DJ, Makowski D, Pergl J, Reynaud P, Robinet C, Soliman T, van der Werf W, Worner S (2012) A decision-support scheme for mapping endangered areas in pest risk analysis. *Bulletin OEPP/EPPO Bulletin*, 42:65-73.
- Battisti A, Stastny M, Netherer S, Robinet C, Schopf A, Roques A, Larsson S (2005) Expansion of geographic range in the pine processionary moth caused by increased winter temperatures. *Ecological Applications*, 15: 2084-2096
- Battisti A, Stastny M, Buffo E, Larsson S (2006) A rapid altitudinal range expansion in the pine processionary moth produced by the 2003 climatic anomaly. *Global Change Biology*, 12:662-671.
- Bebber DP (2015) Range-expanding pests and pathogens in a warming world. *Annual Review of Phytopathology*, 53: 16.1-16.22.
- Beggs JR, Brockerhoff EG, Corley JC, Kenis M, Masciocchi M, Muller F, Rome Q, Villemant C (2011) Ecological effects and management of invasive alien *Vespidae*. *BioControl*, 56: 505-526.
- Berec L, Angulo E, Courchamp F (2007) Multiple Allee effects and population management. *Trends in Ecology and Evolution*, 22:185–191.
- Bjørnstad O, Robinet C, Liebhold A (2010) Geographic variation in the North-American gypsy moth population cycles: sub-harmonics, generalist predators and spatial coupling. *Ecology*, 91: 106-118.
- Blackburn TM, Pyšek P, Bacher S, Carlton JT, Duncan RP, Jarošik V, Wilson JRU, Richardson DM (2011) A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, 26:333-339.
- Brinquin A-S, Martin J-C, Gutleben C, Laille P (2013) Processionnaire du pin, les pratiques des communes. *Phytoma*, 665: 18-22.
- CCAFS (2012) GCM – downscaled GCM data portal. CCAFS Climate Home web site. <http://www.ccafs-climate.org/data/>.
- Chen I-C, Hill JK, Ohlemüller R, Roy DB, Thomas CD (2011) Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science*, 333: 1024-1026.
- Chuine I, Kramer K, Hänninen H (2003). Plant development models. Chapter 4.1 in: “Phenology: an integrative environmental science”, Schwartz (Ed), Kluwer Academic Publishers, pp. 217-235.

- Courchamp F, Clutton-Brock T, Grenfell B (1999) Inverse density dependence and the Allee effect. *Trends in Ecology and Evolution*, 14:405–410.
- Courchamp F, Berec L, Gascoigne J (2008) Allee effects in ecology and conservation. Oxford University Press, Oxford, UK, 256 pp.
- Crooks JA (2005) Lag times and exotic species: the ecology and management of biological invasions in slow-motion. *Ecoscience*, 12: 316-329.
- DAISIE (2009) Handbook of Alien Species in Europe. Springer, 399 pp.
- Démolin G (1969) Bioécologie de la processionnaire du pin, *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. Incidence des facteurs climatiques. Rapport, 21 pp.
- Dennis B (1989) Allee effects: population growth, critical density, and the chance of extinction. *Natural Resource modeling*, 3: 481-538.
- Douma JC, Robinet C, Hemerik L, Mourits MM, Roques A, van der Werf W (2015) Development of probabilistic models for quantitative pathway analysis of plant pests introduction for the EU territory. EFSA External Scientific Report, pp. 435. Available at: <http://www.efsa.europa.eu/en/supporting/pub/809e>
- Douma JC, Pautasso M, Venette R, Robinet C, Hemerik L, Mourits M, van der Werf W. Pathway models to predict introduction and spread of invasive plant pests and pathogens: a review and synthesis. Soumis à *Ecological Applications*.
- Douma JC, Hemerik L, van der Werf W, Magnusson C, Robinet C. A generic pathway model to assess the role of coniferous wood import in introducing pine wood nematode to Europe. En préparation pour *Ecological Applications*.
- Drake JM, Lodge DM (2006) Allee effects, propagule pressure and the probability of establishment: risk analysis for biological invasions. *Biological Invasions*, 8:365-375.
- Drury KLS, Drake JM, Lodge DM, Dwyer G (2007) Immigration events dispersed in space and time: factors affecting invasion success. *Ecological Modelling*, 206: 63-78.
- Duncan RP, Blackburn TM, Sol D (2003) The ecology of bird introductions. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 34: 71-98.
- Dupin M, Reynaud P, Jarošik V, Baker R, Brunel S, Eyre D, Pergl J, Makowski D (2011) Effects of the training dataset characteristics on the performance of nine species distribution models: application to *Diabrotica virgifera virgifera*. *PLoS ONE* 6(6): e20957. doi:10.1371/journal.pone.0020957
- Elith J, Graham CH, Anderson RP, Dudík M, Ferrier S, Guisan A, Hijmans RJ, Huettmann F, Leathwick JR, Lehmann A, Li J, Lohmann LG, Loiselle BA, Manion G, Moritz C, Nakamura M, Nakazawa Y, Overton JMcC, Peterson AT, Phillips SJ, Richardson K, Scachetti-Pereira R, Schapire RE, Soberón J, Williams S, Wisz MS, Zimmermann NE (2006) Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29: 129-151.
- Elith J, Leathwick JR (2009) Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *The Annual Review of Ecology and Evolution*, 40: 677-697.
- EFSA PLH (2010) Guidance on a harmonized framework for pest risk assessment and the identification and evaluation of pest risk management options by EFSA. *EFSA Journal*, 8(2):1495.
- Essl F, Dullinger S, Rabitsch W, Hulme PE, Hülber K, Jarošik V, Kleinbauer I, Krausmann F, Kühn I, Nentwig W, Vilà M, Genovesi P, Gherardi F, Desprez-Loustau M-L, Roques A, Pyšek P (2011) Socioeconomic legacy yields an invasion debt. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108: 203-207.
- Essl F, Bacher S, Blackburn TM, Booy O, Brundu G, Brunel S, Cardoso A-C, Eschen R, Gallardo B, Galil B, García-Berthou E, Genovesi P, Groom Q, Harrower C, Hulme PE, Katsanevakis S, Kenis M, Kühn I, Kumschick S, Matinou AF, Nentwig W, O'Flynn C, Pagad S, Pergl J, Pyšek P, Rabitsch W, Richardson DM, Roques A, Roy HE, Scalera R, Schindler S, Seebens H, Vanderhoeven S, Vilà M, Wilson JRU, Zenetos A, Jeschke JM (2015) Crossing frontiers in tackling pathways of biological invasions. *BioScience*, doi:10.1093/biosci/biv082.

- Evans HF, McNamara DG, Braasch H, Chadoeuf J, Magnusson C (1996) Pest risk analysis (PRA) for the territories of the European Union (as PRA area) on *Bursaphelenchus xylophilus* and its vectors in the genus *Monochamus*. *Bulletin OEPP/EPPO Bulletin*, 26:199-249.
- Facon B, Genton BJ, Shykoff J, Jarne P, Estoup A, David P (2006) A general eco-evolutionary framework for understanding bioinvasions. *Trends in Ecology and Evolution*, 21: 130-135.
- FAO (2007) Framework for pest risk analysis. International Standards for Phytosanitary Measures, ISPM 2, 18 pp.
- Folland CK, Karl TR, Christy JR, Clarke RA, Gruza GV, Jouzel J, Mann ME, Oerlemans J, Salinger MJ, Wang SW et al. (2001) Chapter 2: Observed climate variability and Change. Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 99–181.
- FRB (2015) Réponses et adaptations aux changements globaux : quels enjeux pour la recherche sur la biodiversité ? Prospective de recherche. Série FRB, Réflexions stratégiques et prospectives. Ed. Ophélie Ronce et Flora Pelegrin, 74 pp.
- Godefroid M, Cruaud A, Rossi J-P, Rasplus J-Y (2015) Assessing the risk of invasion by Tephritid fruit flies: intraspecific divergence matters. *PLoS ONE*, 10:e0135209.
- Godefroid M, Rasplus J-Y, Rossi J-P (2016) Is phylogeography helpful for invasive species risk assessment? The case study of the bark beetle genus *Dendroctonus*. *Ecography*, doi: 10.1111/ecog.01474.
- Gray DR (2004) The gypsy moth life stage model: landscape-wide estimates of gypsy moth establishment using a multi-generational phenology model. *Ecological Modelling*, 176: 155-171.
- Guisan A, Zimmermann NE (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135: 146-186.
- Haran J (2015) Dispersion des espèces impliquées dans une association phorétique vecteur – pathogène nouvellement formée: le cas de *Monochamus galloprovincialis*, vecteur natif d'un nématode invasive en Europe (*Bursaphelenchus xylophilus*). Thèse de l'Université d'Orléans, 224 pp.
- Haran JM, Roques A, Bernard A, Robinet C, Roux G (2015) Altitudinal barrier to the spread of an invasive species: Could the Pyrenean chain slow the natural spread of the pine wood nematode? *PLoS ONE*, 10(7): e0134126, doi:10.1371/journal.pone.0134126.
- Hastings A, Cuddington K, Davies KF, Dugaw CJ, Elmendorf S, Freestone A, Harrison S, Holland M, Lambrinos J, Malvadkar U, Melbourne BA, Moore K, Taylor C, Thomson D (2005) The spatial spread of invasions: new developments in theory and evidence. *Ecology Letters*, 8: 91-101.
- Haxaire J, Bouguet JP, Tamisier J-P (2006) *Vespa velutina* Lepeletier, 1836, une redoutable nouveauté pour la faune de France (Hym., Vespidae). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 111:194.
- Heikkinen RK, Luoto M, Araújo MB, Virkkala R, Thuiller W, Sykes MT (2006) Methods and uncertainties in bioclimatic envelope modelling under climate change. *Progress in Physical Geography*, 30: 751-777.
- Hill JK, Collingham YC, Thomas CD, Blakeley DS, Fox R, Moss D, Huntley B (2001) Impacts of landscape structure on butterfly range expansion. *Ecology Letters*, 4: 313-321.
- Hughes L (2000) Biological consequences of global warming: is the signal already. *Trends in Ecology and Evolution*, 15: 56-61.
- Hulme PE, Bacher S, Kenis M, Klotz S, Kühn I, Minchin D, Nentwig W, Olenin S, Panov V, Pergl J, Pyšek P, Roques A, Sol D, Solarz W, Vilà M (2008) Grasping at the routes of biological invasions: a framework for integrating pathways into policy. *Journal of Applied Ecology*, 45:403-414.
- Hulme PE (2009) Trade, transport and trouble : managing invasive species pathways in an era of globalization. *Journal of Applied Ecology*, 46:10-18.
- Ibáñez-Justicia A, Loomans AJM (2011) Mapping the potential occurrence of an invasive species by using CLIMEX: case of the Asian hornet (*Vespa velutina nigrithorax*) in The Netherlands. *Proceedings of the Netherlands Entomological Society Meeting*, 22: 39-46.

- Imbert C-E (2012) Expansion d'un ravageur forestier sous l'effet du réchauffement climatique : la processionnaire du pin affecte-t-elle la biodiversité entomologique dans les zones nouvellement colonisées ? Thèse de l'Université d'Orléans, 197 pp.
- IUCN (2000) Guidelines for the prevention of biodiversity loss caused by alien invasive species. IUCN, Gland, Switzerland, 24 pp.
- IPCC (2014). Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 151 pp.
- Jactel H, Castagnone P, Mota M, Piou D, Robinet C, Roux G, Sarniguet C (2015) Demande d'avis sur la stratégie de lutte imposée par la décision d'exécution 2012/535/UE du 26 septembre 2012 relative à la mise en place de mesures d'urgence destinées à prévenir la propagation dans l'Union Européenne de *Bursaphelenchus xylophilus*. Rapport d'expertise collective, 42 pp. <https://www.anses.fr/fr/system/files/SVEG2014sa0103Ra.pdf>
- Jeger M, Schans J, Lövei GL, van Lenteren J, Navajas M, Makowski D, Stancanelli G, Tramontini S, Ceglarska EB (2012) Risk assessment in support of plant health. *EFSA Journal*, 10:s1012.
- Kehlenbeck H, Robinet C, van der Werf W, Kriticos D, Reynaud P, Baker R (2012) Modelling and mapping spread in pest risk analysis: a generic approach. *Bulletin OEPP/EPPO Bulletin*, 42: 74-80.
- Kerdelhué C, İpekdal K, Simonato M, Salvato P, Burban C, Rousselet J, Zane L, Mendel Z, Battisti A (2015) Phylogeography of the pine processionary moth complex: genetic structure and potential contact or hybrid zones. In: Processionary moths and climate change: an update, A. Roques, Editor. Springer / Quae editions, pp. 178-187.
- Klein EK, Lavigne C, Gouyon P-H (2006) Mixing of propagules from discrete sources at long distance: comparing a dispersal tail to an exponential. *BMC Ecology*, 6:3.
- Koch FH, Yemshanov D, Colunga-Garcia M, Magarey RD, Smith WD (2011) Potential establishment of alien-invasive forest insect species in the United-States: where and how many? *Biological Invasions*, 13:969-985.
- Kolar CS, Lodge DM (2001) Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology & Evolution*, 16: 199-204.
- Kriticos DJ, Maywald GF, Yonow T, Zurcher EJ, Herrmann NI, Sutherst RW (2015) CLIMEX Version 4: exploring the effects of climate on plants, animals and diseases. CSIRO, Canberra, 184 pp.
- Leblond A, Martin J-C, Napoléone C, G Géniaux, Robinet C, Provendier D, Gutleben C (2010) La processionnaire du pin vue par ses gestionnaires. Une enquête auprès des communes françaises donne un nouveau regard sur ce ravageur. *Phytoma*, avril 2010, pp. 18-23.
- Leriche A (2010) Introduction à la modélisation de la distribution des espèces. 48 pp. https://www.eccorev.fr/IMG/pdf/leriche_mod2010.pdf
- Leung B, Roura-Pascual N, Bacher S, Heikkilä J, Brotons L, Burgman MA, Dehnen-Schmutz K, Essl F, Hulme PE, Richardson DM, Sol D, Vilà M (2012) TEASing apart alien species risk assessments: a framework for best practices. *Ecology Letters*, 15: 1475-1493.
- Levine JM, D'Antonio, CM (2003) Forecasting biological invasions with increasing international trade. *Conservation Biology*, 17:322-326.
- Li S, Daudin JJ, Piou D, Robinet C, Jactel H (2015) Periodicity of pine processionary moth outbreaks. *Forest Ecology & Management*, 354: 309-317.
- Liebhold AM, Harverson JA, Elmes GA (1992) Gypsy moth invasion in North America: a quantitative analysis. *Journal of Biogeography*, 19:513-520.
- Liebhold AM, MacDonald WL, Bergdahl D, Mastro VC (1995) Invasion by exotic forest pests: a threat to forest ecosystems. *Forest Science Monographs*, 30.
- Liebhold A, Bascompte J (2003) The Allee effect, stochastic dynamics and the eradication of alien species. *Ecology Letters*, 6: 133-140.
- Liebhold AM, Tobin PC (2010) Exploiting the Achilles heels of pest invasions: Allee effects, stratified dispersal and management of forest insect establishment and spread. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 40: S25-33.

- Liebholt AM, Berec L, Brockerhoff EG, Epanchin-Niell RS, Hastings A, Herms DA, Kean JM, McCullough DG, Suckling DM, Tobin PC, Yamanaka T (2015) Eradication of invading insect populations: from concepts to applications. *Annual Review of Entomology*, 61:335-352.
- Lin W, Zhou G, Cheng X, Xu R (2007) Fast economic development accelerates biological invasions in China. *PLoS ONE*, 2(11): e1208. Doi:10.1371/journal.pone.0001208.
- Liu SS, Zhang GM, Zhu J (1995) Influence of temperature variations on rate of development in insects: analysis of case studies from entomological literature. *Annals of the Entomological Society of America*, 88:107–119.
- Lockwood JL, Cassey P, Blackburn T (2005) The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 20: 223-228.
- Mallez S (2014) Invasion du nématode du pin, *Bursaphelenchus xylophilus*. Thèse de l'Université de Nice Sophia-Antipolis, 182 pp.
- Moller H (1996) Lessons for invasion theory from social insects. *Biological Conservation*, 78: 125-142.
- Mota M, Braasch H, Bravo MA, Penas AC, Burgermeister W, Metge K, Sousa E (1999) First report of *Bursaphelenchus xylophilus* in Portugal and in Europe. *Nematology*, 1: 727–734.
- Nageleisen L-M, Piou D, Saintonge F-X, Riou-Nivert P (2010) La santé des forêts. CNPF/IDF. 608 pp.
- ONERC (2010) Catalogue des indicateurs du changement climatique. Ministère de l'Écologie, de l'Énergie, du Développement durable et de la Mer, 32 pp. Disponible à : <http://www.developpement-durable.gouv.fr/Catalogue-des-indicateurs-du.html>
- Parmesan C, Ryrholm N, Stefanescu C, Hill JK, Thomas CD, Descimon H, Huntley B, Kaila L, Kullberg J, Tammaru T, Tennent WJ, Thomas JA, Warren M (1999) Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature*, 399: 579-583.
- Parmesan C (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37: 637-669.
- Perdereau E (2010) Biologie de l'invasion d'un termite américain en France. Evolution de l'organisation sociale et conséquences sur le succès invasif. Thèse de l'Université François Rabelais de Tours, 277 pp.
- Peterson AT, Ortega-Huerta MA, Bartley J, Sánchez V, Soberón J, Buddemeier RH, Stockwell DRB (2002) Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. *Nature*, 416: 626-629.
- Pointeau S (2011) Interactions peuplier-puceron lanigère (*Phloeomyzus passerinii* (Sign.)) et processus à l'origine de l'émergence et de l'expansion des pullulations. Thèse de l'Université d'Orléans, 264 pp.
- Pointeau S, Robinet C, Sallé A, Lieutier F, Bankhead-Dronnet S. Does climate change has led to the emergence and expansion of the woolly poplar aphid's outbreaks in France? En préparation.
- Puillandre N, Dupas S, Dangles O, Zeddani J-L, Capdevielle-Dulac C, Barbin K, Torres-Leguizamon M, Silvain J-F (2008) Genetic bottleneck in invasive species: the potato tuber moth adds to the list. *Biological Invasions*, 10: 319-333.
- Pukkala T, Möykkynen T, Robinet C (2014) Comparison of the potential spread of pinewood nematode (*Bursaphelenchus xylophilus*) in Finland and Iberia simulated with a cellular automaton model. *Forest Pathology*, 44: 341-352.
- Pyšek P, Prach K (1993) Plant invasions and the role of riparian habitats: a comparison of four species alien to central Europe. *Journal of Biogeography*, 20: 413-420.
- R Core Team (2015) R: a language and environment for statistical computing. R foundation for statistical computing, Vienna, Austria. URL: <http://www.R-project.org>
- Richardson DM, Pyšek P, Carlton JT (2011) A compendium of essential concepts and terminology in invasion ecology. Chapter 10 in: Fifty years of invasion ecology: the legacy of Charles Elton (Ed. DM Richardson), pp. 409-420.
- Robinet C, Liebhold A, Gray D (2007a) Variation in developmental time affects mating success and Allee effects. *Oikos*, 116: 1227-1237.

- Robinet C, Baier P, Pennerstorfer J, Schopf J, Roques A (2007b) Modelling the effects of climate change on the pine processionary moth (*Thaumetopoea pityocampa* L.) expansion in France. *Global Ecology and Biogeography*, 16: 460-471.
- Robinet C, Lance DR, Thorpe KW, Onufrieva KS, Tobin PC, Liebhold AM (2008) Dispersion in time and space affect mating success and Allee effects in invading gypsy moth populations. *Journal of Animal Ecology*, 77: 966-973.
- Robinet C, Liebhold A (2009) Dispersal polymorphism in an invasive forest pest affects its ability to establish. *Ecological Applications*, 19: 1935-1943.
- Robinet C, Roques A, Pan H, Fang G, Ye J, Zhang Y, Sun J (2009) Role of human-mediated dispersal in the spread of the pinewood nematode in China. *PLoS ONE*, 4(2): e4646. doi:10.1371/journal.pone.0004646.
- Robinet C, Roques A (2010) Direct impacts of recent climate warming on insect populations. *Integrative Zoology*, 5:132-142.
- Robinet C, Kehlenbeck H, van der Werf W (2011a) A report comparing the advantages and disadvantages of different approaches for creating a generic integrated model for pest spread and impacts. D2.6 of PRATIQUE project, 220 pp.
- Robinet C, Van Opstal N, Baker R, Roques A (2011b) Applying a spread model to identify the entry points from which the pine wood nematode, the vector of pine wilt disease, would spread most rapidly across Europe. *Biological Invasions*, 13:2981-2995.
- Robinet C, Kehlenbeck H, Kriticos DJ, Baker RHA, Battisti A, Brunel S, Dupin M, Eyre D, Faccoli M, Ilieva Z, Kenis M, Knight J, Reynaud P, Yart A, van der Werf W (2012a) A suite of models to support quantitative assessment of spread in pest risk analysis. *PLoS ONE*, 7(10): e43366. doi:10.1371/journal.pone.0043366s.
- Robinet C, Imbert C-E, Rousselet J, Sauvard D, Garcia J, Goussard F, Roques A (2012b) Human-mediated long-distance jumps of the pine processionary moth in Europe. *Biological Invasions*, 14:1557-1569
- Robinet C, Rousselet J, Pineau P, Miard F, Roques A (2013) Are heatwaves susceptible to mitigate the expansion of a species progressing with global warming? *Ecology and Evolution*, 3: 2947-2957.
- Robinet C, Rousselet J, Roques A (2014) Potential spread of the pine processionary moth in France: preliminary results from a simulation model and future challenges. *Annals of Forest Science*, 71: 149-160
- Robinet C, Laparie M, Rousselet J (2015a) Looking beyond the large scale effects of global change: local phenologies can result in critical heterogeneity in the Pine Processionary Moth. *Frontiers in Physiology*, 6:334. doi:10.3389/fphys.2015.00334
- Robinet C, Kehlenbeck H, Van der Werf W (2015b) Modelling the spread of invasive species to support pest risk assessment: principles and application of a suite of generic models. Chapter 8 in: *Pest Risk Modeling and Mapping for Invasive Alien Species*. Robert C. Venette (ed.), publisher: CABI, pp. 115-130.
- Robinet C, Douma JC, Piou D, van der Werf W (Soumis-a) Assessing the efficiency of regulation measures against the oak wilt disease. Soumis à *Forestry*.
- Robinet C, Suppo C, Darrouzet E (Soumis-b) Potential range expansion of the yellow-legged hornet in France under control measures. Soumis à *Journal of Applied Ecology*.
- Rome Q, Muller F, Villemant C (2012) Expansion en 2011 de *Vespa velutina* Lepeletier en Europe (Hym., Vespidae). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 117 : 114.
- Rome Q, Dambrine L, Onate C, Muller F, Villemant C, García Pérez AL, Maia M, Carvalho Esteves P, Bruneau E (2013) Spread of the invasive hornet *Vespa velutina* Lepeletier, 1836, in Europe in 2012 (Hym., Vespidae). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 118 : 21-22.
- Roques L, Roques A, Berestycki H, Kretschmar A (2008a) A population facing climate change: joint influences of Allee effects and environmental boundary geometry. *Population Ecology*, 50: 215-225.
- Roques L, Auger-Rozenberg M-A, Roques A (2008b) Modelling the impact of an invasive insect via reaction-diffusion. *Mathematical Biosciences*, 216: 47-55.

- Roques A (2010) Alien forest insects in a warmer world and a globalized economy: impacts of changes in trade, tourism and climate on forest biosecurity. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 40:S77-94.
- Roques A, Rousselet J, Avci M, Avtzis DN, Battisti A, Ben Jamaa M, Bensidi A, Berardi L, Berretima W, Branco M, Chakali G, Çota E, Dautbašić M, Delb H, El Alaoui El Fels MA, El Mercht S, El Mokhefi M, Forster B, Garcia J, Georgiev G, Glavendekić MM, Goussard F, Halbig P, Henke L, Hernandez R, Hodar JA, İpekdal K, Jurc M, Klimetzek D, Laparie M, Larsson S, Mateus E, Matošević D, Meier F, Mendel Z, Meurisse N, Mihajlović L, Mirchev P, Nasceski S, Nussbaumer C, Paiva MR, Papazova I, Pino J, Podlesnik J, Poirot J, Protasov A, Rahim N, Sanchez Peña G, Santos H, Sauvard D, Schopf A, Simonato M, Tsankov G, Wagenhoff E, Yart A, Zamora R, Zamoum M, Robinet C (2015a) Climate warming and past and present distribution of the processionary moths (*Thaumetopoea* spp.) in Europe, Asia Minor and North Africa. Chapter 3 in "Processionary moths and climate change: an update", A. Roques, Editor. Springer / Quae Editions, pp. 81-161.
- Roques L, Rossi J-P, Rousselet J, Berestycki H, Garnier J, Soubeyrand S, Robinet C (2015b) Modelling the spatio-temporal dynamics of the pine processionary moth. Chapter 5 in "Processionary moths and climate change: an update", A. Roques, Editor. Springer / Quae Editions, pp. 227-263.
- Roques A, Auger-Rozenberg M-A, Blackburn TM, Garnas J, Pyšek P, Rabitsch W, Richardson DM, Wingfield MJ, Liebhold AM, Duncan RP (2016) Temporal and interspecific variation in rates of spread for insect species invading Europe during the last 200 years. *Biological Invasions*, sous presse.
- Rossi J-P, Garcia J, Roques A, Rousselet J (2015) Trees outside forests in agricultural landscapes: spatial distribution and impact on habitat connectivity for forest organisms. *Landscape Ecology*, doi: 10.1007/s10980-015-0239-8.
- Rousselet J, Simonato M, Salvato P, Rossi J-P, Magnoux E, Roques A, Battisti A, Kerdelhué C (2015) Range expansion in the pine processionary moth: a population genetics approach. In: Processionary moths and climate change: an update, A. Roques, Editor. Springer/Quae Editions, pp. 188-201.
- Rosenzweig, C., Casassa, G., Karoly, D.J., Imeson, A., Liu, C. Menzel, A. et al. (2007). Assessment of observed changes and responses in natural and managed systems. In: Parry ML et al., eds. *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability*. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 79–131.
- Schmidt GA, Karl TR (2016) Annual global analysis for 2015. 2015 was by far the warmest year in the record. Conférence NOAA/NASA, 20 janvier 2016.
- Schmitt T (2007) Molecular biogeography of Europe: Pleistocene cycles and postglacial trends. *Frontiers in Zoology*, 4: 11. Doi:10.1186/1742-9994-4-11.
- Sharov AA, Liebhold AM (1998) Model of slowing the spread of gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) with a barrier zone. *Ecological Applications*, 8:1170-1179.
- Shigesada N, Kawasaki K (1997) *Biological Invasions: theory and practice*. Oxford series in Ecology and Evolution, Oxford University, Oxford, 205 pp.
- Soliman T, Mourits MCM, Oude Lansink AGJM, van der Werf W (2010) Economic impact assessment in pest risk analysis. *Crop Protection*, 29: 517-524.
- Soliman T, Hengeveld GM, Robinet C, Mourits MCM, van der Werf W, Oude Lansink AGJM (2012) Framework for modelling economic impacts of invasive species, applied to pine wood nematode in Europe. *PLoS ONE*, 7(9): e45505. doi:10.1371/journal.pone.0045505.
- Soliman T, Mourits MCM, Oude Lansink AGJM, van der Werf (2015) Quantitative economic impact assessment of invasive plant pests: what does it require and when it is worth the effort? *Crop Protection*, 69: 9-17.

- Suppo C, Robinet C, Perdereau E, Andrieu D, Bagnères A-G. Assessing the potential spread of the invasive north-american termite, *Reticulitermes flavipes*, and impact of climate change. En préparation.
- Sutherst RW, Maywald GF (1985) A computerized system for matching climates in ecology. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 13: 281-299.
- Suzuki K (2002) Pine wilt disease – a threat to pine forest in Europe. *Dendrobiology*, 48: 71-74.
- Thévenot J (2013) Synthèse et réflexions sur des définitions relatives aux invasions biologiques. Rapport SPN 2013/15, Muséum National d'Histoire Naturel, 31 pp.
- Thuiller W, Broennimann O, Hughes G, Alkemade JRM, Midgley GF, Corsi F (2006) Vulnerability of African mammals to anthropogenic climate change under conservative land transformation assumptions. *Global Change Biology*, 12: 424-440.
- Tobin PC, Robinet C, Johnson DM, Whitmire SL, Bjørnstad O, Liebhold AM (2009) The role of Allee effects in gypsy moth, *Lymantria dispar* (L.) invasions. *Population Ecology*, 51:373-384.
- Tobin PC, Berc L, Liebhold AM (2011) Exploiting Allee effects for managing biological invasions. *Ecology Letters*, 14:615-624.
- Trần JK, Ylioja T, Billings RF, Régnière J, Ayres MP (2007) Impact of minimum winter temperatures on the population dynamics of *Dendroctonus frontalis*. *Ecological Applications*, 17:882-899.
- Valadas V, Laranjo M, Barbosa P, Espada M, Mota M, Oliveira S (2012) The pinewood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*, in Portugal: possible introductions and spread routes of a serious biological invasion revealed by molecular methods. *Nematology* 14:899-911.
- Venette RC, Kriticos DJ, Magarey RD, Koch FH, Baker RHA, Worner SP, Gómez-Raboteaux NN, McKenney DW, Dobesberger EJ, Yemshanov D, de Barro PJ, Hutchison WD, Fowler G, Kalaris TM, Pedlar J (2010) Pest risk maps for invasive alien species: a roadmap for improvement. *BioScience*, 60: 349-362.
- Venette RC (2015) Pest Risk Modelling and Mapping for Invasive Alien Species. CABI publisher, 256 pp.
- Vieira P, Burgermeister W, Mota M, Metge K, Silva G (2007) Lack of genetic variation of *Bursaphelenchus xylophilus* in Portugal revealed by RAPD-PCR analyses. *Journal of Nematology* 39:118-126
- Villemant C, Haxaire J, Streito J-C (2006) Premier bilan de l'invasion de *Vespa velutina* Lepeletier en France (Hymenoptera, Vespidae). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 111 : 535-538.
- Villemant C, Barbet-Massin M, Perrard A, Muller F, Gargominy O, Jiguet F, Rome Q (2011) Predicting the invasion risk by the alien bee-hawking yellow-legged hornet *Vespa velutina nigrithorax* across Europe and other continents with niche models. *Biological Conservation*, 144: 2142-2150.
- Walther G-R, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, Beebee TJC, Fromentin J-M, Hoegh-Guldberg O, Bairlein F (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416: 389-395.
- Walther G-R, Roques A, Hulme PE, Sykes MT, Pyšek P, Kühn I, Zobel M, Bacher S, Botta-Dukát Z, Bugmann H, Czúcz B, Dauber J, Hickler T, Jarošík V, Kenis M, Klotz S, Minchin D, Moora M, Nentwig W, Ott J, Panov VE, Reineking B, Robinet C, Semchenko V, Solarz W, Thuiller W, Vilà M, Vohland K, Settele J (2009) Alien species in a warmer world: risks and opportunities. *Trends in Ecology and Evolution*, 24: 686-693.
- Westphal MI, Browne M, MacKinnon K, Noble I (2008) The link between international trade and the global distribution of invasive alien species. *Biological Invasions*, 10:391-398.
- Williamson M, Fitter A (1996) The varying success of invaders. *Ecology*, 77:1661-1666.
- Wolfe, LM (2002) Why alien invaders succeed: support for the escape-from-enemy hypothesis. *The American Naturalist*, 160: 705-711.
- Yemshanov D, Koch FH, Ducey M, Koehler K (2012) Trade-associated pathways of alien forest insect entries in Canada. *Biological Invasions*, 14:797-812.
- Zhao BG, Futai K, Sutherland JR, Takeuchi Y (2008) Pine wilt disease. Springer, 459 pp.

Annexe : fiches d'identité des espèces étudiées



Bombyx disparate, *Lymantria dispar*

FICHE D'IDENTITÉ

Chapitre: 2



Nom vernaculaire

Bombyx disparate

Nom latin

Lymantria dispar (Linnaeus, 1758)

Famille

Erebidae

Ordre

Lepidoptera

Distribution

Europe, Asie, Afrique du Nord puis invasion en Amérique du Nord

Plantes hôtes

Feuillus, notamment chênes

Signes particuliers

- Invasif
- Important ravageur en Amérique du Nord

Capricorne asiatique, *Anoplophora glabripennis*

FICHE D'IDENTITÉ

Chapitre: 3



Nom vernaculaire

Capricorne asiatique

Nom latin

Anoplophora glabripennis (Motschulsky, 1853)

Famille

Cerambycidae

Ordre

Coleoptera

Distribution

Asie, puis invasion en Amérique du Nord et en Europe

Plantes hôtes

Feuillus

Signes particuliers

- Invasif (plusieurs foyers en France)
- Dispersion avec le commerce international (bois)

Capricorne asiatique des agrumes, *Anoplophora chinensis*

FICHE D'IDENTITÉ



Nom vernaculaire
Capricorne asiatique des agrumes

Chapitre: 3

Nom latin
Anoplophora chinensis (Forster, 1771)

Famille
Cerambycidae

Ordre
Coleoptera

Distribution
Asie orientale, puis invasion en Amérique du Nord et en Europe

Plantes hôtes
Feuillus

Signes particuliers

- Invasif (en France, foyers officiellement éradiqués)
- Dispersion avec le commerce de plantes (bonsaïs)

Chancre du pin, *Giberella circinata*

FICHE D'IDENTITÉ



Nom vernaculaire
Chancre du pin

Chapitre: 3

Nom latin
Giberella circinata (Nirenberg & O'Donnell 1998) [teleomorph]
Fusarium circinatum (Nirenberg & O'Donnell 1998) [anamorph]

Famille
Nectriaceae

Ordre
Hypocreales

Distribution
Amérique du Nord, Am. Centrale, Am. Du Sud, Asie, Afrique, et Europe

Plantes hôtes
Pins et sapin de Douglas

Signes particuliers

- Invasif (insectes vecteurs: scolytes)
- Dispersion d'une pépinière à une autre

Chrysomèle des racines du maïs, *Diabrotica virgifera*

FICHE D'IDENTITÉ



Nom vernaculaire

Chrysomèle des racines du maïs

Nom latin

Diabrotica virgifera virgifera LeConte 1858

Famille

Chrysomeloidae

Ordre

Coleoptera

Distribution

Amérique centrale, Amérique du Nord, puis invasion en Europe

Plantes hôtes

Principalement maïs

Signes particuliers

- Invasif
- Parmi les ravageurs les plus importants

Chapitre: 3

Flétrissement américain du chêne, *Ceratocystis fagacearum*

FICHE D'IDENTITÉ



Nom vernaculaire

Flétrissement américain du chêne

Nom latin

Ceratocystis fagacearum (Bretz) J. Hunt 1956

Famille

Ceratocystidaceae

Ordre

Microascales

Distribution

Amérique du Nord

Plantes hôtes

Chênes, et en particulier les chênes rouges

Signes particuliers

- Potentiellement invasif; chênes européens sensibles
- Insectes vecteurs potentiels en Europe

Chapitre: 1

Frelon asiatique, *Vespa velutina*

FICHE D'IDENTITÉ



Nom vernaculaire

Frelon asiatique ou frelon à pattes jaunes

Chapitre: 4

Nom latin

Vespa velutina Lepeletier, 1836

Famille

Vespidae

Ordre

Hymenoptera

Distribution

Asie puis invasion en France, Espagne, Portugal, Italie, Allemagne

Régime alimentaire

Insectes et notamment abeilles pour nourrir les larves

Signes particuliers

- Invasif
- Construction de nids très grands

Nématode à galles, *Meloidogyne enterolobii*

FICHE D'IDENTITÉ



Nom vernaculaire

Nématode à galles

Chapitre: 3

Nom latin

Meloidogyne enterolobii Yang & Eisenback, 1983

Famille

Meloidogynidae

Ordre

Tylenchida

Distribution

Asie, Afrique, Amérique du Sud, Am.Centrale, puis invasion en Am.du Nord et en Europe (sous serres)

Plantes hôtes

Cultures agricoles et horticoles

Signes particuliers

- Invasif
- Ravageur important des cultures

Nématode du pin, *Bursaphelenchus xylophilus*

FICHE D'IDENTITÉ



Nom vernaculaire

Nématode du pin

Chapitres: 1, 3, 5

Nom latin

Bursaphelenchus xylophilus (Steiner & Buhrer, 1934)

Famille

Aphelenchoididae

Ordre

Aphelenchida

Distribution

Amérique du Nord, puis invasion au Japon, Taiwan, Corée, Chine, Portugal, Espagne

Plantes hôtes

Principalement *Pinus spp.*

Signes particuliers

- Invasif
- Porté par des vecteurs natifs du genre *Monochamus*

Processionnaire du pin, *Thaumetopoea pityocampa*

FICHE D'IDENTITÉ



Nom vernaculaire

Processionnaire du pin

Chapitre: 6

Nom latin

Thaumetopoea pityocampa Schiffermüller 1776

Famille

Notodontidae

Ordre

Lepidoptera

Distribution

Pays méditerranéens (Europe, Afrique du Nord, Asie Mineure)

Plantes hôtes

Principalement *Pinus spp.*

Signes particuliers

- S'étend vers le nord et en altitude
- Peut être transportée par l'homme accidentellement
- Construit des nids dans les pins
- Urticante

Puceron lanigère du peuplier, *Phloeomyzus passerinii*

| | | |
|---|--|--------------------|
| FICHE D'IDENTITÉ | Nom vernaculaire Puceron lanigère du peuplier | Chapitre: 6 |
|  | Nom latin <i>Phloeomyzus passerinii</i> (Signoret 1875) | |
| | Famille Aphididae | |
| | Ordre Hemiptera | |
| | Distribution France, Italie, Espagne, Moyen-Orient | |
| | Plantes hôtes Peupliers et principalement le cultivar sensible I-214 | |
| | Signes particuliers <ul style="list-style-type: none">• Pullulations croissantes en France• Se développe sur l'écorce en se nourrissant de parenchyme cortical | |

Pyrale du buis, *Cydalima perspectalis*

| | | |
|---|---|---------------------|
| FICHE D'IDENTITÉ | Nom vernaculaire Pyrale du buis | Perspectives |
|  | Nom latin <i>Cydalima perspectalis</i> (Walker 1859) | |
| | Famille Crambidae | |
| | Ordre Lepidoptera | |
| | Distribution Asie, puis invasion en Allemagne, France, Suisse, Pays-Bas, Royaume-Uni, Autriche | |
| | Plantes hôtes Principalement buis | |
| | Signes particuliers <ul style="list-style-type: none">• Invasif• Dispersion avec le commerce des buis | |

Termite nord-américain, *Reticulitermes flavipes*

FICHE D'IDENTITÉ

Chapitre: 4

Nom vernaculaire

Termite nord-américain

Nom latin

Reticulitermes flavipes (Kollar 1837)

Famille

Rhinotermitidae

Ordre

Blattodea

Distribution

Amérique notamment Etats-Unis, puis invasion en Allemagne, France, et Autriche

Régime alimentaire

Diverses essences de bois et autre matière cellulosique

Signes particuliers

- Invasif
- Cause des dégâts dans les habitations



Résumé

Les invasions biologiques et les espèces natives en expansion sont deux problématiques en écologie particulièrement importantes dans le contexte des changements globaux. Pour explorer les mécanismes sous-jacents, prévoir l'évolution future et fournir une aide à la décision, la modélisation est devenue un outil incontournable. Ce mémoire d'HDR illustre les approches de modélisation que j'ai développées jusqu'à ce jour pour répondre à ces enjeux à travers différents modèles biologiques et leurs problématiques associées. Les cas d'études couvrent les étapes successives d'une invasion : les risques d'entrée, d'établissement et d'expansion des espèces. Plus précisément, un premier modèle décrit les risques d'entrée d'espèces invasives en Europe avec l'importation de bois, un second modèle décrit les capacités d'établissement en lien avec les effets Allee, et enfin différents modèles décrivent l'expansion potentielle d'espèces invasives et d'espèces natives en expansion (modèles génériques d'expansion, expansion d'espèces sociales invasives, expansion d'un organisme invasif en association phorétique avec un insecte natif, et espèces natives en expansion en lien avec le changement climatique et les activités humaines). En quantifiant ces risques et en fournissant de nouveaux outils, certains de ces travaux de modélisation ont ainsi contribué à une meilleure gestion des risques dans le domaine de la santé des végétaux. À l'avenir les modèles, pour être plus proches de la réalité et avoir une puissance prédictive plus élevée, devront mieux prendre en compte la variabilité intra-spécifique des populations, la variabilité du climat, l'hétérogénéité du paysage ainsi que l'interaction entre les espèces et l'efficacité des mesures de lutte.

Mots-clés : analyse de risque phytosanitaire, changement climatique, effet Allee, espèce native en expansion, établissement, insecte, invasion biologique, modèle de réaction-diffusion, modèle d'expansion, noyau de dispersion, probabilité d'entrée.

Abstract

Biological invasions and range expansion of native species are two important issues in ecology in the frame of global change. To explore the underlying mechanisms, to predict future changes and to support decision-making, modelling has become a major tool. This habilitation dissertation reports the modelling approaches I have used until now to address these issues based on various biological models and associated features. Case studies tackle the successive steps of an invasion: entry, establishment and spread. More precisely, the first model describes the introduction risk of invasive species in Europe with imported wood, the second model describes the establishment capabilities taking into account Allee effects, and then various models describe the potential spread of invasive or native species (generic spread module, range expansion of invasive social insects, range expansion of an invasive organism carried by a native insect species, range expansion of native species in relation with climate change and human activities). By quantifying these risks and providing new tools, some of these models have contributed to a better pest risk management in plant health. In the future, to increase realism and prediction levels, these models should include intra-specific variability of populations, climate variability, landscape heterogeneity, species interaction and efficacy of control measures.

Key-words: Allee effect, biological invasion, climate change, dispersal kernel, establishment, insect, pathway model, pest risk analysis, range expansion, reaction-diffusion model, spread model.

