

**ÉCOLE DOCTORALE SANTE, SCIENCES BIOLOGIQUES ET CHIMIE DU
VIVANT**

Institut National de la Recherche Agronomique

THÈSE présentée par :

Marion Javal

pour obtenir le grade de : **Docteur de l'université d'Orléans**

Discipline: Physiologie et Biologie des Organismes et des Populations - Interactions

Invasion du capricorne asiatique
***Anoplophora glabripennis* : génétique, traits**
d'histoire de vie et écologie

Thèse soutenue à Orléans le **5 décembre 2017**

Devant le jury composé de :

François Lieutier	Président du jury
<i>Professeur, Université d'Orléans, France</i>	
Patricia Gibert	Rapporteuse
<i>Directrice de recherche CNRS, Université Claude Bernard Lyon 1, France</i>	
Jean Turgeon	Rapporteur (absent)
<i>Directeur de recherche, Service canadien des forêts, Canada</i>	
Alexandre Aebi	Examineur
<i>Maître d'Enseignement et de Recherche, Université de Neuchâtel, Suisse</i>	
Marie-Pierre Chapuis	Examinatrice
<i>Chargée de recherche, CIRAD Montpellier, France</i>	
Alain Roques	Directeur de thèse
<i>Directeur de recherche, INRA Centre Val de Loire, France</i>	
Géraldine Roux	Directrice de thèse
<i>Maître de conférences, Université d'Orléans, INRA Centre Val de Loire, France</i>	



Remerciements

■ Le jury

Je remercie **Jean Turgeon** et **Patricia Gibert** d'avoir accepté d'évaluer ce manuscrit, ainsi qu'**Alexandre Aebi**, **Marie-Pierre Chapuis** et **François Lieutier** d'avoir bien voulu examiner mon travail.

■ L'encadrement

Je remercie également **Alain** et **Géraldine** de m'avoir permis de réaliser cette thèse, et de m'avoir laissé la liberté dont j'avais besoin pour accomplir ce travail. Merci de votre présence et de vos conseils tout au long de ces 3 années. Merci également d'avoir mis en place les conditions nécessaires à mes nombreux voyages, terrains et meetings. Au-delà de leur intérêt professionnel indiscutable, ils ont constitué des moments de vie très enrichissants. Merci en particulier à **Géraldine** pour sa présence pour gérer les petits tracas du quotidien, et sa grande disponibilité dans la dernière ligne droite.

Merci aux membres de mon comité : **Andrea Batisti**, **Marie-Claude Bon**, **Carole Kerdelhué** et **David Renault**, pour leurs conseils avisés et les échanges que nous avons pu avoir tout au long de cette thèse. La pertinence de vos remarques a apporté un soutien important, et ce travail en résulte en bonne partie.

■ Les collaborations

Merci à **Simone** de m'avoir accueillie dans ton équipe et thank you **Tanya** pour toutes ces explications. Après ce mois passé avec vous je comprends mieux pourquoi les paysages suisses sont si verts, mais j'ai aussi et surtout beaucoup appris !

Merci également à **Eric** de m'avoir fait dépasser mon appréhension face à Linux, merci de ta bonne humeur et de ta disponibilité malgré ton emploi du temps chargé. Grace à toi, l'ABC n'a (presque) plus de secret pour moi.

Un grand merci à **Franck Hérard** et **Nathalie Ramualde** d'avoir partagé avec moi vos connaissances en matière de capricorne. Merci également d'avoir partagé une partie de votre élevage, parfois dans un temps record. Une part considérable des expérimentations de cette thèse n'auraient jamais pu voir le jour sans vous !

■ Le terrain : Un séjour en Chine, quelques aller-retours en Corse, et tout autant de trajets vers Gien

Cette thèse aura été l'occasion de découvrir l'incroyable pays qu'est la Chine. Un grand merci à tous ceux que j'ai pu rencontrer là-bas : **Jake Wickham**, **Jianting Fan**, **Jianghua Sun**, **Shanchun Yan**, **Shixiang Zong**, **Jing Tao** et leurs étudiants qui m'ont accompagnée et aidée dans mes recherches et m'ont également permis de m'immerger dans le pays. Grâce à eux, j'ai pu chasser mes premiers « vrais » capricornes, mais aussi passer maître dans la maîtrise des baguettes (enfin presque), et goûter (et aimer !) les nymphes de cigales frites ainsi que d'autres mets toujours non identifiés à ce jour.

A une plus petite échelle, merci à **Luc Tastevin** (DDCSPP) et à **Rémi Rossignol** et son équipe (FREDON Corse) pour leur aide sur le terrain au cours de ces deux saisons de piégeage en Corse. Merci également

à tous ceux qui m'ont fait découvrir la Corse et en particulier aux « **appartements Luccisano** » pour leur accueil toujours chaleureux, et leur initiation aux merveilles de la gastronomie de leur région.

Encore plus proche du labo, un grand merci à **Christophe Ambonville** et son équipe pour leur accueil dans leurs locaux à Gien, leur aide et leur investissement autour de mon projet de thèse. Fendre des troncs d'arbres pour un trouver des larves est plus efficace entouré de bonnes personnes. Merci également à **David Tellez** de sa gentillesse et de son aide tout au long de ces trois années.

■ Les "coups de pouce"

Le chemin pour arriver à la thèse est long, et jalonné de rencontres : un grand merci donc à ceux qui m'ont mise sur la voie, et en particulier à **David** et **Hervé** de m'avoir permis de faire mes premiers pas en recherche.

Merci à tous ceux qui m'ont fait parvenir des échantillons des quatre coins du monde : ils sont nombreux, et inutile de préciser à quel point ce travail aurait été fastidieux sans eux.

Encore merci **Carole**, de m'avoir permis de passer un été de rédaction au calme, sous le soleil de Montpellier.

■ Le labo

Aux membres de "la zoo", **Marie, Olivier, Christelle, Régis, Claudine, Patrick, Alexis, Philippe, Mathieu, Carlos, Sylvie, Emmanuelle, Béatrice, Marie-Anne, Jérôme, Daniel**, et **Audrey**, et à ceux qui ont été de passage pendant ces trois années, **Mauro, Natalia, Antoine** (ou Granola pour les intimes) : merci pour tous ces petits moments et grands coups de main qui ont contribué à la richesse de cette thèse.

Merci plus en particulier à ceux avec qui j'ai pu collaborer pour certains aspects de cette thèse : **Marie**, pour avoir géré mes ordres de mission parfois alambiqués, **Emmanuelle, Béatrice** et **Claudine**, pour votre aide au labo de biomol et pour avoir répondu sans relâche à toutes mes questions, pas toujours pertinentes, **Olivier**, pour avoir géré un nombre de LOA incroyable, **Daniel**, de m'avoir initiée au manège de vol, **Mathieu** de m'avoir suivie et aidée (et supportée) dans cette manip « respiro » riche en rebondissements de toutes sortes, et **Alexis** d'avoir partagé avec moi une semaine de terrain « bucheronnage en milieu hostile ». Un grand merci tout particulier à **Claudine** de m'avoir suppléée auprès de mes petites bêtes pendant mes absences, mais aussi et surtout pour toutes nos discussions dans un coin de labo ou autour d'un café!

Merci également à **Gabin C.** d'avoir accepté de travailler avec moi, et d'avoir persévéré et gardé ta bonne humeur malgré des sujets de stage pas toujours évidents !

Ces remerciements ne seraient pas complets sans une pensée émue pour tous ces capricornes qui ont subi les pires traitements : enfermés dans de grands frigos, pendus au bout d'un manège, ou broyés au fond d'un tube. Je pense que tout le monde regrettera les journées de préparation de leur « pâté » dont les effluves les plus fines embaumaient le labo.

■ La famille, les amis

Je remercie bien évidemment **mes parents** de m'avoir donné les outils pour arriver jusqu'ici, et d'avoir cru en moi depuis le début. Merci de m'avoir laissée faire sécher des vers de terre et élever grenouilles,

*punaises, escargots, gammares et fourmis. Merci à **toute ma famille** de m'avoir soutenue et d'avoir toléré cette passion étrange.*

*Merci **Tutu**, pour tes petits messages mignons (et dédicace à la petite puce qui ne va plus tarder à pointer le bout de son nez !), **Manon**, d'être devenue copine de colloque après avoir été copine de fourmis, et évidemment un immense merci à **ma chère morue**, pour qui mes remerciements vont bien au-delà de ces quelques lignes tant ta (vôtre ?) présence quotidienne, même virtuelle, a pu être importante pendant toutes ces années (8 quand même !). Un grand merci donc pour ces quelques - milliers de- messages échangés, ces innombrables conseils halieutiques, ces avions ratés, ces relectures,... Tout ça grâce à un cours de Géoscience, qui l'aurait cru ? Merci aux **membres du bureau 237** qui étaient bien loin pendant ces trois années, mais avec qui j'aurai appris à pousser mes questionnements scientifiques toujours plus loin, jusqu'à découvrir de nouvelles espèces faites de yack et de méduse. Merci également à tous les autres qui se reconnaîtront pour vos petits mots et vos attentions.*

*Je terminerai par quelques mots à l'intention de celui qui subit le pire et le meilleur de cette thèse depuis le début. Merci de m'avoir accompagnée dans tous ses aspects, depuis l'apprentissage des rudiments de l'extraction, jusqu'au terrain à l'autre bout du monde (et en dépit de tous les troubles intestinaux associés). Il va sans dire que rien n'aurait été pareil sans toi. Merci à toi, **Julien**, de ton soutien indéfectible pendant ces trois années.*

Avant-propos

Les invasions biologiques sont en constante augmentation à travers le monde et concernent tous les taxons. Les conséquences de ces invasions sont variables et peuvent affecter une large gamme de paramètres tant socio-économiques que bio-géochimiques pouvant parfois s'interconnecter. Comprendre les invasions biologiques dans leur globalité nécessite donc d'intégrer un grand nombre de disciplines, allant des sciences sociales à l'économie, en passant par la biologie ou la géochimie.

En raison de leurs multiples impacts sur les écosystèmes envahis, les invasions biologiques sont considérées comme un changement global majeur, et pourraient constituer la deuxième cause de perte de biodiversité à l'échelle mondiale. En Europe, le taxon le plus concerné par l'introduction d'espèces exotiques est celui des invertébrés, avec 1296 espèces natives d'autres continents recensées en 2008, et 964 espèces européennes déplacées dans d'autres régions du continent (Roques et al, 2009). Parmi ces espèces d'invertébrés, 94% sont des insectes, dont la moitié est phytophage (Roques et al, 2009). Même dans ce cadre restreint des invasions d'insectes phytophages en Europe, la diversité des causes, des conséquences et des mécanismes mis en jeu est considérable. Ainsi, la majorité des exemples et des illustrations de cette thèse s'appuieront sur des modèles arthropodes.

Ce travail s'appuie sur l'exemple du capricorne asiatique *Anoplophora glabripennis* pour apporter une illustration non exhaustive des différents leviers qui interviennent lors d'une invasion biologique.

J'ai choisi de présenter dans ce manuscrit l'ensemble des articles scientifiques relatifs à ma thèse, publiés ou en cours de préparation, dans le but de retranscrire ma démarche scientifique. Chaque article est présenté en anglais, et précédé d'une introduction en français, et je conclue ce manuscrit de thèse par une discussion générale qui synthétise l'ensemble des résultats obtenus.

Liste des publications

Cette thèse est basée sur les articles suivants, publiés, soumis ou en préparation.

- Article I Javal, M, Roques, A, Haran, J, Hérard, F, Keena, M, Roux, G (2017) **Complex invasion history of the Asian longhorned beetle: fifteen years after first detection in Europe.** Journal of Pest Science. DOI:10.1007/s10340-017-0917-1
- Article II Javal, M, Lombaert, E, Kerdelhué, C, Prospero, S, Tsykun, T, Roques, A, Roux, G. **Deciphering the worldwide invasion of a xylophagous pest, the Asian longhorned beetle: a recurrent invasion process from native area together with a bridgehead effect.** *En préparation*
- Article III Javal, M, Roux, G, Roques, A, Sauvard, D (2017) **Asian Long-horned Beetle dispersal potential estimated in computed-linked flight mills.** Journal of Applied Entomology. DOI: 10.1111/jen.12408
- Article IV Javal, M, Roques, A, Roux, G, Laparie, M. **Respiration-based monitoring of metabolic rate following cold-exposure in two invasive *Anoplophora* species depending on acclimation regime.** *Soumis à Comparative Biochemistry and Physiology Part A.*

Sommaire

I- Introduction	1
1. Pourquoi les espèces sont-elles déplacées dans le monde ?	5
2. Quels sont les processus qui conditionnent le succès d'une invasion ?	8
2.1- Processus populationnels et individuels	8
2.1.1- Paradoxe génétique et scénario d'invasion	8
2.1.2- Adaptabilité et adaptation aux contraintes environnementales	12
2.1.3- Tri spatial des individus et sélection de phénotypes « dispersants »	16
2.2- Rôle des écosystèmes et de leur évolution	18
3. Conséquences et impact des invasions biologiques	20
3.1- Difficulté d'estimer l'impact global d'une invasion	20
3.2- Impact des invasions sur les communautés envahies	22
3.3- Conséquences socio-économiques des invasions	24
3.3.1- Le coût des invasions biologiques	24
4. Vers un cadre générique des invasions biologiques ?	27
5. Un exemple d'espèce invasive : le capricorne asiatique <i>Anoplophora glabripennis</i>	29
5.1- Taxonomie, description et distribution	29
5.2- Traits de vie	32
6. Historique de l'invasion	34
6.1- Dégâts liés à l'espèce	37
6.2- Détection et contrôle des populations invasives	39
7. Objectifs de la thèse	41
II- Structuration des populations d'<i>Anoplophora glabripennis</i> et dynamique de l'invasion en Europe	43
1. Introduction	44
2. Outils	46
2.1- Les marqueurs	46
2.1.1- L'ADN mitochondrial	46
2.1.2- Les marqueurs microsatellites	48
2.2- Les méthodes	49
2.3- Structure et diversité des populations d'<i>Anoplophora glabripennis</i> : un premier pas vers la reconstruction des voies d'invasion	53
Article I – Fifteen years after the first record of the Asian longhorned beetle in Europe: First insights of a complex invasion pathway?	55
2.4- Traçage des voies d'invasion à l'échelle mondiale	76

Article II - Deciphering the worldwide invasion of a xylophagous pest, the Asian longhorned beetle: a recurrent invasion process from native area together with a bridgehead effect _ 79

III- Traits d'histoire de vie et impact _____ 111

1. Introduction _____ 112

2. Les capacités de dispersion _____ 113

2.1- Contexte et méthodes relatifs à l'étude des capacités de dispersion d'*A. glabripennis* 113

2.2- Estimation des capacités de dispersion naturelle du capricorne asiatique *A. glabripennis* sur la base d'un dispositif de manège de vol _____ 115

Article III - Asian Long-horned Beetle dispersal potential estimated in computed-linked flight mills. _____ 119

3. Résistance à la température _____ 126

3.1- Rôle prépondérant de la température dans le succès d'une invasion biologique _ 126

3.2- Evaluation du taux métabolique de deux espèces d'*Anoplophora* en fonction de leur régime d'acclimatation thermique _____ 128

*Article IV - Respiration-based monitoring of metabolic rate following cold-exposure in two invasive *Anoplophora* species depending on acclimation regime.* _____ 133

4. Impact écologique sur la faune native _____ 154

4.1- Contexte de l'étude _____ 154

4.2 - Etude préliminaire de l'impact du capricorne asiatique, *Anoplophora glabripennis*, sur les faunes natives de xylophages en Corse et dans le Loiret. _____ 155

4.2.1- Méthodologie _____ 156

4.2.2.- Résultats _____ 160

4.2.3- Discussion _____ 167

IV- Discussion générale _____ 171

1. Expansion géographique d'*A. glabripennis* dans le monde _____ 173

1.1- Rôle de l'Homme et conséquences pour le succès de l'invasion _____ 173

1.1.1- Activités humaines dans l'aire native _____ 173

1.1.2- Introductions multiples et continues _____ 173

1.1.3- Déplacements secondaires de populations invasives _____ 174

1.2- Importance de la dispersion naturelle _____ 175

2. Caractéristiques de l'espèce et succès d'invasion _____ 180

2.1- Hypothèses relatives à l'aire native _____ 180

2.2- Polyphagie et préadaptation _____ 181

2.3- Résistance au stress : l'exemple de la température _____ 182

2.4- Importance du cycle biologique _____ 184

3. Impact, lutte et expansion _____ 186

4. Conclusions et perspectives _____ 188

<i>Bibliographie</i>	190
<i>Annexe I : Communications orales associées à la thèse</i>	214
<i>Annexe II : Résumé du projet COST</i>	215

LISTE DES FIGURES

FIGURE 1 : A : NOMBRE MOYEN DE NOUVELLES ESPECES D'ARTHROPODES INTRODUITES DETECTEES PAR AN EN FONCTION DE LA PERIODE DE TEMPS; B : EVOLUTION TEMPORELLE DU NOMBRE D'ARTHROPODES INTRODUITS DETECTES PAR AN EN FONCTION DE LEUR REGIME ALIMENTAIRE.....	3
FIGURE 2: FIGURE RECAPITULATIVE DES DIFFERENTS SCENARIOS D'INVASION.	12
FIGURE 3: ROLE DE LA PLASTICITE DANS LE SUCCES DE COLONISATION DE NOUVEAUX HABITATS ET DE L'ADAPTATION QUI EN DECOULE.	15
FIGURE 4 : QUESTIONS CLEF POUR DEFINIR L'IMPACT D'UNE ESPECE INVASIVE.	21
FIGURE 5: FEMELLE ADULTE D'ANOPLOPHORA GLABRIPENNIS	29
FIGURE 6: DIFFERENCES MORPHOLOGIQUES ENTRE DEUX STADES D'A. GLABRIPENNIS ET A. CHINENSIS.....	30
FIGURE 7 : A : DISTRIBUTION DU CAPRICORNE ASIATIQUE ANOPLOPHORA GLABRIPENNIS DANS SA ZONE NATIVE, D'APRES LA LITTERATURE DISPONIBLE.....	31
FIGURE 8: CYCLE BIOLOGIQUE DU CAPRICORNE ASIATIQUE A. GLABRIPENNIS	32
FIGURE 9 : A : CARTE DE DISTRIBUTION DES FOYERS EUROPEENS D'A. GLABRIPENNIS. L.....	35
FIGURE 10: ILLUSTRATION DES CARACTERISTIQUES DE L'INVASION PAR A. GLABRIPENNIS ETUDIEES DANS LE CADRE DE CETTE THESE.	42
FIGURE 11 : EVOLUTION DU TAUX METABOLIQUE DES DEUX ESPECES D'ANOPLOPHORA (ALB ET CLB) AINSI QUE DE LA POPULATION NATIVE D'ALB, EN FONCTION DU TEMPS ET DU REGIME D'ACCLIMATATION (FROID OU CHAUD)..	131
FIGURE 12 : REPARTITION DES SITES DE PIEGEAGE A FURIANI (A) ET A GIEN (B).	157
FIGURE 13 : RICHESSE SPECIFIQUE DES CAPTURES PAR FAMILLE DE COLEOPTERES PIEGES SELON LE TYPE DE SITE A FURIANI EN 2015 ET 2016.	161
FIGURE 14 : RICHESSE SPECIFIQUE DES CAPTURES PAR FAMILLE DE COLEOPTERES PIEGES SELON LE TYPE DE SITE A GIEN EN 2015 ET 2016.....	162
FIGURE 15 : NOMBRE TOTAL D'INDIVIDUS CAPTURES PAR FAMILLE DE COLEOPTERES SELON LE TYPE DE SITE A FURIANI EN 2015 ET 2016.	163
FIGURE 16 : NOMBRE TOTAL D'INDIVIDUS CAPTURES PAR FAMILLE DE COLEOPTERES SELON LE TYPE DE SITE A GIEN EN 2015 ET 2016	164
FIGURE 17 : COMPARAISON DU NOMBRE D'INDIVIDUS CAPTURES EN ZONE URBAINE POUR CHAQUE ESPECE DE CERAMBYCIDES A FURIANI SELON LA PRESENCE OU NON D'ANOPLOPHORA GLABRIPENNIS.	166
FIGURE 18 : COMPARAISON DU NOMBRE D'INDIVIDUS CAPTURES EN ZONE URBAINE POUR CHAQUE ESPECE DE CERAMBYCIDES A GIEN SELON LA PRESENCE OU NON D'ANOPLOPHORA GLABRIPENNIS.....	166
FIGURE 19 : CARTE DE L'HISTORIQUE DE L'INFESTATION DU CAPRICORNE ASIATIQUE A. GLABRIPENNIS SUR LA COMMUNE DE GIEN (LOIRET) ENTRE 2010 ET 2016.....	177

I- Introduction

Les invasions biologiques ne sont pas un phénomène nouveau, mais leur ampleur s'est accrue avec la colonisation progressive de nouvelles régions par l'Homme, puis l'essor industriel (Cassey et al, 2005) et l'augmentation du commerce international (Westphal et al, 2007). Le nombre d'espèces exotiques établies hors de leur aire native a considérablement augmenté au cours des derniers siècles dans le monde (Seebens et al, 2017), et plus particulièrement en Europe (Roques, 2010a). Cette augmentation est quasiment exponentielle pour les arthropodes (Roques, 2010b ; **figure 1**) qui bénéficient de l'intensification des échanges internationaux. En Europe, les vitesses d'expansion de ces espèces une fois établies ne cessent elles non plus d'augmenter parallèlement aux modifications socio-économiques de la région (Roques et al, 2016). L'accroissement du nombre d'espèces introduites ne semble d'ailleurs pas atteindre de plateau, et il n'y aurait pas de phénomène de saturation des écosystèmes envahis pour la majorité des taxons (Seebens et al, 2017). De plus, une part importante des espèces invasives ne rempliraient que partiellement leur niche potentielle et auraient donc la possibilité de s'étendre encore d'avantage (Hill et al, 2017). Ainsi, l'augmentation du niveau de connectivité entre des zones qui étaient historiquement isolées associée à l'accroissement des volumes et des flux de personnes sont les facteurs ayant le plus contribué à modifier la distribution géographique des espèces, entraînant de lourdes conséquences sur la composition et le fonctionnement des écosystèmes envahis, ainsi que sur les sociétés humaines, la santé et l'économie (Pimentel et al, 2000 ; 2001 ; Nowak et al, 2001 ; Parmentier et al, 2001 ; Hulme, 2009 ; Vilà et al, 2010 ; Simberloff et al, 2013 ; Garnas et al, 2016 ; Hoffmann & Broadhurst, 2016 ; Pergl et al, 2017).

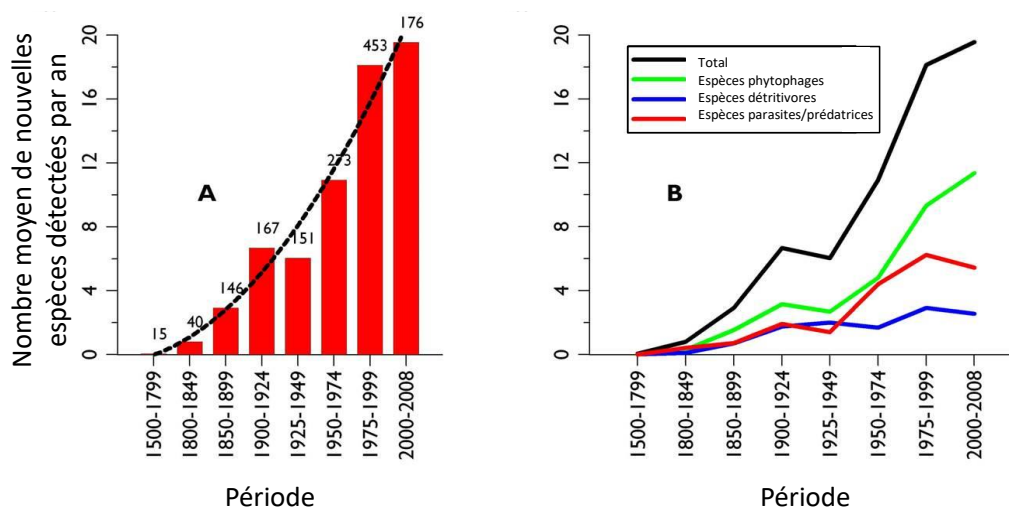


Figure 1 : A : Nombre moyen de nouvelles espèces d'arthropodes introduites détectées par an en fonction de la période de temps; B : Evolution temporelle du nombre d'arthropodes introduits détectés par an en fonction de leur régime alimentaire (modifié de Roques, 2010b).

En raison de la pluralité des taxons impliqués, mais aussi de la diversité des causes et des conséquences des invasions et des processus qui leur sont associés, la biologie de l'invasion fait l'objet d'une littérature dense et diversifiée, impliquant des domaines de recherche variés et faisant intervenir un grand nombre d'acteurs. Les

invasions biologiques ont aussi généré de nombreux débats impliquant la communauté scientifique, les gestionnaires et le grand public (Humair et al, 2014). Les concepts de base et les définitions ont longtemps été discutés, comme le reflète l'évolution de la définition d'une espèce native par opposition à une espèce invasive (Gilroy et al, 2016).

Encadré 1 : Principales définitions relatives aux invasions biologiques utilisées dans cette thèse

- **Espèce native** : lorsque rencontrée dans son aire géographique naturelle, espèce dont les populations ne s'étendent pas au-delà des limites géographiques pouvant être atteintes par la dispersion naturelle des individus sans transport humain volontaire ou accidentel.
- **Introduction** : action d'origine anthropique, volontaire ou non, de déplacement d'un individu ou d'une population depuis son aire naturelle de distribution vers une nouvelle aire, située en dehors des limites pouvant être atteintes par la dispersion naturelle des individus.
- **Espèce introduite**: espèce rencontrée en dehors son aire géographique naturelle native, dans des zones qui se situent au-delà des limites géographiques de la dispersion naturelle ou potentielle des individus. La présence de cette espèce hors de son aire géographique naturelle est liée à l'Homme qui par son action volontaire ou involontaire a contribué à déplacer certains individus. Une espèce introduite ne présente pas nécessairement d'expansion géographique notable.
- **Espèce exotique** : espèce non-native dans une zone géographique donnée.
- **Espèce invasive** : espèce introduite qui se maintient et se reproduit par ses propres moyens dans l'aire envahie. L'espèce peut s'étendre géographiquement et/ou modifier son écosystème.

Ce manque de clarté entrave la communication avec le grand public, et mène à une méconnaissance générale des enjeux liés aux invasions biologiques (Courchamp et al, 2017). Les débats au sein de la communauté scientifique sont allés jusqu'à remettre en cause le caractère néfaste des invasions pour les écosystèmes envahis (la réponse de Cassey et al, 2005 à Brown & Sax, 2004 en est un exemple, et voir aussi Gurevitch & Padilla, 2004 ; Richardson & Ricciardi, 2013 ; Courchamp et al, 2017), et les sciences de l'invasion ont même parfois été taxées de xénophobes (Brown & Sax, 2004; Warren, 2007). Compte tenu des indiscutables impacts écologiques, économiques et sociaux qu'elles génèrent, la prévention et les mesures de lutte contre les invasions sont aujourd'hui légitimées. Plusieurs auteurs considèrent d'ailleurs les invasions comme un phénomène menant à l'homogénéisation des écosystèmes à travers le monde (McKinney & Lockwood 1999 ; Mack et al, 2000) et donc comme un problème global devant être interprété à l'échelle de la planète et non à l'échelle des états ou des

continents, mettant de cette façon un terme à la polémique liée à l'aspect xénophobe attribué aux sciences de l'invasion.

De nombreux auteurs ont tenté de proposer des théories unifiées pour faciliter la communication entre les parties prenantes de l'étude et de la gestion des invasions. Malgré tout, les définitions de certains termes propres aux invasions biologiques sont parfois contradictoires et débattues. Dans un souci de clarté, les définitions que j'utiliserai dans ce manuscrit sont présentées dans l'**encadré 1**, et découlent principalement des travaux de [Falk-Petersen et al \(2006\)](#) et [Gilroy et al \(2016\)](#).

En dépit de l'ampleur des invasions biologiques et de l'abondance de littérature explorant la diversité des facettes de ces phénomènes, notre compréhension de ces processus est encore incomplète. Même si les connaissances n'ont cessé de s'accumuler, de nombreux cas particuliers sont recensés et limitent la possibilité d'apporter des réponses précises aux grandes questions sous-jacentes aux invasions biologiques : quelles sont les caractéristiques biologiques communes aux espèces invasives, quelles sont les conséquences de ces espèces sur les écosystèmes de leur zone d'introduction, quelles sont leurs voies d'invasion, quels sont les éléments qui favorisent ou au contraire limitent les invasions...?

1. Pourquoi les espèces sont-elles déplacées dans le monde ?

Selon [Hulme et al \(2008\)](#) les voies par lesquelles les espèces exotiques sont introduites dans de nouvelles régions se répartissent en six grandes classes : l'introduction volontaire dans la nouvelle aire (*release*), l'évasion de captivité (*escape*), la contamination d'une marchandise (*contaminant*), le transport comme passager clandestin (*stowaway*), le déplacement via un corridor d'infrastructure sans lequel la propagation ne serait pas possible (*corridor*), ou le déplacement sans aide à partir d'autres régions envahies (*unaided*).

Les exemples d'introductions volontaires sont divers, et les introductions visant à la lutte biologique contre des espèces nuisibles en sont une illustration. C'était par exemple l'objectif de l'introduction de la coccinelle asiatique *Harmonia axyridis*, introduite à plusieurs reprises en Amérique du Nord ([Teddars & Schaefer, 1994](#)), puis sur d'autres continents ([Ongagna et al, 1993](#) ; [Poutsma et al, 2008](#) ; [Lombaert et al, 2011, 2014b](#) ; [Roy et al, 2015](#)) dans le but de lutter contre les populations de pucerons, et devenue largement invasive à l'échelle du monde (**Encadré 3**). De la même façon, certaines populations deviennent invasives après avoir été commercialisées comme animaux de compagnie, comme la Tortue de Floride (*Trachemys scripta elegans*) dont les jeunes tortues sont souvent relâchées par leur propriétaire avant d'avoir atteint leur taille adulte ([Cadi & Joly, 2004](#)). Certaines espèces, notamment végétales ont également

été introduites pour leurs qualités esthétiques (e.g. *Fallopia japonica*, [Anguilera et al, 2010](#) ; *Spartina alterniflora*, [Normile, 2004](#)), ou par intérêt économique comme dans le cas du crabe royal du Kamtchatka qui suite à son introduction dans les années 1960 par les russes pour la pêche s'étend le long des côtes norvégiennes ([Orlov & Ivanov, 1978](#)). Cependant, les cas d'introductions volontaires restent très marginaux face aux cas d'introductions involontaires : en Europe par exemple, ces introductions volontaires représentent 14% des invasions d'arthropodes terrestres introduits principalement dans un objectif de lutte biologique, contre 86% d'introductions involontaires ([Rabitsch, 2010](#)).

La plupart des espèces invasives sont donc introduites involontairement, cependant, toutes les catégories de voies d'introduction définies par [Hulme et al \(2008\)](#) ne sont pas équiprobables. L'évasion de captivité par exemple, est assez rare dans la mesure où peu d'insectes exotiques sont maintenus en élevage, en dehors des rares cas de domestication comme animal de compagnie ou d'utilisation dans un but d'alimentation, et se limite principalement à l'évasion d'insectes introduits dans des serres comme agent de lutte biologique ([Rabitsch, 2010](#)).

Les insectes transportés comme contaminant d'une marchandise ou de son emballage sont plus nombreux. Le commerce de plantes ornementales est notamment responsable de l'introduction de plusieurs espèces d'insectes invasifs en Europe, comme par exemple le capricorne des agrumes *Anoplophora chinensis*, principalement transporté à l'état larvaire dans les troncs de bonsaïs vendus en Europe ([Haack et al, 2010](#)). De la même façon, la pyrale du buis *Cydalima perspectalis* a probablement été introduite avec des buis d'ornement et l'espèce a profité de la revente des buis à travers l'Europe pour s'étendre très rapidement sur le continent ([Kenis et al, 2013](#)). Les denrées alimentaires stockées, telles que les céréales, les fruits ou les graines peuvent elles aussi être vecteurs d'organismes invasifs, et sont à l'origine de 12% des invasions d'insectes recensées en Europe ([Rabitsch, 2010](#)). Enfin, les emballages des produits importés peuvent aussi être contaminés et vecteurs de nouvelles invasions : c'est notamment le cas du capricorne asiatique *Anoplophora glabripennis* dont les larves sont transportées dans du bois d'emballage non traité ([Haack et al, 2010](#)).

Lorsque les insectes ne présentent aucun intérêt biologique pour leur moyen de transport, et qu'ils ne lui sont pas associés naturellement, ils sont considérés comme passagers clandestins ou auto-stoppeurs ([Hulme et al, 2008](#) ; [Rabitsch, 2010](#)). La plupart du temps, les insectes se retrouvent piégés dans un moyen de transport humain (train, avion, bateau, camion, container,...) ou dans des marchandises, et sont transportés sur de longues distances. Il semblerait par exemple que le frelon asiatique *Vespa velutina* invasif en Europe depuis 2004 ait été transporté au stade hibernant dans des poteries en provenance de Chine ([Arca et al, 2015](#)). De la même façon, les eaux de ballasts des navires internationaux permettent le transport et le relargage d'un grand nombre

d'espèces aquatiques d'une zone géographique à une autre lors de la vidange des bateaux (Ruiz et al, 2000 ; Galil et al, 2009 ; Nuñez et al, 2015 ; Roman & Darling, 2007).

Les espèces invasives peuvent rejoindre des zones inaccessibles grâce à des corridors définis par Hulme (2008) comme des infrastructures anthropiques de transport. Même si ces réseaux de transport contribuent au déplacement des espèces invasives, leur effet semble cependant négligeable face aux introductions de contaminants ou d'auto-stoppeurs (Rabitsch, 2010). Enfin, le déplacement sans aide intervient au moment de l'expansion secondaire d'une espèce déjà introduite en dehors de son aire native par des intermédiaires anthropiques, et s'observe par exemple dans le cas d'invasions fulgurantes comme celle du frelon asiatique dont la répartition actuelle résulte principalement de sa dispersion naturelle et non du transport par l'Homme (Robinet et al, 2016).

Les insectes peuvent donc être transportés à travers le monde par de nombreux intermédiaires, et les espèces varient dans leur capacité à utiliser ces différents moyens de transport, ce qui influence profondément la probabilité qu'elles réussissent à envahir une nouvelle région (Wilson et al, 2009 ; Brockerhoff et al, 2014). En effet, l'intermédiaire de transport des espèces modifie la fréquence des introductions, la pression de propagules ainsi que les conditions de transport. Par exemple, les hémiptères, un ordre d'insectes suceurs de sève, représentent 60% des insectes interceptés aux frontières des Etats-Unis entre 2003 et 2010, et 90% des espèces suceuses de sève invasives et néfastes dans la même région ont été importées par l'intermédiaire du transport commercial de plantes (Liebhold et al, 2012), indiquant la forte corrélation entre le moyen de transport et la catégorie d'insectes. De la même façon, les espèces introduites volontairement bénéficient d'une attention particulière, qui évidemment contribue grandement au succès de leur introduction. La cause et le moyen par lequel une espèce est introduite jouent donc un rôle dominant dans le phénomène des invasions biologiques à l'échelle mondiale (Liebhold et al, 2016).

2. Quels sont les processus qui conditionnent le succès d'une invasion ?

Les individus introduits en dehors de leur aire native doivent faire face à des contraintes et des processus inhérents à la structure de leurs populations, mais aussi à des caractéristiques biologiques individuelles. A ces contraintes intrinsèques s'ajoutent celles liées à l'environnement dans lequel ils doivent s'implanter. L'étude des contraintes et des processus qui mènent, ou non, à l'établissement et l'expansion d'une espèce invasive permet de comprendre et de prévenir plus efficacement les invasions.

2.1- Processus populationnels et individuels

2.1.1- Paradoxe génétique et scénario d'invasion

Lors du processus d'invasion, il est très fréquent que seule une fraction de la population d'origine soit prélevée, et avec elle un échantillonnage restreint de la diversité génétique native (e.g. [Estoup et al, 2001](#) ; [Dlugosch & Parker 2008](#) ; [Edmonds et al, 2004](#) ; [Peischl & Excoffier 2015](#)). Ces goulots d'étranglements (ou « *bottlenecks* », comme définis dans l'**encadré 2**) ont tendance à réduire considérablement la diversité génétique des populations déplacées par rapport à la diversité observée dans la zone native ([Dlugosch & Parker, 2008](#)). Cette faible diversité génétique peut encore être accentuée par des phénomènes aléatoires de dérive génétique, ou par une plus grande consanguinité liée à la petite taille de la population introduite, menant donc à une plus faible probabilité que le groupe d'individus ait le potentiel génétique nécessaire pour faire face aux nouvelles caractéristiques de son environnement ([Dlugosch & Parker, 2008](#) ; [Facon et al, 2006](#)).

Encadré 2 : Lexique des principaux processus populationnels relatifs aux invasions biologiques

Bottleneck ou goulot d'étranglement : dans le cadre d'une invasion biologique, un goulot d'étranglement correspond à l'échantillonnage aléatoire d'une partie d'une population source. Cet échantillonnage peut entraîner des modifications des fréquences alléliques parmi les individus prélevés, et entraîner un effet fondateur (augmentation de la fréquence de certains allèles rares et potentiellement délétères) ([Dlugosch & Parker, 2008](#)), et est une composante importante du phénomène de vortex d'extinction ([Gilpin & Soulé, 1986](#)).

Admixture : Le terme d'*admixture* désigne le mélange génétique qui résulte du croisement d'individus issus de populations sources ou de lignées différentes mais appartenant à une même espèce, souvent lié au déplacement anthropique d'une partie d'une population introduite vers une autre, ou à des capacités de dispersion naturelle suffisantes pour que plusieurs populations se mêlent ([Garnas et al, 2016](#)).

Bridgehead effect ou effet tête de pont : Scénario d'invasion particulier dans lequel une population invasive sert de source à une invasion secondaire ([Lombaert et al, 2010](#)).

Ce paradoxe génétique des invasions lors desquelles des groupes d'individus, *a priori* peu diversifiés, parviennent à se maintenir et à croître malgré des contraintes environnementales nouvelles a fait l'objet de nombreuses études (Roman & Darling 2007 ; Dlugosch & Parker, 2008 ; Uller & Leimu, 2011 ; Adrion et al, 2014). Une explication réside dans des processus génétiques aléatoires. Par exemple, il est possible que la perte de diversité observée à l'introduction soit rapidement gommée par des mutations *de novo* favorisées par le stress ou par des mécanismes épigénétiques héréditaires (Danchin et al, 2011) qui peuvent contribuer, même sur des échelles de temps très courtes, à des variations de l'expression des gènes (Estoup et al, 2016).

La réponse des espèces invasives face au paradoxe génétique réside également, au moins en partie, dans l'adéquation entre l'ampleur des changements environnementaux auxquels elles font face et la complexité de l'histoire de leur invasion (Estoup et al, 2016). Les scénarios d'introduction peuvent en effet être complexes et varier d'un cas à l'autre, et leurs implications peuvent influencer profondément la structure génétique des populations invasives (Roman & Darling, 2007 ; Garnas et al, 2016), et donc le succès de leur invasion.

La pluralité des événements d'introduction d'une espèce est par exemple un facteur déterminant permettant de maintenir une diversité comparable voire supérieure à celle de la zone native (Kolbe et al, 2004 ; Roman & Darling, 2007 ; Dlugosch & Parker, 2008 ; Estoup et al, 2016). Des introductions multiples ont été décrites dans de nombreux cas d'invasion et semblent être le scénario le plus commun (Dlugosch & Parker, 2008). C'est le cas par exemple de la coccinelle asiatique *H. axyridis* (Lombaert et al, 2011 ; voir **Encadré 3**), de la punaise américaine *Leptoglossus occidentalis* (Lesieur, 2014) ou de la chrysomèle des racines du maïs *Diabrotica virgifera virgifera* (Ciosi et al, 2008). Les introductions multiples (**Figure 2**) favorisent le succès de l'invasion par des mécanismes à la fois génétiques et démographiques. Elles permettent d'accroître le nombre de propagules introduites et donc la probabilité d'une plus grande diversité génétique dans les populations invasives, surtout si les introductions supplémentaires proviennent d'une population génétiquement différenciée de la population introduite (Rius & Darling, 2014). La pression de propagule peut alors être suffisamment forte pour augmenter la probabilité de garder une diversité significative et donc amoindrir les effets stochastiques de l'environnement sur les populations introduites (Simberloff, 2009 ; Uller & Leimu, 2011 ; Kerdelhué et al, 2014). Il n'y a alors pas réellement de perte de diversité, et donc pas réellement de paradoxe (Estoup et al, 2016). On s'attend à ce que les introductions multiples accroissent la diversité génétique dans les populations invasives en augmentant à la fois la taille efficace de la population mais également son taux de croissance par effet Allee (*i.e.* un faible taux de croissance pour les faibles densités de population) (Dlugosch & Parker 2008 ; Roman & Darling 2007). La multiplicité des événements d'introduction n'est pour autant pas une condition nécessaire du succès d'une invasion, comme le démontre le cas du frelon asiatique *V. velutina* détecté

pour la première fois dans le sud-ouest de la France en 2004 (Monceau et al, 2014) et chez qui les analyses génétiques ont montré qu'un seul évènement d'introduction, très probablement une seule femelle accouplée à plusieurs mâles, est à l'origine de la distribution actuelle de l'insecte en Europe (Arca et al, 2015).

Il faut en outre noter que le tirage aléatoire des individus dans la population native peut mener à des modifications des proportions relatives de certains allèles, voire à l'expression d'allèle récessifs rares dans la population native (Willis & Orr 1993) ou à la purge d'allèles délétères (Facon et al, 2011 ; Estoup et al, 2016 ; Encadré 3), et donc conduire à l'expression de paramètres de diversité différents entre les populations natives et introduites. Les introductions multiples permettent donc de combiner des niveaux de variation inédits avec de nouvelles associations génétiques (Roman & Darling, 2007 ; Dlugosh & Parker, 2008 ; Facon et al, 2008 ; Kerdelhué et al, 2014).

Les scénarios d'invasion peuvent donc inclure un ou plusieurs évènements d'introduction mais peuvent aussi être modélisés par des déplacements secondaires des individus invasifs (Garnas et al, 2016). Ces déplacements peuvent provoquer la rencontre de plusieurs populations invasives et de nouveaux flux de gènes au sein de leur aire d'introduction. L'*admixture* de populations (**figure 2**) est commune et peut avoir des implications majeures dans le déroulement de l'invasion par une espèce. Elle peut par exemple permettre à des populations peu diversifiées de renouveler leur pool génétique et donc d'éviter les effets délétères de la consanguinité et de la dérive. Le mélange de populations différentes peut également mener à une augmentation de la variance génétique et donc des capacités adaptatives résultantes, mais aussi à l'agrégation de traits ou de gènes ayant possiblement un effet positif sur la fitness des individus. A l'inverse, l'*admixture* peut aussi perturber l'adaptation locale d'une population en réduisant la fréquence d'allèles ou de phénotypes favorables dans un environnement donné (Garnas et al, 2016), ou en ralentissant le processus de spéciation en homogénéisant les populations. L'introduction et la propagation d'une espèce invasive peuvent également suivre un schéma de tête de pont ou *bridgehead effect* (Lombaert et al, 2010 ; encadrés 2 et 3, **figure 2**). Ce schéma a déjà été observé chez de nombreuses espèces telles que le thrips californien, *Frankliniella occidentalis* (Yang et al, 2012), la coccinelle asiatique, *H. axyridis* (Lombaert et al, 2010 ; Encadré 3) et certaines espèces d'insectes associés à l'eucalyptus (Hurley et al, 2016). Dans le cadre d'un tel scénario, il est possible que la population tête de pont, c'est-à-dire celle qui servira de source à l'introduction secondaire, subisse des évènements démographiques majeurs (*bottleneck*, *admixture*) ou une évolution rapide notamment des traits liés à l'invasion (Whitney & Gabler, 2008) pouvant affecter profondément la structure génétique des populations en résultant. Ainsi, les différents remaniements génétiques subis par la population tête de pont associés à ceux subis par la population issue de la tête de pont peuvent affecter la capacité de cette dernière à s'adapter au nouvel environnement, et donc le succès de son invasion.

Enfin, dans certains cas, les différents scénarios de mouvements secondaires se combinent et leurs effets s'additionnent. La coccinelle asiatique par exemple (**Encadré 3**), a bénéficié d'une tête de pont en Amérique du Nord avant son invasion mondiale ([Lombaert et al, 2010](#)), mais la population tête-de-pont résultait d'une *admixture* entre des populations natives appartenant à des clusters génétiques très différents ([Lombaert et al, 2011](#)).

Encadré 3 : L'exemple d'*Harmonia axyridis*, la coccinelle asiatique, un modèle d'étude des invasions biologiques tant fondamental qu'appliqué

H. axyridis est une espèce de Coccinellidae native d'Asie. Dans son aire native, deux grands groupes génétiquement et morphologiquement distincts ont été identifiés à l'Est et à l'Ouest du lac Baïkal ([Lombaert et al, 2011, 2014b](#)). Ce prédateur généraliste présente une large gamme de proies ([Hodek et al, 2012](#)) et est capable de se développer dans des conditions environnementales variées ([Roy & Brown, 2015](#)). Sa biologie est bien connue et a fait l'objet d'un grand nombre de revues ([Koch, 2003](#) ; [Kenis et al, 2008](#) ; [Slogget, 2012](#) ; [Roy & Brown, 2015](#)).

L'espèce a été introduite comme agent de lutte biologique contre les populations de pucerons dans de nombreux pays mais aussi de façon non-intentionnelle à travers le monde ([Roy et al, 2015](#)). La première population invasive s'est établie aux Etats-Unis ([Chapin & Brou, 1991](#)), puis l'espèce s'est étendue rapidement à d'autres continents. Elle est aujourd'hui présente sur tout le continent américain, ainsi qu'en Europe et dans le Sud de l'Afrique ([Lombaert et al, 2010](#)). L'invasion de l'Amérique du Nord résulte de deux introductions distinctes, et l'une de ces deux populations résulterait d'une *admixture* entre les deux groupes identifiés dans l'aire native ([Lombaert et al, 2011](#)). Les populations introduites en Amérique du Nord se sont étendues spatialement, ont fini par entrer en contact et ont elles-mêmes fait l'objet d'un processus d'*admixture* au sein de l'aire envahie ([Lombaert et al, 2014b](#)). Ces mêmes populations invasives ont servi de source pour au moins six autres introductions sur d'autres continents selon un scénario de tête de pont ([Lombaert et al, 2010, 2014b](#)). Certains auteurs suggèrent qu'un changement évolutif ait eu lieu au sein de ces populations Nord-américaines. Ce changement résulterait d'un goulot d'étranglement modéré qui, associé à de l'accouplement consanguin, aurait favorisé une purge rapide et efficace des allèles délétères et aurait permis à ces populations de coloniser l'autres zones ([Facon et al, 2011](#)). En Europe, les populations invasives se sont hybridées avec les populations introduites pour le bio-contrôle ([Turgeon et al, 2011](#)).

La fulgurance de l'invasion de la coccinelle asiatique s'explique par des facteurs de génétique des populations, mais aussi par le phénomène de tri spatial des individus sur la base de leur capacité de vol. En effet, la vitesse de vol augmente avec la distance au noyau du foyer des populations invasives européennes ([Lombaert et al, 2014a](#)). En outre, le succès de son invasion est lié à la compétition directe et indirecte qu'elle exerce sur les espèces natives. En effet, les populations invasives font preuve de cannibalisme ([Tayeh et al, 2014](#)), mais sont également capables d'exploiter les ressources de façon plus efficace que les espèces natives ([Roy et al, 2015](#)). Ainsi, la régression d'espèces natives de coccinelles a été documentée aux Etats-Unis ([Colunga-Garcia & Gage, 1998](#)) et en Europe ([Brown et al, 2011](#) ; [Roy et al, 2012](#)).

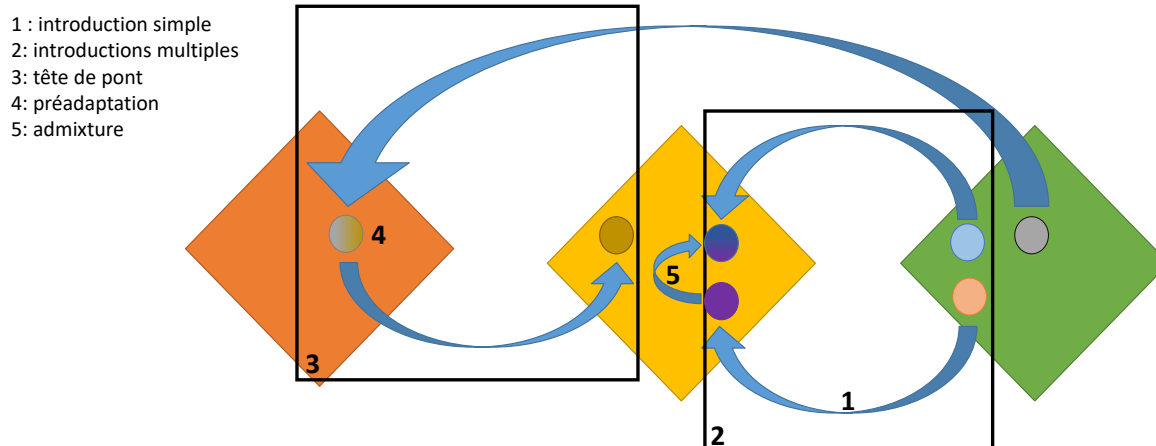


Figure 2: figure récapitulative des différents scénarios d'invasion. Les losanges représentent les différentes zones géographiques, et le losange de droite (vert) représente la zone native. 1 : introduction simple, le goulot d'étranglement subi par la population modifie les fréquences alléliques ; 2: introductions multiples, plusieurs événements d'introduction sont à l'origine de l'invasion ; 3: tête de pont : une population introduite sert de source à une introduction secondaire; 4: préadaptation en amont de l'introduction. 5: admixture entre deux populations invasives. A noter que l'exemple 4 illustre une préadaptation dans le cadre d'un scénario de tête de pont, mais il est également possible que ce processus ait lieu dans la zone native et qu'il résulte par exemple d'une modification des conditions environnementales de l'espèce (ex : Anthropogenically Induced Adaptation to Invade (voir paragraphe 2.2))

Enfin, les marqueurs génétiques fréquemment utilisés pour mesurer la diversité génétique sont supposés neutres, et ne sont donc pas nécessairement de bons prédicteurs du potentiel d'adaptation des populations. La perte de diversité qui est alors observée lors de l'invasion ne traduit alors pas forcément une moindre capacité des individus à faire face à un nouvel environnement, compte tenu de la faible corrélation entre la diversité des marqueurs moléculaires et les variations des traits phénotypiques (Pfrender et al, 2000 ; Reed & Frankham, 2001). En outre, certaines populations ne rencontrent pas de réel défi d'adaptation dans leur nouvelle aire d'introduction, et la perte de diversité génétique potentielle qu'elles peuvent subir lors de leur introduction n'est alors pas préjudiciable pour leur installation.

2.1.2- Adaptabilité et adaptation aux contraintes environnementales

La perte de diversité génétique constatée dans le cas de certaines invasions peut aussi être le résultat de la réponse de la population à la pression de sélection qu'elle a subit lors des différentes étapes de son invasion. La réponse à la sélection mène alors à une réduction de la diversité génétique et donc à la surreprésentation de certains génotypes dans la population traduisant une adaptation réussie au nouvel environnement (*Robertson's effect*, Estoup et al, 2016). L'évolution adaptative rapide des espèces lors de leur introduction a été documentée dans de nombreux cas (Prentis et al, 2008 ; Urbanski et al, 2012 ; Hill et al, 2013 ; Gibert et al, 2016 ; voir la synthèse de Witney & Gabler, 2008). Elle est définie par Hairston et al (2005) comme un changement génétique suffisamment rapide pour avoir un impact mesurable sur les changements écologiques simultanés. Ces changements peuvent être dus à la sélection naturelle qui

s'applique différemment dans l'aire native et dans l'aire envahie, menant à la sélection de génotypes extrêmes jusqu'alors sous-représentés (sélection naturelle directionnelle). Chez les végétaux notamment, elle peut aussi être causée par l'hybridation avec des espèces natives (ou elles-mêmes invasives) entraînant l'échange de matériel génétique et facilitant la probabilité de succès de l'invasion (e.g. [Facon et al, 2006](#), ou [Ellstrand & Schierenbeck, 2000](#) et [Gaskin, 2017](#), et revue par [Hall, 2016](#)).

Les remaniements au sein des populations déplacées et introduites dans une nouvelle zone géographique ne sont pas seulement génétiques. Au cours du processus d'invasion les barrières environnementales que doivent traverser les populations opèrent un tri des individus dont seulement une partie réussira à s'installer durablement dans la zone envahie. Comme évoqué précédemment, ce tri opère au niveau génétique et peut mener à des modifications des fréquences alléliques, mais aussi au niveau phénotypique avec la sélection de certains traits, pas nécessairement majoritaires chez l'espèce dans sa zone native. La persistance de phénotypes diversifiés, ou en tous cas de la plasticité du phénotype majoritaire dans la zone native peut s'expliquer par une forte hétérogénéité du milieu initial de l'espèce qui a permis de maintenir un niveau de plasticité élevé dans la population mère. En effet, la plasticité phénotypique adaptative des espèces est souvent favorisée par des environnements fluctuants ou hétérogènes, et ce trait peut se révéler particulièrement avantageux dans le cas d'une invasion sans pour autant se traduire par une forte diversité génétique ([Ghalambor et al 2007](#) ; [Davidson et al, 2011](#)). La plasticité phénotypique est en effet généralement définie comme la capacité d'un génotype à produire différents phénotypes en fonction des conditions environnementales ([Bradshaw, 1965](#)). Elle est dite adaptative si les phénotypes produits en réponse aux variations de l'environnement engendrent une meilleure fitness qu'un phénotype fixe ([van Kleunen & Fisher, 2005](#) ; **figure 3**), et peut alors jouer un rôle majeur dans la détermination du succès d'une invasion biologique ([Lee, 2002](#) ; [Pigliucci, 2005](#) ; [Dlugosch & Parker, 2008](#) ; [Whitney & Gabler, 2008](#) ; [Lawson Handley et al, 2011](#)). Les mécanismes moléculaires à l'origine de la production de différents phénotypes à partir du même génotype sont divers et peuvent être génétiques, physiologiques ou épigénétiques ([Beldade et al, 2011](#)). De nombreuses études montrent que la plasticité phénotypique adaptative élargit la niche écologique des individus en leur permettant d'exprimer un phénotype approprié dans une plus large gamme de conditions ([Ghalambor et al, 2007](#) ; e.g. chez les plantes [Richards et al, 2005](#) ; [2006](#) ; e.g. chez les insectes [Nyamukondiwa et al, 2010](#) ; [Sgrò et al, 2016](#)). Deux hypothèses majeures coexistent à ce sujet ([Richards et al, 2006](#)) : d'une part les populations invasives seraient plus « plastiques » que les populations natives ou les espèces non-invasives ([McDowell, 2002](#) ; [Davidson et al, 2011](#)), et d'autre part, les populations introduites développent une plasticité supérieure aux populations de la zone native ([Kaufman & Smouse, 2001](#) ; [Parker et al, 2003](#)). Ces hypothèses sont cependant controversées, certains auteurs mettant en évidence des niveaux de

plasticité équivalents entre populations invasives et natives, mais aussi entre espèces invasives et non-invasives (Palacio-López & Gianoli, 2011 ; Godoy et al, 2011).

La plasticité phénotypique peut permettre à une population introduite de se maintenir suffisamment près de son optimum phénotypique pour qu'elle persiste dans son nouvel environnement et qu'elle puisse à terme s'y adapter (Ghalambor et al, 2007). Le processus par lequel des variations phénotypiques non-héritables induites par l'environnement mènent à de la variation héritable et adaptative est appelé assimilation

Encadré 4 : Comment définir l'assimilation génétique ?

Chez certains auteurs, l'assimilation génétique désigne le processus par lequel le pool génétique d'une espèce invasive est intégré à celui d'une espèce native proche, souvent par des phénomènes d'introgression ou d'hybridation entre les deux espèces. Ce processus est fréquent chez les végétaux, et conduit généralement à la disparition de l'espèce native en tant que telle, et son patrimoine génétique est alors « contaminé » par celui de l'espèce invasive (Petit, 2004). Ces questions seront abordées dans le **paragraphe 3.2** portant sur l'impact des espèces invasives sur les communautés envahies.

Cependant, dans le contexte du **paragraphe 2.1**, il s'agit de l'intégration au génome de l'expression d'un phénotype préalablement provoqué par des conditions environnementales particulières.

génétique (Baldwin 1896 ; Waddington 1942 ; Crispo, 2007 ; Morris & Rogers, 2013, et voir **Encadré 4**), et a été documenté dans plusieurs cas d'invasion (e.g. Richards et al, 2006 et voir revue par Pigliucci, 2005 et par Lande, 2014). Le phénotype dont l'expression est permise par la plasticité phénotypique est alors intégré au génome, et son expression n'est plus déterminée par l'environnement. Dans le cas où il favorise la fitness des individus dans leur environnement, le génotype associé à ce phénotype peut alors être soumis à la sélection naturelle directionnelle, qui va progressivement entrainer la courbe de distribution des génotypes dans la population en direction de ce génotype extrême. La plus grande plasticité observée chez les populations invasives ne se maintient donc pas forcément au cours des générations. Il est possible qu'elle mène à l'expression d'un phénotype localement adapté aux conditions environnementales et qui a terme sera fixé génétiquement au sein de la population invasive (Lande, 2014).

La plasticité phénotypique n'est cependant pas nécessairement positive et favorable au maintien des organismes dans leur nouvel environnement (Morris & Rogers, 2013). Elle peut dans certains cas devenir mal-adaptative, comme l'illustre la **figure 3**, et devenir un obstacle à l'invasion de certaines espèces.

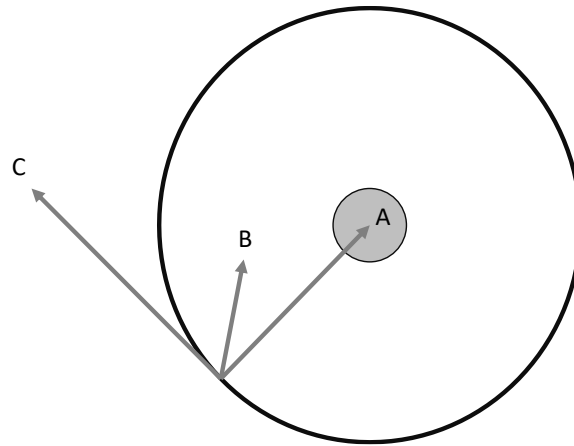


Figure 3: Rôle de la plasticité dans le succès de colonisation de nouveaux habitats et de l'adaptation qui en découle. Le cercle noir représente le phénotype de la population source. Le phénotype optimal pour le nouvel environnement (i.e. l'aire d'introduction) est compris dans le disque gris. La flèche A représente un génotype dont la plasticité adaptative est parfaite et permet de s'intégrer parfaitement au nouvel environnement. La flèche B représente un génotype dont la plasticité est également adaptative mais imparfaite. Elle permet cependant toujours une meilleure fitness dans l'aire envahie que le phénotype de la zone source. Enfin, la flèche C représente un cas de plasticité mal-adaptative qui écarte les individus du phénotype optimal. (modifié à partir de [Ghalambor et al, 2007](#))

Sur la **figure 3**, le cas C illustre en quelle mesure la plasticité d'un phénotype peut conduire à éloigner les individus de leur phénotype global optimal et donc réduire leur fitness dans leur nouvel environnement. Il existe cependant des formes de compensation de cette plasticité maladaptative, qui incluent des mécanismes génétiques, épigénétiques ou même plastiques permettant de maintenir le niveau de fitness de l'espèce dans son nouvel environnement ([Morris & Rogers, 2013](#)).

Un autre aspect à souligner est la nécessité d'études intégratives lorsqu'il s'agit de traiter ce genre de question. En effet, l'expression phénotypique d'un seul trait ne reflète pas nécessairement l'adaptation d'une espèce à son environnement. Ainsi on observe parfois le cas d'espèces hautement invasives qui, dans des conditions particulières, présentent une plasticité réduite pour certains traits ([Terblanche et al, 2010](#) ; [Pieterse et al, 2016](#)). De la même façon des phénomènes de tolérance croisée peuvent permettre aux individus de faire face à plusieurs stress environnementaux différents. La tolérance croisée est un phénomène lors duquel les ajustements liés à la tolérance d'un stress environnemental permettent également d'accroître la tolérance à un autre stress ([Renault et al, In press](#)). La résistance à la dessiccation et au froid en sont un exemple : en effet, ces deux stress provoquent des réponses physiologiques similaires ([Holmstrup et al, 2002](#)). De ce fait, les ajustements physiologiques liés à des conditions de sécheresse mènent souvent à une tolérance accrue au froid chez les insectes ([Hayward et al, 2007](#); [Sinclair et al, 2013](#); [Yi et al, 2017](#)). Ceci souligne en outre la nécessité de considérer le phénotype dans son ensemble pour comprendre son rôle dans le succès d'une invasion biologique.

Une thématique émergente dans l'étude de l'adaptabilité dont dépend souvent le succès d'invasion des espèces invasives est l'étude de leur phénotype étendu, c'est-à-dire l'expression de la totalité des génomes hébergés par un individu (hologénome). Le rôle essentiel des symbioses dans la survie, le développement ou la reproduction des hôtes est bien connu, et une large partie des insectes dépend de leurs partenaires microbiens pour leur propre développement et leur survie (Baumann, 2005 ; Feldhaar, 2011 ; Lee & Brey, 2013). Certains symbiotes confèrent également à leurs hôtes des protections contre les pathogènes et les parasites (Gerardo & Parker, 2014 ; Martinez et al, 2014). Ces symbiotes, obligatoires ou facultatifs semblent jouer un rôle majeur dans les invasions (Lu et al, 2016) et font l'objet d'un intérêt croissant.

2.1.3- Tri spatial des individus et sélection de phénotypes « dispersants »

La dispersion des individus une fois établis a un rôle central dans le succès de leur invasion, puisqu'elle détermine la capacité de la population à s'étendre spatialement. Comme évoqué précédemment, la capacité des populations introduites à disperser après leur établissement peut déterminer leur statut invasif selon les auteurs (e.g. Falk-Petersen et al, 2006 ; Encadré 1). Il arrive parfois que l'expansion géographique d'une espèce après son introduction entraîne une sélection de certains phénotypes au niveau du front d'invasion (Shine et al, 2011). Ces individus sont à l'origine de la colonisation de nouvelles zones, et donc potentiellement de nouveaux habitats, et peuvent de ce fait présenter des caractères liés à la dispersion et à la résistance au stress (Alford et al, 2009 ; Llewelyn et al, 2010).

Même si la notion est antérieure d'une dizaine d'année (Thomas et al, 2001), la définition de « tri spatial » des individus (ou *spatial sorting*) est donnée en 2011 par Shine et al, et découle d'un changement de paradigme concernant les caractères liés à la dispersion. En effet, ces caractères ont longtemps été considérés comme stables dans la population, mais pourraient en réalité être dynamiques dans le temps et l'espace avec une sélection des individus les plus dispersants au niveau du front d'invasion (Phillips et al, 2008).

Le phénomène de tri spatial peut être considéré comme la conséquence d'un filtre écologique qui opérerait au niveau du front d'expansion de l'espèce. Les allèles qui confèrent le plus haut taux de dispersion vont s'accumuler au niveau du front d'expansion de la population. Les individus porteurs de ces allèles vont avoir tendance à s'accoupler entre eux, et vont donc produire une descendance dont les capacités de dispersion seront encore meilleures (e.g. Alford et al, 2009 et Encadré 3). Le tri spatial concerne avant tout les traits liés à la dispersion (masse musculaire, endurance, comportement, taille des ailes/pattes,...), mais les individus les plus dispersants doivent aussi montrer leur capacité à s'établir durablement dans les nouvelles zones qu'ils conquièrent. Ainsi, leur résistance au stress et plus largement à des conditions environnementales nouvelles est capitale dans la dynamique de la population (Thomas et al, 2001). Cette forme de tri des génotypes associée à de faibles densités de

populations au niveau du front d'invasion peut cependant être à l'origine d'un effet Allee, et donc diminuer le taux de colonisation de la population. Cependant, ce ralentissement permettrait à une plus grande diversité génétique (issue de la population centrale) de se maintenir au niveau du front, et donc d'assurer la pérennité de la colonisation ([Roques et al, 2012](#)). A l'inverse, en absence d'effet Allee au niveau du front de colonisation, seule la fraction la plus éloignée de la population centrale se maintient dans le front d'invasion, ce qui provoque l'érosion de la diversité parmi ces individus en raison de l'avantage démographique dont bénéficient les individus du front de colonisation, isolés et en faible densité ([Roques et al, 2012](#)).

2.2- Rôle des écosystèmes et de leur évolution

Si l'installation durable d'une population exotique dans un nouvel environnement dépend grandement des caractéristiques des individus déplacés, l'environnement envahi n'en joue pas moins un rôle capital dans le succès de l'invasion. Le climat est souvent désigné comme premier déterminant du nombre d'espèces invasives dans une zone géographique déterminée (Walther et al, 2009 ; Vicente et al, 2010). Les températures extrêmes, et plus particulièrement les températures basses et l'occurrence de périodes de gel semblent contraindre l'établissement d'espèces invasives (Battisti et al, 2005). Cependant dans un contexte de changement global, les vagues de chaud vont se multiplier, et les températures extrêmement basses vont se raréfier (Easterling et al, 2000). Ainsi les zones considérées comme défavorables à l'installation d'espèce invasives pourraient ne pas le rester (Renault et al, *In press*). La composition du paysage a également un rôle important dans la mesure où elle affecte la capacité de l'espèce à survivre et se reproduire, mais aussi à se déplacer, et influence donc sa démographie et son expansion (O'Reilly-Nugent et al, 2016).

Plusieurs autres hypothèses ont été formulées afin de décrire les paramètres écosystémiques qui peuvent influencer le succès de l'invasion (Jeschke et al, 2012). L'« *Ennemi Release Hypothesis* » par exemple suppose qu'une fois dans sa zone d'introduction, l'espèce introduite se retrouve libérée des ennemis naturels (pathogènes, prédateurs, parasitoïdes) ayant co-évolués avec elle dans son aire native (Maron & Vilà, 2001 ; Keane & Crawley, 2002). Ces « ennemis » natifs sont donc supposés spécialisés, ou adaptés à l'espèce. Dans la zone d'introduction, les ennemis potentiels ne sont pas nécessairement en mesure de faire face immédiatement à l'espèce introduite, et la pression de sélection qui s'exerce sur cette dernière est donc amoindrie. L'hypothèse de « *Biotic resistance* » (Elton, 1958 ; Levine & D'Antonio, 1999) selon laquelle les écosystèmes les plus riches et les plus diversifiés sont les plus résistants aux invasions a également été vérifiée dans de nombreux cas (Jousset et al, 2011 ; De Roy et al, 2013 ; Kimbro et al 2013 ; revue chez les végétaux par Levine et al, 2004).

L'accumulation d'espèces invasives au cours du temps est un phénomène qui ne connaît pas de saturation (Seebens et al, 2017), et provoque un effet « boule de neige » : l'« *invasional meltdown* » décrit la facilitation de l'établissement d'une espèce invasive par les espèces introduites et établies précédemment (Simberloff & Von Holle, 1999), ce qui conduit à l'accélération de l'accumulation des modifications de l'écosystème envahi. En Nouvelle-Zélande par exemple, le Cromwell Chafer Beetle (*Prodontria lewisi*) est une espèce en danger d'extinction dont les derniers individus sont menacés par la synergie des impacts écologiques de deux espèces invasives. En effet le lapin européen introduit (*Oryctolagus cuniculus*) crée un habitat favorable pour la chasse pour l'araignée invasive *Latrodectus hasselti* qui a entre autres pour proie le Cromwell Chafer Beetle (Spencer et al, 2017).

L'ensemble de ces exemples montre à quel point les caractéristiques de l'écosystème d'accueil d'une espèce invasive sont déterminantes dans son succès d'invasion. Les caractéristiques de la zone native ont cependant aussi une part d'implication dans le succès d'une invasion. La similarité des conditions environnementales entre les zones native et d'introduction par exemple, facilite grandement l'invasion en permettant aux espèces d'être pré-adaptées à leur environnement d'accueil. L'anthropisation des écosystèmes est d'ailleurs souvent désignée comme un facteur favorisant l'installation d'espèces invasives en déstabilisant l'équilibre des écosystèmes envahis, mais aussi en favorisant la pré-adaptation des populations invasives à leur zone d'introduction (Hufbauer et al, 2012). En effet, ces environnements largement perturbés par les activités humaines sont considérablement répandus à la surface du globe, menant à une homogénéisation des écosystèmes à travers le monde. Ce phénomène a été désigné par le terme « *Anthropogenically Induced Adaptation to Invade* » (AIAI, Hufbauer et al, 2012) : l'adaptation à un environnement dont le fonctionnement est modifié par les activités humaines facilite l'invasion d'un autre environnement anthropisé (**Figure 2**). Dans son aire native, la fourmi invasive *Wasmannia auropunctata* présente par exemple une plus haute tolérance au stress thermique dans les zones anthropisées que dans les zones naturelles, mais cette tolérance est similaire entre les populations natives et introduites vivants dans des zones anthropisées, ce qui indique une préadaptation des populations déplacées aux contraintes thermiques en lien avec les modifications humaines de l'habitat de cette espèce (Foucaud et al, 2013).

3. Conséquences et impact des invasions biologiques

3.1- Difficulté d'estimer l'impact global d'une invasion

Les invasions biologiques font partie des changements globaux majeurs à l'échelle de la planète. Il est souvent difficile de déterminer si une invasion a eu un effet positif ou négatif sur la zone envahie, et son appréciation dépend généralement du point de vue de l'observateur. C'est par exemple le cas de la crevette japonaise (ou crevette kuruma, *Marsupenaeus japonicus*) dont l'arrivée en mer Méditerranée a réjoui les pêcheurs, mais entraîné le recul de l'espèce native *Melicerus kerathurus* causant l'inquiétude des écologues (Galil, 2007). L'invasion est souvent vue comme néfaste pour le fonctionnement de l'écosystème envahi, mais positive pour certains aspects sociétaux (Simberloff et al, 2013). Par exemple, l'introduction par l'Homme d'espèces de conifères et leur invasion subséquente en Nouvelle-Zélande altère le fonctionnement du sol (Dehlin et al, 2008), mais ces arbres sont largement exploités par l'industrie du bois. L'étude des impacts des invasions biologiques se situe donc à l'interface de l'écologie, de la sociologie, de la gestion des ressources et donc de l'économie. Les espèces invasives ont des effets considérables sur la biodiversité, peuvent causer des centaines de milliards d'euros de dommages et rendre plus difficile la gestion des écosystèmes, mais aussi générer des retombées économiques positives ou remplir un rôle écologique vacant.

L'estimation de l'impact global d'une invasion n'est donc pas une tâche aisée, et nécessite des estimateurs diversifiés (Parker et al, 1999 ; Kumschick et al, 2015a, 2015b). Cet impact est d'autant plus difficile à estimer qu'il peut varier dans le temps. Il arrive souvent que l'effet d'une invasion soit latent et difficile à percevoir. Certaines espèces restent inoffensives pendant longtemps avant de s'étendre : on estime par exemple qu'une plante introduite en Europe a besoin de plus de 150 ans pour atteindre sa distribution maximale (Gassó et al, 2010). Chez les insectes, l'exemple de la fourmi de feu *Solenopsis invicta* montre bien la variabilité temporelle de l'effet des invasions. En effet, l'établissement de la fourmi au Texas à la fin des années 1980 a entraîné une chute vertigineuse de la diversité des espèces locales touchant aussi bien les autres espèces d'invertébrés que les mammifères, les oiseaux ou les amphibiens (Allen et al, 2004). Cependant, plus d'une décennie après l'introduction, la diversité spécifique des arthropodes a retrouvé le niveau antérieur à l'invasion (Morrison, 2002). L'effet d'une invasion peut également varier sur une échelle spatiale, en raison du gradient biogéochimique et écologique auquel l'espèce invasive doit faire face dans son aire d'introduction (Parker et al, 1999).

L'ampleur de l'effet d'une invasion dépend du rôle de l'Homme dans la zone envahie (Roques et al, 2016), mais également des caractéristiques biologiques de

l'espèce invasive et principalement de son expansion géographique, de son abondance et de son effet ramené au nombre d'individus ou à une unité de biomasse (Parker et al, 1999). Lorsque l'on compare l'effet d'espèces invasives appartenant à des taxons différents, aussi bien végétaux qu'animaux, il apparaît clairement que l'impact est très variable d'un groupe à l'autre. En Europe par exemple, les mammifères introduits ont l'effet le plus fort, et les poissons le plus faible (Kumschick et al, 2015b). Ces variations s'observent également au niveau de la guildes : l'impact d'une espèce n'est pas le même selon qu'elle est plutôt herbivore, prédatrice, détritivores ou parasite (Kenis et al, 2009). L'effet d'une espèce invasive dépend aussi largement de l'écart qui existe entre ses caractéristiques et celles préexistantes dans l'environnement. En effet, il paraît cohérent qu'une espèce invasive biologiquement et écologiquement très proche d'espèces natives présentes dans l'environnement dans lequel elle est introduite se fonde plus facilement dans l'écosystème qu'une espèce fondamentalement différente (Strayer et al, 2006), ses fonctions écologiques étant redondantes de celles déjà existantes dans l'écosystème. Cependant, une telle invasion mènera très probablement au déplacement voire à la disparition des espèces natives occupant la niche considérée.

Face à la difficulté d'estimer et de prédire l'impact d'une invasion biologique, Jeschke et al (2014) proposent une série de sept questions clef réparties en quatre catégories qui doivent permettre de formuler des définitions claires des impacts d'une invasion (Figure 4).

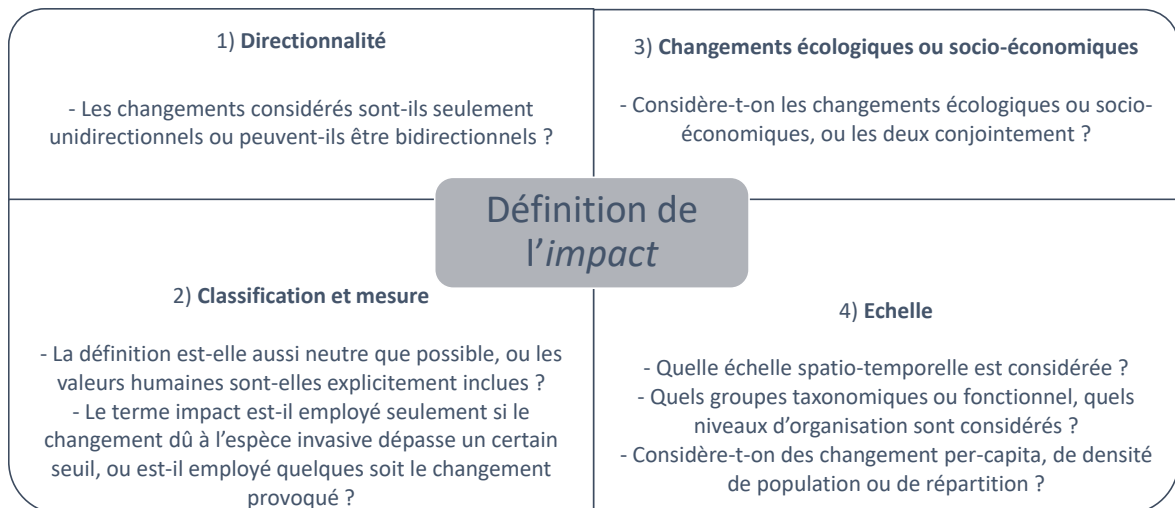


Figure 4 : Questions clef pour définir l'impact d'une espèce invasive. Modifié de Jeschke et al, 2014

3.2- Impact des invasions sur les communautés envahies

Selon [Simberloff et al \(2013\)](#), un impact écologique consiste en tout changement significatif d'un motif écologique. Les conséquences écologiques des invasions peuvent donc être très diverses et s'exprimer à différentes échelles. L'ensemble des modifications imposées aux écosystèmes par les espèces invasives ferait d'elles la seconde cause d'extinction dans les principaux taxons ([Bellard et al, 2016](#)). Ces effets peuvent être directs, et dus seulement à l'action de l'espèce invasive sur une espèce native, ou indirects, causés par des cascades de réactions entre les différents compartiments de l'écosystème.

Les effets des invasions peuvent être observés à l'échelle individuelle, avec par exemple des modifications des taux de croissance ou de reproduction individuels face à un prédateur ou un compétiteur invasif, mais également des modifications morphologiques en réponse à une pression de sélection nouvelle ou à la cooccurrence avec une espèce introduite (e.g. [Barun et al, 2015](#)), ou enfin des modifications comportementales afin de faire face aux contraintes imposées par l'espèce invasive ([Langkilde et al, 2017](#)). Ces modifications comportementales des espèces natives peuvent être observées après l'introduction d'une nouvelle espèce, et peuvent inclure des altérations de l'utilisation du milieu, des comportements d'évitement des risques, ou l'utilisation de la nouvelle espèce comme une proie ([Langkilde et al, 2017](#)).

A l'échelle de la communauté, l'effet d'une invasion est le plus souvent exprimé en nombre d'espèces (abondance spécifique) perdues ou gagnées après l'introduction, mais peut aussi se traduire au niveau de la dynamique des populations avec des variations d'abondance, de distribution, de structure ou de taux d'accroissement des populations natives ([Parker et al, 1999](#)). Ceci peut être dû à des phénomènes de prédation directe, comme dans le cas bien documenté de la perche du Nil *Lates niloticus*, introduite dans le lac Victoria et responsable, de par sa forte pression de prédation, de la disparition de plus de la moitié des espèces de Cichlidés endémiques du lac ([Kaufman, 1992](#) ; [Schofield & Chapman, 1999](#)). Les espèces invasives ont également des effets indirects sur les communautés. La compétition asymétrique où l'espèce invasive va se montrer meilleure pour l'acquisition des ressources que l'espèce native peut par exemple altérer indirectement le fonctionnement de l'écosystème envahi. La fourmi d'argentine *Linepithema humile* est par exemple plus efficace pour la recherche de source de nourriture que les espèces natives de son aire d'introduction, ce qui accroît sa capacité à s'étendre au détriment des autres espèces, et donc de la diversité myrmécologique de la zone ([Human & Gordon, 1996](#)). Les effets indirects de l'invasion peuvent se manifester au niveau de la chaîne alimentaire, en modifiant les relations trophiques entre espèces. En Australie, les grands prédateurs d'amphibiens ont par exemple vu leur population chuter en raison de l'invasion du crapaud buffle *Rhinella marina*, qui de par sa toxicité a causé l'intoxication d'un grand nombre de prédateurs ([Jolly et al, 2015](#)). La cicadelle pisseuse *Homalodisca coagulata* invasive en Polynésie

française qui constitue elle aussi une proie toxique pour les araignées natives (Suttle & Hoddle, 2006). L'impact de l'espèce invasive peut d'ailleurs être tel qu'il affecte la totalité du réseau trophique dans lequel elle s'insère comme dans le cas de certaines îles néozélandaises sur lesquelles l'introduction de rongeurs a significativement diminué la complexité des réseaux trophiques existants (Thoresen et al, 2017).

Enfin, le fonctionnement de l'écosystème peut être altéré dans son ensemble, et l'entrée de nouvelles espèces peut entraîner des changements significatifs de l'habitat ou de la communauté (Wardle et al, 2011). L'arrivée d'une nouvelle espèce peut profondément bouleverser le fonctionnement de l'écosystème comme dans le cas de l'invasion de la renouée du Japon *Fallopia japonica* dont la présence entraîne une perte de diversité et une augmentation de production de biomasse (Aguilera et al, 2010). C'est également ce qu'ont observé Allison & Vitousek (2004) à Hawaï, en mettant en évidence des différences très marquées en terme de propriétés des litières végétales, de taux de décomposition et de dynamique des nutriments dans le sol selon les espèces natives et introduites sur l'archipel. Busing & Pauley (1994) ont montré que si les populations de pucerons lanigères (*Adelges piceae*) introduites dans l'Est des Etats-Unis étaient responsables de la mort d'une partie des essences des forêts de la région, elles avaient aussi, de ce fait, entraîné l'augmentation de l'exposition au vent et donc la mortalité des autres arbres de canopée.

Par ailleurs, les nouvelles combinaisons invasif-natif associant selon les cas insecte, nématode, champignon pathogène ou bactérie, tendent à se multiplier en lien avec l'accroissement exponentiel des espèces invasives et constituent une des menaces majeures pour la biodiversité comme le montre la récente revue par Roy et al (2016). Le *Red Turpentine Beetle* (RTB, *Dendroctonus valens*) par exemple, a été introduit en Chine au début des années 1980 avec son champignon symbiotique *Leptographium procerum*. L'introduction de la symbiose a mené à l'expression de génotypes fongiques agressifs qui ont contribué à la forte mortalité de pins observée à la suite de l'invasion (Sun et al, 2013). De la même façon, le nématode du pin *Bursaphelenchus xylophilus* d'origine nord-américaine et introduit accidentellement en Asie et en Europe, peut tuer un arbre sain en quelques mois dans les régions envahies lorsque les conditions climatiques sont favorables, alors qu'il s'agit d'un ravageur secondaire dans sa région d'origine (Evans et al, 1996). Détecté pour la première fois en Europe en 1999 au Portugal (Mota et al, 1999), ce nématode s'est rapidement répandu dans toute la péninsule ibérique, transporté par le capricorne natif *Monochamus galloprovincialis*, et menace aujourd'hui les forêts de pins du Sud-Ouest de la France (Haran et al, 2015a). Les introductions de nouveaux pathogènes peuvent aller jusqu'à l'extinction locale d'espèces natives : le papillon *Pieris brassicae wollastoni*, endémique de Madère, a vu sa population s'éteindre à la suite de l'introduction d'une autre espèce proche *Pieris rapae*. Il semblerait que cette dernière ait amené une nouvelle souche virale contre laquelle *P.*

brassicae wollastoni n'était pas résistant, menant à l'extinction de l'espèce (Gardiner, 2003).

L'établissement d'une espèce invasive peut également avoir des conséquences notables d'un point de vue génétique sur les communautés envahies. La plus évidente est semble-t-il l'hybridation (ou l'assimilation génétique : voir l'**encadré 4**) entre espèces native et introduite (e.g. Jensen et al, 2005 ; Meraner et al, 2013 ; Elkinton et al, 2014), qui mène à la perte de diversité et surtout de spécificité génétique des espèces natives (Huxel, 1999 ; Mallet, 2005). Les exemples d'hybridation chez les insectes restent néanmoins rares (e.g. Jensen et al, 2005 ; Elkinton et al, 2014), se limitent généralement à de l'introgression (i.e. transfert d'un ou plusieurs gènes) et sont la plupart du temps observés en laboratoire ou entre sous-espèces (voir la revue par Kenis et al, 2009). Les effets génétiques peuvent aussi être indirects lorsque l'espèce introduite modifie les flux de gènes de populations natives, ou modifie les conditions de sélection naturelle, en appliquant par exemple des pressions de sélection différentes sur les espèces natives (Parker et al, 1999).

L'augmentation de la fréquence des impacts des activités humaines et plus particulièrement des espèces invasives sur les écosystèmes natifs les a progressivement transformés en écosystèmes dits « hybrides » présentant des caractéristiques intermédiaires, allant jusqu'à la création de néoécosystèmes (« *novel ecosystem* ») lorsque les modifications de fonctionnement sont irréversibles (Hobbs et al, 2009 ; 2014). En effet, le retour à l'état historique de l'écosystème risque parfois de déstabiliser l'équilibre qui s'est progressivement établi entre les espèces introduites et natives (Hobbs et al, 2009).

3.3- Conséquences socio-économiques des invasions

3.3.1- Le coût des invasions biologiques

Outre leurs effets sur les phénomènes biologiques et écologiques, les invasions biologiques représentent un véritable gouffre budgétaire pour les états qui en sont victimes. En effet, elles affectent une partie des services écosystémiques dont les économies mondiales dépendent et nécessitent de mettre en place des stratégies de prévention et de lutte très coûteuses, incluant parfois des mesures de santé publique (Bradshaw et al, 2016). Aux Etats-Unis par exemple, les invasions biologiques coûteraient 120 milliards de dollars par an (Pimentel et al, 2005), et à lui seul, l'Agrile du frêne (*Agrilus planipennis*) pourrait coûter jusqu'à près de 11 milliards de dollars (Kovacs et al, 2010). Au Canada, le coût de 11 espèces invasives dans les secteurs de la pêche, l'agriculture et la sylviculture a été estimé entre 13 et 34 milliard de dollars par an (Colautti et al, 2006). En Australie, les pertes économiques et les investissements pour le contrôle des invasions biologiques se chiffrent entre 9,8 milliards et 13,6 milliards de dollars par an (Hoffmann & Broadhurst, 2016). Le coût global des invasions biologiques en Europe n'a pas encore été estimé, mais environ un quart des espèces d'invertébré est considéré comme ayant un impact économique (Vilà et al, 2010). Au Royaume-Uni

cependant les pertes agricoles liées aux arthropodes invasifs sont estimées à 2,8 milliards d'euros, et ce chiffre atteint 3,8 milliards d'euros lorsque l'on ajoute les dégâts liés au pathogènes et aux vertébrés (Pimentel et al, 2001).

Estimer le cout global d'une invasion nécessite par ailleurs une analyse cout-bénéfice intégrative car son impact économique est parfois ambivalent selon le point de vue et les différents acteurs. Les pertes infligées à l'industrie de la pêche allemande par l'invasion du crabe chinois *Eriocheir sinensis* sont par exemple estimées entre 73,4 et 84,7 millions d'euros depuis 1912, mais la vente des crabes pêchés pour l'alimentation a généré un bénéfice de 3 à 4,5 millions d'euros entre 1994 et 2004 (Vilà et al, 2010).

3.3.2- Importance de la perception sociale des invasions

Un véritable défi est posé par la façon dont les sociétés perçoivent les invasions puisque l'implication des citoyens est parfois indispensable pour enrayer la propagation d'une espèce. Cependant, un nombre important de facteurs peut modeler la perception des invasions par le public. L'apparence et la réputation de l'espèce par exemple, déterminent fortement la propension des habitants à s'investir dans son éradication. La lutte contre les espèces les plus charismatiques et bénéficiant de la sympathie du public rencontre souvent une opposition plus vive que celle contre les espèces peu appréciées ou plus discrètes (Verbrugge et al, 2013). Il est par exemple plus facile de convaincre les habitants d'un quartier dans lequel sévit un essaim de s'investir dans la lutte contre le frelon asiatique, que les habitants d'une ville européenne dont les parcs sont peuplés d'écureuils gris américains de se débarrasser des rongeurs (Bertolino & Genovesi, 2003). Pour que le public perçoive la nécessité d'agir, il faut un effet perceptible par un envahisseur visible. Sans cela, les contraintes liées à l'éradication peuvent paraître bien supérieures au risque lié à la présence de l'espèce invasive. C'est par exemple le cas de l'invasion du capricorne asiatique *Anoplophora glabripennis* en France, où les services de prévention ont de grandes difficultés à obtenir l'abattage des arbres sur des terrains privés, les habitants considérant souvent que le cout (prix de l'abattage et de l'évacuation du bois, mais aussi perte de valeur du terrain et attachement à l'arbre) est trop élevé par rapport au bénéfice (préservation à long terme des arbres sensibles de leur commune) d'autant que l'espèce ne cause pas de dégâts visibles dans les premières années de l'infestation et n'est pas facilement observable. Ce dernier point souligne donc l'importance de la communication entre les instances à l'origine des décisions de contrôle et d'éradication des espèces invasives puisqu'une mésentente entre les deux parties peut mener à la formation de tensions dans les zones concernées (Porth et al, 2015).

Cependant, la perception de la société à l'égard des espèces invasives évolue. Entre le début du 20^{ème} siècle et aujourd'hui, les espèces invasives ont perdu leur statut de curiosités exotiques, même si dans certains cas elles sont toujours vues de façon positive (Simberloff et al, 2013). On observe par exemple un revirement de perception dans le cas de l'introduction du daim dans un archipel canadien, qui après avoir été

encouragé par la population fait aujourd'hui l'objet de fortes mesures de gestion des populations (Golumbia et al, 2008). A l'inverse, certaines espèces comme l'Eucalyptus introduit en Californie, ou le cheval dans l'Ouest des Etats-Unis sont appréciées par la population au point de devenir un emblème régional (Nuñez & Simberloff, 2005). De la même façon la perception des espèces invasives est contexte-dépendante. Ainsi l'abeille domestique *Apis mellifera* introduite comme pollinisateur à travers le monde il y a plusieurs centaines d'années n'est que très rarement présentée comme invasive, alors l'abeille asiatique *Megachile sculpturalis*, récemment détectée en Europe (Vereecken & Barbier, 2009), fait l'objet d'une lourde surveillance en dépit de son potentiel de pollinisation (Courchamp et al, 2017).

En outre, il faut aussi mentionner que certaines espèces invasives présentent un réel danger sanitaire pour les populations humaines. Environ 6% des invertébrés exotiques introduits en Europe affectent la santé humaine et animale (Roques et al, 2009). L'invasion du moustique *Aedes albopictus*, vecteur entre autres du chikungunya, est fulgurante et fait craindre la recrudescence d'épidémies sévères dans son aire de répartition (Benedict et al, 2008). De la même façon, les cas de piqures par le frelon asiatique principalement dans le Sud-Ouest de la France se multiplient, parfois avec des conséquences médicales lourdes (de Haro et al, 2010).

4. Vers un cadre générique des invasions biologiques ?

L'idée selon laquelle certains traits sont associés à une invasion réussie n'est pas récente et a été formalisée dès 1974 par Baker qui évoque les caractéristiques d'une « mauvaise herbe idéale » dont la croissance serait rapide, qui pourrait faire preuve d'une grande plasticité phénotypique et d'une large tolérance environnementale et dont le mode de reproduction serait sexué ou asexué. Les limites de cette définition de « l'espèce invasive parfaite » résident dans le fait qu'elle ne soit pas extrapolable à tous les cas. En effet, les traits décrits par Baker (1974) sont également présents chez certains organismes non invasifs et peuvent être absents chez d'autres espèces invasives, et aucun trait ne peut prédire de façon universelle le potentiel invasif d'une espèce. Cependant, malgré le grand nombre d'exceptions citées dans la littérature, Whitney & Gabler (2008) proposent une liste de dix traits fréquemment rencontrés chez les espèces invasives en général : un taux de croissance élevé, une large gamme de tolérance environnementale, un temps de génération court, une reproduction abondante, des œufs ou des graines de petite taille, un fort taux de dispersion, une forte capacité de reproduction asexuée, l'absence de besoins spécifiques pour la germination ou l'éclosion, une forte compétitivité, et enfin la capacité de fuir ou de survivre aux ennemis naturels. Toutefois, toutes les espèces qui remplissent ces conditions ne sont pas invasives, et toutes les espèces invasives ne possèdent pas l'intégralité de ces traits. Ce second point est d'autant plus important qu'il a été démontré que certains traits liés à l'invasion évoluent pendant le processus même de l'invasion, et de nombreux exemples démontrent que les traits classiquement associés au potentiel invasif d'une espèce peuvent évoluer significativement et rapidement au cours du processus d'invasion (Whitney & Gabler, 2008).

Outre les caractéristiques inhérentes à la biologie des espèces, le processus même de leur déplacement d'une zone à une autre peut conditionner le succès de leur établissement dans leur zone d'introduction. Le processus d'invasion biologique se déroule en plusieurs étapes aux caractéristiques propres et la plupart du temps suivies d'une période de latence (Sakai et al, 2001). Face à la pluralité des causes et des conséquences, mais aussi des processus mis en jeu aux différentes étapes d'une invasion biologique, il semble difficile d'établir un cadre conceptuel précis mais suffisamment large pour inclure tous les cas particuliers décrits précédemment dans cette introduction. Le processus d'invasion a d'abord été théorisé comme une série de filtres au fil desquels s'opère un tri sur les individus ou les espèces. Cette idée est formalisée en 1996 par Williamson & Fitter comme la « règle des 10% » : parmi les populations exotiques transportées, seules 10% sont introduites ; 10% d'entre elles s'établissent dans leur nouvelle aire, et seuls 10% des espèces restantes réussissent à s'étendre géographiquement. Bien que proposée pour les végétaux, elle a ensuite largement été

reprise dans la littérature, et modelée de façon différente selon les caractéristiques de l'invasion (taxon considéré, introduction volontaire ou non, contraintes rencontrées par les individus introduits aux différentes phases de l'invasion,... [Richardson et al, 2000](#)). [Blackburn et al \(2011\)](#) proposent un cadre théorique uniformisé applicable à tous les cas d'invasions biologiques et selon lequel les populations subissent une série de phases durant lesquelles elles sont confrontées à des obstacles à franchir afin de passer à la phase suivante. La phase d'introduction est caractérisée par le transport des individus dans une zone géographiquement trop éloignée pour être atteinte par dispersion naturelle ([Falk-Petersen et al, 2006](#)), de façon intentionnelle ou non, par l'intermédiaire d'une activité humaine. Une fois arrivés dans une nouvelle aire géographique les individus sont considérés comme introduits. Dans certains cas, le maintien de ces individus dans leur nouvelle aire est dépendant de leur culture ou de leur élevage dans le cadre d'activités humaines. Si au contraire ces individus survivent et se reproduisent sans intervention humaine directe, ils sont considérés comme établis dans l'aire géographique considérée. Enfin, ces individus sont considérés comme invasifs s'ils sont capables de se propager dans l'aire d'établissement, et de survivre et se reproduire à une distance significative de leur point d'introduction ([Williamson & Fitter, 1996](#) ; [Richardson et al, 2000](#) ; [Keller et al, 2001](#), [Blackburn et al, 2011](#)).

5. Un exemple d'espèce invasive : le capricorne asiatique *Anoplophora glabripennis*

5.1- Taxonomie, description et distribution

Le capricorne asiatique *Anoplophora glabripennis* (Motschulsky) est un coléoptère de la famille des Cerambycidae appartenant à la sous-famille des Lamiinae. La révision du genre *Anoplophora* (Lingafelter & Hoebeke, 2002) place *A. glabripennis* en synonymie avec *A. nobilis* (Ganglbauer) sur la base d'expérience d'accouplements croisés (Gao et al, 2000), de comparaison d'isoenzymes (Tang & Zheng, 2002) et d'amplification aléatoire d'ADN polymorphe (RAPD, An et al, 2004). L'abréviation ALB, de l'anglais « Asian Longhorned Beetle » est souvent utilisée pour désigner l'espèce. C'est d'ailleurs cette abréviation qui est utilisée dans les articles présentés dans cette thèse.

Les adultes se caractérisent par des élytres noir brillant parsemées de taches blanches à jaunâtre qui leur vaut leur appellation de « starry sky beetle » ou « longicorne étoilé » dans certaines régions. Son nom chinois quant à lui signifie « vache céleste ». La cuticule présente une pubescence bleutée aux articulations des pattes et des antennes. Les mâles se distinguent des femelles par leur plus petite taille et la plus grande longueur de leurs antennes : lorsque elles sont repliées sur le corps, cinq segments antennaires dépassent de l'apex des élytres chez les mâles, contre seulement un ou deux pour les femelles (Lingafelter & Hoebeke, 2002).

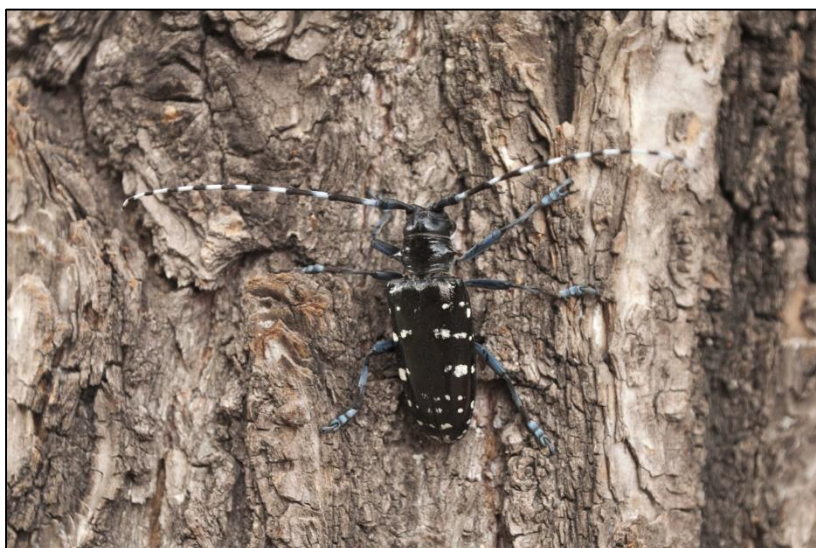


Figure 5: Femelle adulte d'*Anoplophora glabripennis*

Anoplophora glabripennis est morphologiquement très proche du capricorne asiatique des agrumes *A. chinensis* (Citrus Longhorned Beetle, CLB), synonyme de *A.*

malasiaca (Thomson) (Haack et al, 2010 ; Pennacchio et al, 2012). Les adultes d'*A. chinensis* diffèrent cependant d'*A. glabripennis* par la présence de tubercules à la base des élytres (Lingafelter & Hoebeke, 2002 ; **figure 6**), et les larves des deux espèces présentent des motifs de taille et de forme différentes sur le disque de leur pronotum. Cette seconde espèce *A. chinensis* a été utilisée dans l'**article 4** présenté dans ce manuscrit.

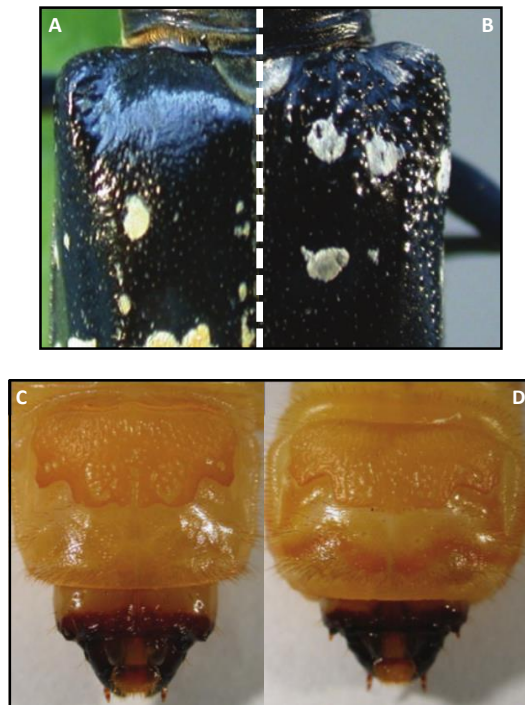
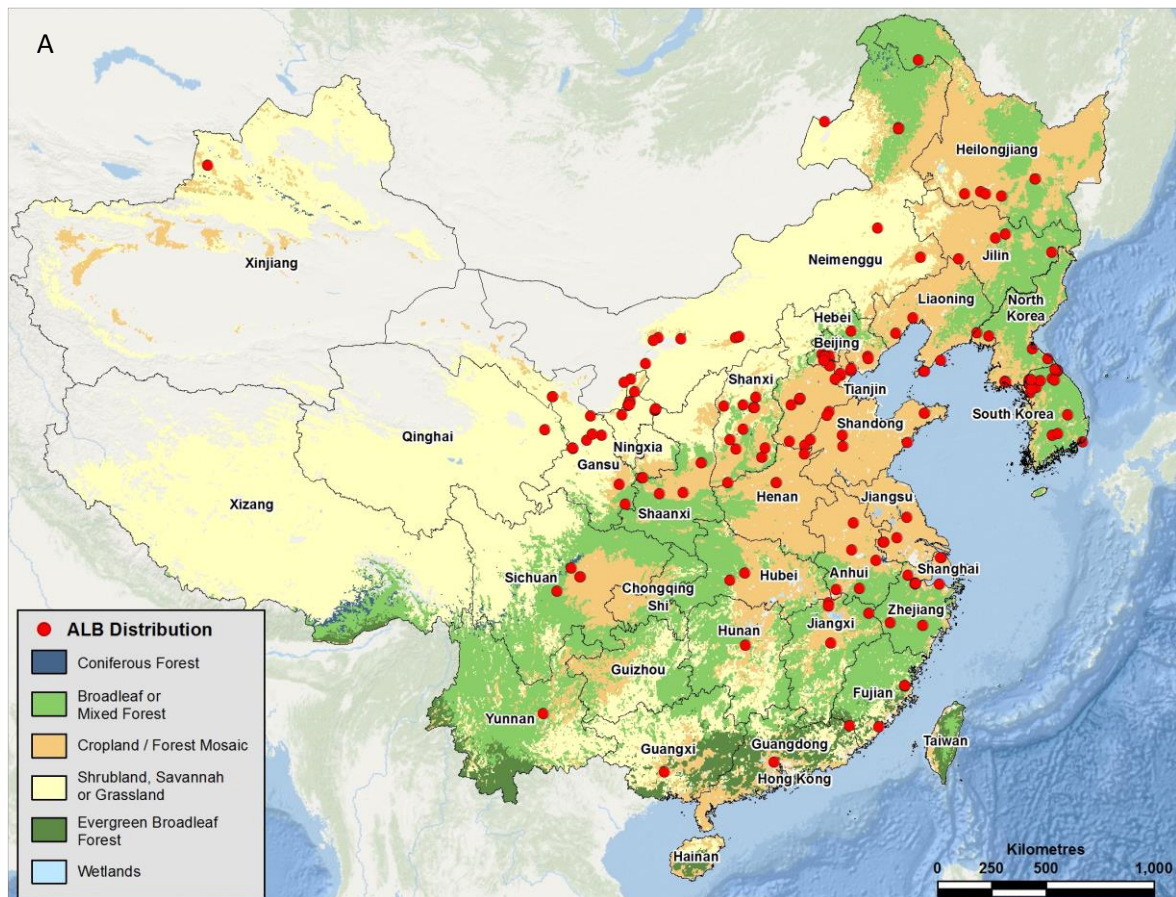
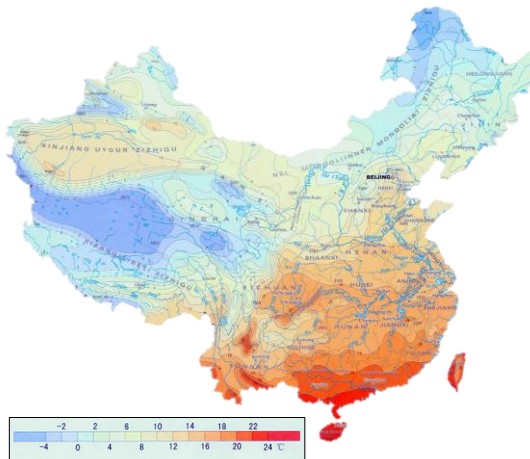


Figure 6: différences morphologiques entre deux stades d'*A. glabripennis* et *A. chinensis*. Détails des élytres (A ; B) et de disque de pronotum de larves (C ; D) d'*A. glabripennis* (A ; C) et *A. chinensis* (B ; D).
Modifié de Haack et al, 2010

Les 36 espèces du genre *Anoplophora* sont toutes natives d'Asie (Lingafelter & Hoebeke, 2002). *Anoplophora glabripennis* est très largement rencontré dans toute la moitié Est Chine et en Corée (**figure 7A**), et son aire native de répartition couvre plusieurs zones bio-climatiques (**figure 7 B & C**). En dépit de certains inventaires de muséum qui laissaient à penser que l'espèce aurait pu être native au Japon, il a été établi qu'*A. glabripennis* ne faisait pas partie de la faune endémique japonaise (Lingafelter & Hoebeke, 2002).



B Températures annuelles moyennes



C Précipitations annuelles moyennes

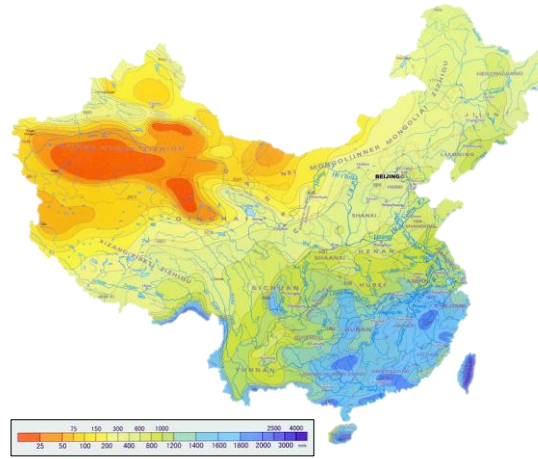


Figure 7 : A : Distribution du capricorne asiatique *Anoplophora glabripennis* dans sa zone native, d'après la littérature disponible. Carte communiquée par Amanda Roe et Ronald Fournier. B & C : Cartes des températures et précipitations annuelles moyennes dans l'aire native d'*A. glabripennis*. Cartes modifiées de chinamaps.org

A. chinensis (CLB) présente une distribution chevauchante avec d'*A. glabripennis* (ALB), mais quelques populations ont également été détectés dans le Sud de l'Asie, au Vietnam, à Taiwan, en Indonésie, aux Philippines et en Malaisie (Lingafelter & Hoebeke, 2002), et l'espèce n'est pas aussi septentrionale qu'*A. glabripennis* (EPPO Global Database).

5.2- Traits de vie

Les adultes peuvent être rencontrés d'avril à décembre (Haack et al, 2010), mais l'oviposition a le plus souvent lieu au début de l'été. Les femelles forment un puit d'oviposition avec leurs mandibules dans l'écorce des arbres, généralement à la base de la couronne de branche la plus basse (Haack et al, 2006), et y déposent un œuf unique entre l'écorce et le cambium. Les puits d'oviposition provoquent souvent un écoulement de sève caractéristique à la surface de l'arbre (Meng et al, 2015). En se développant, la larve creuse d'abord des galeries sous l'écorce avant de s'enfoncer plus profondément à l'intérieur du tronc, où elle formera à terme une loge nymphale pour passer les 12 à 50 jours nécessaires à sa métamorphose (Keena & Moore 2010). Encore 4 à 7 jours sont nécessaires pour que la sclérotisation soit complète, et 4 à 5 jours pour que l'insecte adulte fore le tronc jusqu'à la surface et s'extraie du tronc (Sánchez & Keena, 2013). L'émergence des adultes s'étale sur tout l'été, le pic d'émergence étant le plus souvent compris entre mai et juin, variant selon les régions et les conditions climatiques (Haack et al, 2010). Des phéromones de courte portée permettent la reconnaissance des partenaires (Zhang et al, 2002 ; 2003). La longévité et la fécondité des insectes sont conditionnées par l'hôte des larves et les conditions de température (Keena 2002 ; 2006 ; Morewood et al, 2003). Le cycle de vie se déroule en un à deux ans, selon les conditions environnementales : les individus passent l'hiver sous forme larvaire, et il est nécessaire que les larves aient atteint une masse minimale en début d'hiver afin de pouvoir induire la pupaison au printemps suivant (Keena & Moore, 2010).

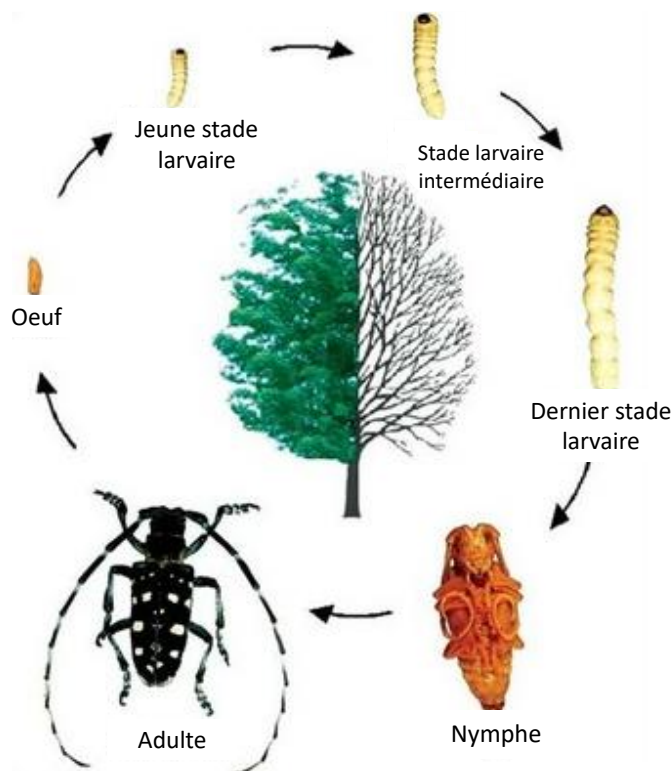


Figure 8: Cycle biologique du capricorne asiatique *A. glabripennis* (modifié de <http://www.ndinvasives.org/>).

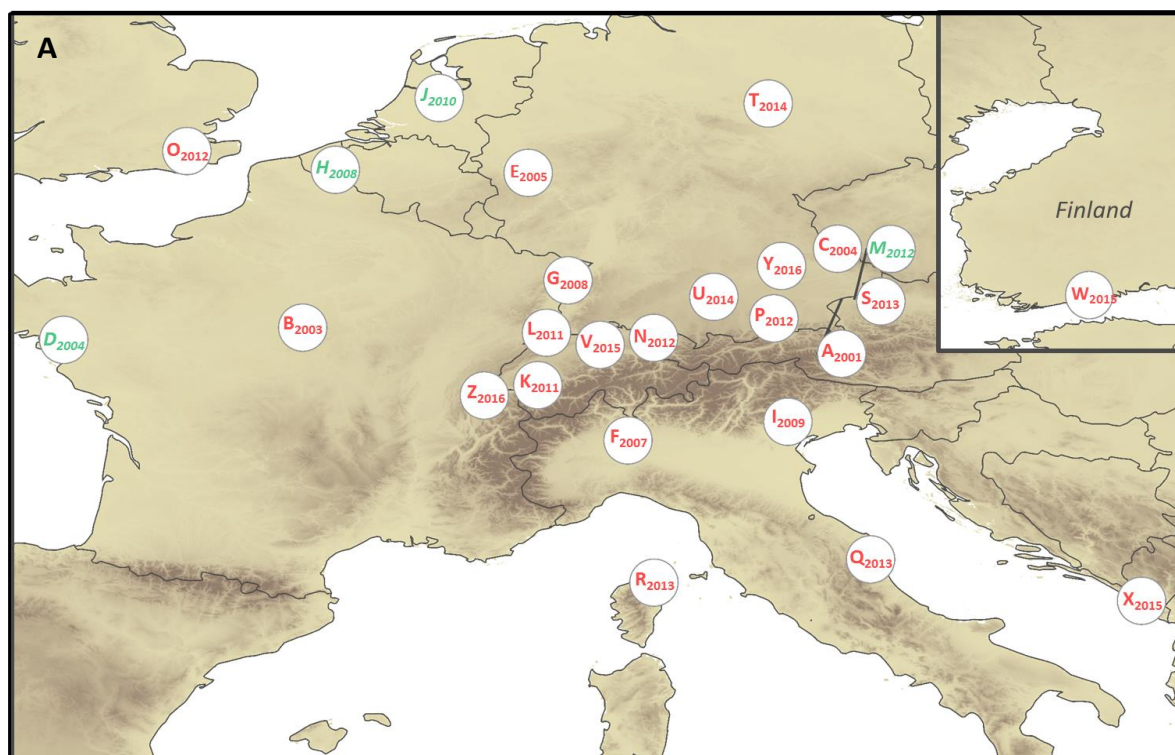
Dans son aire native, la plupart des populations se retrouvent dans des environnements urbains, principalement dans les arbres d'alignement et dans les parcs, ainsi que dans les monocultures (Smith et al, 2009), mais dans certains cas ils peuvent aussi être observés en lisière de forêt (Williams et al, 2004a). L'espèce est très polyphage et se rencontre sur une large gamme de feuillus. Trente-six espèces d'arbre hôtes ont à ce jour été recensées, et 31 genres sont considérés comme pouvant être attaqués. Les genres les plus souvent décrits comme hôtes préférentiels d'*A. glabripennis* incluent *Populus* spp., *Salix* spp., *Acer* spp., *Betula* spp., *Ulmus* spp., et *Platanus* spp. (Sjöman et al, 2014). Cette grande diversité d'hôtes s'explique par des particularités du microbiome de son système digestif qui lui permettent à la fois d'accroître le taux de dégradation de certains composants du bois, mais aussi d'accéder à des nutriments essentiels que l'insecte ne peut ni synthétiser lui-même, ni métaboliser à partir de son alimentation (Scully et al, 2014). La grande polyphagie d'*A. glabripennis* est également liée à des mécanismes de régulation de gènes impliqués notamment dans la digestion et l'assimilation des nutriments pour compenser le développement dans un bois plus pauvre en nutriments (Mason et al, 2016). L'amplification et la divergence fonctionnelle de gènes associés à la spécialisation de l'alimentation sur les plantes, incluant des gènes hérités de champignons ou de bactéries par transfert horizontal, ont également contribué à l'expansion du répertoire métabolique d'*A. glabripennis* (McKenna et al, 2016).

Le cycle de vie d'*A. chinensis* est très similaire à celui d'*A. glabripennis* (Haack et al, 2010), mais quelques détails permettent de distinguer les deux espèces. *Anoplophora chinensis* par exemple a tendance à pondre à la base de son arbre hôte (Haack et al, 2010). Il présente également une très large polyphagie avec 108 espèces d'arbres hôtes identifiées appartenant à 73 genres parmi lesquels *Acer* spp., *Malus* spp., *Citrus* spp., *Populus* spp. et *Platanus* spp. sont considérés comme les genres les plus favorables.

6. Historique de l'invasion

Le capricorne asiatique *A. glabripennis* a été intercepté pour la première fois hors de son aire native en 1992 en Amérique du Nord où une population établie a été observée pour la première fois en 1996 ([Haack et al, 1996](#)) dans le quartier de Brooklyn, à New-York (Etats-Unis). Le premier foyer européen a été détecté en Autriche en 2001, et le premier foyer français à Gien en 2003. Depuis des populations de capricornes asiatiques ont été détectées dans neuf pays européens (Autriche, 2001 ; France, 2003 ; Allemagne, 2004 ; Italie, 2007 ; Belgique, 2008 ; Pays-Bas, 2010 ; Suisse, 2011, Royaume-Uni, 2012 ; Finlande, 2015 ; Monténégro, 2015 ; [EPPO Global Database](#)), et quatre nouveaux foyers ont été recensés en France à Saint-Anne-sur-Brivet (2004), Strasbourg (2008), Furiani (2013) et Divonne-les-Bains (2016) (**Figure 9**).

L'augmentation constante du commerce international en provenance d'Asie depuis le début des années 1980 ([Normile 2004](#)) a certainement accru la probabilité d'introduction involontaire de l'espèce puisque les individus peuvent être transportés à l'état larvaire dans du bois d'emballage non traité, et dans de très rares cas, dans des végétaux vivants ([Bartell & Nair 2003](#); [Hu et al. 2009](#); [Haack et al 2010](#)), comme en témoigne le nombre important d'interceptions de l'espèce enregistrées depuis 1994 (**Tableau 1**). Le transport anthropique intervient donc principalement lors de la dispersion à très longue distance, mais peut aussi agir sur des échelles plus fines (par exemple en Suisse : [Eidg. Forschungsanstalt WSL, 2014](#)). La dispersion naturelle de l'espèce est quant à elle considérée comme mineure. Les adultes ont tendance à rester très proches de l'arbre dans lequel ils se sont développés pour s'alimenter et se reproduire, dès lors que la ressource est suffisante pour assurer leur descendance ([Sawyer 2009](#); [Hu et al, 2009](#)). La dispersion naturelle n'est pas pour autant inexistante, et les études préalables portant sur les capacités de dispersion de l'espèce dans son aire native ont montré que les adultes pouvaient voler sur des distances supérieures à 2km sur la durée totale de leur vie ([Wen et al, 1998](#) ; [Smith et al, 2001](#) ; [2004](#) ; [Williams et al, 2004b](#)). Par ailleurs, [Trotter & Hull-Sanders \(2015\)](#) supposent que des événements rares de dispersion à plus longue distance peuvent exister pour cette espèce.



B

Code	Locality	Country	First detection	Eradication
A	Braunau	Austria	2001	2013
B	Gien	France	2003	/
C	Neukirchen	Germany	2004	2016
D	St Anne sur Brivet	France	2004	2008
E	Bornheim	Germany	2005	/
F	Corbetta	Italy	2007	/
G	Strasbourg	France	2008	/
H	Courtrai	Belgium	2008	2011
I	Cornuda	Italy	2009	/
J	Almere	Netherlands	2010	2016
K	Brünisried	Switzerland	2011	/
L	Weil-am-Rhein	Germany	2011	/
M	Geinberg	Austria	2012	2017
N	Winterthour	Switzerland	2012	2017
O	Paddock Wood	UK	2012	/
P	Feldkirchen bei München	Germany	2012	/
Q	Grottazzolina	Italy	2013	/
R	Furiani, Corsica	France	2013	/
S	Gallspach	Austria	2013	/
T	Magdeburg	Germany	2014	/
U	Ziemetshausen-Schönebach	Germany	2014	/
V	Berikon	Switzerland	2015	/
W	Vantaa	Finland	2015	/
X	Budva	Montenegro	2015	/
y	Kelheim	Germany	2016	/
Z	Divonne-les-Bains	France	2016	/

Figure 9 : A : Carte de distribution des foyers européens d'*A. glabripennis*. Les populations actives en 2017 sont indiquées en rouge ; les populations considérées comme éradiquées apparaissent en vert. B : Table des correspondances des codes indiqués sur la carte, les localités associées ainsi que les dates de détection et d'éradication. Figure issue de l'article 1 et données issues de l'EPPO Global Database.

Tableau 1 : Interception d'*A. glabripennis* au niveau de la destination finale des marchandises importées n'ayant pas menées à l'établissement de l'espèce, entre 1994 et 2012. WPM : bois d'emballage (wood packing material). [Hérard & Roques 2009](#) et [EPPO Global Database](#).

Nombre d'interceptions	Pays	Année	Nombre de sites	Nombre d'insectes	Stade des insectes	Produit importé	Origine
1	Rép. Tchèque	2004	1	1	Adulte	Acer sp.	Chine
1	France	2008	1	1	Adulte	WPM	Chine
1	Luxembourg	2004	1	1	Adulte	WPM	Chine
12	Allemagne (10 sites)	2001	1	1	Adulte	granite/WPM	Chine
		2002	1	1	Adulte	WPM	Chine
		2003	1	1	Adulte	WPM	Chine
		2004	1	1	Adulte	?	?
		2005	4	6	Adulte	granite/WPM	Chine
		2007	1	3	Adulte	WPM	Chine
		2008	1	1	Adulte	WPM	Chine
30	Royaume-Uni (27 sites)	1994	1	1	Adulte	ardoise/WPM	Chine
		1997	1	1	Adulte	ardoise/WPM	Chine
		1998	9	9	Adulte	métal, ardoise/WPM	Chine
		1999	4	4	Adulte	métal, tuiles/WPM	Chine
		2000	5	7	Larve & adulte	métal, ardoise/WPM	Chine
		2002	1	1	Adulte	WPM	?
		2004	3	6	Adulte	WPM	Chine
		2005	2	1	Adulte	WPM	Chine
		2008	1	1	Adulte	WPM	Chine
1	Pologne	2004	1	1	Adulte	Bonsaï	?
1	Suède	2003	1	2	Larve & adulte	granite/WPM	Chine
1	Belgique	2008	1	2	Adulte	WPM	Chine
1	Danemark	2008	1	?	?	WPM	?
1	Suisse	2012	1	7	Larve & pupes	WPM	Chine

En Europe, aucun foyer n'a été détecté en dehors de zones urbaines pour le moment ([EPPO Global Database](#)). La situation est similaire en Amérique du Nord, à l'exception d'une population détectée en 2008 dans une forêt péri-urbaine du Massachusetts ([Dodds & Orwig 2011](#)). Compte tenu de la distribution actuelle de l'espèce, de sa biologie, et de ses interceptions régulières dans le monde, il est possible qu'*A. glabripennis* puisse s'établir dans une grande partie de l'Europe ([MacLeod et al, 2002](#)), mais aussi de l'Amérique du Nord et de l'Asie ([Hu et al, 2009](#)). Sur la base de ces informations, l'espèce a été classée comme organisme de quarantaine à la fois en Europe ([EPPO Global Database](#)) et en Amérique du Nord ([USDA-APHIS 1998](#)).

S'il n'est pas impossible qu'*A. chinensis* soit lui aussi transporté sur de longues distances par du bois d'emballage, son vecteur principal reste cependant le commerce de plantes ornementales, incluant les bonsaïs ([Haack et al, 2010](#)). Bien qu'il ait été intercepté de nombreuses fois, on ne recense aujourd'hui qu'une seule zone infestée par cette espèce en dehors de son aire native, dans le Nord de l'Italie ([Hérard et al, 2006](#) ; [EPPO Global Database](#)) en Lombardie, en Toscane et dans le Latium. A l'inverse d'*A. glabripennis* dont les populations ne s'étendent que lentement, *A. chinensis* présente un taux d'expansion beaucoup plus rapide autour de son foyer, probablement en raison du commerce de son vecteur principal, les plantes ornementales.

6.1- Dégâts liés à l'espèce

Anoplophora glabripennis est aujourd'hui considéré comme l'une des 100 espèces invasives les plus problématiques dans le monde (Lowe et al. 2000). Il possède un fort potentiel de destruction car il s'attaque à des arbres a priori sains, principalement urbains ou péri-urbains. En creusant ses galeries, la larve altère physiquement le système vasculaire de l'arbre, menant à terme à sa mort. Il s'agit donc d'une espèce nuisible, à la fois dans sa zone native et dans ses zones d'introduction. En Chine, il est connu depuis la dynastie Qing (1644-1911), mais ne pose problème que depuis les années 1980, période durant laquelle la première pullulation significative a été découverte dans la province du Ningxia (Pan, 2005). C'est également à cette époque que la Chine a entrepris de grands travaux de reforestation dans le Nord-Est de son territoire afin de protéger du vent la capitale et les terres agricoles, de limiter l'érosion des sols, et de créer de nouvelles ressources pour le bois de construction et la production de papier. A l'origine, le gouvernement chinois a largement favorisé les monocultures d'essences à croissance rapide et peu résistantes à *A. glabripennis* (i.e. *Populus* spp, *Salix* spp et *Ulmus* spp) entraînant donc une augmentation fulgurante de ses populations. Depuis, les pratiques de sylviculture ont été adaptées, et l'accent est mis sur la plurispécificité des peuplements et sur l'utilisation de clone de peupliers moins sensibles aux attaques de l'insecte (Weilun & Wen, 2005). De nombreux facteurs ont contribué à l'explosion extrêmement rapide de la population d'*A. glabripennis* en Chine, incluant le manque d'ennemis naturels dans les forêts nouvellement plantées, ainsi que le manque de contrôle et de surveillance qui a conduit au transport de bois coupé à partir des zones infestées, permettant aux insectes d'être transportés sur de longues distances. Dans les régions les plus touchées, le taux d'infestation pouvait atteindre 80 à 100% des arbres (Pan, 2005). L'espèce causerait environ 10 milliards de yuan de perte économique par an (1,5 milliard de dollars), soit 12% des pertes économiques dues aux ravageurs forestiers sur le territoire chinois (Hu et al, 2009). Contrairement à elle, *A. chinensis* n'a à ce jour montré qu'une faible propension à former des pullulations, à quelques rares exceptions près dans les vergers de noix de Pécan du Sud de la Chine (J Wickham, communication personnelle).

En Amérique du Nord et en Europe, *A. glabripennis* représente une menace considérable pour les arbres urbains. Aux Etats-Unis par exemple, son impact potentiel maximal est estimé à une perte économique de l'ordre de 669 milliards de dollars, avec une perte de près de 35% de la canopée et 30% de mortalité des arbres (Nowak et al, 2001). Entre 1998 et 2006, les Etats-Unis ont investi près de 249 millions de dollars dans les programmes d'éradication de l'espèce (Smith et al, 2009). Le coût réel d'une infestation par *A. glabripennis* dépend de la méthode utilisée pour estimer le coût global de la perte d'un arbre en zone urbaine (Faccoli & Gatto, 2015). Il inclut le coût du programme d'éradication qui implique une expertise scientifique pour confirmer l'identification de l'espèce, le contrôle des arbres de la zone infestée, l'abattage des arbres dans lesquels l'insecte se développe et leur évacuation, et enfin le remplacement

de ces arbres (Faccoli & Gatto, 2015). Dans le Nord-Est de l'Italie, la mise en place rapide d'un programme d'éradication a permis de réduire de 52% le nombre d'arbres infestés attendu l'année suivante, ce qui représente près de 250 000€ économisés par rapport à l'inaction. La valeur ornementale des arbres préservés est environ 6 fois supérieure au coût de leur protection (Faccoli & Gatto, 2015). Cependant, dans les zones urbaines, la mise en place de programme d'éradication incluant l'abattage d'arbres de jardins privés peut avoir des répercussions sur le ressenti des populations qui, souvent en raison d'un manque d'information, ne voient pas en quelle mesure la lutte et la prévention locales peuvent endiguer un phénomène global (Porth et al, 2015). Outre l'impact à la valeur ornementale des arbres attaqués, la présence d'*A. glabripennis* réduit la valeur et la production forestière (Smith et al, 2009 ; Pan, 2005), mais pourrait aussi dans certaines régions, influencer d'autres aspects de l'économie tels que le tourisme lié aux forêts ou la production de sirop d'érable (Smith et al, 2009).

6.2- Détection et contrôle des populations invasives

La détection des foyers est difficile et se fait souvent de façon fortuite, comme par exemple à Gien, où la présence d'*A. glabripennis* a été révélée par un lycéen ayant par hasard capturé le premier spécimen (**Encadré 5**). Une fois la présence de l'espèce confirmée, un périmètre de sécurité est défini autour des arbres infestés, et ces arbres sont immédiatement abattus puis broyés ou incinérés sur place. Les essences hôtes situées à proximité du foyer sont généralement contrôlées visuellement. En complément, des chiens ont également été dressés à détecter la présence d'*A. glabripennis* (Hoyer-Tomiczek et al, 2016). Ces chiens sont capables de sentir l'odeur de l'insecte, et sont aussi utilisés pour inspecter les cargaisons suspectes dans les points d'entrée potentiels.

La coupe des arbres infestés est pour le moment le seul moyen de lutte mis en place de façon systématique en Europe, au Canada et aux Etats-Unis (Hérard et al, 2006 ; Meng et al, 2015 ; Turgeon et al, 2015). Cette méthode se révèle efficace dans le cas de foyers relativement récents et peu étendus. Dans le cas contraire, l'inspection des arbres sensibles ne suffit bien souvent pas à détecter l'intégralité des infestations. En effet, le signe le plus évident de présence de l'espèce étant le trou d'éclosion, l'infestation est bien souvent détectée alors que les adultes sont déjà sortis de l'arbre et ont potentiellement dispersé plus loin. C'est cette difficulté de détection des infestations qui explique par exemple pourquoi de nouveaux arbres infestés ont été détectés en 2013 dans la région de Toronto (soit 10

Encadré 5 : Exemple du foyer de Gien : détection et historique de l'infestation.

Le foyer de Gien (Loiret, France) est le premier à avoir été détecté en France, deux ans seulement après le premier foyer européen identifié en Autriche en 2001. Si les premiers individus ont été capturés dès le mois de juillet 2002 (Cocquempot et al, 2003), l'infestation n'a cependant été reportée dans les rapports officiels de l'EPPO qu'à partir de 2003 (EPPO Global Database). L'introduction de l'espèce en France est liée à l'importation de matériaux en provenance de Chine par une entreprise située en plein cœur de la ville, depuis laquelle l'espèce s'est étendue d'abord à la cour d'un lycée adjacent où ont été repérés les premiers individus, puis plus largement à toute la commune. Lorsqu'il a été détecté, le foyer de capricorne asiatique de Gien était déjà relativement étendu dans l'espace puisqu'une vingtaine d'arbres étaient attaqués (EPPO, 2013), ce qui laisse suspecter que l'espèce avait déjà pu former plusieurs générations. La latence entre l'arrivée effective de l'espèce et sa détection est souvent évoquée (Cocquempot et al, 2003 ; Favaro et al, 2013) et contribue à rendre son éradication difficile. Dans le Loiret, le coût du programme d'éradication du capricorne asiatique *A. glabripennis* a été estimé à 2,5 millions d'euros. Cette somme n'inclut pas les abattages des arbres infestés ou suspects nécessaires à l'endiguement des populations, aux frais de la commune ou des propriétaires (D. Tellez, communication personnelle).

ans après la première découverte de l'espèce dans la région) quelques mois après que l'espèce ait été éradiquée de la zone de surveillance. L'étude de cernes de croissance des arbres infestés abattus a montré que les individus étaient présents depuis plusieurs années, suggérant que cette seconde découverte constituait probablement une population satellite de la population initialement observée (Turgeon et al, 2015).

D'autres stratégies de lutte sont à l'étude, mais ne semblent pour le moment pas concluantes (Pan, 2005 ; Dubois et al, 2008 ; Haack et al, 2010 ; Ugine et al, 2013 ; Brabbs et al, 2015), souvent en raison de leur toxicité ou de leur faible spécificité d'action. En effet, *A. glabripennis* craint peu d'ennemis naturels puisque la majorité de son cycle de développement se déroule caché à l'intérieur des arbres, rendant sa gestion par des méthodes de lutte biologique difficile (Pan, 2005). Des bactéries entomopathogènes ont par exemple été identifiées comme moyen de contrôle potentiel des insectes (Pan 2005 ; Brabbs et al, 2015), mais les tests réalisés à ce jour en laboratoire n'ont révélé aucun effet significatif sur les différents stades de développement des individus (D'amico et al, 2004). Certains champignons entomopathogènes des genres *Beauvaria* et *Metarhizium* sont également connus pour leur virulence, et présente l'avantage de pouvoir former des épidémies au sein des populations (Shimazu et al, 2002 ; Dubois et al, 2008 ; Hu et al, 2009 ; Ugine et al, 2014 ; Brabbs et al, 2015), et certaines souches sont même enregistrées comme agents de biocontrôle dans plusieurs régions du monde (Dubois et al, 2008). Plusieurs espèces de nématodes s'attaquent également à *A. glabripennis*, appartenant principalement au genre *Steinernema* (Fallon et al, 2004). Leur utilisation en tant qu'agent de contrôle biologique est cependant rendue laborieuse par la difficulté de maintenir certaines espèces en élevage, mais aussi par leur sensibilité à la méthode de libération dans le milieu qui conditionne en grande partie leur taux de survie (Brabbs et al, 2015). La piste des parasitoïdes a également été explorée. Parmi les espèces de parasitoïdes d'*Anoplophora* connues, le coléoptère *Dastarcus helophoroides* dont la larve est un ectoparasite des larves d'*A. glabripennis* est le plus souvent cité (Haack et al, 2010 ; Hu et al, 2009, Pan, 2005, Brabbs et al, 2015). En Europe, des parasitoïdes natifs s'attaquant aux larves d'*A. glabripennis* ont été identifiés, mais leur diffusion en milieu urbain est rendue impossible pour des raisons de santé publique (Brabbs et al, 2015). Enfin, *A. glabripennis* craint peu de prédateurs. Aucune étude ne montre de cas de prédation sur *A. glabripennis* par une autre espèce d'insecte (Haack et al, 2010). Certaines espèces de pics par contre, se nourrissent des larves d'*A. glabripennis*. Le pic cendré (*Picus canus*) et le pic épeiche (*Dendrocopos major*) sont tous deux présents à la fois en Asie et en Europe, et sont des prédateurs efficaces d'*A. glabripennis*. Leur nidification est donc favorisée autant que possible (Pan, 2005).

7. Objectifs de la thèse

L'objectif de cette thèse était de mieux documenter certains paramètres de l'invasion du capricorne asiatique *Anoplophora glabripennis*. Tout d'abord, l'historique des détections et la multiplicité des interceptions m'ont permis de faire l'hypothèse que des introductions multiples étaient à l'origine de l'invasion aussi bien en Amérique du Nord qu'en Europe, bien que les données disponibles ne m'aient pas permis a priori de formuler d'hypothèse précise quant à l'histoire de l'invasion à l'échelle mondiale. J'ai donc cherché à caractériser la structure génétique des populations invasives et à préciser les voies d'invasion de l'espèce à travers le monde, le principal objectif étant de déterminer si la situation en Europe était liée à une ou plusieurs introduction(s), directes ou indirectes.

Par ailleurs, bien que son aire d'introduction soit relativement vaste, *A. glabripennis* n'y forme que des foyers ponctuels et limités dans l'espace. J'ai donc fait l'hypothèse que certains de ses traits d'histoire de vie pouvaient expliquer, au moins en partie, son caractère invasif, et justifier les caractéristiques propres à son invasion. J'ai donc dans un premier temps cherché à vérifier en quelles mesures sa faible expansion pouvait s'expliquer par de faibles capacités de dispersion. Cette dynamique particulière des foyers d'*A. glabripennis* est par ailleurs assez différente de celle du capricorne des agrumes *A. chinensis*, dont la biologie est pourtant très proche. J'ai cherché à savoir si les schémas d'invasions divergents de ces deux espèces pouvaient être liés à des capacités physiologiques différentes, et plus en particulier, j'ai supposé que les différences de résistance à la température des larves de ces espèces pouvaient contribuer à modeler la dynamique de leur expansion. Enfin, compte tenu de la durée de l'infestation par *A. glabripennis* en Europe, et des dommages qu'il inflige à une large gamme de feuillus, j'ai cherché à vérifier si sa présence avait un impact direct ou indirect sur les faunes natives.

Cette thèse a été construite sur la base d'une approche intégrative et pluridisciplinaire afin d'aborder certaines questions relatives aux invasions biologiques, à travers le prisme du cas particulier du capricorne asiatique *A. glabripennis*. L'objectif général de la thèse était donc de mieux comprendre le processus global de l'invasion de cette espèce en Europe, en explorant certains aspects de chacune des étapes de l'invasion à la fois dans l'aire native et dans l'aire d'introduction de l'espèce, comme l'illustre la **figure 10**.

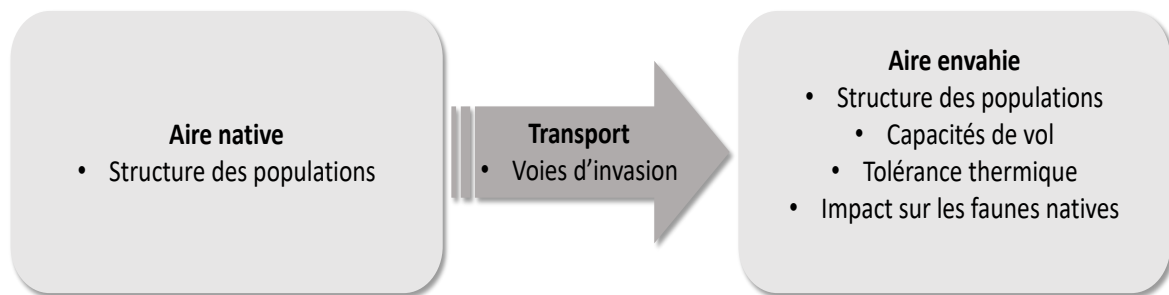


Figure 10: illustration des caractéristiques de l'invasion par *A. glabripennis* étudiées dans le cadre de cette thèse.

II- Structuration des populations d'*Anoplophora glabripennis* et dynamique de l'invasion en Europe

1. Introduction

Une invasion biologique est un processus complexe et dynamique dans le temps et dans l'espace. Afin de comprendre la propagation d'une espèce, ainsi que les processus qui la limitent ou au contraire la favorisent, il est nécessaire de comprendre la structure de ses populations invasives ainsi que les processus d'introduction à l'origine de cette structure. En outre, les événements démographiques associés à cette histoire de l'invasion peuvent avoir de fortes répercussions sur les capacités d'adaptation des espèces dans leur nouvel environnement.

La phylogéographie est définie par [Avice](#) en [1998](#) comme l'étude de la distribution géographique de la diversité génétique d'une espèce sur la base de marqueurs génétiques. Outre la différenciation génétique des populations d'une espèce, la phylogéographie permet de faire ressortir certaines caractéristiques propres à ces populations. Elle permet par exemple de mettre en évidence des complexes d'espèces ou de différencier des espèces cryptiques, c'est-à-dire indiscernables morphologiquement. C'est le cas de l'étude de la structure phylogéographique du micro-lépidoptère *Phyllonorycter issiki* qui a révélé l'existence d'une espèce cryptique du genre *Phyllonorycter* jusqu'alors confondue avec *P. issiki* ([Kirichenko et al, 2017](#)). La phylogéographie permet également d'étudier l'histoire évolutive des espèces et d'identifier les barrières bio-géographiques qui ont contribué à modeler la structure actuelle des espèces, et ce à des échelles de temps très variables (e.g. [Haran et al, 2015a](#) ; [Luo et al, 2014](#)). Dans le cas des invasions biologiques, ce type d'étude permet de mettre en évidence des liens privilégiés entre plusieurs populations invasives, et de formuler des hypothèses quant à leur origine primaire. La phylogéographie renseigne aussi sur la biologie de l'espèce et fournit des informations sur l'histoire de l'invasion indispensables pour comprendre le phénomène dans son ensemble ([Tavares et al, 2014](#) ; [Schult et al, 2016](#) ; [Hiller & Lessios, 2017](#)).

Un des points fondamentaux pour comprendre une invasion biologique est de pouvoir décrire son histoire donc le cheminement des individus déplacés à travers le monde, en se basant sur la structuration génétique des populations dans leur aire native. La variabilité génétique des populations invasives dépend à la fois de l'histoire des populations d'origine et des caractéristiques historiques et démographiques de leur introduction. D'un point de vue théorique, reconstruire les voies d'invasion permet de formuler des hypothèses concernant les facteurs environnementaux et évolutifs liés à cette invasion, et donc d'apporter des réponses quant au fonctionnement global des invasions biologiques. Bien souvent, l'introduction d'une population se traduit par des modifications de sa structure génétique par rapport à la population native ([Estoup et al, 2016](#) ; [Dlugosch & Parker, 2008](#)), mais aussi de la distribution de certains caractères phénotypiques. Lorsque la source de la population introduite est identifiée, il est possible de mesurer la divergence phénotypique entre populations native et introduite

(e.g. [Tayeh et al, 2014](#)) et donc de formuler des hypothèses quant aux processus responsables de cette divergence. D'un point de vue pratique, connaître les voies d'invasions d'une espèce permet d'établir des stratégies de prévention et de gestion des invasions adaptées à chaque cas particulier ([Essl et al, 2015](#); [Estoup & Gillemaud 2010](#)). Dans le cas d'introductions répétées, si l'origine et le vecteur des individus déplacés sont identifiés, des mesures de surveillance et de quarantaine visant spécifiquement la zone source et le moyen de déplacement peuvent être mises en place. Ces stratégies de prévention des introductions peuvent alors être plus rentables que l'éradication ou l'endiguement des populations déjà introduites ([Mack et al, 2000](#)). A l'inverse, lorsqu'un seul événement d'introduction est à l'origine de l'invasion et que la population invasive est déjà installée, il s'agit alors de gérer la population afin de tenter de l'éradiquer ([Hulme, 2006](#)). L'inférence des routes d'invasion facilite l'élaboration de stratégies de lutte dans la mesure où l'efficacité de ces mesures dépend souvent de la diversité génétique et de l'origine précise des individus introduits. Par exemple, des agents de contrôle biologique sont communément utilisés pour réguler voire éradiquer les espèces invasives ([Hajek et al, 2016](#)). Cette méthode nécessite de déterminer la population source des individus invasifs afin d'ajuster la population de l'ennemi naturel choisi à la population invasive en question ([Roderick & Navajas, 2003](#)). En effet, il est souvent préférable de choisir des souches de l'agent de lutte biologique de la même origine géographique que la population introduite afin de maximiser les chances qu'ils aient co-évolué dans leur aire native et donc que la méthode soit efficace.

L'objectif de la première partie de cette thèse était de mieux comprendre le processus d'invasion d'*A. glabripennis* dans le monde. Il s'agissait donc dans un premier temps de mieux connaître la structure des populations à travers le monde, en intégrant notamment à l'étude un grand nombre de populations natives mais aussi des individus issus des foyers nouvellement détectés, afin de pouvoir formuler et tester des hypothèses précises quant au scénario d'invasion de l'espèce. Compte tenu de l'historique des détectations, mais aussi des précédentes études génétiques menées à la fois en Asie et dans les zones d'introduction notamment par [Carter et al \(2009, 2010\)](#), l'hypothèse la plus vraisemblable était celle d'introductions multiples, aussi bien en Europe qu'en Amérique du Nord. Le but était ensuite de pouvoir tester ces hypothèses par des méthodes d'inférence bayésienne afin de retracer les voies d'invasion d'*A. glabripennis* dans le monde.

2. Outils

La structure et la dynamique d'une invasion peut, de façon très intuitive, être étudiée par des méthodes directes basées sur des données d'observation. Le scénario de l'unique évènement d'introduction du carabique *Merizodius soledadinus* dans les îles Kerguelen a par exemple pu être déduit de l'historique des arrivées de cargaisons par voie maritime, l'origine et la date d'arrivée des navires ayant été documentées (Jeannel, 1940). De la même façon, l'expansion du moustique *Aedes albopictus* a été partiellement retracée grâce à des données bioclimatiques et des bases de données sur les échanges commerciaux par bateau ou par avion (Tatem et al, 2006). Cependant, ces méthodes directes sont assez peu précises. Elles présentent en outre l'inconvénient de permettre d'accéder uniquement à l'origine géographique des individus transportés, sans toutefois apporter d'information sur les étapes intermédiaires de l'invasion.

Plusieurs outils et méthodes peuvent être utilisés pour étudier efficacement la structure d'une invasion et les processus sous-jacents de façon indirecte. Cependant, la majorité des études s'appuie actuellement sur l'analyse de marqueurs génétiques neutres comme le séquençage de portions de l'ADN mitochondrial et le génotypage de marqueurs microsatellites de l'ADN nucléaire. Ces marqueurs diffèrent principalement de par leur vitesse d'évolution et leur mode de transmission trans-générationnel, apportent des informations différentes et complémentaires sur les patrons génétiques et différents types d'analyse peuvent leur être appliqués. Dans le cadre de cette thèse, les hypothèses formulées au sujet de l'histoire de l'invasion d'*A. glabripennis* ont été vérifiées grâce à l'utilisation de plusieurs outils génétiques détaillés ci-dessous.

2.1- Les marqueurs

2.1.1- L'ADN mitochondrial

L'ADN mitochondrial a été largement utilisé pour reconstruire la structure génétique des populations des espèces à large échelle (Avise 1998 ; Facon et al, 2003 ; Galtier et al, 2009 ; Raychoudhury et al, 2010 ; Millette et al, 2011). Les avantages liés à l'utilisation de ce marqueur ont été répertoriés par Galtier et al (2009). D'un point de vue pratique, l'ADN mitochondrial est facile à amplifier. Les régions les plus variables sont généralement flanquées de régions plus conservées sur lesquelles il est aisé de concevoir des amorces spécifiques ou universelles, ce qui permet d'amplifier des fragments d'ADN sans avoir de connaissance *a priori* sur le génome de l'espèce. Il est très conservé au sein du règne animal et son taux de mutation permet d'accéder à un signal suffisamment fort pour retracer l'histoire d'une population hors de sa zone native, même après une période de temps relativement courte (Galtier et al, 2009).

La transmission clonale maternelle (généralement sans recombinaison, mais voir Lunt & Hyman, 1997 ou Ladoukakis & Zouros 2001) de l'ADN mitochondrial permet une plus grande simplicité dans l'analyse de ce type de données. Son évolution est par

ailleurs considérée comme quasiment neutre. En effet, les gènes mitochondriaux sont principalement engagés dans les mécanismes de respiration cellulaire, et sont donc très conservés et peu susceptibles d'être impliqués dans des processus évolutifs. Même si ces aspects sont parfois remis en cause, l'ADN mitochondrial reste largement utilisé dans l'étude de la structuration des populations. En outre, l'étude des lignées maternelles présente un intérêt particulier dans le cas d'espèces chez qui, comme chez les espèces du genre *Anoplophora*, les femelles choisissent le lieu d'oviposition, et donc l'expansion et la structure de la population.

Si cet outil a montré ses performances, il est également associé à un ensemble de biais. Des événements de transposition peuvent dans certains cas être à l'origine de co-amplification de fragments d'ADN mitochondrial insérés dans le génome nucléaire (pseudogènes/numts ou paralogues [Bensasson et al, 2001](#)), en même temps que le fragment mitochondrial orthologue. L'amplification conjointe de ces gènes et surtout les difficultés techniques liées à leur détection, peut brouiller le signal phylogéographique de l'espèce et conduire à des erreurs d'assignation et/ou à une surestimation de la diversité génétique ([Song et al, 2011](#)), en particulier chez les capricornes ([Koutroumpa et al, 2009](#) ; [Haran et al, 2015b](#)). De la même façon, l'hétéroplasmie ou la coexistence de plusieurs variants mitochondriaux chez un seul individu peut biaiser la lecture des analyses de l'ADN mitochondrial des espèces (*e.g.* [Kang et al, 2015](#)) et conduire à une mauvaise interprétation de la structure des populations, mais n'est pas à ma connaissance documentées chez les Cerambycides. Lors de la lecture des données, une attention particulière doit être portée à la présence de doubles pics sur certaines bases, témoignant potentiellement de la présence de copies différentes de la séquence dans l'ADN extrait. Enfin, certains symbiontes transmis entre générations peuvent affecter la génétique des populations d'insectes infectés ([Hurst & Jiggins, 2005](#)). C'est le cas des bactéries du genre *Wolbachia* qui affectent principalement les arthropodes, et dont la stratégie est d'accroître la reproduction de femelles infectées afin d'étendre leur propre population, les mâles ne transmettant pas la bactérie. À terme, la présence de ces bactéries peut affecter la structure génétique des populations inférée à partir d'ADN mitochondrial en raison de la transmission uniquement maternelle des mitochondries ([Raychoudhury et al, 2010](#)). Cependant, les *Wolbachia* semblent peu prévalentes chez les Cerambycides ([Prakash & Puttaraju, 2006](#) ; [Aikawa et al, 2014](#)).

En plus de son intérêt pour la phylogéographie et l'étude de la structure de populations, un fragment de l'ADN mitochondrial, celui de la cytochrome c oxydase 1 (*COI*), a été choisi comme outil standardisé pour l'identification moléculaire des espèces animales (voir la librairie de barcode BOLD www.barcodinglife.com, [Hebert et al, 2003](#) ; [Ratnasingham & Hebert 2007](#)). Le taux de divergence de ce fragment permet de discriminer les espèces pour l'immense majorité des taxons, ce qui apporte un appui efficace à l'identification pour d'individus au niveau spécifique ([Hebert et al, 2003](#)). Bien

qu'on lui reproche de manquer de précision ([Moritz & Cicero, 2004](#) ; [Meyer & Paulay, 2005](#) ; [Song et al, 2008](#)), son utilisation permet d'assigner un individu à une espèce quel que soit son phénotype, ou l'état du spécimen collecté (stade larvaire difficilement identifiable, spécimen abimé,...), et complète donc efficacement les études taxonomiques basées sur des critères morphologiques ([Hajibabaei et al, 2007](#)), sous réserve que les données déposées dans les bibliothèques soient fiables.

Ce fragment barcode a donc été utilisé dans l'**article 1** pour décrire la structure des populations natives et invasives d'*A. glabripennis*, ainsi que pour identifier spécifiquement les individus abimés ou en stade larvaire. La variabilité de ce marqueur en fait un outil adapté pour décrire et comparer les niveaux de diversité génétique des différentes zones géographiques échantillonnées.

2.1.2- Les marqueurs microsatellites

Les marqueurs microsatellites sont de courts motifs de quelques nucléotides hautement polymorphes que l'on rencontre abondamment dans tous les génomes eucaryotes. La variation de la taille de ces séquences est due à des erreurs de l'ADN polymérase, enzyme responsable de la synthèse du nouveau brin d'ADN lors de la réplication. Contrairement à l'ADN mitochondrial dont le polymorphisme résulte de mutations ponctuelles le long du génome, le polymorphisme des microsatellites résulte des variations du nombre de répétitions de ces séquences nucléotidiques. Ces marqueurs sont co-dominants et à hérédité biparentale. Leur fort taux de polymorphisme en fait des outils puissants pour la génétique des populations. Ils permettent de détecter des processus fins et récents de la dynamique des populations, et sont par exemple largement utilisés pour déterminer les voies d'invasion (*e.g.* [Yang et al, 2012](#) ; [Cristescu, 2015](#) ; [Framout et al, 2017](#)).

Leur développement pour une espèce donnée est cependant relativement long et coûteux, et la lecture des données générées ne peut pour le moment pas être automatisée de façon satisfaisante. Ces marqueurs ne sont pas universels et doivent être développés spécifiquement pour chaque espèce étudiée. Cependant, les techniques de multiplexage qui consistent à amplifier plusieurs loci microsatellites dans une même réaction PCR portant sur le même échantillon permettent de réduire le coût et le temps alloué à l'obtention des données ([Guichoux et al, 2011](#)). Le développement de ces marqueurs spécifiques implique plusieurs étapes décrites par [Guichoux et al \(2011\)](#). Il nécessite tout d'abord de repérer un motif microsatellite sur une séquence d'ADN nucléaire, puis de dessiner et de tester les paires d'amorces adaptées aux séquences flanquantes au locus identifié. Une fois les amorces validées, un marqueur fluorescent coloré leur est alloué, et il s'agit alors de les multiplexer, c'est-à-dire de regrouper les paires d'amorces afin de réduire le nombre de PCR nécessaires. Le multiplexage permet de géotyper un individu au niveau de plusieurs loci (entre 2 et 4, car il existe 4 couleurs de marqueurs fluorescent couramment utilisées) en réduisant le nombre de réactions. Le multiplexage peut se faire avant la première réaction de PCR

(les amorces multiplexées sont alors ajoutées simultanément aux autres réactifs de PCR), ou avant le génotypage (les PCR sont alors réalisés avec une seule paire d'amorce, et les produits de PCR ne sont rassemblés qu'avant le génotypage). Le multiplexage doit prendre en compte la gamme de taille du microsatellite ainsi que la couleur de son marqueur afin d'éviter toute confusion au moment de la lecture. Une fois le génotypage terminé, la lecture des données peut se faire de façon partiellement automatisée grâce à des logiciels tels que Genemapper qui, une fois la gamme de taille et la couleur du marqueur associés à chaque locus renseignées, permet d'identifier les pics de fluorescence mesurés par le séquenceur. Ces pics correspondent en réalité à des pics d'abondance de fragments d'ADN. Ces pics permettent d'identifier les allèles que présentent chacun des individus.

Le principal biais associé aux microsatellites est lié à la difficulté de la lecture des données, notamment lorsque des allèles nuls sont présents. Ces allèles nuls apparaissent lorsque des mutations dans les séquences flanquantes se produisent. Ces mutations empêchent l'amplification des loci microsatellites et donc leur lecture. Leur présence augmente artificiellement le taux d'homozygotes dans la population étudiée. Leur occurrence étant due à un polymorphisme réel dans les séquences flanquantes, leur fréquence et leur impact peuvent donc varier géographiquement.

Un jeu de loci spécifiques à *Anoplophora glabripennis* a été développé précédemment en utilisant des individus prélevés dans une localité chinoise ([Carter et al, 2008](#)), et j'ai utilisé ces 15 marqueurs microsatellites pour étudier la structure des populations et reconstruire les voies d'invasion d'*A. glabripennis* à travers le monde (**Article 2**).

2.2- Les méthodes

L'utilisation de marqueurs mitochondriaux permet de comparer les profils de variations au sein et entre les populations natives et/ou introduites sur la base d'indices qui résument la diversité observée dans chacune des populations étudiées. Ces indices (nombre d'haplotypes privés par population, nombre de sites variables, nombre d'haplotype, diversité haplotypique) renseignent sur la répartition de la diversité au sein de l'espèce, et constituent une première étape pour formuler des hypothèses quant à l'histoire de l'invasion d'une espèce. La diversité génétique mise en évidence grâce aux marqueurs microsatellites peut, quant à elle, être synthétisée sous la forme d'indices pour pouvoir comparer les populations entre elles afin d'estimer les niveaux de divergence. Ces indices utilisent la proportion d'hétérozygotes dans les populations pour décrire la distribution de la diversité génétique au sein et entre populations. Ils se basent généralement sur la proportion d'hétérozygotes observés dans la population à chacun des locus, et la comparent à la proportion d'hétérozygotes attendue sous l'hypothèse d'Hardy-Weinberg. Ainsi, les indices de fixation de Wright (1969) permettent de comparer la différenciation entre plusieurs populations (F_{st}), ou de

rendre compte de la diversité au sein même d'une population (F_{is}) (Weir & Cockerham, 1984).

Les différences génétiques entre individus peuvent être visualisées sous forme d'arbre, grâce à différentes techniques qui présentent toutes l'intérêt de pouvoir être utilisées avec différents types de données, aussi bien mitochondriales que nucléaires (Kerdelhué & Rasplus, 2002 ; Kim & Sappington, 2013). Ces arbres renseignent sur la proximité qui existe entre individus ou populations, et permettent de formuler des hypothèses quant aux routes d'invasions. En effet, le regroupement observé des individus permet d'avoir un premier aperçu de l'origine des populations introduites, sous réserve que la variabilité des populations natives soit connue et structurée. Une autre façon de visualiser les différences génétiques qui existent entre populations ou entre individus est la reconstruction de réseaux qui permettent de facilement mettre en évidence les relations entre haplotypes ou génotypes de différentes populations, et donc de formuler des hypothèses quant à l'histoire de l'invasion par une espèce (e.g. **Article 1**, Hoos et al, 2010 ; Carter et al, 2009 ; De-la-Mora et al, 2015).

Certaines méthodes sont basées sur des estimations de probabilité d'assignation (e.g. Ciosi et al, 2008). Ces probabilités permettent d'identifier la population source d'individus récemment introduits tels que des migrants de première génération (e.g. Piry et al, 2004), même si la différenciation génétique dans la zone native est faible et que la population introduite a subi un fort effet fondateur. En effet, les valeurs des probabilités d'assignation restent inchangées pour une large gamme d'intensité de goulot d'étranglement même si leur variance augmente, puisque les allèles les plus fréquents dans la population source ont tendance à se maintenir dans la population introduite. Les individus introduits ayant subi un goulot d'étranglement ont donc tendance à présenter la plupart des allèles les plus fréquents de la population source, résultant en de fortes probabilités d'assignation entre population source et population introduite (Pascual et al, 2007). Ces méthodes de clustering sont de plus en plus répandues pour déterminer l'origine des populations invasives. La correspondance très nette entre une population invasive et une des populations sources potentielles est considérée comme un indice fiable de l'origine possible de l'invasion, mais suppose un échantillonnage exhaustif de la zone d'origine.

L'Approximate Bayesian Computation (ABC) est une méthode développée au début des années 2000 (Beaumont et al, 2002) pour faire face à l'accroissement de la quantité et de la complexité des données génétiques générées, et peut permettre de démêler les situations complexes d'invasion. L'ABC se base sur des informations résumées issues du jeu de données génétiques brut, et sur l'approximation de la vraisemblance de modèles évolutifs par la génération massive de données simulées. Les statistiques résumées choisies (par exemple pour des marqueurs microsatellites : nombre moyen d'allèles privés par locus, valeur de F_{st} , assignation moyenne des individus d'une population à une autre population, nombre moyen d'allèle par locus,

taux d'*admixture* pour chaque trio de population, hétérozygotie moyenne attendue, nombre moyen d'allèle partagé pour chaque paire de population,...) doivent permettre de représenter le maximum d'information sous la forme la plus simple possible. Une analyse ABC se décompose en trois étapes principales : (i) formulation des scénarios évolutifs envisagés et des distributions *a priori* des paramètres historiques, démographiques et génétiques, (ii) choix des statistiques et simulation massive de données génétiques selon chaque scénario et (iii) comparaison des jeux de données simulés avec le jeu de données observé (Csilléry et al, 2010). Il est ainsi possible de comparer différents scénarios évolutifs de manière quantitative dans un cadre Bayésien, et de sélectionner un des scénarios sur la base de sa probabilité *a posteriori*. L'ABC présente cependant quelques limitations : (i) le côté subjectif du choix des scénarios et des paramètres du modèle, (ii) la difficulté de choisir les statistiques résumées qui décrivent suffisamment bien les données sans pour autant en sélectionner un trop grand nombre et (iii) les problèmes de temps de calcul qui limite le nombre de populations qui peuvent être analysées simultanément. L'effet de la subjectivité de l'expérimentateur est cependant réduit à plusieurs niveaux. Tout d'abord, la méthode d'ABC laisse la liberté d'intégrer aux scénarios des populations « fantômes » qui correspondent à des populations potentielles qui n'auraient pas été échantillonnées. Des étapes de « contrôle qualité » permettent par ailleurs d'évaluer la vraisemblance des hypothèses utilisées pour construire le modèle et des résultats. Une partie de ces limitations, notamment celles liées au temps de calcul et de simulation des jeux de données a été réduite par l'adaptation d'un algorithme, le « Random Forest » (Pudlo et al, 2015), à l'Approximate Bayesian Computation (**Encadré 6**). Il permet de réduire considérablement le nombre de simulations nécessaires pour discriminer les scénarios, et par conséquent, le temps de calcul associé.

Encadré 6 : Focus sur l'ABC-Random Forest pour retracer les routes d'invasion

L'ABC est largement utilisé pour étudier les cas d'invasion biologiques (Guillemaud et al, 2010), mais malgré de nombreux avantages, cette méthode présente l'inconvénient d'être basée sur un très grand nombre de simulations qui la rendent couteuse en temps. Le temps de calcul est relatif au nombre d'individus, de populations, et de scénarios testés (Lombaert et al, 2014b). Par ailleurs, il a été mis en évidence que les résultats pouvaient se révéler inexacts dans certains cas (Robert et al, 2011). Un algorithme a donc été adapté aux questions des invasions biologiques dans le but de contourner ces limitations notamment en réduisant le temps de calcul nécessaire à la discrimination entre les scénarios, mais aussi en permettant d'intégrer toutes les statistiques descriptives disponibles (Pudlo et al, 2015). Cet algorithme appelé Random Forest (RF) permet de choisir le scénario le plus probable en utilisant un nombre plus réduit de simulations. En amont des calculs, il s'agit de créer une base de données comprenant une partie des jeux de données simulés par une méthode d'ABC classique, résumés à l'aide de statistiques. Plusieurs centaines d'arbres de décision sont construits, dont chaque branche dépend de la relation entre les données simulées et les statistiques qui les décrivent. Les jeux de données simulés qui n'ont pas été utilisés pour construire les arbres (« *out-of-bag simulations* ») sont réinjectés dans ces arbres, et permettent de déterminer le taux d'erreur (« *prior error rate* ») des arbres, et donc de valider la vraisemblance du choix du meilleur scénario. Cet algorithme présente l'intérêt d'être robuste au choix et au nombre de statistiques utilisé pour résumer les jeux de données, de permettre la discrimination des scénarios de façon fiable, et surtout de ne nécessiter qu'une puissance computationnelle réduite.

En choisissant parmi les différents scénarios, l'analyse identifie la source la plus probable pour une population introduite donnée. Les résultats sont donnés sous la forme de différents niveaux de support associés aux scénarios. L'identification de la source Y d'une population X parmi un nombre fini de sources possibles ne signifie pas forcément que la population X provient directement de la population Y, mais plutôt que les individus fondateurs de cette population X proviennent d'une population génétiquement la plus similaire à la population Y au sein de l'échantillonnage et des populations « fantôme ». Cependant, afin de simplifier l'interprétation des résultats, les études utilisant l'ABC-FR considèrent généralement que la source la plus probable de la population X est la population Y.

2.3- Structure et diversité des populations d'*Anoplophora glabripennis* : un premier pas vers la reconstruction des voies d'invasion

L'étude présentée dans ce chapitre vise à révéler la structure génétique des populations natives et invasives du capricorne asiatique, avec une attention particulière portée aux foyers européens. Elle fait suite à deux études principales focalisées quant à elles sur la structure génétique des populations asiatiques et nord-américaines (Carter et al, 2009, 2010). Ces deux études antérieures ont permis de montrer que dans leur zone native, les populations d'*A. glabripennis* semblent peu structurées géographiquement (Carter et al, 2009) et que les populations invasives nord-américaines résulteraient d'introductions multiples (Carter et al, 2010). Compte tenu de l'historique des détections du capricorne asiatique en Europe, j'ai fait l'hypothèse que la structure génétique des foyers échantillonnés découlait de plusieurs événements d'introduction distincts. En effet, l'espèce est connue pour disperser peu, et des foyers distants géographiquement ont été détectés à des dates très proches. Si *a priori*, la dispersion anthropique à partir d'un unique point d'introduction ne pouvait être exclue, le nombre très important d'interceptions de spécimens dans les ports et aéroports laissait supposer que l'hypothèse de multiples introductions était vraisemblable.

Le fragment d'ADN mitochondrial du gène *COI* a été utilisé dans l'étude présenté dans l'article 1 pour inférer la structure des populations invasives d'*A. glabripennis*. Ce fragment de 710 paires de bases a été amplifié en utilisant la paire universelle d'amorce HCO2198-LCO1490 (Folmer et al, 1994), et 485 paires de bases ont été conservées afin de limiter les problèmes de lecture et de données manquantes en début et fin de séquence. La prévalence de ce marqueur dans les études génétiques en général, et la mise à disposition de données en ligne m'a permis de joindre aux séquences que j'ai généré au laboratoire une quantité importante de données issues de localités que je n'avais pas échantillonnées, et donc de bénéficier d'un échantillonnage plus large. J'ai donc utilisé des séquences de 23 populations européennes, auxquelles j'ai associé 25 populations nord-américaines et 41 populations asiatiques dans le but de comparer la diversité et la structure observées dans chacune des trois zones. Outre les avantages des gènes mitochondriaux détaillés plus haut, le fragment utilisé dans cette étude m'a permis d'identifier par barcoding l'ensemble des individus séquencés. En effet, les larves d'*A. glabripennis*, surtout aux premiers stades, peuvent être difficiles à distinguer morphologiquement d'autres espèces (Pennacchio et al, 2012). Ainsi, la totalité des foyers que j'ai pu échantillonner sont bien contaminés par l'espèce *A. glabripennis*.

Les résultats relatifs à l'aire native ne permettent pas de révéler une structuration phylogéographique des populations asiatiques, ce qui confirme les résultats de Carter et al (2010). En effet, la distribution des haplotypes dans l'aire native ne semble être contrainte par aucune structure. Cependant, on retrouve dans certaines zones telles que la Corée du Sud ou la Mongolie Intérieure (Nord de la Chine) des haplotypes qui ne sont recensés nulle part ailleurs, et qui témoignent sans doute d'une

structuration ancestrale gommée par les mouvements de populations plus récents. Il apparaît en outre que certains haplotypes (haplotypes 1 et 2 dans l'**article 1**) sont particulièrement abondants et répartis dans toute la zone asiatique échantillonnée.

En Amérique du Nord, la répartition des haplotypes semble indiquer plusieurs introductions de l'espèce (**articles 1 et 2**), comme le suggéraient déjà [Carter et al \(2010\)](#). En Europe, les résultats révèlent un scénario complexe à l'origine de la structure actuelle des foyers. En effet, la présence d'haplotypes génétiquement distants suggère que la répartition actuelle de la diversité génétique de l'espèce en Europe résulte de plusieurs événements d'introduction. L'exemple le plus marqué est celui du foyer de Braunau en Autriche, qui fut le premier détecté en Europe en 2001, et du foyer de Gien en France détecté en 2003. Chacun des foyers est caractérisé par un haplotype unique, et ces haplotypes diffèrent de trois pas mutationnels. Ces localités sont en outre trop distantes pour avoir été connectées par dispersion naturelle (**Article 3** ; [Smith et al, 2001](#) ; [2004](#) ; [Lopez et al, 2017](#)), et un déplacement anthropique de certains individus aurait été mis en évidence par l'analyse : l'hypothèse d'événements d'introduction distincts est donc la plus probable.

L'hypothèse d'une propagation, anthropique ou naturelle, au sein de la zone envahie après la première introduction de l'espèce a été évoquée pour certaines populations. En Amérique du Nord dans la région de New York City, du bois infecté a probablement été déplacé sur une cinquantaine de kilomètres et permis la formation d'un nouveau foyer ([Haack et al, 1996](#)), ce que confirment les résultats de [Carter et al \(2010\)](#). Mes résultats indiquent en outre un processus similaire autour de Toronto au Canada, déjà suspecté par [Turgeon et al \(2015\)](#). De la même façon en Suisse, le foyer de Brünisried résulte, au moins en partie, de l'introduction d'insecte depuis le foyer de Marly transportés via du bois de chauffage ([Eidg. Forschungsanstalt WSL, 2014](#)). Le même processus semble avoir aussi concerné d'autres localités telles que celles de Furiani en Haute-Corse où la quasi-totalité des individus échantillonnées dans les foyers avoisinants présentent le même haplotype.

Ainsi, cette étude montre que la distribution des populations d'*A. glabripennis* dans ses deux zones d'introduction résulte probablement de scénarios d'invasion similaires mêlant introductions multiples et propagation secondaire.

*Outre l'article présenté ci-dessous, cette étude a fait l'objet de trois communications orales dans des colloques internationaux (GEFF, 2015 ; Neobiota, 2016 ; SFE, 2016, voir **Annexe I**)*

Article I – Fifteen years after the first record
of the Asian longhorned beetle in Europe:
First insights of a complex invasion pathway?

Complex invasion history of the Asian long-horned beetle: fifteen years after first detection in Europe

Marion Javal¹  · Alain Roques¹ · Julien Haran^{1,2} · Franck Hérard³ · Melody Keena⁴ · Géraldine Roux^{1,5}

Received: 29 May 2017 / Revised: 5 September 2017 / Accepted: 13 September 2017
© Springer-Verlag GmbH Germany 2017

Abstract The Asian long-horned beetle (ALB), a Cerambycidae, is an urban tree pest native to East Asia accidentally introduced to other continents via solid wood packing material. It was first detected in Europe in 2001, and since then infestations have been found in ten European countries. Using a 485-bp-long fragment of the mitochondrial barcode gene (COI), we studied the genetic diversity and structure of ALB populations in both native and invaded ranges, with a specific focus on Europe. Three main haplotypes were found across the native and invaded distribution of ALB. The native area in Asia was the most diverse with 23 haplotypes, but a low genetic structure was observed. Our results revealed up to nine distinct haplotypes that was diverged by no more than six mutational steps in European populations collected from 2001 to 2016. Nevertheless, the genetic

structure was characterized by one widespread dominant haplotype in Europe. The overall complex genetic structure observed in Europe suggested a convoluted invasion scenario. Indeed, invasion history may include several introduction events as well as secondary dispersal.

Keywords Biological invasion · *Anoplophora glabripennis* · ALB, genetic structure · Mitochondrial marker · Cytochrome oxidase I (COI)

Key messages

- The Asian long-horned beetle (ALB) *Anoplophora glabripennis* is a significant invasive pest of urban trees in Europe and North America.
- We investigated the genetic structure of this species in both invaded and native ranges, with a specific focus on the European outbreaks, using the mitochondrial COI gene.
- Our results showed that the patterns of introduction of ALB in Europe are complex, and potentially include multiple introduction events coupled with secondary spread within the invaded range.
- These data provide crucial information to optimize and target management measures, as well as prevent further introductions.

Introduction

Many studies show large increases in the introduction rates of invasive alien species (IAS) in the 19th and 20th centuries, and the worldwide acceleration of invasions was

Communicated by J. D. Sweeney.

Electronic supplementary material The online version of this article (doi:10.1007/s10340-017-0917-1) contains supplementary material, which is available to authorized users.

✉ Marion Javal
marion.javal@gmail.com

¹ INRA, UR0633, Zoologie Forestière, 45075 Orléans, France

² CBGP, CIRAD, Montpellier SupAgro, INRA, IRD, Univ. Montpellier, Montpellier, France

³ USDA Agricultural Research Service, European Biological Control Laboratory, Campus International de Baillarguet, CS90013 Montferrier-sur-Lez, 34980 Saint-Gély-du-Fesc Cedex, France

⁴ Northern Research Station, Northeastern Center for Forest Health Research, USDA Forest Service, Hamden, CT 06514, USA

⁵ Université d'Orléans, COST, 45075 Orléans, France

shown to be concomitant with the increasing intercontinental and regional trade favoring entry and dissemination (e.g., Roques et al. 2016), changes in host plant distributions (e.g., Hurley et al. 2016), and with the climate change (Walther et al. 2009; Ramsfield et al. 2016). However, patterns differ between regions and considered taxa during recent decades (Hulme 2009; Aukema et al. 2010; Roques 2010; Hurley et al. 2016). In Europe, the annual mean number of newly recorded alien insect species has nearly doubled in a little less than half a century (Roques 2010). In addition, once established in Europe, most alien insects appear to spread much more rapidly than prior to the 1990s (Roques et al. 2016). Indeed, the recent changes in European political and economic policies combined with the liberalization of trade and travel are hypothesized to facilitate the dissemination of invasive alien species once they are introduced (Roques et al. 2016).

The genetic structure of an invasive population usually reflects its introduction history, which is mainly defined by the number of introductions events, the steps on the introduction pathways and the number of propagules introduced at each step (Dlugosh and Parker 2008; Garnas et al. 2016). Multiple introductions are, for example, a common scenario for IAS, and have been identified for several insect species (e.g., Lombaert et al. 2010; Ciosi et al. 2008). These multiple introduction events can strengthen invasive populations since they can help maintaining a diversity comparable to or even greater than that of the native zone (Dlugosh and Parker 2008; Roman and Darling 2007; Estoup et al. 2016; Roques et al. 2016). This is especially true if the additional introductions come from a genetically differentiated population (Dlugosh and Parker 2008; Rius and Darling 2014), as it increases the probability of introducing genetically different individuals. The potentially higher resulting diversity can counterbalance the deleterious effects of genetic drift or inbreeding depression and may contribute to the settlement and persistence of an invasive alien species (IAS) by increasing their ability to adapt to their new environment (Estoup et al. 2016). Another invasion scenario is the bridgehead effect in which a successfully introduced population acts as the source of the colonists that invade another area (Lombaert et al. 2010). This has already been demonstrated for several species, and it seems to be common for IAS (Yang et al. 2012; Lombaert et al. 2010; Hurley et al. 2016; Garnas et al. 2016). Deciphering population structure of native and invasive populations is moreover a crucial step for identifying an IAS, managing established populations and preventing further introductions (Estoup and Guillemaud 2010; Essl et al. 2015). These management practices need to be adapted for the invasive population of the targeted IAS, and the management of introduced populations requires a better understanding of the dynamics of the

invasion itself, with an assessment of parameters such as the number of introduction events, the frequency of new introductions or the relationships between different populations both in the native and invaded ranges (Roderick and Navajas 2003).

The Asian long-horned beetle (ALB) *Anoplophora glabripennis* (Motschulsky) (Coleoptera: Cerambycidae), native to China and Korea (Lingafelter and Hoebeke 2002) is listed among the one hundred worst IAS in the world (Lowe et al. 2000). In its native range, ALB has primarily been a pest of tree plantations, windbreaks and urban trees (Pan 2005). In native hosts of Korea, ALB is found at fairly low densities in forested riparian areas where it is not a pest (Williams et al. 2004a). ALB infestations and range expansion in Asia were shown to be linked to widespread afforestation and reforestation efforts in China since the 1960s (Haack et al. 2010). The constant increase in international trade from Asia since the early 1980s (Normile 2004) has likely increased the probability of its spread, given that ALB larvae can be transported hidden within untreated solid wood packing material (Bartell and Nair 2003; Hu et al. 2009; Haack et al. 2010). As a result, established populations of ALB have been reported in North America since 1996 (Haack et al. 1996) and in Europe since 2001 (Hérard et al. 2006). However, the year of detection does not necessarily correspond to the year of introduction, as it may take several years after introduction before the first signs of the infestation are detected (Favaro et al. 2013). In North America, ALB was detected for the first time in 1996 in the USA (Haack et al. 1996) and in 2003 in Canada (EPPO Global Database), and is still under eradication (Haack et al. 2010). In Europe, since the first record in Austria in 2001, additional infestations have been detected in other countries including France (2003), Germany (2004), Italy (2007), Belgium (2008), the Netherlands (2010), Switzerland (2011), UK (2012), Finland (2015) and Montenegro (2015) (EPPO Global Database). Despite the eradication programs initiated in Europe (Haack et al. 2010), ALB populations are still reproducing and potentially spreading in some parts of Europe (Fig. 1). This wood-boring insect can damage and ultimately kill a large number of tree species. Its life history traits and ecology have been recently reviewed by Meng et al. (2015). Briefly, females lay their eggs under the bark of apparently healthy deciduous trees (Haack et al. 2010; Meng et al. 2015). Adults do not disperse far and tend to stay in the vicinity as long as host quality for the larvae is adequate (Sawyer 2009; Hu et al. 2009). In its native range, most ALB infestations are seen in urban environments and in monoculture stands (Smith et al. 2009). In Europe, no population has been detected in natural forests so far, the beetles being found only in urban environments (Hérard et al. 2006). The situation is similar in North America with

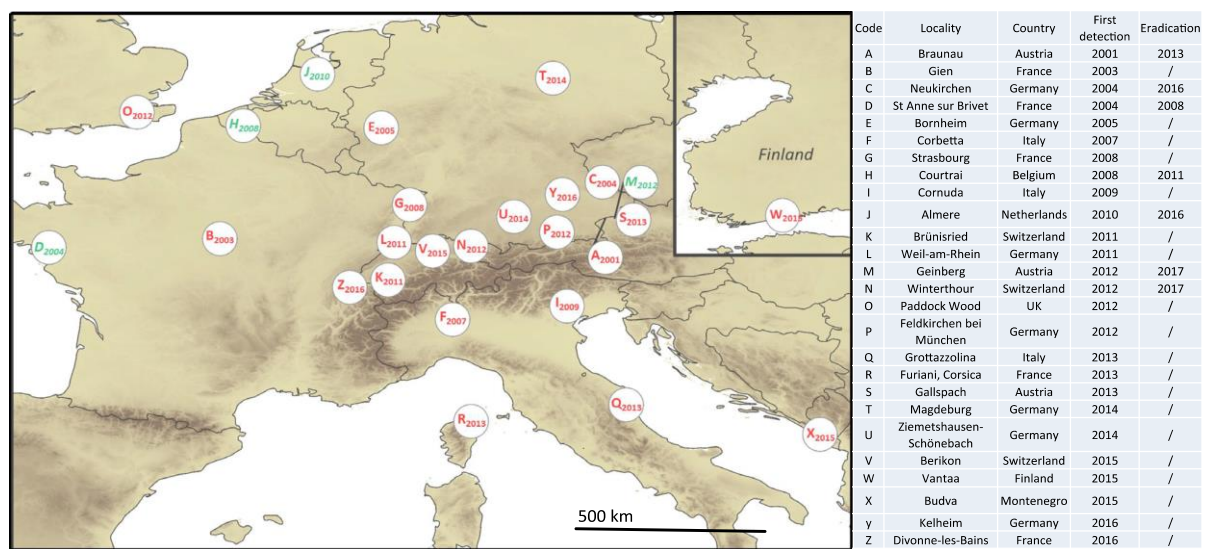


Fig. 1 Record of the distribution of ALB in Europe since its first detection in 2001. The active infestations to date are represented in red and bold; the eradicated infestations are in green and italic. Infestations reported at less than 20 km from each others are

considered identical. Table on the right summarizes the codes reported on the map, the site associated and the dates of detection and eradication if relevant

the exception of a population detected in 2008 in a peri-urban forest in Massachusetts, USA (Dodds and Orwig 2011). This highlights the fact that ALB could be a threat for natural environments and that its management is of crucial importance.

To our knowledge, several studies of the genetic structure of ALB have been published focusing mainly on the native Asian and the invaded North American ranges (An et al. 2004; Carter et al. 2008, 2009, 2010). In the native range, Carter et al. (2009) reported a pattern of genetic admixture among Asian populations using mitochondrial DNA and microsatellites markers. They hypothesized that this pattern could be linked to the reforestation efforts to combat desertification in China, and they assumed that the natural dispersal abilities of ALB may have also played a role. More recently, Carter et al. (2010), using mitochondrial DNA and microsatellite markers showed that several introduction events may explain the observed genetic pattern in invaded areas, but their dataset mainly focused on North America and Europe was not fully investigated.

In this study, the genetic structure of European ALB populations was surveyed using the mtDNA cytochrome oxidase 1 (COI) gene. This gene has been widely used to study the phylogeography of endemic species (De-la-Mora et al. 2015; Drag et al. 2015), but also to trace invasions (Downie 2002; Yang et al. 2012; Auger-Rozenberg et al. 2012; Lippens et al. 2017). The aim of this study is to determine the genetic structure of the invasive populations and survey the genetic diversity observed among these

populations, with specific attention to the European infestations. The genetic structure of ALB in Europe is compared with the patterns observed in the North American invaded range and the Asian native range. This work is the first comprehensive study analyzing almost 700 individuals from three continents, and will help to understand the invasion process as well as develop effective containment and management measures.

Materials and methods

Sampling and building dataset

Fresh ALB samples were collected in China in the summer of 2016 to broaden the Asian native range sampled beyond the specimens that were already available for DNA sequencing. Therefore, a total of 96 beetles from 17 sites were analyzed (Table 1). Additionally, the DNA from 55 specimens from 7 North American sites and 93 specimens from 20 European sites were sequenced (Fig. 2, Table 1). Most specimens were collected alive and preserved in 96% ethanol until DNA extraction; the others were stored frozen. Most insects were collected as adults, which made their identification easy. Immature stages were identified morphologically when possible, and the identification was checked by comparing their DNA sequence with the Genbank database, since *A. glabripennis* larvae can easily be confused with those of *A. chinensis*, a closely related

Table 1 Summary of sampling sites and common parameters of genetic diversity of the Asian long-horned beetle

	Country	State/province (closest town)	Date of collection	Longitude	Latitude	<i>n</i>	<i>N</i> variable sites	<i>n</i> ht	<i>h</i>	π	<i>r</i>
Total						696	25	23	0.715	0.00571	
Pop number (Fig. 2)	Asia					225	25	19	0.857	0.00788	
25	China	Zhejiang (Cixi)	2015	121.26	30.16	11	6	3	0.473	0.00404	0.473
26	Korea	(Incheon)	2013–14	126.7	37.45	2	0	1	0	0	0
27	Korea	(Pocheon)	2015	127.2	37.89	6	9	2	0.333	0.00619	0.333
28	Korea	(Ulsan)	2015	129.31	35.53	4	0	1	0	0	0
29	China	(Shanghai)		121.45	31.15	3	13	3	1	0.01787	1
30	China	Anhui (Wuhu)		118.35	31.33	3	3	2	0.667	0.00412	0.667
31	China	Anhui (Bengbu)		117.36	32.93	8	17	7	0.964	0.01289	0.857
32	China	Gansu (LiuHua)		103.26	35.95	2	1	2	1	0.00206	0
33	China	Gansu (Jingtai)		104.05	37.35	9	14	4	0.694	0.01237	0.556
34	China	Gansu (Lanzhou)		103.93	36.31	10	10	5	0.756	0.00724	0.756
35	China	Hebei (Langfang City)		116.66	39.5	11	2	2	0.509	0.0021	0.509
36	China	Hebei (HanDan/DA)		115.13	36.26	2	0	1	0	0	0
37	China	Hebei (HanDan/CH)		114.35	36.43	2	4	2	1	0.00825	1
38	China	Hebei (Chengguan)		116.48	37.6	3	1	2	0.667	0.00137	0
39	China	Hebei (Shijiazhuang)	2015	114.95	38.16	5	4	3	0.524	0.00236	0.524
						2					
40	China	Jilin (Lishe)		124.31	43.3	5	9	5	1	0.00948	1
41	China	Liaoning		123.43	41.83	2	0	1	0	0	0
42	China	Liaoning (Linghai)		121.36	41.15	2	0	1	0	0	0
43	China	Liaoning (XingCheng)		120.36	40.6	3	0	1	0	0	0
44	China	Inner Mongolia (Hohhot)		111.63	40.8	10	0	1	0	0	0
				111.63	40.8	9					
45	China	Inner Mongolia (Wuhai)		106.78	39.65	5	2	2	0.4	0.00165	0.4
46	China	Inner Mongolia (Hasa)		111.83	40.83	2	0	1	0	0	0
47	China	Inner Mongolia		105.95	38.81	3	4	2	0.667	0.0055	0.667
48	China	Ningxia (Qingtongxia)	2015	105.95	37.86	5	4	3	0.733	0.00467	0.6
						1					
49	China	Tianjin (Datian)		117.8	39.23	3	0	1	0	0	0
50	China	Tianjin (Chadian)		117.75	39.23	3	0	1	0	0	0
51	China	Tianjin (Jinghai)		116.9	38.93	2	0	1	0	0	0
52	China	Tianjin (Ninghe)		117.78	39.31	3	0	1	0	0	0
53	China	Shanxi (Taiyuan)		112.68	38.3	1	NA	NA	NA	NA	/
54	China	Shandong (Guanxian)		115.43	36.46	1	NA	NA	NA	NA	/
55	Korea	(Sokcho)		128.45	38.11	17	1	2	0.441	0.00091	0.441
80	China	Henan (Zhengzhou NE)		113.63	34.75	4	7	2	0.5	0.00722	0.5
81	China	Henan (Zhengzhou SM)		115.1	35.9	3	0	1	0	0	0
82	Korea	(Kangwon)		128.7	38.21	15	0	1	0	0	0
24	China	Anhui (Hefei)	2016	117.2272	31.8205	4	9	2	0.667	0.0124	0.667
83	China	Shandong (Jinan)	2016	117.12	36.6512	5	3	2	0.4	0.00276	0.4
84	China	Shandong (Taian)	2016	117.0876	36.2002	5	5	3	0.8	0.00537	0.8
85	China	Ningxia (Yanchi)	2016	107.4073	37.7832	5	2	2	0.6	0.00248	0.6
86	China	Yunnan	2016	102.71	25.0458	5	0	1	0	0	0
87	China	Inner Mongolia (Tongliao)	2016	122.2434	43.6528	5	0	1	0	0	0
88	China	Jilin (Yanji)	2016	129.5089	42.8912	5	5	2	0.4	0.00414	0.4

Table 1 continued

	Country	State/province (closest town)	Date of collection	Longitude	Latitude	<i>n</i>	<i>N</i> variable sites	<i>n</i> ht	<i>h</i>	π	<i>r</i>
89	China	Hebei (Chengde)	2016	117.9627	40.9529	4	7	3	0.833	0.00893	0.833
90	China	Heilongjiang (Harbin)	2016	126.5349	45.8037	5	6	3	0.7	0.00702	0.7
North America						322	8	7	0.715	0.00603	
1	Canada	Ontario (Tallgrass)		−75.75	45.26	11	0	1	0	0	0
2	Canada	Ontario (Northview)		−79.54	43.79	4	1	2	0.5	0.00115	0.5
3	Canada	Ontario (Sheppard)		−79.87	44.16	3	0	1	0	0	0
4	USA	New Jersey (Carteret)		−74.22	40.57	22	1	2	0.091	0.00019	0
5	USA	New York (Bayside, NYC)		−73.76	40.75	14	2	2	0.505	0.00313	0.505
6	USA	New York (Brooklyn, NYC)		−73.94	40.67	19	7	2	0.199	0.00287	0.199
7	USA	New York (Flushing, NYC)		−73.83	40.76	3	0	1	0	0	0
8	USA	New York (Forest Park, NYC)		−73.84	40.7	9	0	1	0	0	0
9	USA	New York (Kew Garden Hills, NYC)		−73.81	40.72	5	0	1	0	0	0
10	USA	New York (Long Island City, NYC)		−73.94	40.74	5	5	2	0.4	0.00412	0.4
11	USA	New York (Manhattan, NYC)		−73.97	40.78	18	0	1	0	0	0
12	USA	New York (Maspeth, NYC)		−73.9	40.72	14	2	2	0.143	0.00059	0.143
13	USA	New York (Mt Olivet Cemetery, NYC)		−73.89	40.72	9	0	1	0	0	0
14	USA	New York (Prall's Island)		−74.2	40.6	6	0	1	0	0	0
15	USA	New York (Staten Island)		−74.15	40.57	2	0	1	0	0	0
16	USA	New York (Sunnyside, NYC)		−73.91	40.74	5	0	1	0	0	0
17	USA	New York (Amityville)		−73.41	40.67	13	7	4	0.526	0.00455	0.526
18	USA	New York (Islip)		−73.21	40.72	2	0	1	0	0	0
19	USA	New York (Massapequa)		−73.47	40.68	16	2	2	0.458	0.00189	0.458
20	USA	New Jersey (Jersey City)		−74.07	40.72	14	0	1	0	0	0
21	USA	New Jersey (Linden)		−74.24	40.62	30	7	2	0.067	0.00096	0.067
22	USA	Chicago (Ravenswood)		−87.68	41.96	3	0	1	0	0	0
23	Canada	Ontario (Toronto)		−79.38	43.65	57	0	1	0	0	0
78	USA	Massachusetts (Worcester)		−72.33	42.51	15	0	1	0	0	0
79	USA	Ohio (Bethel)		−84.13	39.61	5	0	1	0	0	0
Europe						149	8	9	0.533	0.00199	
56	Switzerland	Berikon	2015	8.37	47.35	17	1	2	0.118	0.00024	0
58	Switzerland	Bruenisried	2013–14	7.27	46.75	11	0	1	0	0	0
59	Italy	Cornuda	2014	12	45.83	5	1	2	0.6	0.00124	0.6

Table 1 continued

	Country	State/province (closest town)	Date of collection	Longitude	Latitude	<i>n</i>	<i>N</i> variable sites	<i>n</i> ht	<i>h</i>	π	<i>r</i>
60	France	Upper Corsica (Furiani AR)	2015	9.43	42.68	13	1	2	0.154	0.00032	0.154
61	France	Upper Corsica (Furiani MC)	2015	9.43	42.65	7	0	1	0	0	0
62	France	Upper Corsica (Furiani NVX)	2015	9.41	42.65	5	0	1	0	0	0
92	France	Upper Corsica (Furiani LST)	2016	9.42	42.66	5	0	1	0	0	0
63	France	Upper Corsica (Furiani STD)	2015	9.44	42.65	4	0	1	0	0	0
64	Germany	Ebersberg		11.96	48.07	1	0	1	0	0	/
65	Germany	Feldkirchen		11.73	48.14	5	0	1	0	0	0
66	Switzerland	Marly	2014	7.14	46.8	8	0	1	0	0	0
67	Austria	Gallspach	2014	13.8	48.21	4	0	1	0	0	0
68	France	Loiret (Gien)	2015	2.62	47.69	7	0	1	0	0	0
69	Germany	Magdeburg		11.62	52.12	6	1	2	0.286	0.00059	0.286
70	Germany	Neubiberg		11.67	48.07	8	4	3	0.378	0.00166	0.378
71	Italy	Rapagnano	2015	13.59	43.16	2	0	1	0	0	0
72	France	Loire Atlantique (St-Anne-sur-Brivet)	2004–05	−2	47.45	4	2	2	0.5	0.00207	0.5
73	France	Bas-Rhin (Strasbourg)	2010–11–14	7.75	48.57	3	0	1	0	0	0
74	Switzerland	Winterthur	2012	8.52	47.39	11	3	2	0.182	0.00126	0.182
75	Austria	Braunau		13.04	48.25	4	1	2	0.5	0.00105	0.5
76	Germany	Neukirchen		12.96	49.25	4	2	2	0.667	0.00275	0.667
77	Italy	Milano		9.18	45.46	2	5	2	1	0.01031	1
91	France	Ain (Divonne-les-Bains)	2016	6.136	46.3581	5	0	1	0	0	0

Long longitude, Lat latitude, *n* number of sequences, *h* haplotype diversity, π nucleotide diversity. In bold, sequences obtained in our laboratory. Allelic richness after rarefaction was computed with a rarefaction size of 3

Specimens shown in bold were sequenced for this study; the other sequences have been retrieved from Genbank database

Cerambycid species invasive in Europe (Pennacchio et al. 2012). Even if the two species differ in terms of bionomics and morphology, some of their characteristics overlap making identification of isolated individuals difficult, particularly at larval and egg stages (Haack et al. 2010).

Genomic DNA was extracted from adult leg or antennal fragments or small abdominal fragment from immature stages. The NucleoSpin kit (Macherey-Nagel, Düren, Germany) was used to extract DNA according to the manufacturer instructions for a final elution volume of 100 μ L. DNA was amplified using the universal barcode primer pair HCO2198-LCO1490 for the COI mitochondrial gene (Folmer et al. 1994). The PCRs were done in a 25 μ L total volume, with 15.8 μ L ultrapure water, 2.5 μ L PCR DreamTaq Green Buffer (including 20 mM of $MgCl_2$ Thermo

Scientific®), 2.5 μ L dNTP (10 nM), 0.5 μ L magnesium chloride solution, 1 μ L of each primer, 0.5 μ L betaine solution and 0.2 μ L DreamTaq DNA polymerase (5 units/ μ L). PCR amplifications were run on a Veriti® 96 wells fast thermal cycler (Applied Biosystems®) using the following thermal conditions: a first period at 94 °C during 5 min followed by 40 cycles of denaturation (45 s at 94 °C), hybridization (50 s at 47 °C) and elongation (1.5 min at 72 °C), and a final step of elongation of 5 min at 72 °C. PCR products were purified with a NucleoSpin gel and PCR Cleanup kit (Macherey-Nagel, Düren, Germany), following the manufacturer instructions. Sequencing reactions were made on the same thermal cycler as used for PCRs. Reactions were performed in a 20 μ L volume using a Big Dye Terminator sequencing kit (v 3.0, Applied Biosystems, Foster City, CA,

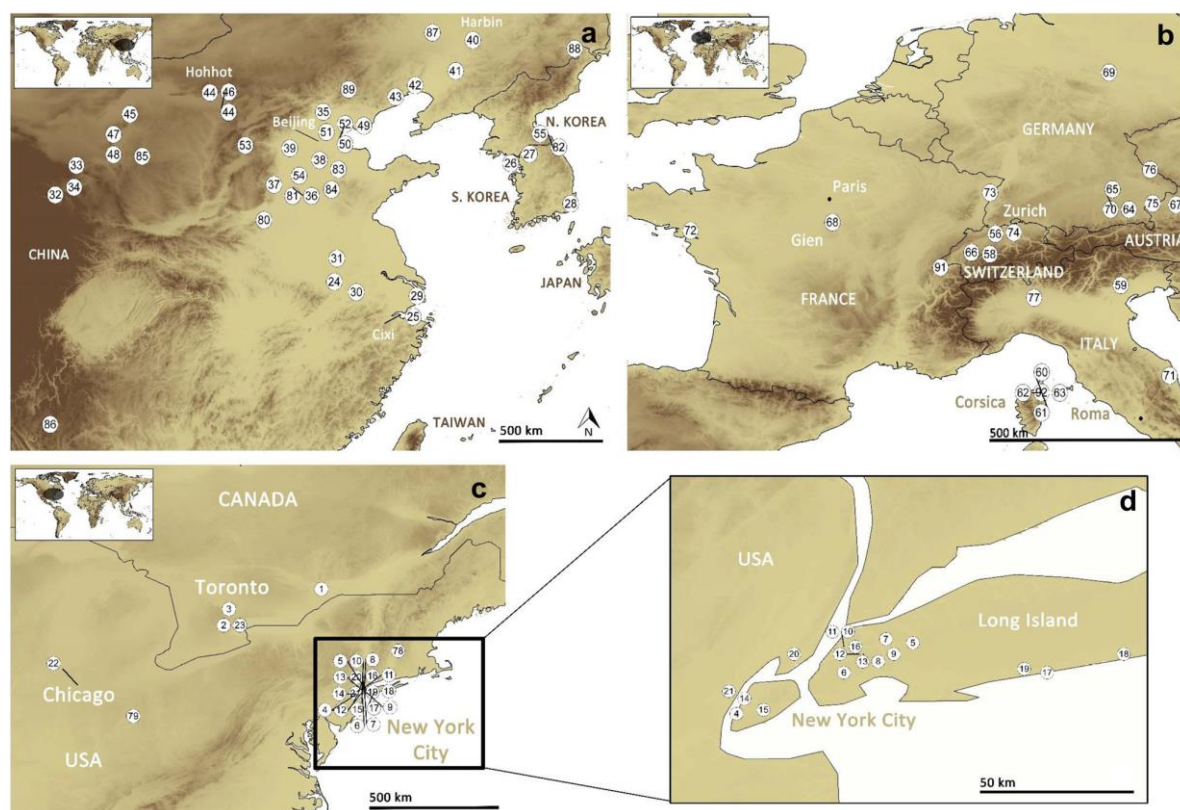


Fig. 2 Distribution of the sampling sites in Asia (a), Europe (b), North America (c) and around New York City (d). Corresponding names are shown in Table 1

USA), and both strands were sequenced in our laboratory on an ABI Prism 3500 genetic analyzer. A final fragment of 710 bp of the COI mitochondrial gene was sequenced.

Our dataset of 290 sequences was then merged with 406 sequences retrieved from GenBank (Table 1), i.e., 124 sequences from 29 Asian sites, 267 sequences from 20 North American sites and 15 sequences from 4 European sites were added, mainly resulting from the study of Carter et al. (2010). Our total dataset is thus based on 225 sequences from Asia (from 1 to 17 sequences per site), 322 from North America (from 2 to 57 sequences per site) and 149 sequences from Europe (from 2 to 17 sequences per site), encompassing 89 sites. Details of sampling and origin of the all the sequences are given in Fig. 2 and Table 1. Accession numbers of the sequences are available in Table S2.

Data analysis

In order to minimize the risk of potential pseudogenes in our dataset and to avoid overestimation of the genetic diversity, the presence of double peaks on

electropherograms was checked using CodonCode Aligner V.3.7.1. (CodonCode Corporation, Centerville, MA, USA) with a specific attention on informative sites (Song et al. 2008; Haran et al. 2015). Stop codon and frame shifts were also checked using GeneDoc version 2.7 (Nicholas et al. 1997).

All the sequences were aligned using GeneDoc version 2.7 (Nicholas et al. 1997), and a final alignment of 485 bp was considered for the analysis. Common parameters of genetic diversity, i.e, number of haplotypes per site and haplotype and nucleotide diversity were calculated using DNASp v5 (Librado and Rozas 2009). Contrb version 1.02 (Petit et al. 1998) was used to compute rarefaction to estimate the allelic richness (r) taking the sample size bias in consideration, rarefaction size being set at 2. A haplotype network was built using minimum spanning network ($\epsilon = 0$) in PopART (<http://popart.otago.ac.nz>). Three main haplotypes were identified (haplotypes 1, 2 and 3), and other units (haplotypes 4–23) were colored according to their distance from the three main ones. Haplotype distribution and their frequency (Fig. 5) were projected on a map using ArcGIS 9.3 (ESRI, Redlands, CA, USA).

Analyses of molecular variance (AMOVA) were performed on Asian and European populations to measure the partitioning of genetic variance between groups of populations (Excoffier et al. 1992) in Arlequin 3.1 (Excoffier et al. 2005). A first AMOVA was performed on four clusters of Asian populations grouped by geographic proximity: beetles sampled in Western, Southern, Eastern and Central Asia, respectively. A second AMOVA was performed on geographic clusters of European populations, in order to identify a potential spread of the beetles around one or more primary introduction points. Therefore, 6 clusters were created based on geographic proximity, gathering respectively beetles from Corsica, Switzerland and nearby French sites, Southern Germany and Austria; Italy, northwest France and Northern Germany. Finally, a third AMOVA was performed on groups of European populations based on their detection date, in order to test whether populations introduced simultaneously were genetically close.

Results

A total of 23 haplotypes resulting from 23 variable sites (Fig S1) were identified out of the 696 sequences analyzed, leading to a global haplotype diversity (h) of 0.715 and a nucleotide diversity (π) of 0.00571 (Table 1). The number of haplotypes per locality ranged from 1 to 7 among the 41 native Asian sites ($h = 0.867$, $\pi = 0.00847$, $r = 0.821$), from 1 to 4 among the 25 invaded North American sites ($h = 0.715$, $\pi = 0.00603$, $r = 0.499$) and from 1 to 3 among the 23 invaded European sites ($h = 0.533$, $\pi = 0.00199$, $r = 0.548$). Three haplotypes were predominated and were common to both the native and invaded ranges (Figs. 3 and 5, haplotypes 1, 2 separated by only one mutation and, to a lesser extent, haplotype 3), representing respectively nearly 42, 29 and 12% of the total number of sequences analyzed for Europe, North America and Asia, respectively. Twelve haplotypes were private to Asia, three were private to Europe (haplotypes 5, 10 and 23, found respectively in sites 68 and 73, 76, 77 and 78) and one was private to North America (haplotype 8, site 2) (Fig. 4). Three other haplotypes were shared only between Europe and Asia (haplotypes 9, 21 and 22), and one was observed only in both North America and Asia (haplotype 4). Haplotypes common to the two invaded ranges were always also found in Asia (Fig. 4). The invaded ranges had lower allelic richness than the native range ($r = 0.548$ and $r = 0.499$ for Europe and North America, respectively, *versus* $r = 0.821$ in Asia). Less haplotype diversity ($h = 0.551$) and less nucleotide diversity ($\pi = 0.00206$) were observed in Europe than in North America ($h = 0.715$, $\pi = 0.00603$).

No clear genetic structure emerged from the Asian populations. Although the AMOVA showed that the percentage of variation was homogeneously distributed among the sources of variation (Table 2a), it revealed a slightly but significant effect of geography on the distribution of the genetic variance (23%). Hence, some haplotypes seem to be specific to their geographic areas. For example, the haplotype 4 was only found in north central China (site 44), and the haplotype 15 only in northeast China (site 33). In the same way, haplotypes 17 and 18 are predominantly found in South Korea.

Analysis of the genetic structure within Europe (AMOVA) showed that when European populations were grouped by geographic proximity, most of the variation was among populations within geographic clusters (61.54%, $p \leq 0.01$), and a relative small part of the genetic variance (24%, $p \leq 0.1$) was attributed to between geographic clusters (Table 2b). When sites were grouped by date of first detection, the highest percentage of genetic variance was attributed to variations among groups (53.59%, $p \leq 0.01$). Differences among sites within groups explained 31.41% of the variation ($p \leq 0.01$), and differences within sites were accounted for 15% of the variation ($p \leq 0.01$, Table 2c).

The two invaded ranges were each characterized by two closely related dominant haplotypes (haplotype 1 in North America and especially in Canada where it is the only haplotype sampled, haplotype 2 in Europe). The North American range also included the more distant haplotype 3, which is more frequently found in East Asia. However, this haplotype was only found in the area of New York City (Fig. 5c, d), and this area is the most diversified in North America. The genetic structure in Europe is characterized by closely related haplotypes, with the exception of one haplotype found in Milano (Italy, haplotype 3). Two haplotypes (haplotypes 2 and 10) including one that has not been found in other European sites were found in site 76 (Braunau, in Austria) where the first European infestation was detected. In France, in addition to the main haplotype 2 distributed in six sites, a private haplotype (haplotype 5) was present in central and western sites (68 and 73). In Corsica, all the sites were genetically homogeneous (haplotype 2), except for site 60 where one specimen belonged to haplotype 9, which is also found in Germany (site 69). The most diversified site in Europe was located in Germany (site 70), with three haplotypes identified.

Discussion

Since the first detection of ALB outside its native range, multiple infestations of this species have been reported across Europe and North America. The present study gives

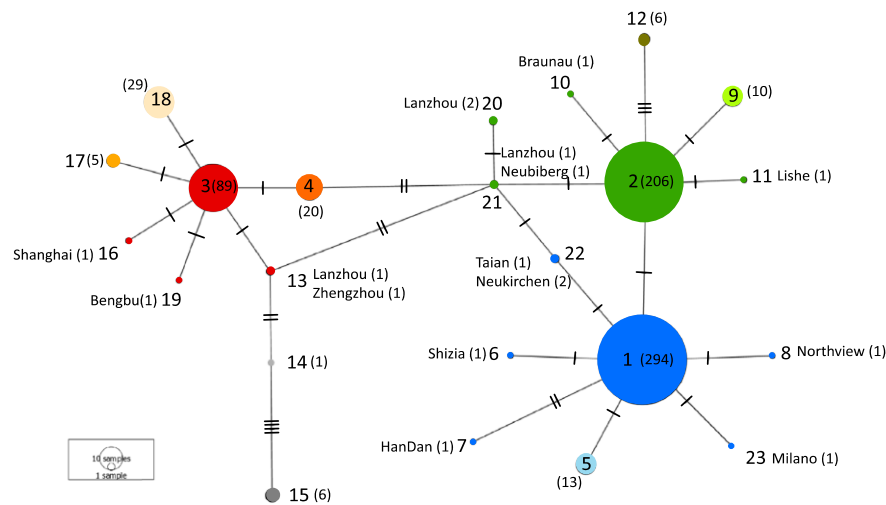


Fig. 3 Minimum spanning haplotype network. Mutational steps are symbolized by dashes, and the diameter of the circles is proportional to the number of individuals that belong to each haplotype. Numbers of specimen per haplotype are given in parentheses. Haplotype 1, 2 and 3 are considered the main haplotypes. Units gathering less than five individuals and distant less than two mutational steps from the

closest main haplotype take its color. A color similar to the one of the closest haplotype is given to units gathering more than five individuals or distant of more than two mutational steps from the closest main haplotype. Finally, units that cannot connect to any main haplotype are colored in gray. We showed details for units that are not identifiable on the projection map (Fig. 4)

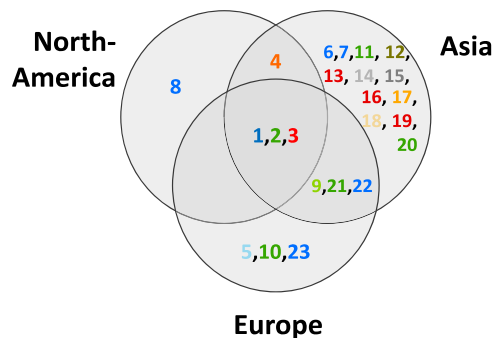


Fig. 4 Venn diagram describing the number of haplotypes that are either private, common to 2, or common to all 3 regions. Numbers and colors correspond to the haplotype network are shown in Fig. 3

an overview of the current genetic structure of the invasive populations with a specific focus on European populations. We showed that among the 23 haplotypes identified, the three most common haplotypes identified in the native range are also present in both invaded ranges, Europe and North America. Two of them are closely related and dominate all three regions, whereas the third one appears to have established only locally in New York and Milano, Italy. This provides a first step to formulate a hypothesis on the invasion pathways of this beetle across the world. Moreover, genetic analysis allowed us to confirm that all specimens sampled across Europe, including immature stages, were correctly identified as *A. glabripennis*.

Structure within the native range

As expected, the results confirm the native range of ALB as being by far the most genetically diverse area (Suarez et al. 1999; Allendorf and Lundquist 2003; Roman and Darling 2007; Yang et al. 2012), and signs of an ancestral structure may still be visible across Asia. Indeed, some haplotypes seem to be specific to their sampling areas, as shown by the analysis of molecular variance among the geographical clusters. Using RAPD, An et al. (2004) found signs of a former genetic structure in Asia. They concluded that the six Asian populations they sampled formed two clusters: the first one grouping insects from Shandong, Ningxia, Shaanxi, Hebei and Nei Mongolia, and the second comprised of specimens from Gansu. Indeed, the regions of the first cluster are quite homogeneous according to our data, with a strong abundance of the two closely related haplotypes 1 and 2. Nevertheless, we analyzed more populations from the native range, including beetles from southern areas of China, sequenced mitochondrial DNA which provides finer resolution of genetic diversity than RAPD, and generally found no clear phylogeographic structure for ALB populations in China. These preliminary results must be confirmed as the sampling was not sufficiently exhaustive, especially in southern Asia, to provide a reliable distribution of the haplotypes in Asia.

This lack of clear genetic structure is not typical of a native range (Hewitt 2000; Kerdelhué et al. 2014), which is

Table 2 Results of AMOVAs

Source of variation	d.f.	Sum of squares	Variance components	Percentage of variation	<i>p</i> values
(a) AMOVA—Asian populations grouped by geographic proximity					
Among groups	3	124.828	0.58153	22.45***	0.000
Among populations within groups	36	233.108	1.03350	39.89***	0.000
Within populations	185	180.513	0.97575	37.66***	0.000
(b) AMOVA—European populations grouped by geographic proximity					
Among groups	5	46.125	0.22492	23.63*	0.079
Among populations within groups	17	60.686	0.58579	61.54***	0.000
Within populations	121	17.077	0.14113	14.83***	0.000
(c) AMOVA—European populations grouped by date of detection					
Among groups	11	86.914	0.50406	53.59**	0.007
Among populations within groups	11	19.898	0.29546	31.41***	0.000
Within populations	121	17.077	0.14113	15***	0.000

*** $p \leq 0.01$; ** $p \leq 0.05$; * $p \leq 0.1$

a: Asian sites grouped by geographic proximity, b: European sites grouped by geographic proximity; c: European sites grouped by date of first detection

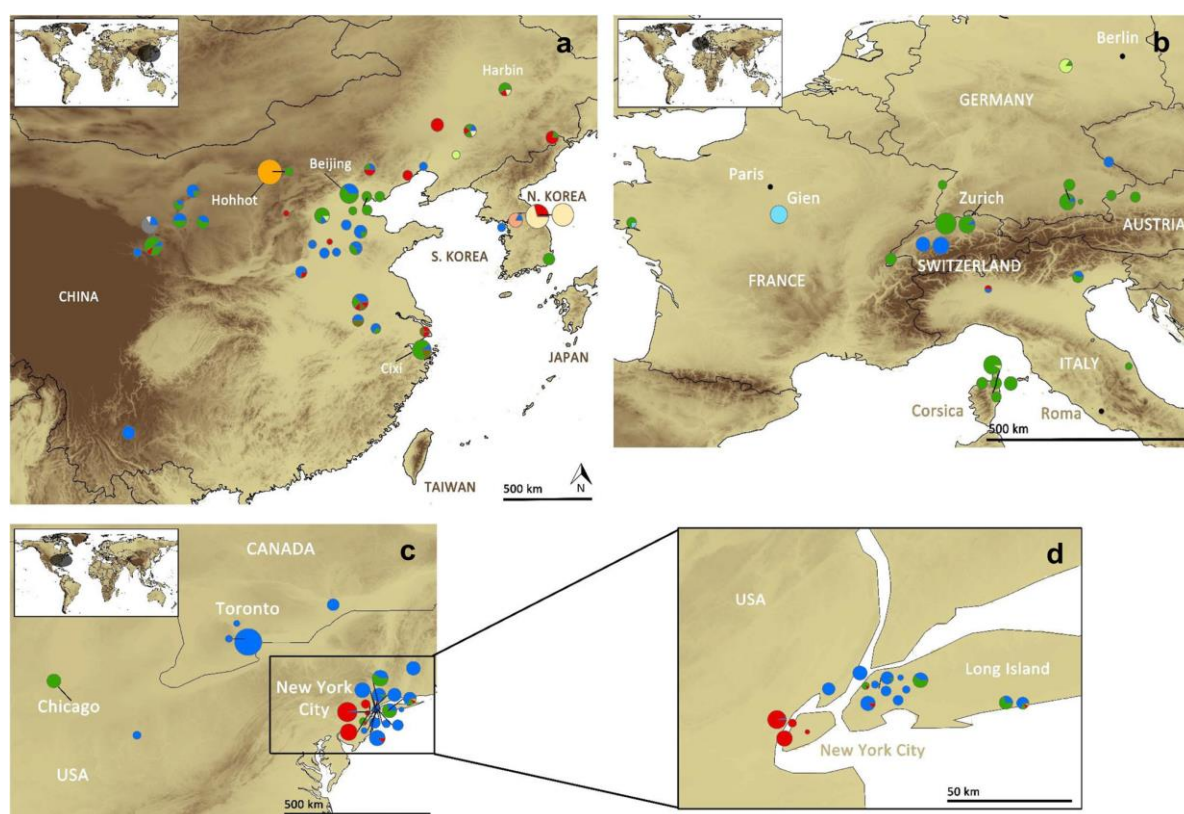


Fig. 5 Haplotype projections in Asia (a), Europe (b), North America (c) and the area of New York City (d). Colors correspond to the haplotype network are shown in Fig. 3

usually characterized by a very marked genetic identity in each geographic area. On the basis of our analyses, we hypothesize that any observable phylogeographic patterns are blurred by the human-aided movement of goods and plant material within Asia, as proposed in previous studies (Carter et al. 2009). The forest shelterbelt and the project of afforestation started in the 1980s by the Chinese government (Li 2004) may also have reinforced the human-mediated dispersal within Asia. At that time, several thousands of trees, mainly poplars, were replanted in northern and eastern China in order to reduce erosion and deforestation (Haack et al. 2010). Movement of infested trees or wood across Asia may have given rise to the observed genetic structure, and could explain the fact that northwestern sites are among the most diverse in Asia. Furthermore, the first infestation of ALB recorded in Asia dates back to the early 1980s and was located along the forest shelterbelt (Pan 2005), supporting the hypothesis of dispersal through infested trees.

Among the haplotypes sampled in Asia, the most widespread haplotypes, 1 and 2, are closely related and are found in 34 out of 41 sites. It is interesting to note that they seem especially abundant in the Hebei and Henan provinces, known for their agricultural production and thus considered as primary sites for exporting food within the country or worldwide. Similarly Cixi, West China (site 25, Zhejiang Province) is a major manufacturing location from which goods are exported and where haplotypes 1 and 2 can be found. Critical transportation corridors for goods and people into and out of these areas may have contributed to the spread of these two predominant haplotypes, both within Asia and around the world, but our dataset is not robust enough to substantiate it.

Evidence for complex invasion processes in invaded ranges

The patterns observed in Europe and North America are broadly similar. We showed that among the 23 haplotypes identified, the three most common haplotypes identified in the native range are also present in both invaded ranges. Two of them are closely related and dominate all three regions, whereas the third one had only established locally in New York City and Milano, Italy. In the two invaded continents, the distribution of ALB is probably due to several introductions followed by a secondary spread, as suggested for the North American infestations by Carter et al. (2010).

Genetic patterns in the USA seem to result from separate introductions, as well as multiple human-mediated transport events (Carter et al. 2010). Most of the populations from the USA used in this study were retrieved from GenBank (see Carter et al. 2010), and the specimens we

added corroborate the invasion scenario proposed by Carter et al. (2010). Similarly in Canada, they hypothesized that the sampled population resulted from a separate introduction event. The genetic pattern observed supports the hypothesis of secondary spreads in the area of Toronto, as suggested by Turgeon et al. (2015) since identified haplotypes are identical, but could also result from multiple introductions from the same or genetically similar populations.

The presence of some distant haplotypes in Europe suggests that the current partitioning of ALB genetic diversity more likely results from multiple introductions, which is corroborated by the numerous interceptions of ALB reported (EPPO Global Database), and the history of the invasion in Europe. For instance, the first infestation was detected in Austria in 2001 (Braunau, site 75), followed two years later by the detection in the center of France (Gien, site 68). Each population is homogeneous, but genetically distinct from the other one (3 mutational steps) and therefore cannot be linked by any human-mediated dispersal. Moreover, they are too geographically distant (more than 780 km) to result from natural dispersal in a short time (Smith et al. 2001, 2004; Williams et al. 2004b; Javal et al. 2017; Lopez et al. 2017). It is therefore probable that they result from distinct introduction events. Similarly, the same haplotype (haplotype 5) is found in Gien and Sainte-Anne-sur-Brivet (respectively, site 68 and 72), two French sites more than 300 km apart where ALB was detected, respectively, in 2003 and 2004. In Gien, ALB has probably been introduced via wood packing material imported by a private company located in the city. In Sainte-Anne-sur-Brivet, the beetle is suspected to have arrived with packed stones used for public work (Hérard et al. 2006). Apparently, the stones were the only material packed in wood, and this work did not include import of ornamental plants that could also have been a vector for the beetle (Haack et al. 2010). All the beetles responsible for the infestation in Sainte-Anne-sur-Brivet likely arrived simultaneously, and this introduction event was probably distinct from the one in Gien. Moreover, it appears that within even a small geographical area, populations are genetically different (Table 2b) which corroborate the hypothesis of multiple introductions or a single introduction with material from various source populations. Similarly, comparison of European populations on the basis of the date of their first detection showed that from one year to the next, the introduced populations are genetically different, suggesting that the European infestations may be due to several introduction events, either from different sources, or from the same source but with different haplotypes surviving the bottleneck effect. These results should be further validated since it may take several years before an infestation is detected, and initial establishment

times are unknown but only inferred based on dendrochronology of oviposition pits and exit holes, so do not reflect the precise invasion history of the species (Favaro et al. 2013).

Considering the globally observed diversity and genetic structure, the hypothesis of several introduction events followed, at least for some locations, by secondary spread is realistic for both invaded areas, especially considering the fact that both the dominant haplotypes in Europe and North America are quite abundant in the native range. The observed pattern and especially the predominance of some closely related haplotypes could be due to closely related founders. A bridgehead scenario cannot be ruled out between the two invaded areas (Lombaert et al. 2010; Yang et al. 2012). Under such a hypothesis, beetles might have infested locations in North America first (based on estimated initial infestation times in the US predating these in Europe), and then have been shipped to Europe via wood packing material or wood logs prior to the current wood treatment regulations being put in place (Haack et al. 2010). However, on the basis of our data, we can neither determine which haplotype might have been involved in this potential bridgehead scenario, nor can we identify a source population in North America and an arrival site in Europe for such a scenario.

Human-mediated versus natural dispersal within invaded range

It is clear that the first introductions of ALB into new continents are due to passive human-mediated transportation. However, the sheer number of establishments found across both North America and Europe raises the question of the relative importance of multiple introductions from overseas, as opposed to within region human-mediated transportation and active natural dispersal (i.e., secondary spread). Multiple transport events of ALB are suspected to have occurred within the invaded North American region (Carter et al. 2010) and are assumed for the native range as well (Carter et al. 2009). Anthropogenic dispersal has also occurred within Europe, since beetles from Marly (Switzerland, site 66) were transported through firewood to Brünisried (Switzerland, site 58) where they contributed to the formation of another infestation (Eidg. Forschungsanstalt WSL 2014). In Austria and the south of Germany as well as in Corsica, the sites sampled are geographically very close and genetically identical or distant by only one mutational step. Human-mediated dispersal could be at the origin of these patterns, but the actual flight capacity of ALB should be taken into account in these specific cases. The beetle is known to be a bad disperser that tends to stay on the same tree when the resource is sufficient (Smith et al. 2004; Williams et al. 2004b;

Sawyer 2009). However, initial bottlenecks in invaded sites may have selected individuals with some specific behavioral characteristics or host preferences (Estoup et al. 2016) possibly due to their primary origin, and the reduced population density linked with the new characteristics of the invaded ecosystem could lead to different behavioral patterns in the introduced individuals (Trotter and Hull-Sanders 2015). Furthermore, estimates from models suggest that in some rare cases beetles could disperse longer distances from their emergence tree (Trotter and Hull-Sanders 2015). The beetle's ability to disperse over longer distances has been confirmed by recent standardized measurements of dispersal capacities on flight mills that showed ALB could fly up to 14 km over its lifespan (Javal et al. 2017; Lopez et al. 2017). However, none of the infestations in invaded areas has expanded rapidly over a large geographic area to date, and all the invasive populations have stayed in the urban or peri-urban environment. ALB adults have the ability to disperse, but longer distance dispersal remains a very rare event.

To conclude on this point, even if it is not possible to tell natural from anthropic dispersal, our results suggest that in some cases, once introduced some populations undergo a secondary spread. This is supported by the results of the AMOVA performed on geographically regrouped populations that showed differences between groups were significant but slight. This tendency may be due to rare supposed and observed secondary spread of introduced populations close to their introduction site.

Conclusion and perspectives

This work gives an overview of the genetic structure of ALB in its invaded areas and reveals a presumably complex process of invasion, potentially combining multiple introductions in both native and invaded ranges, followed by secondary spread via anthropic or natural means. The multiple introduction pattern suspected for ALB is common for IAS (Roman and Darling 2007; Dlugosch and Parker 2008). An ever increasing number of examples are found in the literature, revealing that most of the invasion processes include very complex scenarios (Estoup and Guillemaud 2010; Garnas et al. 2016) that not only deeply influence the genetic structure of the invasive populations, but also their ability to thrive in their new environment (Dlugosch and Parker 2008). Therefore, the success of ALB settlement in Europe could be due to the potential beneficial effect that multiple introductions could have had on its populations. The invasion scenario hypothesized in this study may also have implications in terms of prevention and management of the invasion. The multiple introductions combined with the secondary spread indeed highlight the fact that effort should not only be made at

eradicating the established populations, but also at preventing new introductions at points of entry and limiting human-mediated spread of the established populations.

Finally, higher resolution DNA markers, such as microsatellites, together with methods for inference of invasion pathways (Guillemaud et al. 2010; Pudlo et al. 2015) would give more accurate information on the dynamics of the introductions and help to better understand the global biogeography of the invasive populations at different scales. With a finer scale information, it may be possible to determine the origins of the infestations in the invaded areas, as well as how the ALB has secondarily spread to create new infestations. This may bring to light some additional human-aided pathways that could be shut to prevent additional secondary spread.

Authors' contributions

MJ, GR and AR designed research. MJ conducted experiments. MJ analyzed data with JH and GR. MK, FH and AR gave expertise on species; GR and JH on method. MJ wrote the paper. All authors approved the final version.

Acknowledgements We are grateful to Marie-Claude Bon and Lincoln Smith for comments on the manuscript, and we thank Camille Bagnis, Brigitte Delahaye-Panchout, Christine Daviet, Massimo Faccoli, Jianting Fan, Gernot Hoch, Stephan Koenig, Raphaëlle Moutet, Simone Prospero, Rémi Rossignol, Jing Tao, Jean Turgeon, Beat Wermelinger, Jake Wickham and Shixiang Zong for providing information and samples for analysis. We greatly acknowledge financial support from the French Ministry of Agriculture, Food, and Forestry (Convention DGAL E07/2014 “Estimation de l’impact écologique du Capricorne Asiatique *Anoplophora glabripennis* sur les populations xylophages natives et leurs organismes associés, et traçage génétique de l’origine de ses populations invasives en France continentale et en Corse”), and from the Région Centre Val de Loire. We also thank three anonymous reviewers for helpful comments on the manuscript.

Compliance with ethical standards

Conflict of interests None of the authors declare conflict of interest for the present study. Specimens sampled did not involve endangered nor protected species.

References

- Allendorf FW, Lundquist LL (2003) Introduction: population biology, evolution, and control of invasive species. *Conserv Biol* 17:24–30
- An YL, Wang BD, Yang XJ, Lin XJ, Chen JD, Huang XM, Mastro V (2004) Characterizing populations of *Anoplophora glabripennis* and related taxa with RAPD. *Acta Entomol Sin* 47:229–235
- Auger-Rozenberg M-A, Boivin T, Magnoux E, Courtin C, Roques A, Kerdelhué C (2012) Inferences on population history of a seed chalcid wasp: invasion success despite a severe founder effect from an unexpected source population. *Mol Ecol* 21:6086–6103
- 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
- Bartell SM, Nair SK (2003) Establishment risks for invasive species. *Risk Anal* 24:833–845
- Carter M, Casa AM, Zeid M, Mitchell SE, Kresovich S (2008) Isolation and characterization of microsatellite loci for the Asian longhorned beetle, *Anoplophora glabripennis*. *Perm Genet Resour* 9:925–928
- Carter ME, Smith MT, Harrison RG (2009) Patterns of genetic variation among populations of the Asian longhorned beetle (Coleoptera: Cerambycidae) in China and Korea. *An Entomol Soc Am* 102:895–905
- Carter ME, Smith MT, Harrison R (2010) Genetic analyses of the Asian longhorned beetle (Coleoptera, Cerambycidae, *Anoplophora glabripennis*), in North America, Europe and Asia. *Biol Invasions* 12:1165–1182
- Ciosi M, Miller NJ, Kim KS, Giordano R, Estoup A, Guillemaud T (2008) Invasion of Europe by the western corn rootworm, *Diabrotica virgifera virgifera*: multiple transatlantic introductions with various reductions of genetic diversity. *Mol Ecol* 17:3614–3627
- De-la-Mora M, Piñero D, Núñez-Farfán J (2015) Phylogeography of specialist weevil *Trichobaris soror*: a seed predator of *Datura stramonium*. *Genetica* 143:681–691
- Dlugosch KM, Parker IM (2008) Founding events in species invasions: Genetic variation, adaptive evolution, and the role of multiple introductions. *Mol Ecol* 17:431–449
- Dodds KJ, Orwig DA (2011) An invasive urban forest pest invades natural environments—Asian longhorned beetle in northeastern US hardwood forests. *Can J For Res* 41:1729–1742
- Downie DA (2002) Locating the sources of an invasive pest, grape *phylloxera*, using a mitochondrial DNA genealogy. *Mol Ecol* 11:2013–2026
- Drag L, Hauck D, Bérces S, Michalciewicz J, Jelaska LSC, Aurenhammer S, Cizek L (2015) Genetic differentiation of populations of the threatened saproxylic beetle *Rosalia longicorn*, *Rosalia alpina* (Coleoptera: Cerambycidae) in Central and South-East Europe. *Biol J Linn Soc* 116:911–925
- Eidg. Forschungsanstalt WSL (2014) WSL-Magazin Diagonal, 2/14. 36 S., ISSN 2296-3561
- 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, Martinou 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 JR, Zenetos A, Jeschke JM (2015) Crossing frontiers in tackling pathways of biological invasions. *Bioscience* 65:769–782
- Estoup A, Guillemaud T (2010) Reconstructing routes of invasion using genetic data: why, how and so what? *Mol Ecol* 19:4113–4130
- Estoup A, Ravigné V, Hufbauer R, Vitalis R, Gautier M, Facon B (2016) Is there a genetic paradox of biological invasion? *Annu Rev Ecol Evol Syst* 47:51–72
- European and Mediterranean Plant Protection Organization (EPPO) Global Database. <https://gd.eppo.int/taxon/ANOLGL/distribution>. Accessed 24 Aug 2016
- Excoffier L, Smouse P, Quattro J (1992) Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics* 131:479–491

- Excoffier L, Laval G, Schneider G (2005) Arlequin ver. 3.0: an integrated software package for population genetics data analysis. *Evol. Bioinform. Online* 1:47–50
- Favaro R, Battisti A, Faccoli M (2013) Dating *Anoplophora glabripennis* introduction in North-East Italy by growth-ring analysis. *J Entomol Acarol Res* 45:35
- Folmer O, Black M, Hoeh W, Lutz R, Vrijenhoek R (1994) DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Mol Mar Biol Biotech* 3:294–299
- Garnas JR, Auger-Rozenberg M-A, Roques A, Bertelsmeier C, Wingfield MJ, Saccaggi DL, Roy HE, Slippers B (2016) Complex patterns of global spread in invasive insects: eco-evolutionary and management consequences. *Biol Invasions* 18:935–952
- Guillemaud T, Beaumont MA, Ciosi M, Cornuet J-M, Estoup A (2010) Inferring introduction routes of invasive species using approximate Bayesian computation on microsatellite data. *Heredity* 104:88–99
- Haack RA, Cavey JF, Hoebeke ER, Law KL (1996) *Anoplophora glabripennis*: a new tree-infesting exotic cerambycid invades New York. *Mich Entomol Soc Newsl* 41:1–3
- Haack RA, Hérard F, Sun J, Turgeon JJ (2010) Managing invasive populations of Asian longhorned beetle and citrus longhorned beetle: A worldwide perspective. *Annu Rev Entomol* 55:521–546
- Haran J, Koutroumpa F, Magnoux E, Roques A, Roux G (2015) Ghost mtDNA haplotypes generated by fortuitous NUMTs can deeply disturb intra-specific genetic diversity and phylogeographic pattern. *J Zool Syst Evol Res* 53:109–115
- Hérard F, Ciampitti M, Maspero M, Krehan H, Benker U, Boegel C, Schrage R, Bouhot-Delduc L, Bialooki P (2006) *Anoplophora* species in Europe: infestations and management processes. *EPPO Bull* 36:470–474
- Hewitt G (2000) The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* 405:907–913
- Hu J, Angeli S, Schuetz S, Luo Y, Hajek AE (2009) Ecology and management of exotic and endemic *Anoplophora glabripennis* (Coleoptera: Cerambycidae). *Agric For Entomol* 11:359–375
- Hulme PE (2009) Trade, transport and trouble: managing invasive species pathways in an era of globalization. *J Appl Ecol* 46:10–18
- Hurley BP, Garnas J, Wingfield MJ, Branco M, Richardson DM, Slippers B (2016) Increasing numbers and intercontinental spread of invasive insects on eucalypts. *Biol Invasions* 18:921–933
- Javal M, Roux G, Roques A, Sauvard D (2017) Asian long-horned beetle dispersal potential estimated in computer-linked flight mills. *J Appl Entomol*. doi:10.1111/jen.12408
- Kerdelhué C, Boivin T, Burban C (2014) Contrasted invasion processes imprint the genetic structure of an invasive scale insect across southern Europe. *Heredity* 113:390–400
- Li WH (2004) Degradation and restoration of forest eco- systems in China. *For Ecol Manag* 201:33–41
- Librado P, Rozas J (2009) DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics* 25:1451–1452
- Lingafelter SW, Hoebeke ER (2002) Revision of *Anoplophora* (Coleoptera: Cerambycidae). Entomological Society of Washington, Washington
- Lippens C, Estoup A, Hima MK, Loiseau A, Tatar C, Dalecky A, Bâ K, Kane M, Diallo M, Sow A, Niang Y, Berthier K, Leblois R, Duplantier J-M, Brouat C (2017) Genetic structure and invasion history of the house mouse (*Mus musculus domesticus*) in Senegal, West Africa: a legacy of colonial and contemporary times. *Heredity* 119:64–75
- Lombaert E, Guillemaud T, Cornuet J-M, Malausa T, Facon B, Estoup A (2010) Bridgehead effect in the worldwide invasion of the biocontrol harlequin ladybird. *PLoS ONE* 5:e9743
- Lopez VM, Hoddle MS, Francese JA, Lance DR, Ray AM (2017) Assessing flight potential of the invasive Asian longhorned beetle (Coleoptera: Cerambycidae) with computerized flight mills. *J Econ Entomol* 110:1070–1077
- Lowe S, Browne M, Boudjelas S, De Poorter M (2000) 100 of the World's Worst Invasive Alien Species: A Selection from the Global Invasive Species Database. Invasive Species Specialist Group of the Species Survival Commission (SSC) of the World Conservation Union (IUCN), Auckland, New Zealand
- Meng PS, Hoover K, Keena M (2015) Asian longhorned beetle (Coleoptera: Cerambycidae), an introduced pest of maple and other hardwood trees in North America and Europe. *J Integr Pest Manag* 6:1–13
- Nicholas KB, Nicholas HB Jr, Deerfield DW II (1997) GeneDoc: analysis and visualization of genetic variation. *Embnew News* 4:1–4
- Normile D (2004) Invasive species. Expanding trade with China creates ecological backlash. *Science* 306:968–969
- Pan HY (2005) Review of the Asian longhorned beetle: Research, Biology, Distribution and Management in China. Forestry Department. Working Paper FBS/6E, Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome (IT)
- Pennacchio F, Peverieri GS, Jucker C, Allegro G, Roversi PF (2012) A key for the identification of the larvae of *Anoplophora chinensis*, *Anoplophora glabripennis* and *Psacothea hilaris* (Coleoptera Cerambycidae Lamiinae) in Europe. *Redia* 95:57–65
- Petit RJ, El Mousadik A, Pons O (1998) Identifying populations for conservation on the basis of genetic markers. *Conserv Biol* 12:844–855
- Pudlo P, Marin J-M, Estoup A, Cornuet J-M, Gautier M, Robert CP (2015) Reliable ABC model choice via random forests. *Bioinformatics* 32:859–866
- Ramsfield TD, Bentz B, Faccoli M, Jactel H, Brockerhoff EG (2016) Forest health in a changing world: effects of globalization and climate change on forest insect and pathogen impacts. *For Int J For Res* 89:245–252
- Rius M, Darling JA (2014) How important is intraspecific genetic admixture to the success of colonising populations? *Trends Ecol Evol* 29:233–242
- Roderick GK, Navajas M (2003) Genes in new environments: Genetics and evolution in biological control. *Nat Rev Genet* 4:889–899
- Roman J, Darling JA (2007) Paradox lost: genetic diversity and the success of aquatic invasions. *Trends Ecol Evol* 22:454–464
- Roques A (2010) Taxonomy, time and geographic patterns. Chapter 2. In: Roques A et al. (eds) Alien terrestrial arthropods of Europe. *BioRisk*, Vol 4, pp 11–26
- 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. *Biol Invasions* 18:907–920
- Sawyer A (2009) Expected dispersal of Asian longhorned beetles from preferred host trees as a function of infestation level and data of removal during the flight season. Report from the USDA APHIS PPQ Otis Laboratory to the ALB Technical Working Group
- Smith MT, Bancroft J, Li G, Gao R, Teale S (2001) Dispersal of *Anoplophora glabripennis* (Cerambycidae). *Environ Entomol* 30:1036–1040
- Smith MT, Tobin PC, Bancroft J, Li G, Gao R (2004) Dispersal and spatiotemporal dynamics of Asian longhorned beetle (Coleoptera: Cerambycidae) in China. *Environ Entomol* 33:435–442

- Smith M, Turgeon J, De Groot P, Gasman B (2009) Asian longhorned beetle *Anoplophora glabripennis* (Motschulsky): lessons learned and opportunities to improve the process of eradication and management. *Am Entomol* 55:21–25
- Song H, Buhay JE, Whiting MF, Crandall KA (2008) Many species in one: DNA barcoding overestimates the number of species when nuclear mitochondrial pseudogenes are coamplified. *Proc Natl Acad Sci USA* 105:13486–13491
- Suarez AV, Tsutsui ND, Holway DA, Case TJ (1999) Behavioral and genetic differentiation between native and introduced populations of the Argentine ant. *Biol Invasions* 1:43–53
- Trotter RT, Hull-Sanders HM (2015) Quantifying Dispersal of the Asian longhorned beetle (*Anoplophora glabripennis*, Coleoptera) with incomplete data and behavioral knowledge. *Biol Invasions* 17:3359–3369
- Turgeon JJ, Orr M, Grant C, Wu Y, Gasman B (2015) Decade-Old Satellite infestation of *Anoplophora glabripennis* Motschulsky (Coleoptera: Cerambycidae) found in Ontario, Canada outside regulated area of founder population. *Coleopt Bull* 69:674–678
- Walther G, Roques A, Hulme PE, Sykes MT, Pyšek P, Kühn I, Zobel M, Bacher S, Botta-Dukat Z, Bugmann H, Czucz 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 Ecol Evol* 24:686–693
- Williams DW, Lee HP, Kim IK (2004a) Distribution and abundance of *Anoplophora glabripennis* (Coleoptera: Cerambycidae) in natural Acer stands in South Korea. *Environ Entomol* 33:540–545
- Williams DW, Li G, Gao R (2004b) Tracking movements of individual *Anoplophora glabripennis* (Coleoptera: Cerambycidae) adults: application of harmonic radar. *Environ Entomol* 33:644–649
- Yang XM, Sun JT, Xue XF, Li JB, Hong XY (2012) Invasion genetics of the western flower thrips in China: evidence for genetic bottleneck, hybridization and bridgehead effect. *PLoS ONE* 7:e34567

Table S1: Genbank accession numbers of the analyzed sequences

	Country	State/ province (closest town)	Accession number
Total			
pop number (fig 2)	Asia		
25	China	Zhejiang (Cixi)	MF686243-53
26	Korea	(Incheon)	MF686264-65
27	Korea	(Pocheon)	MF686258-63
28	Korea	(Ulsan)	MF686254-57
29	China	(Shanghai)	AB439152-54
30	China	Anhui (Wuhu)	EU914698, EU914764, EU914767
31	China	Anhui (Bengbu)	EU914716-22, EU914794
32	China	Gansu (LiuHua)	EU914759, EU914766
33	China	Gansu (Jingtai)	EU914699-707
34	China	Gansu (Lanzhou)	EU914743-52
35	China	Hebei (Langfang City)	EU914714-15, EU914723-25, EU914737-42
36	China	Hebei (HanDan/DA)	EU914785, EU914805
37	China	Hebei (HanDan/CH)	EU914786-87
38	China	Hebei (Chengguan)	EU914788-89, EU914806
39	China	Hebei (Shiziazhuang)	MF686154-58 EU914790, EU914807
40	China	Jilin (Lishe)	EU914768-72
41	China	Liaoning	EU914726-27
42	China	Liaoning (Linghai)	EU914773-74
43	China	Liaoning (XingCheng)	EU914775-77
44	China	Inner Mongolia (Hohhot)	MF686239-42, MF686266-71 EU914694-97 EU914754-55, EU914761-63
45	China	Inner Mongolia (Wuhai)	EU914708,-12
46	China	Inner Mongolia (Hasa)	EU914798-99
47	China	Inner Mongolia	EU914795-97
48	China	Ningxia(Qingtongxia)	MF686149-53 EU914760
49	China	Tianjin (Datian)	EU914778-79, EU914801
50	China	Tianjin (Chadian)	EU914780-81, EU914802
51	China	Tianjin (Jinghai)	EU914782, EU914803
52	China	Tianjin (Ninghe)	EU914783-84, EU914804
53	China	Shanxi (Taiyuan)	EU914808
54	China	Shandong (Guanxian)	EU914809
55	Korea	(Sokcho)	EU914690-93, EU914713, EU914728-36, EU914753, EU914756-57
80	China	Henan (Zhengzhou NE)	EU914687, EU914758, EU914793, EU914811
81	China	Henan (Zhengzhou SM)	EU914791-92, EU914810
82	Korea	(Kangwon)	MF686272-86

24	China	Anhui (Hefei)	MF686140-43
83	China	Shandong (Jinan)	MF686144-48
84	China	Shandong (Taian)	MF686159-63
85	China	Ningxia (Yanchi)	MF686169-73
86	China	Yunnan	MF686179-83
87	China	Inner Mongolia (Tongliao)	MF686164-68
88	China	Jilin (Yanji)	MF686174-78
89	China	Hebei (Chengde)	MF686126-29
90	China	Heilongjiang (Harbin)	MF686135-39
North-America			
1	Canada	Ontario (Tallgrass)	MF686189-99
2	Canada	Ontario (Northview)	MF686200-03
3	Canada	Ontario (Sheppard)	MF686204-05, MF686234
4	USA	New Jersey (Carteret)	EU914464-78, EU914563-66, EU914611-13
5	USA	New York (Bayside, NYC)	MF686215, MF686217-29 EU914413-14, EU914556-59
6	USA	New York (Brooklyn, NYC)	EU914502, EU914508, EU914523-24, EU914543-49, EU914552 EU914591-97
7	USA	New York (Flushing, NYC)	EU914406, EU914427
8	USA	New York (Forest Park, NYC)	EU914447-55
9	USA	New York (Kew Garden Hills, NYC)	EU914442-46
10	USA	New York (Long Island City, NYC)	EU914423-24, EU914438-39, EU914555
11	USA	New York (Manhattan, NYC)	EU914485-87,
12	USA	New York (Maspeth, NYC)	EU914407-10, EU914412, EU914425, EU914428-31, EU914435-36
13	USA	New York (Mt Olivet Cemetery, NYC)	EU914534-41, EU914553
14	USA	New York (Prall's Island)	EU914526-31
15	USA	New York (Staten Island)	EU914532-33
16	USA	New York (Sunnyside, NYC)	EU914426, EU914437, EU914440, EU914560-61
17	USA	New York (Amityville)	EU914479-81, EU914581-90
18	USA	New York (Islip)	EU914572-73
19	USA	New York (Massapequa)	EU914488-95, EU914598-605
20	USA	New Jersey (Jersey City)	EU914401-914405, EU914456-62, EU914542, EU914554
21	USA	New Jersey (Linden)	EU914496-501, EU914503-4, EU914507, EU914509-22 EU914550-51, EU914576-79, EU914614

22	USA	Chicago (Ravenswood)	MF686184, MF686187-88
			EU914411, EU914415-22, EU914433-34, EU914463
23	Canada	Ontario (Toronto)	EU914615-671
78	USA	Massachusetts (Worcester)	MF686207-14, MF686230-33, MF686235, MF686237-38
79	USA	Ohio (Bethel)	MF686185-86, MF686206, MF686216, MF686236
Europe			
56	Switzerland	Berikon	MF686287-303
58	Switzerland	Bruenisried	MF686392-401, MF686411
59	Italy	Cornuda	MF686354-59
60	France	Haute Corse (Furiani AR)	MF686309-14, MF686322-23, MF686347-48, MF686350, MF686365, MF686377
61	France	Haute Corse (Furiani MC)	MF686315, MF686321, MF686336-37, MF686353, MF686358, MF686363
62	France	Haute Corse (Furiani NVX)	MF686304, MF686327-30
92	France	Haute Corse (Furiani LST)	MF686121-25
63	France	Haute Corse (Furiani STD)	MF686317-20
64	Germany	Eubersberg	MF686316, MF686381
65	Germany	Feldkirchen	MF686335, MF686338-41
66	Switzerland	Marly	MF686402-09
67	Austria	Gallspach	MF686305-08
68	France	Loiret (Gien)	MF686326, MF686360-MF686361, MF686368, MF686371, MF686374, MF686376
			EU914678-82
69	Germany	Magdebourg	MF686342-46, MF686349, MF686378
70	Germany	Neubiberg	MF686334, MF686366-67, MF686369-70, MF686372-73, MF686375, MF686379-80
71	Italy	Rapagnano	MF686324-25
72	France	Loire Atlantique (St Anne sur Brivet)	MF686351-52, MF686362, MF686364
73	France	Bas-Rhin (Strasbourg)	MF686331-33
74	Switzerland	Winterthur	MF686382-91, MF686410
75	Austria	Braunau	EU91674-77
76	Germany	Neukirchen	EU914683-6
77	Italy	Milano	EU914672-3
91	France	Ain (Divonne les Bains)	MF686130-34

Fig S1 Variable sites of mtDNA COI haplotypes in *A. glabripennis*, on the 485 bp-long fragment analyzed.



Erratum – Article 1

Dans l’article, la longitude de la population canadienne n°1 (Tallgrass) est erronée ainsi que les figures 2c et 5c qui en découlent.

Les informations concernant cette population sont les suivantes :

	Country	State/ province (closest town)	Longitude	Latitude	n	N variable sites	n ht	h	π	r
1	Canada	Ontario (Tallgrass)	-79.57	45.26	11	0	1	0	0	0

Et les cartes associées :

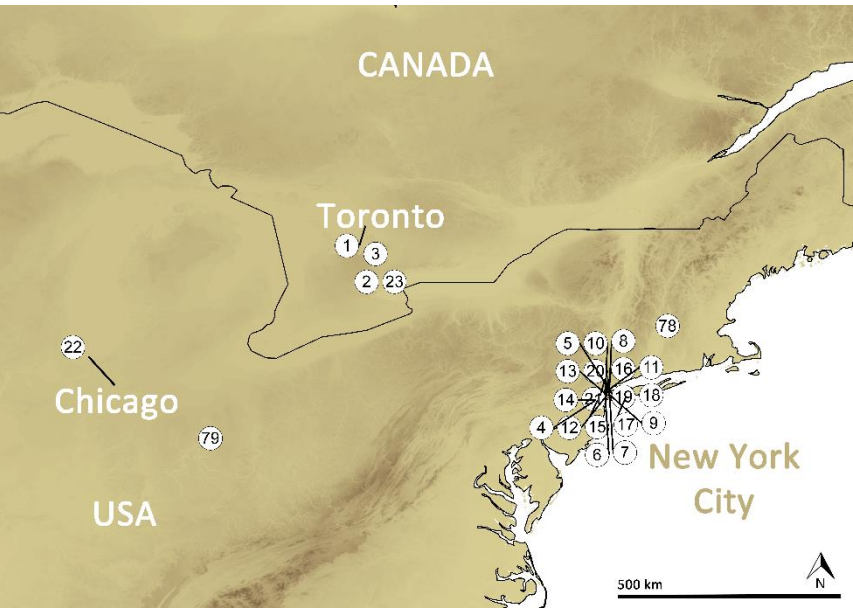


Figure 2c : Distribution des sites d’échantillonnage en Amérique du Nord

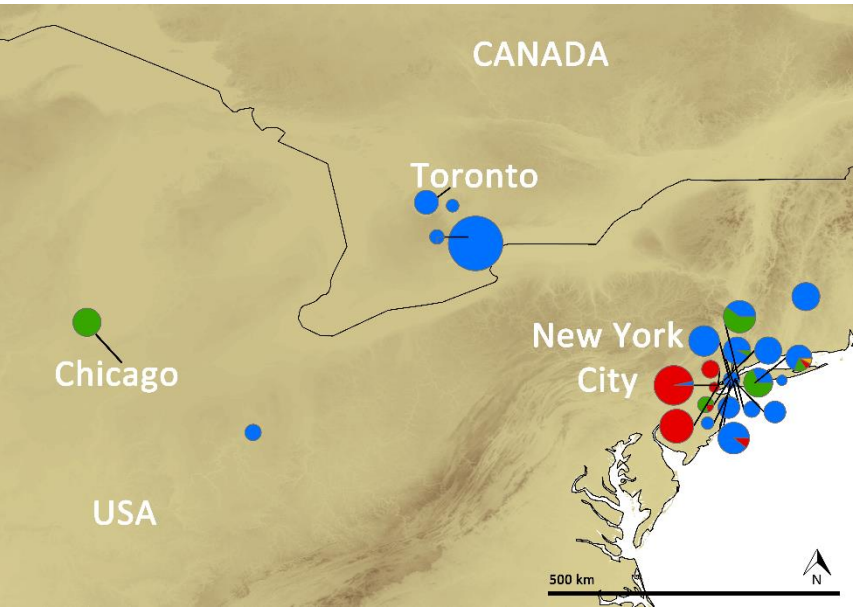


Figure 5c : Projection des haplotypes en Amérique du Nord

2.4- Traçage des voies d'invasion à l'échelle mondiale

L'aire native du capricorne asiatique est connue (Lingafelter & Hoebeke 2002), et les dates de détection de l'espèce dans sa zone d'introduction sont documentées pour chacun des foyers (EPPO global database ; Figure 9). Les travaux de Carter et al (2009, 2010) et les données mitochondriales obtenues au cours de ma thèse (Article 1), associés aux données historiques de l'invasion ont permis de formuler plusieurs hypothèses quant au processus d'invasion du capricorne asiatique, évoquées dans le paragraphe précédent. Même si l'ensemble des données convergent vers l'hypothèse d'introductions multiples aussi bien en Amérique du Nord qu'en Europe, suivies dans certains cas de déplacements anthropiques secondaires (Carter et al, 2010 ; Article 1), les informations concernant les étapes de l'invasion restaient somme toute spéculatives. J'ai donc cherché à vérifier ces hypothèses et à retracer les voies d'invasion d'*A. glabripennis* dans le monde.

Pour cela, j'ai utilisé les 15 marqueurs microsatellites développés par Carter et al (2008). Ces marqueurs ont été développés uniquement sur des populations asiatiques, et l'échantillonnage aurait pu être trop succinct pour couvrir l'ensemble de la diversité génétique. Cependant, leur utilisation sur des populations invasives avait déjà été éprouvée par Carter et al (2010) et les expériences de mise au point que j'ai réalisées ont aussi conforté leur pertinence pour l'étude de populations invasives. Le protocole d'amplification que j'ai mis en place est donc dérivé de ces travaux précédents, cependant le génotypage des individus a été réalisé en multiplexant les marqueurs selon des assemblages différant partiellement de ceux décrits (voir article 2). Un total de 633 individus issus de 17 populations natives asiatiques, 7 populations invasives Nord-Américaines et 19 populations invasives Européennes a été inclus dans l'étude.

En complément d'analyses de génétique des populations traditionnelles (clustering, analyses des F-statistiques), j'ai utilisé la méthode d'ABC-RF détaillée dans l'encadré 6 pour décrire les voies d'invasion en me basant sur certaines populations emblématiques de chaque zone. Les populations natives ont été choisies sur la base i) du nombre d'individus génotypés, ii) de leur faible différenciation génétique avec les populations invasives iii) de leur niveau d'hétérozygotie et iv) de leur localisation. J'ai utilisé une série séquentielle de modèles incluant chacun plusieurs scénarios possibles afin de reconstruire pas à pas les étapes de l'invasion.

Les données relatives à l'aire native confirment que les populations y ont été mélangées et sont peu structurées mais assez fortement différenciées, notamment en Chine. Dans les zones envahies, l'ensemble des analyses confirme l'hypothèse d'introductions multiples. Parmi les quatre populations européennes incluses dans l'analyse, trois origines différentes ont été identifiées et les deux populations qui partagent une origine commune semblent avoir été introduites indépendamment. Sur ces quatre populations européennes, trois semblent avoir été introduites directement depuis la zone native, et seule une des introductions européennes proviendrait d'une

population invasive Nord-américaine selon un scénario de tête de pont décrit dans l'**encadré 2**. Bien qu'évoqués dans les études précédentes, ce scénario de tête de pont n'avait jusqu'à présent pas pu être mis en évidence sur la base des données disponibles. Mes résultats semblent également confirmer les mouvements secondaires suggérés dans les études précédentes, comme par exemple dans la région de Toronto au Canada (**article 1** ; [Carter et al, 2010](#) ; [Turgeon et al, 2015](#)), et viennent donc conforter les hypothèses formulées dans l'**article 1**.

Les analyses réalisées dans le cadre d'un projet parallèle (**Annexe 2**), portant exclusivement sur les foyers Suisses et incluant un plus grand nombre d'individus issus de chacun de ces foyers semblent indiquer qu'introductions multiples et dispersion anthropique secondaire pourraient agir de concert pour expliquer les motifs de variation génétique de certaines populations. En effet, deux clusters d'assignation génétique distincts ont été mis en évidence au sein du foyer de Brünisried, pourtant *a priori* formé uniquement à partir d'individus transportés depuis le foyer de Marly ([Eidg. Forschungsanstalt WSL, 2014](#)). S'il est impossible de conclure sur l'origine des individus formant ces deux clusters, leur présence indique que l'invasion de ce foyer est probablement complexe. En effet, il est possible que l'introduction depuis Marly ait été à l'origine d'un premier cluster, et qu'une seconde introduction, d'origine inconnue, ait été à l'origine du second cluster. Il est aussi envisageable que ces deux clusters d'assignation proviennent de deux lignées différentes formées chacune par une ou plusieurs femelles apparentées mais introduites lors du même événement. Le résultat obtenu serait alors dû à un biais d'échantillonnage lors duquel des individus appartenant à deux familles proches auraient été prélevés simultanément, augmentant ainsi artificiellement la proximité génétique des individus. Les mêmes hypothèses peuvent être formulées pour le foyer de Divonne-les-Bains en France, où quelques individus ne se regroupent pas dans le même cluster que les autres (**Article 2**).

*Une partie de cette étude a été réalisée dans le cadre d'une Short Term Scientific Mission (STSM) du projet COST « Global Warning » en collaboration avec Simone Prospero et Tetyana Tsykun (équipe Phytopathologie, laboratoire WSL, Birmensdorf, Suisse). Ce projet d'un mois (« Molecular methods to identify insects associated with sentinel trees ») avait pour but de me familiariser avec les outils d'analyse des microsatellites, mais surtout d'étudier en détail le processus d'invasion d'ALB en Suisse. Sur la base d'un échantillonnage ciblé sur les quatre foyers suisses, ce projet a permis d'identifier un schéma d'invasion complexe au sein du pays (**Annexe II**). Ces résultats ont fait l'objet d'une communication orale (IUFRO 2017, voir **Annexe I**). Suite à ce projet, l'échantillonnage a été élargi, notamment au cours d'un séjour d'un mois en Chine, et la publication ci-dessous en a résulté (**article 2**). Cette dernière a été réalisée chronologiquement après l'étude précédente, en raison de la nécessité d'ajuster les méthodes existantes (mise au point des multiplexages) et de compléter l'échantillonnage.*

Article II- Deciphering the worldwide invasion of a xylophagous pest, the Asian longhorned beetle: a recurrent invasion process from native area together with a bridgehead effect

Deciphering the worldwide invasion of a xylophagous pest, the Asian longhorned beetle: a recurrent invasion process from native area together with a bridgehead effect.

Authors: Marion Javal¹, Eric Lombaert², Claudine Courtin¹, Carole Kerdelhué³, Simone Prospero⁴, Tetyana Tsykun⁴, Alain Roques¹, Géraldine Roux^{1,5}

¹ INRA UR633 Zoologie Forestière, 2163 avenue de la pomme de pin, CS 40001 Ardon, 45075 Orléans cedex 2, France

² INRA, UMR 1301 IBSV (INRA / Université de Nice Sophia Antipolis / CNRS), 400 Route des Chappes, BP 167-06903 Sophia Antipolis cedex, France

³ INRA, UMR CBGP (INRA/IRD/Cirad/Montpellier SupAgro), Campus International de Baillarguet, Montferrier-sur-Lez cedex, France

⁴ Swiss Federal Institute for Forest, Snow, and Landscape Research WSL, Birmensdorf, Switzerland

⁵ Université d'Orléans, 45075 Orléans, France

Abstract

Retracing invasion routes is crucial to understand evolutionary processes involved in an invasion but also to limit and manage further introduction events. The Asian Longhorned Beetle is a pest of urban trees native to Asia and invasive in North-America and Europe, which causes severe economic losses both in its native and invaded areas. Based on historical and genetic data, several hypothesis were formulated concerning its invasion history, which included several introduction events from the native area as well as secondary dispersal within the invaded areas. We intended to decipher the invasion process using an ABC “Random Forest” algorithm together with more traditional population genetics approaches. We highlighted that the global scenario included multiple introductions, but also a bridgehead scenario from North-America to Europe, which confirm and complement previous investigations. Our results partly explain the invasion success of the species, but also have implications in terms of management of the invasion.

Introduction

The number of detected invasive alien species (IAS) has considerably increased over the last centuries and the rate of invasion does not seem to stabilize (Seebens et al., 2017; Liebhold et al., 2017). This increase is substantial for arthropods (Roques, 2010) which benefit from the intensification of international trade to settle out of their native range. Consequences of such invasions are diverse and affect all kinds of ecosystems (Kenis et al., 2008; Simberloff et al., 2013; Hulme, 2009). Identifying patterns of introduction and potential pathways of spread of an IAS is crucial for preventing further introductions and managing established populations (Estoup & Gillemaud, 2010; Essl et al., 2015). Indeed, the management of introduced populations requires a better

understanding of the dynamics of the invasion itself, with an assessment of parameters such as the number of introduction events, the frequency of these events or the relationships between different populations both in the native and invaded ranges. Thus, tracing back the origin of the invading populations as well as assessing their genetic structure and means of spreading is crucial to optimize and target management measures. Additionally, retracing invasion routes is essential to understand the evolutionary and ecological processes that have led to the invasion success (Estoup & Guillemaud, 2010).

Invasion scenarios can be complex and different patterns can be identified among IAS. Scenarios can differ on the basis of the number of introduction events involved, as well as the secondary movements and spread of the introduced populations. Specificities of invasion scenarios can also deeply influence the genetic structure of invasive populations and their invasion success (Garnas et al., 2016). Indeed, invasive populations often suffer from a drastic decrease in their genetic diversity due to random sampling of genotypes in the source populations, and invasion scenarios can help maintaining a genetic diversity that can counterbalance the deleterious effects of bottlenecks (Dlugosch & Parker 2008). For instance, multiple introductions seem to be common for IAS (Dlugosch & Parker 2008) and have been reported for many invasive insect species (Lombaert et al., 2010; Ciosi et al., 2008). On the other hand, a single mated female is at the origin of the invasion of the yellow-legged hornet (*Vespa velutina*) recorded for the first time in south-west France in 2004 (Monceau et al., 2014). The species showed a low genetic diversity in its invasive populations (Arca et al., 2015) but spread rapidly by both natural and anthropic means (Robinet et al., 2016). Secondary spread of invasive populations may considerably complicate the invasion scenario. They may include bridgehead scenarios in which an invasive population acts as the source for another invasive population (Lombaert et al., 2010), as documented for several insect species (Yang et al., 2012; Lombaert et al., 2010; Hurley et al., 2016), as well as admixture events during which potentially genetically different populations mix in the invaded zone.

Approximate Bayesian computation (ABC) is a method allowing inferences for complex scenarios on the basis of simulations and summary statistics (Beaumont et al., 2002; Bertorelle et al., 2010; Csillery et al., 2010). This method allows to take into account complex demographic processes such as changes in effective population size, admixture events or involvement of ghost unsampled populations (Estoup & Guillemaud, 2010). It has been successfully used to retrace the invasion routes of numerous IAS (e.g. Miller et al., 2005; Pascual et al., 2007; Lombaert et al., 2010; Kerdelhué et al., 2014; Lippens et al., 2017). Choosing among the drawn scenarios can however be time-consuming since the number of simulated dataset increases with the number of tested scenarios. In addition, it has been shown that despite a high number of simulations, estimated posterior probabilities of scenarios based on polychotomous

logistic regression could be inaccurate in some cases (Robert et al., 2011). To compare the scenarios, we used a random forest process (Breiman, 2001) as described by Pudlo et al., (2015). This “random forest” tool (ABC-RF) discriminates efficiently among scenarios while being computationally less costly. Indeed, it creates decisional bootstrapped trees from the summary statistics of a limited number of simulated datasets. The predictions of each tree are then aggregated and give a probability for each tested scenario. The use of ABC-RF for reconstruction of invasion routes is not yet widespread, but it already gave some promising results in discriminating among complex invasion scenarios (Pudlo et al., 2015; Fraimout et al., 2017; Lombaert et al., 2017).

The Asian Longhorned Beetle (ALB) *Anoplophora glabripennis* (Motschulsky) is a xylophagous Cerambycidae native of China and Korea (Lingafleter & Hoebeke, 2002). In Asia, ALB infestations became an issue after the wide reforestation efforts in China in the early 1980's (Pan, 2005). This insect can damage and ultimately kill a large number of deciduous tree species (Sjöman et al., 2014) by boring within trunks at larval stage. ALB has benefited from the increase of global trade and larvae have likely been transported in wood packing material from Asia (Bartell & Nair, 2003; Hu et al., 2009; Haack et al., 2010). Consequently, established populations of ALB have been reported in North America since 1996 (Haack et al., 1996) and in Europe since 2001 (Hérard et al., 2006). Additional infestations have been detected in nine European countries since the first record in Austria (2001), including Switzerland, Belgium, Finland, France, Germany, Italy, the Netherlands, Montenegro and United Kingdom, and new interceptions are reported recurrently (EPPO Global Database, accessed 25 July 2017). Despite the eradication program going on, ALB populations are still remaining.

Previous studies have investigated the genetic structure of invasive populations of ALB both in the native (Carter et al., 2009) and invaded range (Carter et al., 2010; Javal et al., 2017a) and have raised several hypothesis concerning the invasion history of the beetle in the world. It is suspected that multiple introductions followed by secondary movements within the invaded areas are responsible for the current repartition of the species worldwide. However, this scenario has not been quantitatively investigated so far. The goal of this study is to explore further the invasion history of ALB by the mean of a population genetic approach combined with an ABC computation to better understand and manage the pathways of its global invasion. Therefore, we aimed at describing the scenario that has led to the current distribution of the species by investigating how many introductions events happens and in which extend the two invaded continent are connected.

Material & methods

Sampling and DNA extraction

Specimens were sampled between 1999 and 2016 in 43 localities including 19 European localities, 7 North American localities and 17 localities of the native range (Table 1 and Figure 2a), for a total of 633 specimens collected. A specific attention was

given to the sampling strategy (Meirmans, 2015). Samples are usually collected when a new settled population is identified and infested trees are fallen, which makes easy to collect several specimens from a single tree or from close trees. Since ALB females do not disperse much and tend to lay most of their eggs within the same tree or in the vicinity (Sawyer, 2009) we maximized the number of sampled trees in order to avoid collecting beetles from a single family.

All specimens were collected alive and preserved in absolute ethanol at -24°C until DNA extraction. Specimens from four North-American populations (populations 20 to 23, Table 1) and from two Asian populations (populations 31 and 40) originate from a rearing and were bred for several generations (between 2 and 8 depending on the population) before being analyzed in our study. Genomic DNA was extracted from a leg or antennal fragments for adults, and from a small abdominal fragment of immature stages. DNA extraction was performed using a Nucleospin kit (Macherey-Nagel, Düren, Germany) according to the manufacturer instructions with a final elution volume of 100 µL.

Microsatellite genotyping

All samples were genotyped at 15 microsatellite loci developed for ALB by Carter et al. (2008). Amplifications were multiplexed in 6 reactions that slightly differed from those suggested by Carter et al. (2008) (ALB38/ALB77, ALB10/ALB53/ALB59, ALB9/ALB14, ALB15/ALB35/ALB44, ALB40/ALB24 and ALB43/ALB19/ALB30). Multiplexed PCR were performed in a 10 µL reaction volume using a Multiplex PCR Kit (Qiagen) with 5 µL of Multiplex PCR Mix, 1 µL of Q-solution, 0.5 µL of RNase-free water and 2 µL of DNA. All PCR amplifications were performed on a Veriti 96 well fast Thermal cycler (Applied biosystems). Amplifications of the two first multiplexes (ALB38/ALB77 and ALB10/ALB53/ALB59) were run using the following settings: a first denaturation step at 94 °C (5 min), 30 cycles at 94 °C (30 s), 56 °C (45 s) and 72 °C (45 s), eight cycles at 94 °C (30 s), 53 °C (45 s), 72 °C (45 s), and a final elongation step at 72 °C for 10 min (Carter et al., 2008). Amplifications of the four last multiplexes (ALB9/ALB14, ALB15/ALB35/ALB44, ALB40/ALB24 and ALB43/ALB19/ALB30) were run with a first denaturation step at 95 °C (5 min) followed by 35 cycles at 95 °C (1 min), 58 °C (1min) and 72 °C (1 min) and a denaturation step at 72 °C for 4 minutes (Carter et al., 2008). One µL of PCR product was denatured within a mix of 10 µL of formamide and 0.24 µL of 600 Liz marker before being run on an ABI PRISM 3500 sequencer (Life Technologies).

Data cleaning and preliminary analyses

Scoring of alleles was performed using the software GeneMapper V 4.1 (Applied Biosystems) and genotypes that could not be reliably scored were re-amplified at least once, and if necessary were excluded as missing data. The frequency of null alleles at each locus and for each population was calculated using FreeNA (Chapuis & Estoup, 2007). Loci for which mean estimate of null allele frequency was higher than 10% were discarded. Thus, out of the 15 loci used for the genotyping, 13 were kept for the

analyses. Expected and observed heterozygosity as well as mean number of alleles per population and frequency of private alleles were computed with GenAlEx 6.501 (Peakall & Smouse, 2012). The mean allelic richness of each population was computed by regression using HP-RARE, to correct bias due to unequal sampling size (Kalinowski, 2005). Deviation from Hardy-Weinberg equilibrium for each locus and each population as well as F_{is} were calculated using Genepop 4.2 (Raymond & Rousset, 1995). Linkage disequilibrium between loci for each population was tested with Genetix 4.05.2 (Belkhir et al., 2004), and a sequential Bonferroni procedure was applied to the results, as suggested by Verhoeven et al. (2005).

Population genetic structure and clustering

Pairwise F_{st} (Weir & Cockerham, 1984) were calculated with FreeNA, using the Excluding Null Allele (ENA) method implemented in the software (Chapuis & Estoup, 2007), only for populations with at least 10 specimens sampled (28 populations). Population differentiation was computed on Genepop 4.2 (Raymond & Rousset, 1995) for each pair of population.

The spatial genetic structure of the sampled populations was inferred with the Bayesian clustering method implemented in STRUCTURE 2.3.4 (Pritchard et al., 2000). We chose the admixture model with correlated allele frequencies, and did not consider sampling population as prior. Each run consisted of a 200,000 burn-in period, followed by 500,000 Markov Chain Monte Carlo MCMC iterations. Twenty independent runs were performed for each prior value of the number K of genetic cluster, set between 1 and 13. The uppermost hierarchical level of genetic structure was determined with the ΔK method described in Evanno et al. (2005) and implemented in Structure Harvester 0.6.94 (Earl and von Holdt, 2012). We checked the modality of the results given by the 20 runs of STRUCTURE with CLUMPAK (Kopelman et al., 2015). ArcGis 9.3 (ESRI) was then used to plot the memberships of individuals for each population (Qvalues) to the predefined clusters on a map. BAPS (Corander et al., 2003) was also used as a complement to the STRUCTURE analysis, to assign populations to genetic groups. BAPS allows to use a clustering approach on groups of individuals (here, sample sites) rather than individuals using simple model assumptions and infers the best number of cluster (K). Each analysis was run 20 times, and the model did not include admixture.

ABC-based inferences about colonization history

We used an Approximate Bayesian Computation (ABC; Beaumont et al., 2002) analysis to infer the invasion history of ALB across its invaded areas. Based on the genetic structure observed in the native range (see Results), only three populations were considered to be representative of this area (populations 28 and 32 in China and population 41 in South-Korea). These three populations were chosen on the basis of i) the number of sampled individuals, ii) their genetic proximity with sampled invasive populations, iii) their heterozygosity level to maximize diversity within samples and iv) their geographic localization. North America was the first invaded zone, in which we

selected one population (population 21) to test for a bridgehead scenario toward Europe. Finally in Europe, we chose four emblematic populations on the basis of their specificity (date of detection and supposed history): Gien (France, population 19), Marly (Switzerland, population 12), Divonne-les-Bains (France, population 9) and Furiani (France, Corsica, population 1).

Six nested sets of invasion scenarios were analyzed sequentially using an ABC methodology: after each analysis, a new population was added to the most likely scenario (Fig S1) following the procedure described by Fraimout et al. (2017). In each analysis, invasion scenarios were designed to test for possible invasion routes of the Asian longhorned beetle to Europe. The scenario topologies were based on the dates of first observation. Scenarios all included an ancestral native unsampled population from which resulted the three considered native populations. In our ABC analysis, historical, demographic and mutational parameter values for simulations were drawn from prior distributions defined from historical data as described in Table S1, and we set conditions in order to avoid impossible topologies (see prior settings in Table S1). As proposed by Lombaert et al. (2011), we simulated sub-structuring in the native area to consider the risk that the true source population was not precisely sampled. Scenarios are described with more details in Fig S1.

The first analysis focused on the native origin of the North-American population (population 21). Once the most likely scenario has been inferred, the secondly-detected European invasive population (population 19: Gien, France) was added for the second ABC analysis: it could result either from one of the three native populations or from the invasive North-American one. Similarly, population 12 (Marly, Switzerland) was then added in the third ABC analysis. The two last invasive populations (populations 1 and 9, respectively Furiani, France and Divonne-les-bains, France) were added independently (analyses 4a and 4b) due to their very close dates of first observation. It was indeed not possible to determine which one was the first introduced on the basis of their detection dates, since it has been shown that several years could be necessary to detect a population (Favaro et al., 2013). The final ABC analysis (Analysis 5) was performed in order to check whether these two last populations were introduced independently.

Numbers of summary statistics for each analysis are presented in Table 2. They included the mean number of alleles per locus, the mean expected heterozygosity (Nei, 1987), the mean number of private alleles per locus, the mean ratio of the number of alleles to the range of allele sizes (Garza & Williamson, 2001) for each population, the pairwise F_{ST} values (Weir & Cockerham, 1984), the mean likelihoods of individuals from population x being assigned to population y (Rannala & Mountain, 1997) for each pair of populations, the maximum likelihood estimate of admixture proportion for each trio of populations (Choisy et al., 2004), the mean number of alleles per locus, the mean expected heterozygosity and the mean number of shared alleles per locus computed for each population pair.

A random forest algorithm was used to compare the scenarios as described by Pudlo et al. (2015). This method allows to discriminate efficiently among models and gives an estimation of posterior probabilities of the best model while being computationally less intensive than traditional ABC algorithms. Briefly, it creates a “forest” of bootstrapped decision trees to classify scenarios on the basis of the summary statistics of the dataset. Some simulations are not used to build the trees and are used to cross validate the analysis by computing a “prior error rate”. The method has shown its robustness in reconstructing invasion routes (Pudlo et al., 2015; Fraimout et al., 2017).

A total of 20 000 microsatellites datasets were simulated for each scenario using DIY ABC (Cornuet et al., 2008). The relevance of prior settings was checked by comparing the distributions of simulated statistics and the observed values. The observed values of summary statistics of the most probable model according to the ABC analysis were compared to the simulated values (posterior model checking, Table S2). A forest of 1000 trees was then built on the basis of the simulated datasets using the R package abcrf (v1.1.0; Pudlo et al., 2015), and the observed dataset was submitted to each of the trees. The analysis then provides a classification vote for each scenario which stands for the number of times the considered scenario is selected among the 1000 decision trees. The scenario with the highest classification vote is selected as the most likely scenario. We then estimated its posterior probability by way of a second random forest procedure of 1,000 trees as described by Pudlo et al. (2015). To evaluate the robustness of the ABC scenario choice, we computed the prior error rate based on the out-of-bag simulations and performed all ABC analyses a second time with another set of native sample sites (the alternative dataset; Table S3) representative of the first selected samples site (the core dataset), as suggested by Lombaert et al (2014).

Results

Genetic analysis

All loci showed significant deviation from Hardy-Weinberg Equilibrium except 4 (ALB 10, ALB 19, ALB 30 and ALB 44). The mean corrected allelic richness for all loci and per population was of 1.37 for the invasive populations (from 1.08 to 2.42) as well as for the native populations (from 1.02 to 1.49) in the native zone. Expected heterozygosity (H_e) ranged from 0 to 0.406 for invasive populations and from 0.021 to 0.465 for Asian populations. A total of 15 populations showed private alleles and the frequency of these alleles ranged from 0.019 to 0.726. More precisely, 13 private alleles were identified in the native area in 7 different Chinese populations, 8 private alleles were identified among 6 European populations and only 2 private alleles were identified in 2 different north-American populations. F_{is} computed for each population ranged from -0.3077 to 0.6685, but only four populations revealed a negative value. F_{is} values were in average higher in the native area (mean of 0.3459) than in both the invaded areas (mean values in North-America: 0.1012 and in Europe: 0.1980). Indeed, a heterozygote deficit was

detected in 26 populations, including 15 Asian populations, 2 North-American ones and 9 European ones. Null allele frequency per locus was between 0.4 and 9.9%. Three pairs of loci showed significant linkage disequilibrium for all populations taken together, but none of these pairs revealed linkage disequilibrium for more than 6 populations taken individually. Table 1 summarizes the details and indices of population genetics for each sampled population.

Table 2 : detail of sampling and indices of population genetics. Stars after Fis values indicate that the population shows a significant deviation from Hardy-Weineberg equilibrium

N pop	Id	Pays	City/State	Year of collection (year of detection)	Long	Lat	Effectif	Mean number of allele	Allelic richness	Ho	He	Fis
Asia												
27	Harbin	China	Harbin	2016	126,5349	45,8037	15	2,308	1,37	0,289	0,359	0,2274
28	Yanji	China	Yanji	2016	129,5089	42,8912	26	3,077	1,42	0,305	0,412	0,2787
29	Chengd	China	Chengde	2016	117,9627	40,9529	26	3,462	1,44	0,353	0,429	0,1981
30	Shijia	China	Shijiazhuang	2015	114,5148	38,0423	26	3,385	1,45	0,319	0,440	0,2872
31	Huhhot	China	Huhhot	2001	111,6333	40,8	15	2,308	1,37	0,295	0,362	0,2204
32	Qingto	China	Qingtongxia	2015	106,0789	38,0212	25	3,385	1,45	0,320	0,446	0,2979
33	Yanchi	China	Yanchi	2015	107,4073	37,7832	25	3,308	1,46	0,352	0,448	0,2306
34	Jinan	China	Jinan	2016	117,12	36,6512	11	2,615	1,4	0,380	0,380	0,0367
35	Taian	China	Taian	2016	117,0876	36,2002	11	3,154	1,49	0,273	0,465	0,4522
36	Hefei	China		2016	117,2272	31,8205	15	3,154	1,48	0,299	0,462	0,383
37	Cixi	China	Cixi	2015	121,26	30,16	20	3,000	1,39	0,256	0,379	0,3401
38	Yunnan	China		2016	102,71	25,0458	14	2,923	1,47	0,299	0,440	0,3837
39	Tongli	China	Tongliao	2015	122,2434	43,6528	24	3,000	1,38	0,281	0,376	0,2731
40	Kangwo	Korea	Kangwon Nat Park	2001	128,42	38,13	14	1,231	1,02	0,011	0,021	0,5
41	Pocheo	Korea	Pocheon	2015	127,2	37,89	6	1,769	1,22	0,077	0,200	0,6685
42	Incheo	Korea	Incheon	2013/2014	126,7	37,45	1	1,308	1,31	0,308	0,154	-
43	Ulsan	Korea	Ulsan	2015	129,3113	35,5383	3	1,308	1,15	0,064	0,119	0,6667
North-America												
20	Baysid	USA	New-York	1999 (1996)	-73,7654	40,7585	15	2,231	1,34	0,307	0,332	0,113
21	Ravens	USA	Illinois	1999 (1998)	-87,6803	41,96819	15	2,615	1,42	0,354	0,406	0,1625
22	Worces	USA	Massachusetts	2009 (2008)	-71,8	42,31	15	1,846	1,31	0,295	0,304	0,0666
23	Bethel	USA	Bethel, Ohio	2011 (2011)	-84,08	38,97	15	1,923	1,22	0,251	0,215	-0,1339
24	Northv	Canada	Ontario	2005 (2003)	-79,546	43,79146	4	1,231	1,08	0,058	0,070	0,3077
25	Shepph	Canada	Ontario	2007 (2003)	-79,873	44,16597	4	1,154	2,42	0,058	0,099	0,5
26	Tallgr	Canada	Ontario	2005 (2003)	-79,57	45,26548	11	1,462	1,18	0,238	0,176	-0,3077
Europe												
1	Arenau	France	Furiani	2015 (2013)	9,43	42,68	20	1,923	1,29	0,235	0,280	0,1881
2	Colast	France	Furiani	2016 (2013)	9,429229	42,66307	20	1,692	1,25	0,212	0,240	0,148
3	Conouv	France	Furiani	2015 (2013)	9,4142	42,6579	5	1,231	1,08	0,062	0,071	0,2381
4	Costad	France	Furiani	2015 (2013)	9,44	42,65	6	1,923	1,27	0,256	0,251	0,0698
5	Mcarlo	France	Furiani	2014 (2013)	9,43	42,65	7	2,000	1,34	0,302	0,315	0,1143
6	Cornud	Italy	Cornuda	2014 (2009)	12	45,83	10	1,692	1,2	0,203	0,187	-0,0196
7	Rapagn	Italy	Rapagnano	2015 (2013)	13,5919	43,1608	2	1,231	2	0,077	0,115	0,6
8	Austri	Austria	Gallspach	2014 (2013)	13,8	48,21	4	1,385	1,15	0,096	0,128	0,3478
9	Divonn	France	Divonne les bains	2016 (2016)	6,136	46,3581	42	2,692	1,32	0,263	0,320	0,1963
10	Beriko	Switzerland	Berikon	2015 (2015)	8,3702	47,352	21	1,846	1,29	0,191	0,280	0,3319
11	Brunis	Switzerland	Brunisried	2013/2014 (2011)	7,2787	46,759	23	1,923	1,22	0,175	0,219	0,2021
12	Marly	Switzerland	Marly	2014 (2014)	7,14	46,8	25	2,231	1,28	0,252	0,275	0,105
13	Winter	Switzerland	Winterthur	2012 (2012)	8,52	47,39	32	1,846	1,25	0,250	0,247	-0,0007
14	Ebersb	Germany	Ebersberg		11,96697	48,078	1	0,923	2,31	0,000	0,000	-
15	Feldk	Germany	Feldkirchen	(2012)	11,73135	48,14909	5	1,923	1,26	0,250	0,235	0,0519
16	Neubib	Germany	Neubiberg	(2014)	11,67146	48,0747	12	2,154	1,27	0,181	0,258	0,3225
17	Strasb	France	Strasbourg	2010/2011/2014 (2008)	7,7521	48,5734	7	1,923	1,33	0,264	0,308	0,2174
18	Stann	France	St-Anne/Brivet	2004/2005 (2004)	-2	47,45	9	2,000	1,33	0,250	0,315	0,2427
19	Gien	France	Gien	2015 (2003)	2,62	47,69	26	2,154	1,2	0,143	0,275	0,282

Population structure and clustering

Population differentiation was statistically significant for 764 out of 890 (more than 85%) pairwise comparisons between all populations ($p < 0.001$). Pairwise F_{ST} values estimated using the ENA correction (Table 3) were close to the ones obtained with the conventional method (data not shown). The mean F_{ST} computed with ENA corrections was of 0.321: it was in average lower in the native range (0.282) than in the invaded range (0.429) (Table 3). A total of 14% of pairwise F_{ST} computed were under 0.15. These F_{ST} correspond to pairs in which at least one of the involved population is Asian, except for two Swiss populations (populations 11 and 12) and two Corsican populations (populations 1 and 2). More than 74% of the F_{ST} values were between 0.15 and 0.5. Finally, about 12% of the F_{ST} values were higher than 0.5.

Table 3: Pairwise F_{ST} estimates between the different sampled populations of ALB (only populations with 10 or more sampled specimens were considered). Bold and framed values are for non-significantly different populations ($p < 0.001$). F_{ST} in green are between 0 and 0.15 and F_{ST} in red are between 0.5 and 1.

Europe										North-America				Asia													
Arenau	Colast	Cornud	Divonn	Beriko	Brunis	Marly	Winter	Neulob	Glen	Baysid	Ravens	Worces	Bethel	Tallgr	Harbin	Yanji	Chengd	Shijia	Huhhot	Qingto	Yanchi	Jinan	Taian	Hefei	Cixi	Yunnan	Tongli
Colast	0.05528																										
Cornud	0.562176	0.588868																									
Divonn	0.267235	0.264724	0.533106																								
Beriko	0.458781	0.446829	0.429968	0.436424																							
Brunis	0.482427	0.476559	0.600412	0.360432	0.530241																						
Marly	0.419602	0.408257	0.538962	0.306203	0.487768	0.056295																					
Winter	0.36951	0.33232	0.565918	0.410748	0.328849	0.535285	0.487197																				
Neulob	0.325998	0.35539	0.50436	0.35275	0.308813	0.52107	0.436789	0.359691																			
Glen	0.511813	0.539731	0.596163	0.438218	0.37256	0.62929	0.508729	0.353109																			
Baysid	0.425774	0.465655	0.76554	0.362834	0.362027	0.506489	0.460427	0.477481	0.391866	0.396189																	
Ravens	0.21025	0.240839	0.40552	0.207617	0.26485	0.446165	0.387085	0.309543	0.177439	0.245311	0.242363																
Worces	0.443062	0.470135	0.526908	0.374004	0.391046	0.446884	0.400357	0.463439	0.277757	0.441007	0.373815	0.29314															
Bethel	0.398187	0.4138381	0.617166	0.377277	0.460382	0.4771531	0.413641	0.466506	0.450799	0.531991	0.413412	0.313432	0.4040509														
Tallgr	0.54468	0.561054	0.683542	0.510756	0.440392	0.640991	0.589564	0.493182	0.516507	0.616465	0.531768	0.387823	0.488655	0.514791													
Harbin	0.246851	0.239321	0.495974	0.172573	0.391346	0.388635	0.28932	0.342887	0.308942	0.478323	0.349917	0.20971	0.391091	0.409479	0.484922												
Yanji	0.198259	0.182093	0.382663	0.144947	0.237422	0.350927	0.281205	0.241741	0.180159	0.319013	0.250364	0.093599	0.287704	0.315529	0.356568	0.035258											
Chengd	0.205443	0.224053	0.440291	0.106833	0.334553	0.324341	0.265586	0.315559	0.249484	0.340816	0.240567	0.123522	0.330883	0.253623	0.427701	0.097067	0.069646										
Shijia	0.29868	0.305782	0.396623	0.171193	0.229243	0.369022	0.315189	0.295313	0.197244	0.260874	0.237492	0.112064	0.229805	0.262236	0.340656	0.195647	0.103425	0.098087									
Huhhot	0.196524	0.215	0.469774	0.261374	0.340095	0.443555	0.37403	0.303197	0.303464	0.368264	0.267865	0.115695	0.383384	0.316665	0.471248	0.173086	0.118652	0.091856	0.173526								
Qingto	0.24686	0.259812	0.359687	0.152976	0.20747	0.307602	0.249969	0.265744	0.167377	0.250368	0.219916	0.083896	0.214924	0.225876	0.343101	0.160826	0.069217	0.076144	0.005369	0.135497							
Yanchi	0.210247	0.224372	0.376377	0.141386	0.225932	0.325932	0.266819	0.257942	0.151263	0.242821	0.2168	0.056721	0.219008	0.245551	0.347598	0.123618	0.043118	0.043782	0.017247	0.100039	0.004141						
Jinan	0.248821	0.295383	0.445384	0.304299	0.368631	0.306943	0.328859	0.184295	0.375771	0.295025	0.142044	0.229355	0.196899	0.348764	0.247726	0.157939	0.164267	0.113976	0.22151	0.079556	0.10467						
Taian	0.22275	0.265213	0.384511	0.202487	0.276873	0.321014	0.265764	0.291767	0.220197	0.385571	0.256428	0.119397	0.199501	0.193709	0.334257	0.185669	0.106401	0.104707	0.090161	0.151887	0.051441	0.062925	0.066402				
Hefei	0.260285	0.27548	0.332584	0.240398	0.18043	0.350922	0.300923	0.286086	0.16924	0.273601	0.200144	0.102607	0.177357	0.244048	0.299978	0.211149	0.105465	0.143664	0.073322	0.159419	0.049233	0.066268	0.074061	0.038449			
Cixi	0.35308	0.409683	0.420667	0.323967	0.347103	0.45192	0.441085	0.442549	0.288083	0.446136	0.385711	0.176027	0.338673	0.460968	0.4771381	0.320323	0.222605	0.281134	0.229821	0.32064	0.186675	0.202409	0.261879	0.21489	0.164226		
Yunnan	0.286967	0.311082	0.296368	0.238413	0.219939	0.336642	0.276312	0.321375	0.227352	0.320329	0.220515	0.154349	0.248494	0.283399	0.386733	0.170792	0.10187	0.121453	0.126795	0.158913	0.084553	0.09371	0.149741	0.052698	0.046902	0.204505	
Tongli	0.261694	0.272004	0.496002	0.179361	0.382323	0.417423	0.362209	0.353148	0.341221	0.469745	0.280625	0.424293	0.392008	0.38042	0.85618	0.113482	0.114751	0.117306	0.227432	0.213785	0.194056	0.183666	0.235707	0.175928	0.223864	0.354782	0.171103
Kangwo	0.670959	0.707216	0.987829	0.489467	0.733234	0.629637	0.546382	0.731191	0.773184	0.818245	0.683119	0.630715	0.728153	0.785252	0.873602	0.551672	0.632001	0.522322	0.498714	0.693035	0.601413	0.616101	0.667252	0.581389	0.499524	0.499524	

The number of clusters identified by the ΔK method for the STRUCTURE analysis was 2. In the native area, except a differentiation between the north-east and the rest of Asia, no clear pattern could be identifiable (see K=5, Fig 1b, Fig 2). STRUCTURE runs revealed genuine multimodality (Jakobsson & Rosenberg, 2007) in our data for all values of K except K=1 and K=2. In North-America, the BAPS analysis revealed that the three Canadian populations were grouped (populations 24 to 26) at K=3 and K=5 (Fig 1b). In Europe similarly, the STRUCTURE analysis allowed to identify a cluster formed by the Corsican populations (populations 1 to 5, Fig 1a) and one consisting of two Swiss populations (populations 11 and 12, fig 1a) both confirmed by the BAPS analysis (Fig 1b). The two other Swiss populations (populations 10 and 13) were not included in this second cluster. In the whole invaded range, STRUCTURE analysis confirmed that each population was genetically homogeneous, with the exception of population 9 (Divonne-les-Bains, France) where few specimens do not match the same cluster as the others.

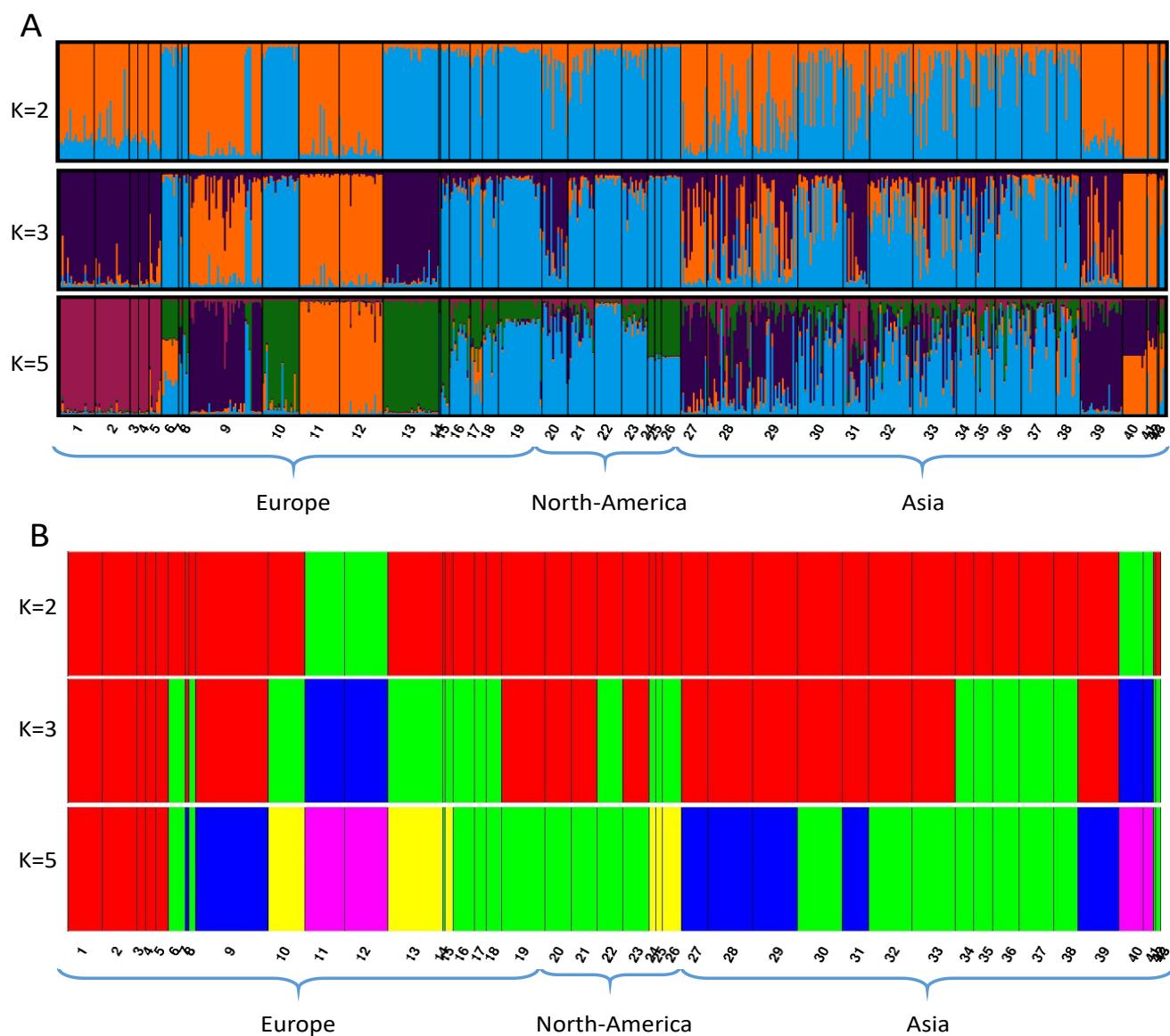


Figure 1: A: Representation of populations genetic structure estimated by the Bayesian clustering approach implemented in STRUCTURE, for K=2, K=3 and K=5. Various simulations for each value of K were summarized using CLUMPAK. B: Representation of genetic structure estimated by the Bayesian clustering method implemented in BAPS. For both figures, populations are grouped by geographic origin, and population number are indicated in row. Population numbers are given in Table 1.

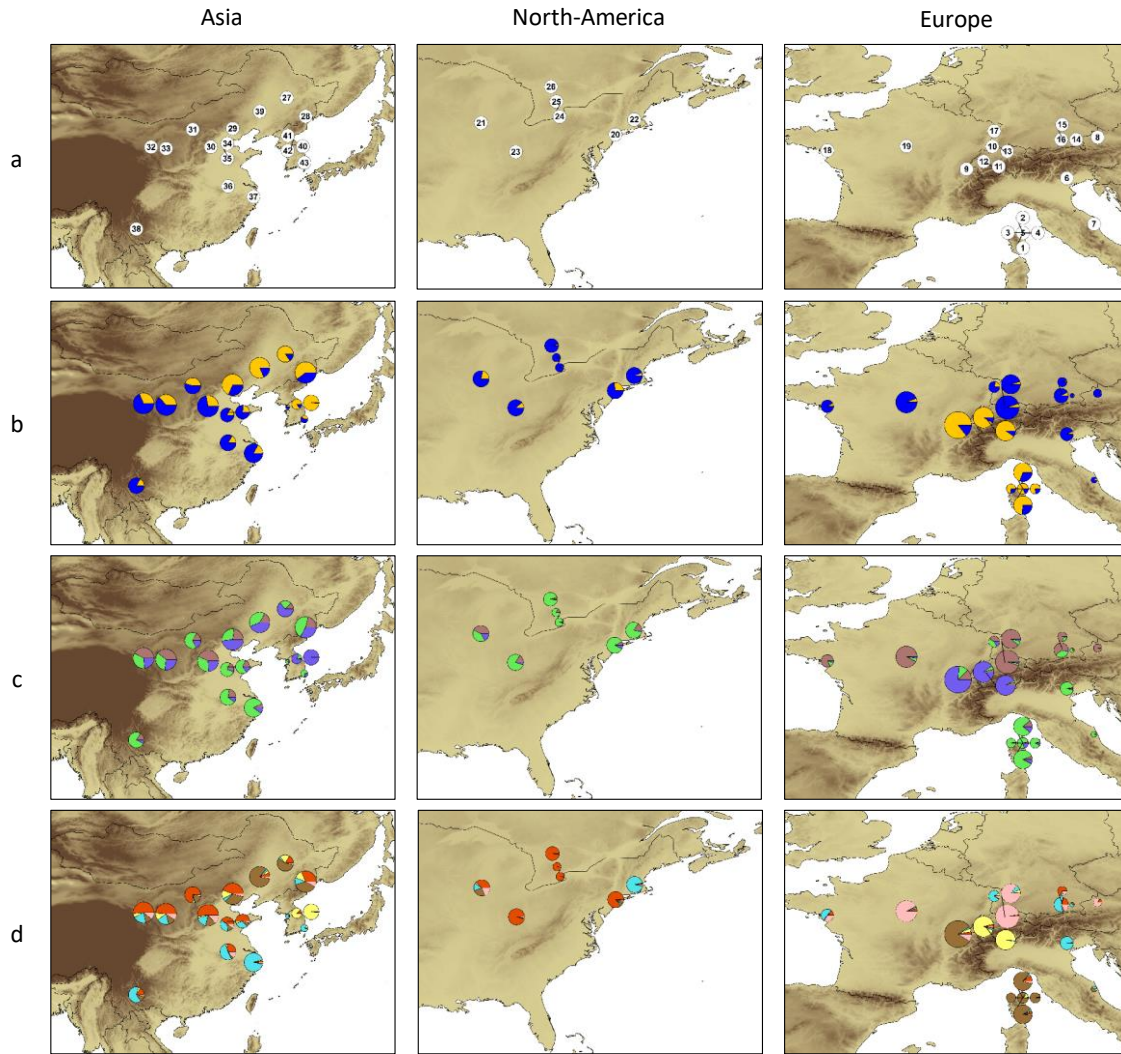


Figure 2 : Projection of populations numbers (a) and of membership of populations to each cluster for $K=2$ (b), $K=3$ (c), $K=5$ (d) in Asia (1st column), North-America (2nd column) and Europe (3rd column).

Invasion scenarios

Comparisons of distribution of simulated summary statistics with values of the observed core dataset showed that the combination of scenarios and priors that we chose was relevant: among the six analyses, between 3.4 and 7.1% of the observed statistics significantly laid in the tails of the probability distribution of statistics calculated from prior simulations (at a 5% threshold).

Table 3: Results of the ABC-RF analyses. Results are provided for both the core and the alternative datasets, but only for the most probable scenario of each analysis. NE China is for North-Est China and NC China is for North Central China

Analyse	Considered population	Considered source areas	Number of compared scenarios	Number of summary statistics	Random Forest Votes		Most probable origin		Posterior Probability	
					Core dataset	Alternative dataset	Core dataset	Alternative dataset	Core dataset	Alternative dataset
1	Ravens (USA)	- NE China - NC China - Korea	3	76	174	72	NC China	NC China	0.7263833	0.8341
					733	838				
					93	90				
2	Gien (France)	- USA - NE China - NC China - Korea	4	130	796	610	USA	USA	0.7344333	0.64485
					45	92				
					111	208				
3	Marly (Switzerland)	- USA - NE China - NC China - Korea - Gien	5	204	7	10	Korea	Korea	0.8233333	0.6906333
					60	146				
					121	135				
4a	Furiani (Corsica, France)	- USA - NE China - NC China - Korea - Gien - Switzerland	6	301	812	708	NE China	NC China	0.6738	0.6512833
					0	1				
					121	151				
4b	Divonne (France)	- USA - NE China - NC China - Korea - Gien - Switzerland	6	301	447	196	NE China	NE China	0.6984167	0.7513833
					268	355				
					131	248				
5	Furiani vs Divonne	- Divonne comes from NC China; Corsica from NE China - Corsica comes from Divonne - Divonne comes from Corsica	3	424	9	13	Independent introductions	Independent introductions	0.651	0.7253667
					24	37				
					29	30				
					411	439	NE China	NE China	0.6984167	0.7513833
					346	426				
					196	90				
					2	0	Independent introductions	Independent introductions	0.651	0.7253667
					16	15				
					654	527				
					88	24	Independent introductions	Independent introductions	0.651	0.7253667
					258	233				

Random forest votes, posterior probabilities for most likely scenarios and details for the ABC-RF analysis results are given in Table 2. The first analysis investigating the origin of the North American infestation (population 21) clearly indicated that the beetles originated Northern central China (NC China in Table 2). After its detection in North-America in the early 1990's, the species was recorded in Europe, the first detected sampled site being population 19 (Gien, France, detected in 2003). Analysis 2 showed that this French population was most probably originating from North-America. The Swiss population (Population 12, Marly, Switzerland) seemed to have a Korean origin. Analyses 4a and 4b, which focused on two very recently identified invasive populations (populations 1 and 9), revealed that a native origin was the most likely in both cases. Analysis 5 showed that these two last invasive populations must have been introduced independently. Population 9 (Divonne-les-Bains, France) probably originated from North-Eastern China. In the case of the Corsican samples, results strongly supported a native origin, but, depending on the dataset they were connected either to North-

eastern China (core dataset) or Northern central China (alternative dataset). The global invasion routes inferred from our ABC-RF analyses are summarized in figure 3.

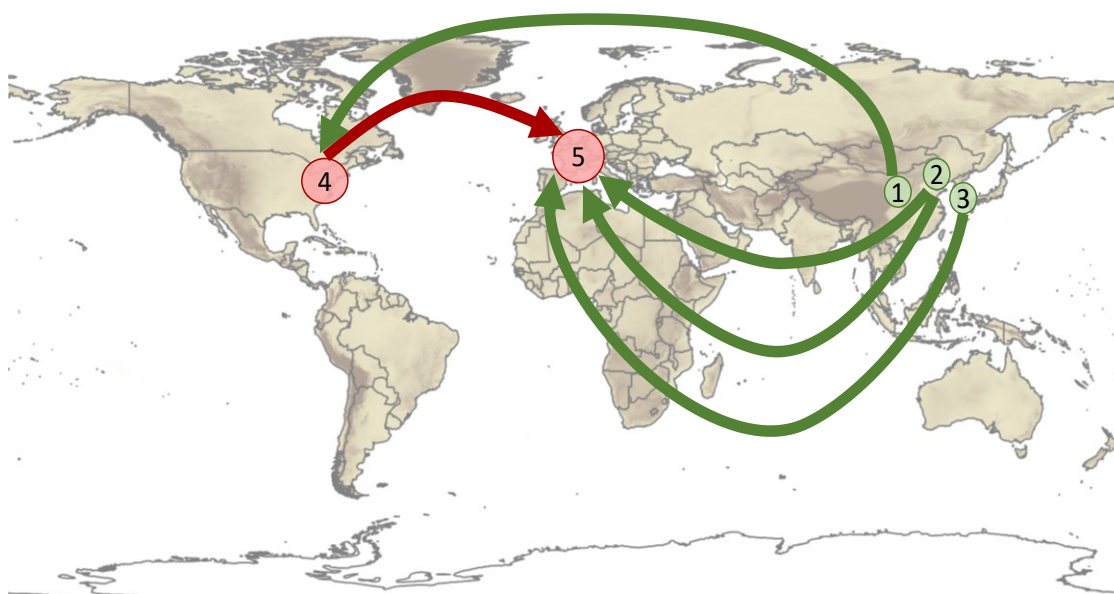


Figure 3: Summary of global invasion scenario revealed by ABC-RF on the basis of the core dataset. Green arrows are for introductions from the native zones; red arrow is from introduction from invasive area. 1: NC China; 2: NE China; 3: Korea; 4: USA; 5: Europe

Discussion

This study is the first to shed light on the invasion pathway of the Asian longhorned beetle worldwide, based on samples of both native and invaded areas, and complement existing studies on ALB genetic structure at a large-scale.

Situation in the native zone

In the native zone, fixation indices revealed a globally low diversity within populations, but a significant differentiation among most of them. Distribution of genotypes together with clustering analyses only allowed to highlight signs of structuration between North-East and South-West China. This population differentiation probably resulted from the low dispersal of native populations (Smith et al., 2001, 2004). However, demographic events seem to have attenuated the global ancestral structure, since no clear and homogeneous cluster gathering several populations could be identified in the STRUCTURE analysis. This blurred genetic structure is uncommon for native zones, usually shaped by multiple factors such as evolutionary history, biogeography or natural barriers (Hewitt, 2000). It has however already been observed in other studies on ALB native genetic structure and had been interpreted as a substantial effect of populations displacements at a very large scale, mainly across China (Carter et al., 2009; Javal et al., 2017a). Such patterns were hypothesized to result from important movements of wood within the country, linked with the reforestations efforts undertaken by the Chinese government in the early 1980's. Many trees belonging to host species of ALB and probably infested have been moved and planted, mainly in the northern part of the country (Pan, 2005). Both

clustering and population genetic analyses showed that Korea, which was not concerned by the reforestation program, seems to have kept its own genetic identity. The population that shows the highest F_{st} is Korean (population 40, Kangwon National Park), but this last point should however be considered with caution since individuals from this site used in this study were kept for several generation in captivity, and the rearing was based on a limited number of sampled wild specimens (M. Keena, pers com).

Insights of a complex worldwide invasion scenario

In North America, the species was detected for the first time in 1996 in the USA (Haack et al., 1996) and in 2003 in Canada (EPPO Global Database), as a result of the increasing international trade (Haack et al., 2010; Brockerhoff & Liebhold, 2017). North-America invasion history has not been explored in details through ABC analysis, but both fixation indices and clustering suggest that infestations sampled in the USA most likely result, at least for some of them, from multiple distinct introductions events. This multiple introductions hypothesis had already been mentioned in previous studies, and it was suggested that introductions were associated with transport events on short distances especially in the NYC area (Carter et al., 2010). Clustering analyses, and especially BAPS results, support the hypothesis of strong connections between Canadian infestations and confirm results based on mitochondrial markers that showed that the same haplotype (or for one specimen, a very close one) was found in all infestations (Javal et al., 2017a). Therefore, the Canadian infestation may be due either to a single introduction event as hypothesized by Carter et al (2010) followed by a spread in the nearby localities as suggested by Turgeon et al (2015), or to multiple introductions from genetically similar source populations.

Europe was the second infested continent, and since the first detection of an established population in Austria, new infestations and interceptions at entry points are identified regularly (EPPO Global Database). The high frequency of these reports foreshadowed multiple independent introduction events. Indeed, few groups of genetically similar populations could be identified (only in Corsica and Switzerland), which reinforces the hypothesis of multiple introductions. The ABC analyses confirm that most European outbreaks have different origins and result from independent introductions. Out of the four analyzed localities, three could have been introduced independently from the native area. The fourth one, Gien (locality 19, France), stems from another invasive population from the USA (Ravenswood, locality 21), probably resulting from Northern Central China. This bridgehead scenario, in which a north-American invasive population is the source for another European infestation, has been described for numerous other invasive insect species (Yang et al., 2012; Lombaert et al., 2010; Hurley et al., 2016; Garnas et al., 2016), and is an example of secondary spread between two invaded areas.

Secondary movements of beetles within invaded zones may have also occurred in other locations in Europe (Javal et al., 2017a). In Switzerland, it is suspected that beetles from Marly (population 12) have been transported via firewood and are most likely at the origin of the outbreak in Brünisried (population 11) (Eidg. Forschungsanstalt WSL, 2014) after being introduced from Korea. The low genetic differentiation between the two Swiss infestations suggests that they could be closely related and support the hypothesis of human-mediated dispersal between them. Similarly, transport events could be at the origin of the different infestations in Corsica, since they all form a homogeneous genetic cluster and show little differentiation. The Corsican populations are moreover very close geographically, and the possibility of natural dispersal cannot be discarded in their case (Lopez et al., 2017; Javal et al., 2017b).

In a management perspective, identifying secondary movements and especially bridgehead patterns emphasizes the need not to focus only on the native area in order to limit invasion, but also to take other invaded areas in consideration for containment measures, as suggested for other invasive insect species (*e.g.* Lombaert et al., 2010). In addition, our results also highlight the difficulty of controlling new introductions, since introductions keep being detected across the world, despite detection and management measures.

How did the invasion scenario shape ALB genetic structure and invasion success?

Invasion scenarios can deeply influence the genetic structure and the success of long-term establishment of an exotic species (Dlugosch & Parker, 2008; Estoup et al., 2016). Indeed, when introduced out of their native range, populations may experience a severe bottleneck (Estoup et al., 2001; Dlugosch & Parker 2008; Edmonds et al., 2004; Peischl & Excoffier 2015) that jeopardizes their adaptive abilities by decreasing their genetic diversity (Dlugosch & Parker; 2008; Facon et al., 2006). Multiple introductions are a process by which genetic diversity, and therefore ability to face new environmental constraints, can be maintained (Dlugosch & Parker, 2008). In the European ALB invasion, introductions come from different sources, both from the native and the invaded areas, maximizing the likelihood of introducing genetically different specimens. As a result, allelic richness in both invasive and native areas are similar, indicating that the multiple introductions contributed to promote genetic diversity in the invaded ranges. However, on a finer scale data revealed a low diversity within invasive populations. Such homogeneity could be due to a low number of genetically similar introduced specimens resulting in a strong founding effect. Multiple introductions may then occur at a continental scale, but only rarely within the same locality. Indeed, only one population showed patterns suggesting that multiple introductions may have occurred at a population scale (Divonne-les-Bains in France (locality 9)). Moreover, since ALB is not able to disperse on long distances, admixture between genetically distinct populations

is impossible for now, and invasive populations cannot benefit from aforementioned beneficial effects.

Bridgehead scenarios may also influence invasion success by allowing acclimation, adaptation or selection of the primary introduced specimens: it can be assumed that bridgehead populations underwent rapid evolution of invasion-linked traits due to novel environmental constraints (Whitney & Gabler, 2008) before forming a secondary invasive population that would have benefited from the evolutionary shifts. Phenotypes of individuals belonging to the first introduced population may also have been selected prior to their introduction, due for instance to stresses undergone during the transport. In the case of ALB, such bridgehead could have triggered changes in stress resistance or ability to face changing environment at a population level. It is therefore possible that the European population resulting from the first introduced North-American population shows a higher resistance to environmental stress compared to a population that would have been introduced directly from the native area.

European and possibly north-American invasions are characterized by multiple independent introductions and little diversified populations, but numerous introduced populations still succeeded in settling without benefiting from the aforementioned demographic processes (multiple introductions in single locations and bridgehead scenarios): most European populations result from one single introduction and their genetic diversity is quite low. These genetic patterns would result in a lower invasive ability, yet, the populations persist in their invaded environment. It suggests that the introduced populations may not face adaptive challenges in their invasive range (Estoup et al., 2016). The suspected displacements of populations in the native area may also have played a role in the success of the ALB invasion. Indeed, it is for instance possible that these displacements may have contributed to the propagation of some particularly resilient populations, as suggested by the abundance of some haplotypes in the native area (Javal et al., 2017a), or to the formation of new genotypes by admixture between populations historically genetically isolated that were then propagated in the invaded areas.

References

- Arca, M, Mougél, F, Guillemaud, T, Dupas, S, Rome, Q, Perrard, A, Muller, F, Fossoud, A, Capdevielle-Dulac, C, Torres-Leguizamon, M, Chen, X-X, Tan, J, Jung, C, Villemant, C, Arnold, G, Silvain, J (2015) Reconstructing the invasion and the demographic history of the yellow-legged hornet, *Vespa velutina*, in Europe. *Biol. Invasion.* 17:2357-2371
- Bartell SM, Nair SK (2003) Establishment risks for invasive species. *Risk Anal* 24:833–845
- Beaumont, MA, Zhang, WY, Balding, DJ (2002) Approximate Bayesian computation in population genetics. *Genetics* 162:2025–2035
- Belkhir K, Borsa P, Chikhi L, Raufaste N, Bonhomme F (2004) GENETIX 4.05, logiciel sous Windows TM pour la génétique des populations. Laboratoire Génome, Populations, Interactions, CNRS UMR 5171, Université de Montpellier II, Montpellier (France)
- Bertorelle, G, Benazzo, A, Mona, S (2010) ABC as a flexible framework to estimate demography over space and time: some cons, many pros. *Molecular Ecology*, 19:2609–2625
- Breiman, L (2001) Random forests. *Machine Learn.*, 45, 5–32.
- Brockerhoff, EG & Liebhold, AM (2017) Ecology of forest insect invasions. *Biol. Invasions*. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1514-1>
- Carter, M, Casa, AM, Zeid, M, Mitchell, SE, Kresovich, S (2008) Isolation and characterization of microsatellite loci for the Asian longhorned beetle, *Anoplophora glabripennis*. *Perm. Genet. Resour. Note* 925–928.
- Carter, M, Smith, M, Harrison, R (2010) Genetic analyses of the Asian longhorned beetle (Coleoptera, Cerambycidae, *Anoplophora glabripennis*), in North America, Europe and Asia. *Biol. Invasions* 12:1165–1182
- Carter, ME, Smith, MT, Harrison, RG (2009) Patterns of Genetic Variation Among Populations of the Asian Longhorned Beetle (Coleoptera : Cerambycidae) in China and Korea. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 102:895–905
- Chapuis M-P, Estoup, A (2007) Microsatellite null alleles and estimation of population differentiation. *Molecular Biology and Evolution*, 24:621–631
- Choisy, M, Franck, P, Cornuet, JM (2004) Estimating admixture proportions with microsatellites: comparison of methods based on simulated data. *Molecular Ecology* 13:955–968
- Ciosi, M, Miller, J, Kim, K, Giordano, R, Estoup, A, Guillemaud, T (2008) Invasion of Europe by the western corn rootworm, *Diabrotica virgifera virgifera*: multiple transatlantic introductions with various reductions of genetic diversity. *Mol. Ecol.* 17:3614–3627
- Corander, J, Waldmann, P, Sillanpää, MJ (2003) Bayesian analysis of genetic differentiation between populations. *Genetics*, 163:367–374
- Cornuet, J-M, Santos, F, Beaumont, MA, Robert, CP, Marin, J-M, Balding, DJ, Guillemaud, T, Estoup, A (2008) Inferring population history with DIYABC: a user-friendly approach to approximate Bayesian computation. *Bioinformatics* 24:2713–2719
- Csilléry K, Blum MGB, Gaggiotti OE, François O (2010) Approximate Bayesian computation (ABC) in practice. *Trends in Ecology & Evolution*, 25, 410–418
- Dlugosch, KM, Parker, IM (2008) Founding events in species invasions: Genetic variation, adaptive evolution, and the role of multiple introductions. *Mol. Ecol.* 17:431–449
- Earl, DA, von Holdt, BM (2012) STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Cons Genet Res* 4:359–361
- Edmonds, CA, Lillie, AS, Cavalli-Sforza, LL (2004) Mutations arising in the wave front of an expanding population. *PNAS* 101:975–79
- Eidg. Forschungsanstalt WSL (2014) WSL-Magazin Diagonal, 2/14. 36 S., ISSN 2296-3561

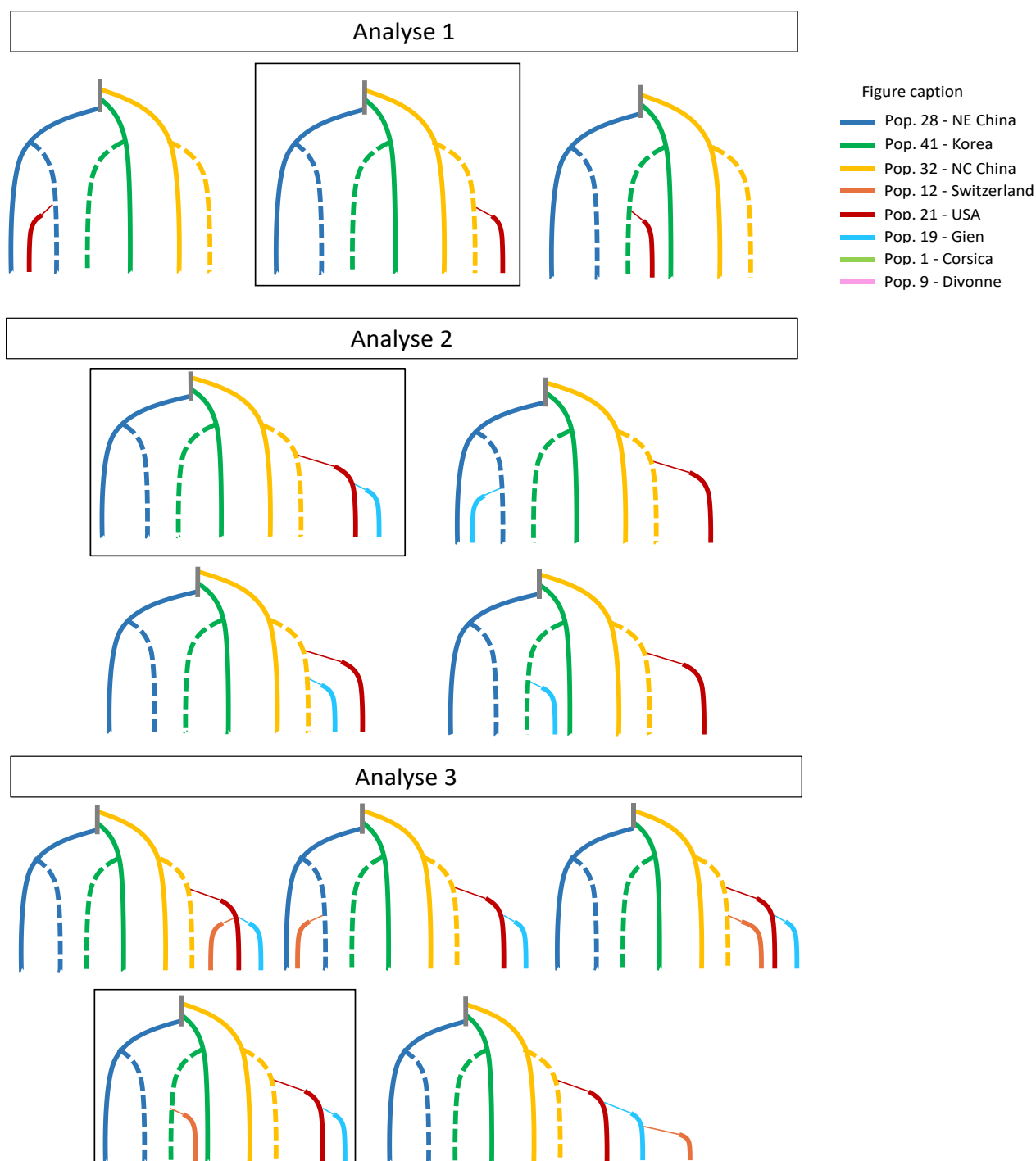
- Essl, F, Bacher, S, Blackburn, TM, Booy, O, Brundu, G, Brunel, S, Cardoso, A-C, Eschen, R, Gallardo, B, Galil, B, García-Berthou, E, Genovesi, P, Groom, Q, Harrower, C, Hulme, PE, Katsanevakis, S, Kenis, M, Kühn, I, Kumschick, S, Martinou, AF, Nentwig, W, O'Flynn, C, Pagad, S., Pergl, J, Pyšek, P, 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* 65:769–782
- Estoup, A & Guillemaud, T (2010) Reconstructing routes of invasion using genetic data: why, how and so what? *Mol. Ecol.* 19:4113–4130
- Estoup, A, Ravign, V, Hufbauer, R, Vitalis, R, Gautier, M, Facon, B (2016) Is There A Genetic Paradox of Biological Invasion? *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 47:51–72
- Estoup, A, Wilson, IJ, Sullivan, C, Cornuet, J, Moritz, C (2001) Inferring population history from microsatellite and enzyme data in serially introduced cane toads, *Bufo marinus*. *Genetics* 159: 1671–1687
- European and Mediterranean Plant Protection Organization (EPPO) Global Database. (2016) <https://gd.eppo.int/taxon/ANOLGL/distribution> Accessed: 24 August 2017
- Evanno, G, Regnaut, S, Goudet, J (2005) Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Mol Ecol* 14: 2611–2620
- Facon, B, Genton, BJ, Shykoff, J, Jarne, P, Estoup, A, David, P (2006) A general eco-evolutionary framework for understanding bioinvasions. *Trends Ecol. Evol.* 21:130–135
- Favaro, R, Battisti, A, Faccoli, M (2013) Dating *Anoplophora glabripennis* introduction in North-East Italy by growth-ring analysis. *J. Entomol. Acarol. Res.* 45, 35.
- Fraimout, A, Debat, V, Fellous, S, Hufbauer, RA, Foucaud, J, Pudlo, P, Marin, J-M, Price, DK, Cattell, J, Chen, X, Deprá, M, Duyck, PF, Guedot, C, Kenis, M, Kimura, MT, Loeb, G, Loiseau, A, Martinez-Sañudo, I, Pascual, M, Richmond, MP, Shearer, P, Singh, N, Tamura, K, Xuéreb, A, Zhang, J, Estoup, A (2017) Deciphering the routes of invasion of *Drosophila suzukii* by means of ABC random forest. *Mol. Biol. Evol* 34:980-996
- Garnas, JR, Auger-Rozenberg, M-A, Roques, A, Bertelsmeier, C, Wingfield, MJ, Saccaggi, DL, Roy, HE, Slippers, B (2016) Complex patterns of global spread in invasive insects: eco-evolutionary and management consequences. *Biol. Invasions.* 18:935-952
- Garza, JC, Williamson, EG (2001) Detection of reduction in population size using data from microsatellite loci. *Molecular Ecology*, 10:305–318
- Haack, RA, Cavey, JF, Hoebeke, ER, Law, K (1996) *Anoplophora glabripennis*: A new tree-infesting exotic cerambycid invades New York. *Mich Entomol Soc Newsl* 41:1-3
- Haack, RA, Hérard, F, Sun, J, Turgeon, JJ (2010) Managing invasive populations of Asian longhorned beetle and citrus longhorned beetle : A worldwide perspective. *Annu. Rev. Entomol.* 55:521–546
- Hérard, F, Ciampitti, M, Maspero, M, Krehan, H, Benker, U, Boegel, C, Schrage, R, Bialooki, P (2006) *Anoplophora* species in Europe: infestations and management processes. *EPPO Bull.* 36, 470–474
- Hewitt, G (2000) The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* 405:907–913
- Hu, J, Angeli, S, Schuetz, S, Luo, Y, Hajek, AE (2009) Ecology and management of exotic and endemic *Anoplophora glabripennis* (Coleoptera: Cerambycidae). *Agric For Entomol* 11:359-375
- Hulme, PE (2009) Trade, transport and trouble: Managing invasive species pathways in an era of globalization. *J. Appl. Ecol.* 46:10–18
- Hurley, BP, Garnas, J, Wingfield, MJ, Branco, M, Richardson, DM (2016) Increasing numbers and intercontinental spread of invasive insects on eucalypts. *Biol. Invasions* 18:921–93

- Jakobsson M, Rosenberg, NA (2007) CLUMPP: a cluster matching and permutation program for dealing with label switching and multimodality in analysis of population structure. *Bioinformatics* 23:1801
- Javal, M, Roques, A, Haran, J, Hérard, F, Keena, M, Roux, G (2017a) Complex invasion history of the Asian longhorned beetle: fifteen years after first detection in Europe. *Journal of Pest Science*, doi:10.1007/s10340-017-0917-1
- Javal, M, Roux, G, Roques, A, Sauvard, D (2017b) Asian Long-horned Beetle dispersal potential estimated in computer-linked flight mills. *J. Appl. Entomol.* doi:10.1111/jen.12408
- Kalinowski ST (2005) HP-Rare: a computer program for performing rarefaction on measures of allelic diversity. *Molecular Ecology Notes*, 5:187–189
- Kenis, M, Auger-Rozenberg, M-A, Roques, A, Timms, L, Péré, C, Cock, MJW, Settele, J, Augustin, S, Lopez-Vaamonde, C (2008) Ecological effects of invasive alien insects. *Biol. Invasions* 11, 21–45
- Kerdelhué, C, Boivin, T, Burban, C (2014) Contrasted invasion processes imprint the genetic structure of an invasive scale insect across southern Europe. *Heredity* 113 :390–400
- Kopelman, NM, Mayzel, J, Jakobsson, M, Rosenberg, NA, Mayrose, I (2015) CLUMPAK: a program for identifying clustering modes and packaging population structure inferences across K. *Molecular Ecology Resources* 15:1179–1191
- Liebhold, A. M., Brockerhoff, E. G. and Kimberley, M. (2017), Depletion of heterogeneous source species pools predicts future invasion rates. *J Appl Ecol.* doi:10.1111/1365-2664.12895
- Lingafelter, SW & Hoebeke, ER (2002) Revision of *Anoplophora* (Coleoptera: Cerambycidae). Entomological Society of Washington, Washington, D.C.
- Lippens, C, Estoup, A, Hima, MK, Loiseau, A, Tatard, C, Dalecky, A, Bâ, K, Kane, M, Diallo, M, Sow, A, Niang, Y, Piry, S, Berthier, K, Leblois, R, Duplantier, J-M, Brouat, C (2017) Genetic structure and invasion history of the house mouse (*Mus musculus domesticus*) in Senegal, West Africa: a legacy of colonial and contemporary times. *Heredity* 119:64-75
- Lombaert, E, Ciosi, M, Miller, NJ, Sappington, TW, Blin, A, Guillemaud, T (2017) Colonization history of the Western Corn Rootworm (*Diabrotica virgifera virgifera*) in North-America: insights from random forest ABC using microsatellite data. *bioRxiv* 117424; <https://doi.org/10.1101/117424>
- Lombaert, E, Guillemaud, T, Cornuet, J-M, Malausa, T, Facon, B, Estoup, A (2010) Bridgehead effect in the worldwide invasion of the biocontrol harlequin ladybird. *PLoS One* 5:e9743
- Lombaert, E, Guillemaud, T, Lundgren, J, Koch, R, Facon, B, Grez, A, Loomans, A, Malausa, T, Nedved, O, Rhule, E, Staverlokk, A, Steenberg, T, Estoup, A (2014) Complementarity of statistical treatments to reconstruct worldwide routes of invasion: The case of the Asian ladybird *Harmonia axyridis*. *Mol Ecol* 23: 5979–5997
- Lombaert, E, Guillemaud, T, Thomas, CE, Handley, LJJ, Li, J, Wang, S, Pang, H (2011) Inferring the origin of populations introduced from a genetically structured native range by approximate Bayesian computation: case study of the invasive ladybird *Harmonia axyridis*. *Mol Ecol* 20:4654–4670
- Lopez, VM, Hoddle, MS, Francese, JA, Lance, DR, Ray, AM (2017) Assessing flight potential of the invasive Asian Longhorned Beetle (Coleoptera: Cerambycidae) with computerized flight mills. *J. Econ. Entomol.* doi:10.1093/jee/tox0
- Meirmans, PG (2015) Seven common mistakes in population genetics and how to avoid them. *Mol. Ecol.* 24:3223–3231

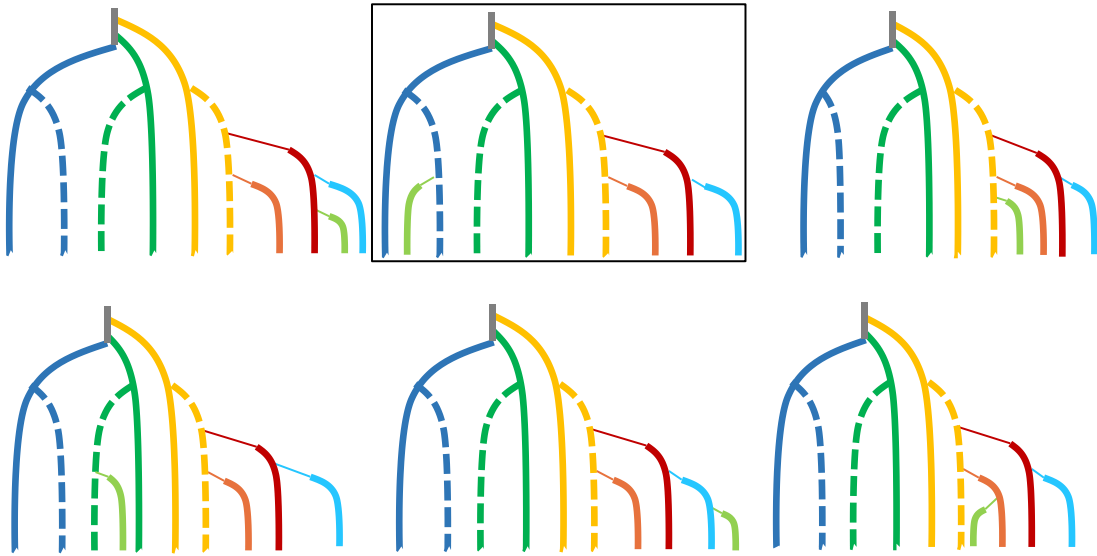
- Miller, N, Estoup, A, Toepfer, S, Bourguet, D, Lapchin, L, Derrigj, S, Kim, KS, Reynaud, P, Furlan, L, Guillemaud, T (2005) Multiple transatlantic introductions of the western corn rootworm. *Science*, 310:992
- Monceau, K, Bonnard, O, Thiéry, D (2014) *Vespa velutina* : a new invasive predator of honeybees in Europe. *J Pest Sci* 87:1–16
- Nei, M (1987) *Molecular evolutionary genetics*. Columbia University Press, New York
- Pan, HY (2005) Review of the Asian Longhorned Beetle research, biology, distribution and management in China Forest Resources Development Service, Working Paper FBS/6E
- Pascual M, Chapuis MP, Mestres F, Mestres J, Balanyà R, Huey RB, Gilchrist W, Serra L, Estoup A (2007) Introduction history of *Drosophila subobscura* in the New World: a microsatellite-based survey using ABC methods. *Molecular Ecology*, 16:3069–3083
- Peakall, R, Smouse, PE (2012) GenAlEx 6.5: genetic analysis in excel. Population genetic software for teaching and research—an update. *Bioinformatics* 28:2537–2539
- Peischl, S & Excoffier L (2015) Expansion load: recessive mutations and the role of standing genetic variation. *Mol. Ecol.* 24:2084–2094
- Pritchard, JK, Stephens, M, Donnelly, P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155:945–959
- Pudlo, P, Marin, J-M, Estoup, A, Cornuet, J-M, Gautier, M, Robert, CP (2015) Reliable ABC model choice via random forests. *Bioinformatics* 32, 859–866
- Rannala, B, Mountain, JL (1997) Detecting immigration by using multilocus genotypes. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 94:9197–9201
- Raymond, M, Rousset, F (1995) Genepop (version. 1.2), a population genetics software for exact tests and ecumenicism. *Journal of Heredity*, 86, 248–249
- Robert, C, Cornuet, J-M, Marin, J-M, Pillai, N (2011) Lack of confidence in ABC model choice. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, 108:15112–15117
- Robinet, C, Suppo, C, Darrouzet, E (2016) Rapid spread of the invasive yellow-legged hornet in France: the role of human-mediated dispersal and the effects of control measures. *J. Appl. Ecol.* 54:205-215
- Roques A (2010) Taxonomy, time and geographic patterns. Chapter 2. In: Roques A et al. (Eds) *Alien terrestrial arthropods of Europe*. *BioRisk* 4: 11–26.
- Sawyer, A (2009) Expected dispersal of Asian longhorned beetles from preferred host trees as a function of infestation level and data of removal during the flight season. Report from the USDA APHIS PPQ Otis Laboratory to the ALB Technical Working Group
- Seebens, H, Blackburn, TM, Dyer, E, Genovesi, P, Hulme, PE, Jeschke, JM, Pagad, S, Pyšek, P, Winter, M, Arianoutsou, M, Bacher, S, Blasius, B, Brundu, G, Capinha, C, Celesti-Grapow, L, Dawson, W, Dullinger, S, Fuentes, N, Jäger, H, Kartesz, J, Kenis, M, Kreft, H, Kühn, I, Lenzner, B, Liebhold, A, Mosena, A, Moser, D, Nishino, M, Pearman, D, Pergl, J, Rabitsch, W, Rojas-Sandoval, J, Roques, A, Rorke, S, Rossinelli, S, Roy, HE, Scalera, R, Schindler, S, Štajerová, K, Tokarska-Guzik, B, van Kleunen, M, Walker, K, Weigelt, P, Yamanaka, T, Essl, F (2017) No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nat. Commun.* 8:14435
- Simberloff, D, Martin, JL, Genovesi, P, Maris, V, Wardle, DA, Aronson, J, Courchamp, F, Galil, B, García-Berthou, E, Pascal, M, Pyšek, P, Sousa, R, Tabacchi, E, Vilà, M (2013) Impacts of biological invasions: What’s what and the way forward. *Trends Ecol. Evol.* 28:58–66
- Sjöman, H, Östberg, J, Nilsson, J (2014) Review of host trees for the wood-boring pests *Anoplophora glabripennis* and *Anoplophora chinensis*: An urban forest perspective. *Arboric. Urban For.* 40:143–164

- Smith, MT, Bancroft, J, Li, G, Gao, R, Teale, S (2001) Dispersal of *Anoplophora glabripennis* (Cerambycidae). Environ. Entomol. 30:1036-1040
- Smith, MT, Tobin, PC, Bancroft, J, Li, G, Gao, R (2004) Dispersal and Spatiotemporal Dynamics of Asian Longhorned Beetle (Coleoptera: Cerambycidae) in China. Environ. Entomol. 33:435-442
- Turgeon, JJ, Orr, M, Grant, C, Wu, Y, Gasman, B (2015) Decade-old satellite infestation of *Anoplophora glabripennis* Motschulsky (Coleoptera: Cerambycidae) found in Ontario, Canada outside regulated area of founder population. The Coleopterists Bulletin 69:674-678
- Verhoeven, KJF, Simonsen, KL, McIntyre, LM (2005) Implementing false discovery rate control: increasing your power. Oikos 108:643-647
- Weir, BS, & CC. Cockerham (1984) Estimating F-statistics for the analysis of population structure. Evolution 38:1358–1370
- Whitney, KD & Gabler, CA (2008) Rapid evolution in introduced species, “invasive traits” and recipient communities: Challenges for predicting invasive potential. Divers. Distrib. 14:569-580
- Yang, XM, Sun, JT, Xue, XF, Li, JB, Hong, XY (2012) Invasion genetics of the western flower thrips in China: Evidence for genetic bottleneck, hybridization and bridgehead effect. PLoS One 7: e34567

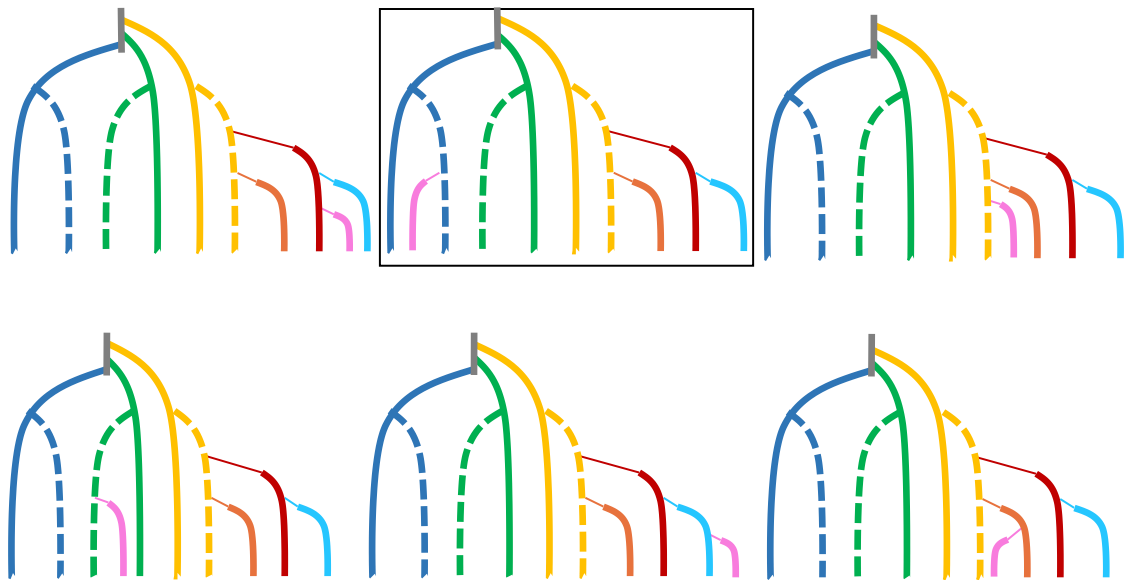
Figure S1 : Schematic representation of each set of scenarios used in ABC-RF analyses to decipher the origin of: 1. North-American sample (Ravenswood, Illinois); 2. French sample (Gien, France); 3. Swiss sample (Marly); 4a. Corsican sample Arenau, Furiani); 4b. French sample (Divonne) and 5. The independency of Divonne and Corsican introductions. For each analysis, the most probable scenario is framed in black. Dashed lines correspond to unsampled (ghost) populations



Analyse 4a



Analyse 4b



Analyse 5



Table S1 : Prior distribution of parameters used for modelling the different scenarios of the European invasion of *Anoplophora glabripennis*.

Parameter	Interpretation	Distribution	Range
N_i	Effective population size	Uniform	[10; 5000]
N_G	Effective ghost population size	Uniform	[10; 5000]
N_{fi}	Effective number of founders during an introduction event	Log Uniform	[2; 100]
Db_i	Duration of bottleneck	Uniform	[0; 10]
t_i	Time to introduction event of population i	Uniform	$[x_i; x_i+5]$
t_j	Time to merge event between native population j and native ancestral population	Uniform	[50; 200]
t_{ig}	Time to merge event between unsampled native population and native population j	Uniform	$[x_i; 200]$
t_{anc}	Ancestral population size variation	Uniform	[200; 2000]
N_{anc}	Effective size of the unsampled ancestor population	Uniform	[100; 10000]
Mean μ	Mean mutation rate	Uniform	[10 ⁻⁵ ; 10 ⁻³]
MeanP	Mean parameter of the geometric distribution	Uniform	[0.1; 0.3]
Mean μ_{SNI}	Mean single nucleotide insertion/deletion rate	Log Uniform	[10 ⁻⁸ ; 10 ⁻⁵]

Table S2 : Posterior checking of final analysis for the chosen scenario

summary statistics	observed value	proportion (simulated<observed)	summary statistics	observed value	proportion (simulated<observed)	summary statistics	observed value	proportion (simulated<observed)	summary statistics	observed value	proportion (simulated<observed)
NAL_1_1	2.6154	0.6150	V2P_1_4&5	1.4582	0.5830	DAS_1_2&8	0.5466	0.6200	AML_1_5&1&4	1.0000	0.7290
NAL_1_2	3.0769	0.3855	V2P_1_4&6	0.8687	0.4205	DAS_1_3&4	0.4462	0.3485	AML_1_5&1&6	1.0000	0.7290
NAL_1_3	3.3846	0.3820	V2P_1_4&7	1.4643	0.5080	DAS_1_3&5	0.5679	0.6905	AML_1_5&1&7	1.0000	0.7285
NAL_1_4	1.7692	0.5335	V2P_1_4&8	0.9651	0.2645	DAS_1_3&6	0.5115	0.5725	AML_1_5&2&3	0.2420	0.5310
NAL_1_5	1.7692	0.7315	V2P_1_5&6	1.3206	0.4630	DAS_1_3&7	0.5010	0.5350	AML_1_5&2&4	1.0000	0.8645
NAL_1_6	2.2308	0.7205	V2P_1_5&7	1.6955	0.5585	DAS_1_3&8	0.5353	0.6540	AML_1_5&2&6	1.0000	0.8730
NAL_1_7	1.9231	0.6450	V2P_1_5&8	1.4856	0.4100	DAS_1_4&5	0.3610	0.1735	AML_1_5&2&7	0.8670	0.4580
NAL_1_8	2.6923	0.5165	V2P_1_6&7	1.2056	0.3930	DAS_1_4&6	0.6489	0.6200	AML_1_5&3&4	1.0000	0.7915
HET_1_1	0.4202	0.6310	V2P_1_6&8	1.1224	0.3030	DAS_1_4&7	0.4833	0.4815	AML_1_5&3&6	1.0000	0.7930
HET_1_2	0.4202	0.3770	V2P_1_7&8	1.4103	0.3860	DAS_1_4&8	0.5574	0.7000	AML_1_5&3&7	0.8680	0.3785
HET_1_3	0.4547	0.4195	FST_1_1&2	0.1093	0.2465	DAS_1_5&6	0.4422	0.3645	AML_1_5&4&6	0.3420	0.3280
HET_1_4	0.2179	0.4160	FST_1_1&3	0.0875	0.3660	DAS_1_5&7	0.5058	0.5285	AML_1_5&4&7	0.0820	0.1080
HET_1_5	0.1917	0.5755	FST_1_1&4	0.4208	0.7180	DAS_1_5&8	0.5043	0.5520	AML_1_5&6&7	0.1960	0.1780
HET_1_6	0.2811	0.6250	FST_1_1&5	0.2500	0.4180	DAS_1_6&7	0.5086	0.5400	AML_1_6&1&2	0.2320	0.4110
HET_1_7	0.2876	0.6005	FST_1_1&6	0.3857	0.5000	DAS_1_6&8	0.5545	0.6900	AML_1_6&1&3	0.0000	0.1390
HET_1_8	0.3238	0.2930	FST_1_1&7	0.2314	0.2020	DAS_1_7&8	0.5657	0.6735	AML_1_6&1&4	0.2130	0.3025
VAR_1_1	1.8468	0.5685	FST_1_1&8	0.2270	0.5460	DM2_1_1&2	0.7281	0.5205	AML_1_6&1&5	1.0000	0.8070
VAR_1_2	1.6055	0.4290	FST_1_2&3	0.0681	0.4510	DM2_1_1&3	0.8048	0.6815	AML_1_6&1&7	0.6660	0.5185
VAR_1_3	1.5057	0.3520	FST_1_2&4	0.2862	0.6490	DM2_1_1&4	1.9000	0.6080	AML_1_6&2&3	0.2380	0.3095
VAR_1_4	0.5956	0.3825	FST_1_2&5	0.3349	0.3965	DM2_1_1&5	1.2325	0.6710	AML_1_6&2&4	0.3660	0.3805
VAR_1_5	0.7590	0.5955	FST_1_2&6	0.2797	0.4470	DM2_1_1&6	1.6529	0.5565	AML_1_6&2&5	1.0000	0.8745
VAR_1_6	0.7242	0.4650	FST_1_2&7	0.2048	0.4440	DM2_1_1&7	0.9827	0.4150	AML_1_6&2&7	1.0000	0.8430
VAR_1_7	1.3926	0.6535	FST_1_2&8	0.1784	0.7340	DM2_1_1&8	0.9267	0.5215	AML_1_6&3&4	0.4410	0.4555
VAR_1_8	0.9349	0.2960	FST_1_3&4	0.3267	0.8275	DM2_1_2&3	0.3334	0.4815	AML_1_6&3&5	1.0000	0.8025
MGW_1_1	0.6939	0.4705	FST_1_3&5	0.2693	0.3430	DM2_1_2&4	0.9716	0.4350	AML_1_6&3&7	0.8940	0.5540
MGW_1_2	0.7273	0.4360	FST_1_3&6	0.2439	0.3915	DM2_1_2&5	2.1007	0.6460	AML_1_6&4&5	0.8430	0.5955
MGW_1_3	0.7333	0.4260	FST_1_3&7	0.2460	0.4675	DM2_1_2&6	0.5065	0.2315	AML_1_6&4&7	0.7860	0.5645
MGW_1_4	0.7188	0.4510	FST_1_3&8	0.1664	0.6645	DM2_1_2&7	0.7966	0.5020	AML_1_6&5&7	0.2850	0.3065
MGW_1_5	0.6970	0.3455	FST_1_4&5	0.6918	0.7265	DM2_1_2&8	0.3982	0.4640	AML_1_7&1&2	0.3280	0.8265
MGW_1_6	0.6444	0.2735	FST_1_4&6	0.2622	0.3710	DM2_1_3&4	1.9897	0.7060	AML_1_7&1&3	0.7030	0.9445
MGW_1_7	0.6944	0.4060	FST_1_4&7	0.4832	0.5230	DM2_1_3&5	1.6820	0.6335	AML_1_7&1&4	0.8290	0.7345
MGW_1_8	0.7527	0.5960	FST_1_4&8	0.3412	0.6130	DM2_1_3&6	0.6130	0.2940	AML_1_7&1&5	1.0000	0.8190
N2P_1_1&2	3.3846	0.3545	FST_1_5&6	0.5855	0.5195	DM2_1_3&7	0.7904	0.4490	AML_1_7&1&6	0.8110	0.7215
N2P_1_1&3	3.5385	0.3825	FST_1_5&7	0.5287	0.4290	DM2_1_3&8	0.9814	0.6950	AML_1_7&2&3	0.8680	0.6365
N2P_1_1&4	2.7692	0.4320	FST_1_5&8	0.4653	0.7140	DM2_1_4&5	4.3244	0.7550	AML_1_7&2&4	1.0000	0.8040
N2P_1_1&5	2.7692	0.6450	FST_1_6&7	0.4205	0.3480	DM2_1_4&6	1.1312	0.5570	AML_1_7&2&5	0.9610	0.4930
N2P_1_1&6	3.2308	0.6535	FST_1_6&8	0.3134	0.4115	DM2_1_4&7	1.4967	0.4440	AML_1_7&2&6	1.0000	0.8160
N2P_1_1&7	2.8462	0.4960	FST_1_7&8	0.2875	0.4980	DM2_1_4&8	0.7050	0.2885	AML_1_7&3&4	0.9120	0.5490
N2P_1_1&8	3.2308	0.4775	LIK_1_1&2	0.9238	0.5260	DM2_1_5&6	2.4511	0.5480	AML_1_7&3&5	0.9200	0.4460
N2P_1_2&3	3.8462	0.3610	LIK_1_1&3	0.8082	0.5800	DM2_1_5&7	2.6902	0.6270	AML_1_7&3&6	0.9170	0.5755
N2P_1_2&4	3.1538	0.3125	LIK_1_1&4	1.4376	0.7235	DM2_1_5&8	2.8412	0.6935	AML_1_7&4&5	0.4650	0.3330
N2P_1_2&5	3.1538	0.3460	LIK_1_1&5	1.1025	0.5510	DM2_1_6&7	0.7530	0.2300	AML_1_7&4&6	0.3080	0.2640
N2P_1_2&6	3.5385	0.4825	LIK_1_1&6	1.7152	0.6650	DM2_1_6&8	1.1366	0.4310	AML_1_7&5&6	0.4840	0.5810
N2P_1_2&7	3.0769	0.3310	LIK_1_1&7	1.1733	0.3430	DM2_1_7&8	1.4804	0.5930	AML_1_1&2&8	0.6440	0.4570
N2P_1_2&8	3.4615	0.4245	LIK_1_1&8	1.0063	0.4305	AML_1_1&2&3	0.2410	0.5020	AML_1_1&3&8	0.6620	0.2240
N2P_1_3&4	3.4615	0.3500	LIK_1_2&1	0.9271	0.3400	AML_1_1&2&4	0.9500	0.7530	AML_1_1&4&8	0.0820	0.1805
N2P_1_3&5	3.5385	0.4135	LIK_1_2&3	0.7259	0.3195	AML_1_1&2&5	0.6240	0.6420	AML_1_1&5&8	0.5400	0.4960
N2P_1_3&6	3.6154	0.3970	LIK_1_2&4	1.1384	0.4585	AML_1_1&2&6	0.9550	0.7755	AML_1_1&6&8	0.1100	0.2090
N2P_1_3&7	3.5385	0.3970	LIK_1_2&5	1.4057	0.3290	AML_1_1&2&7	0.6830	0.1985	AML_1_1&7&8	0.3850	0.6495
N2P_1_3&8	3.7692	0.4105	LIK_1_2&6	1.3560	0.4245	AML_1_1&3&4	0.9360	0.5095	AML_1_2&1&8	0.3820	0.5675
N2P_1_4&5	2.5385	0.6220	LIK_1_2&7	1.1226	0.4270	AML_1_1&3&5	0.7030	0.6340	AML_1_2&3&8	0.7060	0.6895
N2P_1_4&6	2.6923	0.7035	LIK_1_2&8	0.8601	0.3955	AML_1_1&3&6	1.0000	0.8425	AML_1_2&4&8	0.1450	0.3460
N2P_1_4&7	2.4615	0.4760	LIK_1_3&1	0.9164	0.4105	AML_1_1&3&7	0.7570	0.1670	AML_1_2&5&8	0.2290	0.6375
N2P_1_4&8	2.9231	0.4155	LIK_1_3&2	0.8072	0.3825	AML_1_1&4&5	0.2800	0.4385	AML_1_2&6&8	0.1490	0.3535
N2P_1_5&6	2.9231	0.7630	LIK_1_3&4	1.3239	0.6370	AML_1_1&4&6	0.3610	0.3340	AML_1_2&7&8	0.2850	0.4340
N2P_1_5&7	2.4615	0.5845	LIK_1_3&5	1.3413	0.3535	AML_1_1&4&7	0.1740	0.1145	AML_1_3&1&8	0.5420	0.5500
N2P_1_5&8	2.7692	0.3975	LIK_1_3&6	1.2900	0.3820	AML_1_1&5&6	0.7070	0.5345	AML_1_3&2&8	0.8470	0.8055
N2P_1_6&7	2.8462	0.6510	LIK_1_3&7	1.3291	0.4490	AML_1_1&5&7	0.5410	0.2805	AML_1_3&4&8	0.0770	0.1035
N2P_1_6&8	3.3846	0.6210	LIK_1_3&8	1.0415	0.4550	AML_1_1&6&7	0.1870	0.1390	AML_1_3&5&8	0.3680	0.7015
N2P_1_7&8	2.9231	0.4675	LIK_1_4&1	1.2718	0.6645	AML_1_2&1&3	0.1430	0.4420	AML_1_3&6&8	0.3550	0.6375

Table S2: Posterior checking of final analysis for the chosen scenario

H2P_1_1&2	0.4458	0.4045	LIK_1_4&2	0.8946	0.4425	AML_1_2&1&4	0.6600	0.4580	AML_1_3&7&8	0.2590	0.4760
H2P_1_1&3	0.4636	0.4565	LIK_1_4&3	1.0156	0.6790	AML_1_2&1&5	0.8970	0.5160	AML_1_4&1&8	0.2410	0.2620
H2P_1_1&4	0.4791	0.6815	LIK_1_4&5	2.1370	0.7895	AML_1_2&1&6	0.6440	0.4410	AML_1_4&2&8	0.6030	0.4055
H2P_1_1&5	0.3319	0.5785	LIK_1_4&6	0.8526	0.4480	AML_1_2&1&7	0.6520	0.6610	AML_1_4&3&8	0.3360	0.1530
H2P_1_1&6	0.4333	0.6650	LIK_1_4&7	1.3730	0.4810	AML_1_2&3&4	0.7800	0.2460	AML_1_4&5&8	0.0000	0.0795
H2P_1_1&7	0.3968	0.4760	LIK_1_4&8	0.9881	0.3730	AML_1_2&3&5	0.9780	0.7050	AML_1_4&6&8	0.5220	0.3375
H2P_1_1&8	0.3933	0.3425	LIK_1_5&1	0.5701	0.5940	AML_1_2&3&6	0.9160	0.6535	AML_1_4&7&8	0.0000	0.0735
H2P_1_2&3	0.4545	0.3655	LIK_1_5&2	0.7153	0.3315	AML_1_2&3&7	0.7630	0.5510	AML_1_5&1&8	0.8080	0.2175
H2P_1_2&4	0.4346	0.3775	LIK_1_5&3	0.6806	0.4260	AML_1_2&4&5	0.4750	0.3210	AML_1_5&2&8	0.6890	0.5185
H2P_1_2&5	0.3955	0.3875	LIK_1_5&4	1.4057	0.8025	AML_1_2&4&6	0.3900	0.3480	AML_1_5&3&8	0.7140	0.3515
H2P_1_2&6	0.4218	0.4605	LIK_1_5&6	1.5985	0.6855	AML_1_2&4&7	0.3760	0.4610	AML_1_5&4&8	0.0000	0.0840
H2P_1_2&7	0.4104	0.4435	LIK_1_5&7	1.1119	0.4130	AML_1_2&5&6	0.4900	0.6200	AML_1_5&6&8	0.0910	0.2530
H2P_1_2&8	0.4002	0.3370	LIK_1_5&8	0.8701	0.3760	AML_1_2&5&7	0.3740	0.5465	AML_1_5&7&8	0.3000	0.5190
H2P_1_3&4	0.4775	0.4910	LIK_1_6&1	1.1793	0.5930	AML_1_2&6&7	0.4200	0.5250	AML_1_6&1&8	0.3020	0.3360
H2P_1_3&5	0.3956	0.4220	LIK_1_6&2	1.0297	0.6210	AML_1_3&1&2	0.3040	0.3300	AML_1_6&2&8	0.4840	0.2895
H2P_1_3&6	0.4289	0.4715	LIK_1_6&3	0.8456	0.4740	AML_1_3&1&4	0.8020	0.6620	AML_1_6&3&8	0.6240	0.3665
H2P_1_3&7	0.4437	0.4770	LIK_1_6&4	0.7502	0.4645	AML_1_3&1&5	0.8730	0.4650	AML_1_6&4&8	0.7130	0.6285
H2P_1_3&8	0.4111	0.3255	LIK_1_6&5	1.8841	0.6695	AML_1_3&1&6	0.5700	0.2370	AML_1_6&5&8	0.1100	0.3045
H2P_1_4&5	0.3483	0.7050	LIK_1_6&7	1.2832	0.4285	AML_1_3&1&7	0.8750	0.8415	AML_1_6&7&8	0.0900	0.2400
H2P_1_4&6	0.3007	0.5480	LIK_1_6&8	1.0979	0.4990	AML_1_3&2&4	0.9470	0.8350	AML_1_7&1&8	0.5100	0.7060
H2P_1_4&7	0.3670	0.5760	LIK_1_7&1	0.8279	0.2595	AML_1_3&2&5	0.9060	0.7860	AML_1_7&2&8	0.6740	0.3175
H2P_1_4&8	0.3487	0.2740	LIK_1_7&2	0.7489	0.4970	AML_1_3&2&6	0.7710	0.3610	AML_1_7&3&8	0.4600	0.3425
H2P_1_5&6	0.4062	0.6525	LIK_1_7&3	0.8922	0.5365	AML_1_3&2&7	0.9380	0.6505	AML_1_7&4&8	0.0000	0.0790
H2P_1_5&7	0.3691	0.5345	LIK_1_7&4	1.2231	0.5525	AML_1_3&4&5	0.4080	0.2750	AML_1_7&5&8	0.2180	0.5780
H2P_1_5&8	0.3887	0.3915	LIK_1_7&5	1.5353	0.4460	AML_1_3&4&6	0.2250	0.0980	AML_1_7&6&8	0.1200	0.3215
H2P_1_6&7	0.3876	0.5450	LIK_1_7&6	1.3549	0.4465	AML_1_3&4&7	0.3450	0.2740	AML_1_8&1&2	0.2840	0.6840
H2P_1_6&8	0.3756	0.3065	LIK_1_7&8	0.8694	0.3925	AML_1_3&5&6	0.4530	0.4625	AML_1_8&1&3	0.2860	0.6945
H2P_1_7&8	0.3697	0.3260	LIK_1_8&1	0.8137	0.2690	AML_1_3&5&7	0.5560	0.6720	AML_1_8&1&4	0.6110	0.3790
V2P_1_1&2	1.8431	0.4515	LIK_1_8&2	0.7224	0.4160	AML_1_3&6&7	0.5680	0.6435	AML_1_8&1&5	0.9440	0.6190
V2P_1_1&3	1.8057	0.4470	LIK_1_8&3	0.6910	0.3110	AML_1_4&1&2	0.2090	0.3875	AML_1_8&1&6	0.5250	0.2750
V2P_1_1&4	1.8633	0.5105	LIK_1_8&4	1.0055	0.3800	AML_1_4&1&3	0.1550	0.4680	AML_1_8&1&7	0.6810	0.6395
V2P_1_1&5	1.4889	0.5650	LIK_1_8&5	1.4472	0.4120	AML_1_4&1&5	1.0000	0.8205	AML_1_8&2&3	0.4220	0.2330
V2P_1_1&6	1.5297	0.4790	LIK_1_8&6	1.0624	0.2480	AML_1_4&1&6	0.1940	0.3020	AML_1_8&2&4	0.8400	0.3210
V2P_1_1&7	1.8075	0.5210	LIK_1_8&7	1.0086	0.3270	AML_1_4&1&7	0.6130	0.4520	AML_1_8&2&5	0.9740	0.7110
V2P_1_1&8	1.3676	0.3640	DAS_1_1&2	0.5253	0.6300	AML_1_4&2&3	0.7120	0.7865	AML_1_8&2&6	0.8080	0.2770
V2P_1_2&3	1.6248	0.3770	DAS_1_1&3	0.5171	0.5510	AML_1_4&2&5	1.0000	0.8640	AML_1_8&2&7	0.8010	0.3100
V2P_1_2&4	1.5540	0.3900	DAS_1_1&4	0.4017	0.2445	AML_1_4&2&6	0.4370	0.4955	AML_1_8&3&4	0.7760	0.2510
V2P_1_2&5	1.6691	0.4510	DAS_1_1&5	0.6126	0.5110	AML_1_4&2&7	1.0000	0.8300	AML_1_8&3&5	0.9830	0.6595
V2P_1_2&6	1.2910	0.3510	DAS_1_1&6	0.4396	0.3525	AML_1_4&3&5	1.0000	0.8055	AML_1_8&3&6	0.7880	0.2915
V2P_1_2&7	1.6945	0.4610	DAS_1_1&7	0.5408	0.6435	AML_1_4&3&6	0.3180	0.3050	AML_1_8&3&7	0.7490	0.4035
V2P_1_2&8	1.2821	0.3280	DAS_1_1&8	0.5267	0.6225	AML_1_4&3&7	0.8470	0.4635	AML_1_8&4&5	0.6110	0.5875
V2P_1_3&4	1.6322	0.3895	DAS_1_2&3	0.5280	0.6440	AML_1_4&5&6	0.0550	0.2150	AML_1_8&4&6	0.3020	0.2360
V2P_1_3&5	1.5281	0.4280	DAS_1_2&4	0.5120	0.5850	AML_1_4&5&7	0.2180	0.2240	AML_1_8&4&7	0.4460	0.5415
V2P_1_3&6	1.2629	0.3210	DAS_1_2&5	0.5456	0.6640	AML_1_4&6&7	0.8560	0.6515	AML_1_8&5&6	0.3340	0.3430
V2P_1_3&7	1.6359	0.4180	DAS_1_2&6	0.5100	0.5665	AML_1_5&1&2	0.7330	0.1800	AML_1_8&5&7	0.4020	0.5270
V2P_1_3&8	1.3819	0.3405	DAS_1_2&7	0.5497	0.5775	AML_1_5&1&3	0.6790	0.2355	AML_1_8&6&7	0.5310	0.6495

Table S3 : Details of populations used for ABC-RF analysis, for both the core and alternative dataset

Core dataset	Date 1st obs	date sampling	→	Alternative dataset	Date 1st obs	Date sampling
Pop. 28 - NE China	native	2016	→	Pop. 37 - NE China	native	2016
Pop. 32 - NC China	native	2015	→	Pop. 28 - NC China	native	2015
Pop. 41 - Korea	native	Sampled 2001; Frozen 2005 (5 générations)	→	Pop. 43 - Korea	native	2015
Pop. 21 - Ravens	1998	Sampled 1999; Frozen 2003 (5 generations)	→	Pop. 21 - Ravens	1998	Sampled 1999; Frozen 2003 (5 generations)
Pop. 19 - Gien	2003	2015	→	Pop. 19 - Gien	2003	2015
Pop. 12 - Marly	2014	2014	→	Pop. 12 - Marly	2014	2014
Pop 9 - Divonne	2016	2016	→	Pop 9 - Divonne	2016	2016
Pop 1 - Furiani	2013	2015	→	Pop 1 - Furiani	2013	2015

III- Traits d'histoire de vie et impact

1. Introduction

Outre ses voies d'invasion et les mouvements et connexions qui existent entre les différentes populations, le succès d'une invasion réside également dans les traits d'histoire de vie qu'elle exprime, à la fois avant et après le transport de la zone native à la zone envahie. En effet, ces traits vont conditionner la capacité de la population déplacée à faire face à un environnement potentiellement différent, à s'y développer, s'y reproduire puis à s'étendre dans cette nouvelle zone. L'expression de ces traits peut être observée directement dans la zone native, résulter d'une modification de l'environnement natif, être due aux contraintes de l'une des étapes de l'invasion, ou résulter de l'interaction de l'espèce avec son nouvel environnement. Les traits d'histoire de vie des espèces invasives ont donc une influence sur la façon dont elles vont s'intégrer dans l'écosystème envahi, et donc l'impact qu'elles vont avoir sur cet écosystème. Par conséquent, l'étude des caractéristiques biologiques des espèces invasives, et de l'expression de leur phénotype à la fois dans leur aire native et leur aire d'introduction permet d'identifier les leviers mis en jeu dans le succès de leur invasion.

Dans cette seconde partie, je me suis donc intéressée à plusieurs caractéristiques d'*A. glabripennis* incluant ses capacités de dispersion, sa résistance à un stress environnemental, ainsi que ses conséquences écologiques résultant de son interaction avec l'environnement qu'il a envahi en Europe. L'objectif était donc de caractériser certains paramètres de l'invasion d'*A. glabripennis*, aussi bien relatifs à l'espèce qu'à sa zone d'introduction. En raison de la pluralité de techniques employées, les outils, méthodes et contextes spécifiques relatifs à chacun de ces aspects sont détaillés dans les trois sous-chapitres suivants.

2. Les capacités de dispersion

2.1- Contexte et méthodes relatifs à l'étude des capacités de dispersion d'*A. glabripennis*

La dispersion est phénomène largement étudié qui peut avoir de nombreux impacts sur la dynamique des espèces à différents niveaux. En effet, la dispersion conditionne la distribution d'une espèce mais aussi sa capacité à conquérir de nouveaux habitats, et les flux de gènes résultants jouent un rôle majeur dans la structuration spatiale de la diversité génétique des populations (Zera & Brisson, 2012). Lorsque le déplacement est contrôlé par l'individu, la dispersion est dite active. A l'inverse, la dispersion passive correspond à une situation où le déplacement n'est pas contrôlé par l'organisme lui-même, mais dépend de facteurs externes dont l'action de l'Homme peut faire partie (Matthysen, 2012). Des paramètres intrinsèques et extrinsèques aux espèces peuvent par ailleurs intervenir et influencer leur propension à disperser. Par exemple, des variations individuelles de la dispersion active sont largement dues à des différences morphologiques ou comportementales entre les individus (Matthysen, 2012). Les capacités de dispersion d'un individu peuvent également être contraintes par des changements phénotypiques ou physiologiques tels que la senescence, le statut reproducteur ou un stress. La dispersion peut aussi être déterminée par des paramètres environnementaux et populationnels tels que le climat (température, hygrométrie, vent,...), la structure du paysage, la disponibilité en hôte, la présence d'autres espèces ou de parasites, la structure des populations, ... (Benton & Bowler, 2012).

La dispersion est un paramètre clef des invasions biologiques. En effet selon certains auteurs, une espèce introduite hors de sa zone native n'est considérée comme invasive que lorsqu'elle est capable de s'étendre dans l'aire envahie (Encadré 1). La dispersion liée aux activités anthropiques et la dispersion naturelle sont souvent interconnectées, difficile à distinguer, et peuvent toutes deux contribuer conjointement au succès d'invasion d'une espèce exotique. Par exemple, des événements de dispersion anthropique par saut associés au bourgeonnement naturel des colonies peuvent expliquer la répartition actuelle de la fourmi d'Argentine *Linepithema humile* (Suarez et al, 2008). De la même façon, une fois introduit en Europe par voie anthropique (Arca et al, 2015) le frelon asiatique *Vespa velutina* s'est propagé par ses propres moyens (Robinet et al, 2016).

Il existe plusieurs façons d'estimer la dispersion d'une espèce, que l'on peut classer en deux catégories : les méthodes directes, et indirectes. Les méthodes directes sont mises en place directement sur le terrain et génèrent des résultats d'observation fiables mais souvent incomplets (Ranius 2006). C'est le cas par exemple de la méthode de capture-marquage-recapture ou CMR (Togashi 1990, ou pour *A. glabripennis* Smith et al, 2001 ; 2004), qui a l'avantage de pouvoir être mise en place dans l'environnement naturel de l'espèce, mais peut sous-estimer les capacités de vol maximales des insectes

(Ranius, 2006). En effet, cette méthode ne prend pas en considération les insectes se déplaçant en dehors du plus grand rayon de recapture, et considère seulement une distance de vol linéaire qui ne tient pas compte des errances de l'insecte. De plus, les études basées sur ces méthodes ne peuvent pas être comparées entre elles si elles sont réalisées dans des écosystèmes différents puisque le comportement de dispersion des insectes peut être affecté par un grand nombre de facteurs environnementaux, et l'incertitude qui concerne les résultats dépend aussi en partie du faible nombre de recapture d'individus marqués (Ranius, 2006). Une seconde méthode directe de mesure de la dispersion est l'utilisation de télémétrie, ou radio-tracking. Cette méthode est cependant difficile à adapter à toutes les espèces, surtout les plus petites, et l'installation de radio-émetteurs sur les individus présente le risque de modifier leur comportement (Ranius 2006). Enfin la mesure du taux d'occurrence est également une mesure directe de la dispersion d'une espèce. Une telle mesure est dépendante des caractéristiques présentes et passées des habitats, mais si elle est menée dans des zones suffisamment étendues et sur de longues périodes, elle permet d'estimer les capacités de colonisation d'une espèce, qui sont directement liées à ses capacités de dispersion.

Les méthodes de mesure indirectes sont quant à elles utilisées hors milieu naturel. La première est l'utilisation de données génétiques. En effet, les mouvements de populations et déplacements d'individus peuvent être retracés en comparant les différences observables au niveau de leur génome, générées par les flux de gènes d'une population à une autre. Ces mesures peuvent se faire à l'échelle de populations (e.g. analyse de l'indice de fixation F_{st} , Weir & Cockerham, 1984), ou des individus (distances génétiques interindividuelles, assignement individuel par clusterisation), mais nécessitent des marqueurs génétiques au temps d'évolution relativement rapide. Ces méthodes permettent d'obtenir une estimation de la dispersion efficace des individus (dispersion suivie de reproduction) et peuvent être appliquées à très large échelle. Cependant, elles ne fournissent pas de mesure exacte des distances de dispersion parcourues par ces individus, et ne permettent pas d'accéder aux capacités maximales de déplacement par individu.

Un autre exemple de méthode indirecte présentée dans l'**article 3** est l'utilisation de manège de vol. Cette méthode n'est bien évidemment adaptée qu'aux espèces volantes (mais le dispositif peut se décliner pour les espèces non-volantes), et permet d'obtenir une mesure standardisée et répétable de leurs distances de vol. De par sa simplicité, ce dispositif présente l'intérêt d'être facilement adaptable aux objets d'étude et aux questions biologiques. Cependant, à l'inverse de la méthode de CMR, l'utilisation de manège de vol tend à sur-estimer les distances de vol. En effet, une fois installé dans le dispositif, l'insecte testé ne porte plus son propre poids, perd le contact avec tout substrat (Edwards, 2006), et n'a plus de repère visuel pour s'orienter. Ainsi les études de CMR portant sur le charançon rouge du palmier (*Rhyncophorus ferrugineus*) ont montré que la plupart des insectes ne volaient pas plus de 500 m, avec toutefois

quelques exceptions autour de 7 km (Ávalos et al, 2016), alors que certains individus de cette espèce ont été capables de voler plus de 50 km en 24h sur des manèges de vol (Hoddle et al, 2015). L'utilisation du manège de vol permet donc d'accéder à une estimation du seuil physiologique maximal d'une espèce, et de comparer ce seuil entre différentes conditions (état physiologique des individus, âge, sexe, origine géographique, ...). Ce type de donnée peut ensuite être intégré dans des modèles permettant d'estimer la capacité d'invasion d'une espèce, et peut également être utilisé pour ajuster les mesures de confinement et de prévention d'une invasion (Jactel et al, 2015).

2.2- Estimation des capacités de dispersion naturelle du capricorne asiatique *A. glabripennis* sur la base d'un dispositif de manège de vol

Les précédentes estimations des capacités de dispersion d'*A. glabripennis* ont été faites dans sa zone native et se sont basées sur des méthodes de radars harmoniques ou de CMR dont les caractéristiques ont été détaillées plus haut (Smith et al, 2001, 2004 ; Williams et al, 2004b). Les capacités de vol naturelles d'*A. glabripennis* ont été considérées comme négligeables pour expliquer la structure génétique de ses populations invasives (Carter et al, 2010). Cependant, certains auteurs suggèrent que des événements rares de dispersion naturelle sur de longues distances puissent en partie expliquer la structure des foyers de capricornes asiatiques (Trotter & Hull-Sanders, 2015 ; Hull-Sanders et al, 2017). Cette capacité de dispersion pourrait d'ailleurs expliquer une partie des motifs génétiques observés dans les **articles 1** et **2** ainsi que dans d'autres études portant sur la structure génétique des foyers d'*A. glabripennis* (Carter et al, 2010).

L'utilisation de manèges de vol a permis d'obtenir une mesure standardisée des capacités maximales de dispersion du capricorne asiatique *A. glabripennis*. Dans cette étude, j'ai considéré l'effet de certains facteurs intrinsèques tels que la morphologie, le sexe ou l'âge sur les paramètres du vol, restant consciente que les résultats obtenus ne représentent pas réellement le comportement de dispersion des insectes en milieu naturel. Les conditions particulières du manège de vol ont permis de mettre en évidence des capacités de vol supérieures à celles préalablement mesurées en milieu naturel. En effet, la plus longue distance mesurée sur toute la vie d'un insecte dépasse 14 km, contre plus de 2 km au maximum dans les études précédentes (Smith et al, 2004). L'espèce étant considérée comme un organisme de quarantaine en Europe, l'obtention de données sur ses capacités de dispersion est rendue difficile à la fois par le statut de l'espèce qui nécessite des conditions spécifiques de quarantaine, mais aussi par la difficulté d'élever des individus en conditions artificielles. De ce fait, les résultats de l'étude présentée dans ce chapitre se basent sur un nombre limité d'individus issus d'élevages d'insecte provenant principalement de populations européennes invasives. Malgré tout, ces résultats permettent de mieux évaluer le potentiel de dispersion d'*A. glabripennis*. En outre, ils sont confortés par les résultats d'une étude similaire réalisée

sur des populations invasives américaines, et sur un nombre d'individus plus important (Lopez et al, 2017). Le protocole mis en place dans cette dernière étude était cependant légèrement différent du mien. En effet, dans mon étude les capacités de vol des insectes étaient mesurées pendant 4 heures, deux jours consécutifs par semaine et ce durant toute leur durée de vie. Dans le cadre de l'étude de Lopez et al (2017), les individus étaient placés sur les manèges pendant 24 heures une seule fois durant leur vie, et leur capacité de vol était mesurée de façon continue pendant cette période. Le grand nombre d'individus testés dans l'étude de Lopez et al (2017) a en outre permis de tester un plus grand nombre de conditions, et de se baser sur des résultats statistiquement plus robustes, ce qui permet dans certains cas de confirmer les nôtres. Comme dans l'article 3, les auteurs montrent par exemple que la masse avant vol ou la taille des élytres n'ont pas d'incidence sur la distance totale parcourue, mais sur la vitesse de vol des insectes. Chez *A. glabripennis*, les schémas de dispersion observés ne proviendraient donc pas de différences morphologiques, mais plutôt de différences comportementales entre individus. De la même façon, les distances moyennes et maximales de vol sont très similaires entre les deux études. Ces résultats semblent indiquer que quelle que soit la méthode de mesure, les adultes volent jusqu'à un seuil qui peut correspondre à épuisement de la totalité de leurs ressources, ces ressources étant similaires entre les insectes testés dans les deux études. Ces observations contre-intuitives en milieu naturel, peuvent s'expliquer par le fait que le manège de vol biaise la perception de l'environnement qu'a l'insecte (Edwards, 2006), et peuvent altérer son comportement de vol. La différence principale qui divise les deux études est l'analyse de l'effet de l'âge : en effet, si Lopez et al (2017) observent que les insectes âgés volent d'avantage que les jeunes, nous avons observé une décroissance de la distance de vol par session au cours du temps. Dans l'étude de Lopez et al (2017), les jeunes individus sont testés moins de 2 jours après émergence, et les individus âgés sont testés 5 jours ou plus après émergence. Dans notre cas, les tests ont débuté entre 1 à 2 semaines après l'émergence des insectes, et aucun test n'a été conduit sur des insectes de moins de deux jours. Il est possible que le stade ténéral de ces insectes se prolonge après l'émergence, et que les jeunes adultes ne soient pas prêts à voler si rapidement après leur émergence, et qu'ils aient besoin de temps pour finir leur sclérotisation et effectuer leur nutrition de maturation, d'où la différence de résultats. L'étude de Lopez et al (2017) révèle en outre qu'*A. glabripennis* est aussi capable de voler la nuit, contrairement à ce qui avait été observé précédemment (Morewood et al, 2004). Quel que soit le protocole utilisé cependant, les distances maximales de vol enregistrées dépassent 14 km et sont donc bien supérieures aux données obtenues par des méthodes directes de mesure de la dispersion (Smith et al, 2001 ; 2004 ; Williams et al, 2004b). En outre, mon étude permet de mettre en évidence deux patrons de vol différents, avec de nombreux déplacements courts, de routine, et des déplacements exceptionnels, plus longs mais aussi plus rares (Van Dyck & Baguette, 2005).

L'ensemble de ces résultats, même s'ils ne reflètent pas parfaitement le comportement de vol de l'espèce en milieu naturel, permettent de dresser un tableau plus complet du comportement de vol et des capacités de dispersion de cette espèce dans sa zone d'introduction et pourrait à terme être utilisé dans des analyses de risque ou des modèles de dispersion pour mieux envisager la propagation de l'espèce et l'occurrence de nouvelles populations.

Article III- Asian Long-horned Beetle dispersal potential estimated in computed-linked flight mills.

Asian Long-horned Beetle dispersal potential estimated in computer-linked flight mills

M. Javal¹  | G. Roux^{1,2} | A. Roques¹ | D. Sauvard¹

¹INRA, UR0633, Zoologie Forestière, Orléans, France

²Université d'Orléans, Orléans, France

Correspondence

Marion Javal, INRA, UR0633, Zoologie Forestière, Orléans, France.
Email: marion.javal@inra.fr

Funding information

French Ministry of Agriculture, Food, and Forestry, Grant/Award Number: Convention DGAL E07/2014; Région Centre Val de Loire

Abstract

The Asian Long-horned Beetle (ALB) is a highly polyphagous species invasive in North America and Europe. This species has been reported to have low dispersing potential, but long-distance dispersal could occasionally happen. We conducted a preliminary study on laboratory-reared adults from invasive populations to measure the flying potential of beetles using computer-linked flight mills. Under standardized conditions, ALB was capable of flying over longer distances than previously described. The highest distance recorded over an adult lifespan outreached 14 km. Flight mill method is therefore useful to estimate the maximum physiological flight abilities of the species that should be taken into account to improve management of invasive populations.

KEYWORDS

Anoplophora glabripennis, Asian Long-horned Beetle, dispersal, flight mill, invasive species

1 | INTRODUCTION

The Asian Long-horned Beetle (ALB) *Anoplophora glabripennis* (Motschulsky, 1853) (Coleoptera, Cerambycidae) is a woodboring pest native to East Asia (Lingafelter & Hoebeke, 2002). This highly polyphagous species has become invasive more than a decade ago in North America and Europe where it thrives in urban environment and causes major economic losses (Faccoli & Gatto, 2015; Nowak, Pasek, Sequeira, Crane, & Mastro, 2001). Previous estimations of ALB dispersal suggested a low dispersing potential, the adults tending to stay in the vicinity when the food resources were sufficient (Hu, Angeli, Schuetz, Luo, & Hajek, 2009; Sawyer, 2009). However, it has been hypothesized that long-distance dispersal could occasionally happen (Trotter & Hull-Sanders, 2015). Two types of behaviour could occur jointly, possibly at different times in the adult's life. Routine flights would correspond to a search for resources, whereas special flights over longer distances would correspond to movements due to search for mate or laying site, as defined by Van Dyck and Baguette (2005). The latter are harder to observe in the natural environment of the beetles. We used computer-linked flight mills, a method previously used to assess other wood-borer species flight performances (David, Giffard, Piou, & Jactel, 2014; Lopez, Clanahan, Graham, & Hoddle, 2014). Our study aimed at getting a preliminary characterization of the flying potential of ALB that could benefit current eradication efforts in the invaded areas.

2 | MATERIALS AND METHODS

2.1 | Rearing of *Anoplophora glabripennis*

We conducted the experiment on laboratory-bred specimens of ALB obtained from the USDA-APHIS laboratory in Montpellier (France) and reared in our laboratory (INRA, Ardon, France) under quarantine conditions until emergence. Rearing of larvae and pupae was adapted from Dubois, Hajek, and Smith (2002). After emergence, adults were kept in glass jars with fresh poplar twigs changed as frequently as required, but surely once a week. Because immature adults need more than 1 week to mature before emerging from trunks (Sánchez & Keena, 2013), flight experiments started between 1 and 2 weeks after the last moult, and so that the insects were totally sclerotized and had opportunity to undergo maturation feeding. Experiments were conducted on 18 individuals (Table S1).

2.2 | Flight mill device

A flight mill (based on Dubois, Glenn, Vernon, & Brustel, 2009) was constructed to test flight capacities of ALB (Figure 1). An arm was plugged on a vertical axis using a miniature ball bearing to minimize friction. A piece of foam was glued at one extremity of the arm. Insects to be tested were equipped with a fastening: a 3 cm strip of cardboard

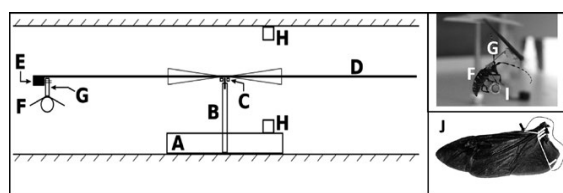


FIGURE 1 Flight mill design. A: support stand, B: axis, C: ball bearing, D: arm with triangular paper screens (useful radius 278.5 mm), E: foam piece, F: beetle, G: fastening, H: infrared emitter and detector, I: plastic pipe, J: Left hind wing of *Anoplophora glabripennis* (arrows indicate specific points used for picture treatment)

was glued to their pronotum, and a piece of foam was fixed to the other end of the strip. Insects could, thus, be attached to the mill by assembling the two pieces of foam, thanks to entomological pins. The fastening was replaced every time it was lost or damaged. An infrared emitter and detector set connected to a data acquisition board were placed above and below the arm, so that the infrared beam was cut every time the insect flew half a lap. Every disruption resulted in a signal on the acquisition board, lengthened by paper screens tapped on the arm. A C++ application was developed to detect this signal, thus precisely recording the insect flight activity.

2.3 | Flight tests

Flight tests were performed under quarantine conditions. Temperature was kept around 25°C ($\pm 4^\circ\text{C}$), and natural light variations were buffered with artificial lightning. ALB peak of activity has been shown to last for about 4 hr (Morewood, Neiner, Sellmer, & Hoover, 2004), depending on the environmental conditions. Flight activity was, thus, measured for this duration, in the daytime. Insects' flight was measured 2 days in a row once a week until they die. Each insect was weighed before and after flight measurement. A small piece of plastic pipe was given to it in order to mimic a twig and stimulate flight (Figure 1). Dropped pipes were checked and replaced every hour if needed.

2.4 | Morphometric measurements and analysis

Dead insects were stored frozen and, then, softened for 2 days using a glass desiccator filled with warm water. Elytra length and width and pronotum width were measured (Table S1). Both left and right hind wings were carefully removed from the beetles and were flattened between microscope slides, to avoid folds. A picture was taken using a reflex camera (Nikon D5100, 23.6 $\times$ 15.6 mm CMOS sensor, AF-S DX Micro 40 mm f/2.8 lens, resolution 4,928 $\times$ 3,264 pixels). Parallax alignment of the focal plane was checked using a grid background. Camera positioning, lens aperture, focusing distance and ISO settings were left untouched between pictures. Theoretical precision was 9.5 μm at the resultant magnification ratio. Wing surface and Feret diameters were measured (Table S1) using ImageJ 1.50i (Schneider, Rasband, & Eliceiri, 2012). The jugal area of the wings, too weak to

be displayed uniformly, was discarded from the measure. Landmarks were used to delimit this area, as described for other Cerambycidae species (Rossa, Goczał, & Tofilski, 2016; Figure 1).

2.5 | Data analysis

Ruby scripts were developed to analyse the logs recorded by the flight mill system. They cleaned records and split them in flight and rest phases, the latter being defined as no flight period for at least 5 s. We excluded very short flight phases (<5 laps), as they could easily be artifacts. Wilcoxon tests (flight distance and mean mass vs. test number), correlation tests (flight distance vs. weight loss, mean mass, wing surface, wing width and length and mean speed) and linear models (test number vs. mean mass; mass before and weight loss vs. age at test) were performed using R 3.3.1 (R Core Team, 2016) with a significance level of 5%.

3 | RESULTS

3.1 | Overall description of flights

A total of 143 tests out of 260 (55%) did not result in any flight, but only two individuals did not fly at all during their whole lifetime. Because of a strongly unbalanced sex ratio in our rearing (16 females and two males), results will consider only females.

The longest flown distance by one insect over one test was 4,006 m (Figure 2) and was recorded during its first test (Figure 3). The median flight length per test for females was 247.6 m (Table S2). Over their lifetime, their median distance of flight was 3,964 m (Table S2), with a maximum of 14,060 m (Figure 4). Figure 2 also highlighted

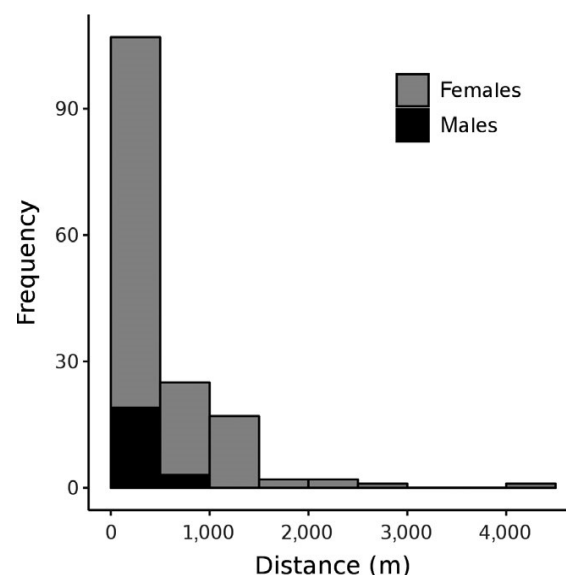


FIGURE 2 Frequency of distances flown per test for males (in black) and females (in grey)

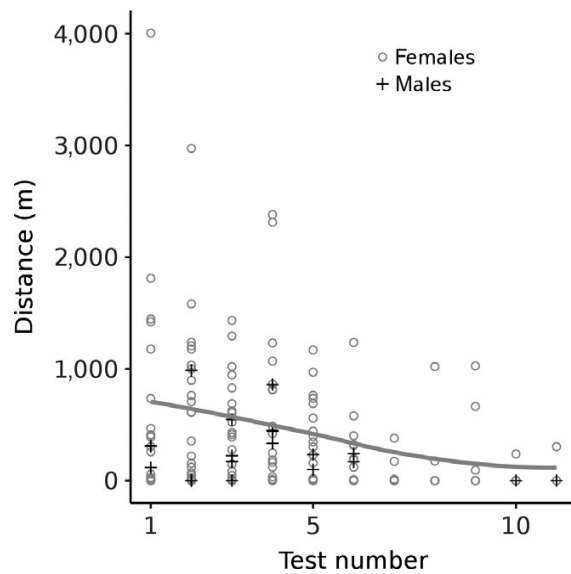


FIGURE 3 Distances flown per flight test according to age (in number of tests executed by insects). The black crosses represent the males and the grey circles are for the females. The line corresponds to a smoothed mean for females

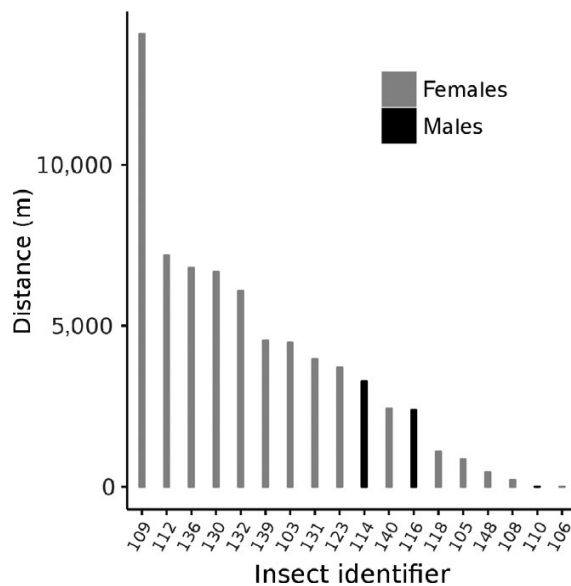


FIGURE 4 Cumulative distance flown over its lifetime by each insect. Males are in black and females in grey

that short-distance flights (<1,500 m) are the most frequent events and that long-distance flights are much less frequent.

3.2 | Factors influencing flights

None of the morphological parameters analysed had a significant effect on flight distance. Age affected negatively flight distance per

flight test (Figure 2; paired Wilcoxon test between first four tests and next ones: p -value = .001); highest flight distances were recorded for younger beetles.

4 | DISCUSSION

In Europe, ALB is considered a quarantine pest. Getting data on its dispersal abilities is not only difficult due to its quarantine status, but also to the difficulty to rear this species under artificial conditions. Our results give a preliminary overview of the potential dispersal abilities of adults, especially mature females, that can be useful to improve and adapt current management strategies of the invasive populations.

Beetle flight capacities decreased significantly with age, a phenomenon that can be due to numerous impairments associated with senescence. For example, Foster and Cartar (2011) reported that wings wear can decrease flight capacities. We did not observe any wing alteration during the experiment, but the number of insects tested was low. An effect of food deprivation on the decrease in flight distance was also excluded as all insects fed constantly during the whole experiment. It was therefore assumed that they did not suffer from fasting.

The Asian Long-horned Beetle is known to stay close to its emergence site, but little is known about its dispersal after mating. Smith, Bancroft, Li, Gao, and Teale (2001) did not find any correlation between the number of eggs remaining in females and increasing dispersal distance. They consequently hypothesized that mated females could carry their eggs to their maximum dispersal distance. Smith et al. (2001) and Smith, Tobin, Bancroft, Li, and Gao (2004) noted a higher dispersal potential for gravid females than for males, whereas Williams, Li, and Gao (2004) observed the opposite. It would be interesting to clarify whether females effectively disperse more than males as it would strongly affect invasive populations dynamic.

Previous studies on ALB dispersal abilities tended to show that ALB had low dispersing abilities. These studies were made on native populations, whereas we tested invasive laboratory-reared insects. It is therefore possible that invasion process sorted out specimens with specific dispersal traits that could induce differences between native and invasive insects. Moreover, these previous studies were based on mark-release-recapture (MRR) methods (Smith et al., 2001, 2004; Wen, Li, Xia, & Luo, 1998; Williams et al., 2004) in which beetles that fly further than the biggest radius of recapture are not considered, and the rectilinear measured distance does not take into account the wanderings of the insect (Ranius, 2006; Taylor, Bauer, Poland, & Windell, 2010). Conversely, flight mill data do not represent dispersal behaviour in natural conditions, which may be influenced by several features of the environment. Even if MRR and flight mill results cannot be interpreted similarly, flight performances recorded in this study are much higher than those obtained in previous studies, especially since the insects have not been tested every day and could potentially have flown further. Moreover, they

are consistent with flight mills data obtained from a similar study conducted on ALB specimens in North America (Lopez, Hoddle, Francese, & Ray, 2016).

Two different types of flights were observed under these artificial conditions, with frequent short-distance flights (under 1.5 km) vs. much less frequent long-distance flights (over 1.5 km). Van Dyck and Baguette (2005) opposed "routine movements" mainly motivated by foraging to "special movements" characterized by the long distances travelled. In ALB, the frequent short flights we observed could actually be considered as routine foraging movements, which would corroborate the fact that insects tend to disperse little when the resources are sufficient (Hu et al., 2009; Sawyer, 2009). The rare long flights may correspond to reproductive (mating or egg laying) behaviours or the search for a more favourable area and seem to concern only some of the individuals. Flight mills allow to identify these extreme specimens that can disperse over long distances and potentially be first colonists responsible for the species range expansion. Trotter and Hull-Sanders (2015), moreover, assumed that rare long-distance dispersal events could happen for ALB, and that these events should be taken into account to estimate the species abilities to spread. Our results support this assumption, and ALB appears as a species in which some individuals are able to spread further than expected. It would be interesting to look for what can induce these long-distance dispersal events, and especially if they result from environmental causes (e.g., lack of resources), from specific characteristics of some individuals including their physiological condition (virgin vs. mated; fed vs. unfed) or a combination of both.

ACKNOWLEDGEMENTS

We warmly acknowledge Franck Hérard and Nathalie Ramualde for providing larvae. We also acknowledge financial support from the French Ministry of Agriculture, Food and Forestry (Convention DGAL E07/2014 "Estimation de l'impact écologique du Capricorne Asiatique *Anoplophora glabripennis* sur les populations xylophages natives et leurs organismes associés, et traçage génétique de l'origine de ses populations invasives en France continentale et en Corse") and from the Région Centre Val de Loire.

AUTHOR CONTRIBUTION

MJ, GR, AR and DS designed the study. DS did the preliminary tests, helped by MJ. MJ conducted the laboratory work. GR and DS helped with the laboratory work. MJ analysed the data helped by DS. MJ drafted the manuscript. All authors read, discussed, and approved the final version of the paper.

REFERENCES

David, G., Giffard, B., Piou, D., & Jactel, H. (2014). Dispersal capacity of *Monochamus galloprovincialis*, the European vector of the pine wood nematode, on flight mills. *Journal of Applied Entomology*, 138, 566–576.

- Dubois, G. F., Glenn, F., Vernon, P., & Brustel, H. (2009). A flight mill for large beetles such as *Osmoderma eremita* (Coleoptera: Cetoniidae). In J. Buse, et al. (Eds.), *Saproxilic beetles: Their role and diversity in European woodland and tree habitats*. Proceedings of the 5th symposium and workshop on the conservation of Saproxilic Beetles, Lüneberg, Germany, 14–16 June 2008 (pp. 219–224). Sofia, Bulgaria: Pensoft Publishers.
- Dubois, T., Hajek, A. E., & Smith, S. (2002). Methods for rearing the Asian Longhorned Beetle (Coleoptera: Cerambycidae) on artificial diet. *Annals of the Entomological Society of America*, 95, 223–230.
- Faccoli, M., & Gatto, P. (2015). Analysis of costs and benefits of Asian Longhorned Beetle eradication in Italy. *Forestry*, 1–9.
- Foster, D. J., & Cartar, R. V. (2011). Wing wear affects wing use and choice of floral density in foraging bumble bees. *Behavioral Ecology*, 22, 52–59.
- Hu, J., Angeli, S., Schuetz, S., Luo, Y., & Hajek, A. E. (2009). Ecology and management of exotic and endemic *Anoplophora glabripennis* (Coleoptera: Cerambycidae). *Agricultural and Forest Entomology*, 11, 359–375.
- Lingafelter, S. W., & Hoebeke, E. R. (2002). *Revision of Anoplophora (Coleoptera: Cerambycidae)*. Washington, DC: Entomological Society of Washington.
- Lopez, V. M., Clanahan, M. C., Graham, L., & Hoddle, M. S. (2014). Assessing the flight capabilities of the goldspotted oak borer (Coleoptera: Buprestidae) with computerized flight mills. *Journal of Economic Entomology*, 107, 1127–1135.
- Lopez, V. M., Hoddle, M. S., Francese, J., & Ray, A. M. (2016). Assessing the flight capabilities of Asian longhorned beetle, *Anoplophora glabripennis* (Coleoptera: Cerambycidae), with computerized flight mills. ICE 2016 XXV International Congress of Entomology, Orlando, Florida, USA, September 25–30.
- Morewood, W. D., Neiner, P. R., Sellmer, J. C., & Hoover, K. (2004). Behavior of adult *Anoplophora glabripennis* on different tree species under greenhouse conditions. *Journal of Insect Behavior*, 17, 215–226.
- Nowak, D. J., Pasek, J. E., Sequeira, R. A., Crane, D. E., & Mastro, V. C. (2001). Potential effect of *Anoplophora glabripennis* (Coleoptera: Cerambycidae) on urban trees in the United States. *Journal of Economic Entomology*, 94, 116–122.
- R Core Team (2016). *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Retrieved from <https://www.R-project.org>
- Ranius, T. (2006). Measuring the dispersal of saproxilic insects: A key characteristic for their conservation. *Population Ecology*, 48, 177–188.
- Rossa, R., Goczał, J., & Tofilski, A. (2016). Within-and between-species variation of wing venation in genus *Monochamus* (Coleoptera: Cerambycidae). *Journal of Insect Science*, 16(5), 1–7.
- Sánchez, V., & Keena, M. (2013). Development of the teneral adult *Anoplophora glabripennis* (Coleoptera: Cerambycidae): Time to initiate and completely bore out of maple wood. *Environmental Entomology*, 42, 1–6.
- Sawyer, A. (2009). *Expected dispersal of Asian longhorned beetles from preferred host trees as a function of infestation level and data of removal during the flight season*. Report from the USDA APHIS PPQ Otis Laboratory to the ALB Technical Working Group.
- Schneider, C. A., Rasband, W. S., & Eliceiri, K. W. (2012). NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, 9(7), 671–675.
- Smith, M. T., Bancroft, J., Li, G., Gao, R., & Teale, S. (2001). Dispersal of *Anoplophora glabripennis* (Cerambycidae). *Environmental Entomology*, 30, 1036–1040.
- Smith, M. T., Tobin, P. C., Bancroft, J., Li, G., & Gao, R. (2004). Dispersal and spatiotemporal dynamics of Asian Longhorned Beetle (Coleoptera: Cerambycidae) in China. *Environmental Entomology*, 33, 435–442.
- Taylor, R. A. J., Bauer, L. S., Poland, T. M., & Windell, K. N. (2010). Flight performance of *Agrilus planipennis* (Coleoptera: Buprestidae) on a flight mill and in free flight. *Journal of Insect Behavior*, 23, 128–148.

- Trotter, R. T., & Hull-Sanders, H. M. (2015). Quantifying dispersal of the Asian Longhorned Beetle (*Anoplophora glabripennis*, Coleoptera) with incomplete data and behavioral knowledge. *Biological Invasions*, 17, 3359–3369.
- Van Dyck, H., & Baguette, M. (2005). Dispersal behaviour in fragmented landscapes: Routine or special movements? *Basic and Applied Ecology*, 6, 535–545.
- Wen, J., Li, Y., Xia, N., & Luo, Y. (1998). Study on dispersal pattern *Anoplophora glabripennis* adults in poplars. *Acta Ecologica Sinica*, 23, 269–277.
- Williams, D. W., Li, G., & Gao, R. (2004). Tracking movements of *Anoplophora glabripennis* (Coleoptera: Cerambycidae) using harmonic radar. *Environmental Entomology*, 33, 644–650.

SUPPORTING INFORMATION

Additional Supporting Information may be found online in the supporting information tab for this article.

How to cite this article: Javal M, Roux G, Roques A, Sauvard D. Asian Long-horned Beetle dispersal potential estimated in computer-linked flight mills. *J Appl Entomol*. 2017;00:1–5. <https://doi.org/10.1111/jen.12408>

Table S1: Characteristics of tested insect.

Insect number	Date of emergence	Date of death	Sex	Number of flight tests	pronotom width (mm)	Elytra length (mm)	Elytra width (mm)	Right wing surface (cm ²)	Left wing surface (cm ²)	Mean wing surface (cm ²)	Wing lenght (Feret diameter. cm)	Wing width (cm)
105	09/08/2016	26/10/2016	F	9	5.77	22	9.76	2.157	2.186	2.17	1.028	1.024
106	09/08/2016	07/10/2016	F	7	5.39	19	8.3	1.666	1.626	1.65	0.89	0.8925
108	03/08/2016	22/08/2016	F	5	5.35	20	8.75	1.568	1.58	1.57	0.883	0.881
109	16/08/2016	31/08/2016	F	1	5.05	18.5	7.89	1.286	1.361	1.32	0.81	0.804
110	02/08/2016	30/09/2016	F	6	4.9	17	7.52	1.449	1.409	1.43	0.841	0.8515
114	16/08/2016	30/09/2016	F	5	5.57	20	8.78	1.93	1.945	1.94	1.008	1.008
116	09/08/2016	08/11/2016	F	11	5.53	20	9.84	2.183	2.16	2.17	1.035	1.049
118	02/08/2016	02/11/2016	F	10	4.96	18	8.13	1.543	1.472	1.51	0.84	0.861
130	18/08/2016	02/11/2016	F	10	4.51	18.5	7.86	1.504	1.36	1.43	0.81	0.832
131	29/08/2016	14/11/2016	F	10	5.33	18.5	8.76	1.669	1.651	1.66	0.903	0.9105
132	29/08/2016	22/09/2016	F	2	5.03	19	8.2	1.547	1.519	1.53	0.822	0.8435
136	29/08/2016	14/11/2016	F	10	5.2	19	8.55	1.748	1.778	1.76	0.968	0.9565
139	09/08/2016	03/10/2016	F	6	5.2	18	8.27	1.454	1.437	1.45	0.826	0.827
140	19/08/2016	02/11/2016	F	10	6.5	22	10.47	2.311	2.204	2.26	1.074	1.091
148	16/08/2016	14/11/2016	F	12	6.09	22	10.4	2.535	2.479	2.51	1.134	1.1385
103	16/08/2016	07/11/2016	M	11	5.28	20	8.96	1.857	1.931	1.89	1.002	0.973
112	29/08/2016	26/09/2016	M	3	5.16	20	8.89	1.5	1.534	1.52	0.864	0.8625
123	16/08/2016	26/09/2016	M	5	4.74	18	8.15	1.589	1.474	1.53	0.821	0.8295

Table S2: Flown distances and speed for both sexes. As only 3 males were tested, males cumulated distance quantile are incomplete.

	Females			Males		
	Cumulated distances per insect	Maximal distance per test	Speed	Cumulated distances per insect	Maximal distance per test	Speed
Min	0	0	0.6118	0	0	0.9752
1st Quantile	973	10.5	0.8931	NA	24.72	0.9932
Median	3964	247.6	1.024	2380	196.4	1.011
Mean	4168	470.1	1.053	1886	257.2	1.011
3rd Quantile	6381	735.9	1.227	NA	328.1	1.029
Max	14060	4006	1.446	3278	986.1	1.047

3. Résistance à la température

3.1- Rôle prépondérant de la température dans le succès d'une invasion biologique

Chez les ectothermes, la température régule l'ensemble des processus biologiques et influence donc leur survie, leur taux de développement ou encore leurs capacités reproductives (Angilletta, 2009). La température régule également la locomotion de ces organismes, et donc leur accès aux ressources trophiques (Košťál et al, 2006), leur capacité à trouver un partenaire de reproduction, ou à éviter un stress ou un prédateur. Elle peut donc considérablement influencer la dynamique des populations d'insectes (Estay et al, 2014), en modifiant par exemple leur taux de dispersion (Franzen & Nilsson, 2012) ou leur abondance (Kleynhans et al, 2014), et c'est pourquoi elle est le facteur central dans la conception de modèles phénologiques (Jarvis & Baker, 2001 ; Venette et al, 2010). Le stress froid en particulier peut entraîner des dommages physiologiques en affectant par exemple la transmission des messages nerveux (Kelty et al, 1996), en bloquant des fonctions biologiques essentielles du fait de la réduction de l'activité enzymatique, ou en entraînant des altérations fonctionnelles des membranes plasmiques conduisant à des dégâts cellulaires (Turnock, 1993).

Les températures moyennes annuelles, et en particulier les températures hivernales, peuvent limiter la survie et l'expansion de certains organismes selon leur niveau de tolérance thermique. Par exemple, la meilleure survie larvaire de chenille processionnaire du pin *Thaumetopoea pityocampa* due au réchauffement hivernal observé depuis les trente dernières années a permis à l'espèce de s'étendre depuis les régions méditerranéennes caractérisées par des été chauds et secs, jusqu'à la région parisienne ainsi que dans des altitudes plus élevées (Battisti et al, 2005). Le climat est donc potentiellement un facteur limitant pour l'expansion d'une espèce, et il paraît donc inévitable que la température joue un rôle capital dans le cas d'une invasion biologique. Elle peut en effet conditionner l'établissement d'une espèce exotique dans un nouvel environnement (Jarošík et al, 2015) et/ou limiter son expansion géographique ultérieure (Lantschner et al, 2014). La température peut en effet déterminer le succès de l'espèce à travers les multiples barrières que les individus rencontrent au cours du processus d'invasion, dans la mesure où de nombreux traits d'histoire de vie sont affectés (Angilletta, 2009).

Lorsque les espèces ne sont pas préadaptées à leur environnement receveur, leur succès à travers les différentes barrières du processus d'invasion est dépendant de leur capacité à répondre à la variation des conditions environnementales par des mécanismes de plasticité phénotypique et/ou des changements évolutifs rapides (Chown et al, 2007 ; Nyamukondiwa et al, 2010 ; Foucaud et al, 2013 ; Gibert et al, 2016 et voir **Introduction**). Dans le cas d'un stress lié à la température, les réponses évolutives ou les mécanismes de tolérance, de plasticité, ou encore d'évitement sont multiples et

peuvent se combiner pour permettre aux individus de faire face à cette contrainte de l'environnement. Par exemple, l'évitement comportemental qui comprend la recherche d'abris permettant de tamponner les changements de température (Hawes et al, 2008), la régulation du temps d'exposition au soleil, ou le déplacement à moyenne ou longue distance (Dingle, 1972) est une réponse couramment observée chez les reptiles (e.g. Li et al, 2017) et les insectes (e.g. MacLean et al, 2016). Des modifications physiologiques peuvent également être observées chez les ectothermes, telles que la synthèse de protéines de stress thermique (Boardman et al, 2013) ou de molécules cryoprotectrices dans le cas du stress froid (Clark & Worland, 2008). Face au gel en particulier, deux stratégies sont possibles pour les ectothermes : la tolérance ou l'évitement (Costanzo & Lee, 2013). La première se caractérise généralement par une température de congélation des tissus (supercooling point ou SCP) relativement élevée, et la survie au gel est favorisée par des mécanismes moléculaires, biochimiques ou physiologiques qui permettent de contrôler la nucléation de la glace, mais aussi de prévenir les dommages cellulaires et moléculaires irréversibles (Costanzo & Lee, 2013). Les insectes utilisant la seconde stratégie présentent généralement un SCP plus bas grâce notamment à la formation de molécules cryoprotectrices tels que des sucres ou des polyols (Bale, 2002 ou Feng et al, 2016a, 2016b chez *A. glabripennis*). Les modifications physiologiques peuvent en outre permettre l'acclimatation thermique des individus (Colinet et al, 2013). Il s'agit d'un processus plastique qui correspond à un ajustement physiologique par lequel la tolérance thermique est améliorée suite à une préexposition à des températures sub-létales (Rako & Hoffmann, 2006). Elle permet donc la plupart du temps d'augmenter la survie des ectothermes au stress thermique (Košťál et al, 2011 ; Piyaphongkul et al, 2014).

La plasticité phénotypique au sens large pourrait donc contribuer à l'établissement d'espèces exotiques en dehors des zones climatiques qui leur sont favorables. En effet, de nombreuses études montrent que la capacité des individus à ajuster leur phénotype pour répondre aux variations de leur environnement receveur joue un rôle capital dans la colonisation de leur aire d'introduction (« *plasticity-mediated population persistence* ») (e.g. Chown et al, 2007 ; Nyamukondiwa et al, 2010 ; Hahn et al, 2012 ; Morris & Rogers, 2013 ; Gibert et al, 2016, Renault et al, *In press*). On s'attend donc à une plasticité en moyenne plus élevée chez les espèces invasives en comparaison de leurs proches parents non invasifs, voire entre populations invasives (dont les individus fondateurs peuvent être ceux ayant pu passer à travers des filtres sélectifs) et populations natives d'une même espèce. Certaines populations invasives peuvent aussi avoir été préadaptées aux conditions environnementales de leur zone d'introduction, et les individus n'ont alors pas besoin de faire preuve de plasticité ou de s'adapter une fois introduits (Hufbauer et al, 2012). En outre, certaines études décrivent une tolérance thermique faible chez certaines espèces invasives, mais d'autres mécanismes peuvent alors compenser en fonction de la nature des contraintes subies. Il a par exemple été montré que certaines espèces d'insectes invasifs avaient un seuil inférieur de

développement plus restrictif que des espèces taxonomiquement proches mais non invasives, mais qu'en contrepartie le nombre de degrés-jours nécessaires à leur développement complet pouvait être plus faible et permettre un développement plus rapide (Jarošík et al, 2015), ce qui peut accélérer la dynamique de leurs populations et leur expansion dans les zones allochtones compatibles. De la même façon, la gamme de tolérance à la température de la mouche des fruits *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae), dont l'expansion géographique notamment en Afrique est fulgurante (Drew et al, 2005), se révèle être plus étroite relativement à d'autres espèces de la même famille dont la répartition géographique est pourtant plus limitée. Il semble néanmoins que des mécanismes comportementaux d'évitement du froid (utilisation de la chaleur du soleil ou colonisation des zones les plus fraîches seulement pendant l'été) permettent aux individus de cette espèce invasive de contourner en partie les stress thermiques en dépit de leur faible tolérance (Pieterse et al, 2016).

3.2- Evaluation du taux métabolique de deux espèces d'*Anoplophora* en fonction de leur régime d'acclimatation thermique

Le taux métabolique d'un insecte est corrélé au contrôle énergétique des activités biologiques (Glazier, 2015), et peut être modulé par des facteurs intrinsèques ou extrinsèques tels que des variations de concentration hormonale (e.g. Rosa et al, 2008) ou de température de l'environnement (Angilletta, 2009). Un fort taux métabolique traduit souvent une activité biologique élevée et donc coûteuse en énergie (croissance, locomotion, digestion,...) et est révélateur de l'importance du stress auquel un individu fait face. Dans l'étude présentée dans ce chapitre (**article 4**) nous avons comparé deux espèces appartenant au genre *Anoplophora*: le capricorne asiatique *A. glabripennis* (ALB dans l'article), et le capricorne asiatique des agrumes *A. chinensis* (CLB dans l'article). Ces deux espèces ont été comparées sur la base de leur taux métabolique en condition de stress thermique, mesuré par respirométrie. Elles présentent des aires de distribution similaires (légèrement plus septentrionale pour *A. glabripennis* et plus méridionale pour *A. chinensis*), mais différent par leur schéma d'invasion: *A. glabripennis* est présent dans un grand nombre de sites en Amérique du Nord et en Europe mais ses populations sont relativement limitées géographiquement alors qu'*A. chinensis* n'est à ce jour présent qu'en Italie où sa répartition est considérablement étendue. Dans leur aire native, les deux espèces ne se comportent pas non plus de façon similaire. *Anoplophora glabripennis* est connu pour former de larges pullulations largement réparties dans son aire native, alors qu'*A. chinensis* ne forme que de rares pullulations localisées jusqu'à présents dans les zones subtropicales de l'Asie (J. Wickham, communication personnelle). Par ailleurs, *A. chinensis* présente une plus large polyphagie qu'*A. glabripennis* (Sjöman et al, 2014). L'ensemble de ces arguments suggère que les deux espèces diffèrent dans leur capacité à exploiter leur environnement, et la plus large polyphagie d'*A. chinensis* laisse supposer que sa

physiologie lui donne un avantage en terme de capacité à envahir un nouvel environnement. Cependant, les patrons d'invasion observés infirment cette hypothèse. L'objectif de l'étude était donc de mettre en évidence des réponses différentes au stress froid, la température hivernale pouvant contribuer à expliquer les limites de distribution des deux espèces dans leurs aires d'invasion respectives. Pour cela, le taux métabolique de larves des deux espèces a été mesuré pendant plusieurs semaines, avant et après l'exposition à un stress froid modéré, correspondant à des températures écologiquement cohérentes pour la période hivernale en Europe. Deux régimes d'acclimatation avant l'exposition au stress ont été testés, dans le but de savoir si l'expérience des larves avant leur introduction pouvait avoir un effet sur leur capacité à se développer une fois introduites.

Plusieurs conclusions peuvent être tirées des résultats de cette étude. Tout d'abord, le stress infligé aux larves n'a aucun effet sur le taux métabolique des spécimens des deux espèces, quel que soit leur régime d'acclimatation. Cependant durant le stress, aucune larve n'était en mesure de se mouvoir, et cette inactivité a cessé dès l'interruption du stress, ce qui laisse suspecter que la dose de stress (durée x intensité du stress) n'était pas suffisante pour provoquer une altération irréversible du métabolisme, mais a placé les larves en *chill-coma* (état caractérisé par un arrêt total des mouvements et dont la réversibilité dépend de la dose de stress (Block et al, 1990)). En outre, les résultats indiquent qu'*A. glabripennis* semble maintenir plus facilement son activité métabolique en cas de stress thermique que le capricorne des agrumes. Plusieurs hypothèses peuvent expliquer ces observations : i) les différences observées peuvent résulter de tolérances physiologiques inégales entre les deux espèces, qui peuvent elles-mêmes découler ii) d'adaptation ou d'acclimatation différentes en lien avec l'environnement thermiques des individus (distribution géographique dans l'aire native, microenvironnements larvaires différents), et enfin iii) l'expérience lors du transport peut provoquer des ajustements physiologiques différents selon les modes de propagation des deux espèces. Cette dernière hypothèse est liée au fait qu'*A. glabripennis* soit transporté par l'intermédiaire de bois d'emballage, un vecteur particulièrement éloigné des conditions naturelles des larves et pouvant mener à des conditions de stress hydrique, alors que *A. chinensis* est quant à lui transporté dans des plantes vivantes, dans des conditions probablement moins stressantes (Haack et al, 2010). Or, la résistance au stress hydrique est souvent associée à des ajustements physiologiques corrélés à une meilleure résistance au froid (Holmstrup et al, 2002; Kobey & Montooth, 2013). L'hypothèse d'une tolérance croisée entre stress hydrique et stress thermique n'est cependant soutenue par aucune des analyses présentées dans l'article 4 puisqu'aucune comparaison entre populations native et invasive n'y est présentée, mais se base sur des données complémentaires qui n'apparaissent pas dans l'article. En effet, 10 individus issus d'une population native ont été mesurés pendant l'étude en parallèle des deux populations présentées dans l'article 4. Leur faible effectif ne m'a pas permis d'obtenir de résultats suffisamment robustes statistiquement pour

les comparer aux autres populations. Toutefois, les données obtenues sur ces quelques individus corroborent l'hypothèse d'un effet du transport sur la capacité de résistance au froid des larves d'*A. glabripennis*. En effet, la population native d'*A. glabripennis*, qui n'a pas subi d'étape de transport, présente un plus faible taux métabolique que la population d'*A. glabripennis* utilisée dans l'étude, fondée sur un mélange d'individus invasifs et natifs (**Figure 11**). Ces conclusions ne sont pour le moment que préliminaires, mais il s'agirait de comparer plus en détail populations natives et invasives afin de lever le doute sur l'impact du transport sur les capacités d'établissement des espèces, mais aussi des populations natives de zones bioclimatiques différentes afin de tester l'hypothèse d'une adaptation locale des populations à leur environnement.

L'ensemble de ces résultats indique que les deux espèces ne sont pas affectées de la même façon par le stress thermique, et le capricorne des agrumes semble avoir plus de difficulté à faire face au froid. Ces différences peuvent affecter la phénologie des deux espèces, mais aussi l'étendue des différentes zones climatiques de leurs aires d'introduction.

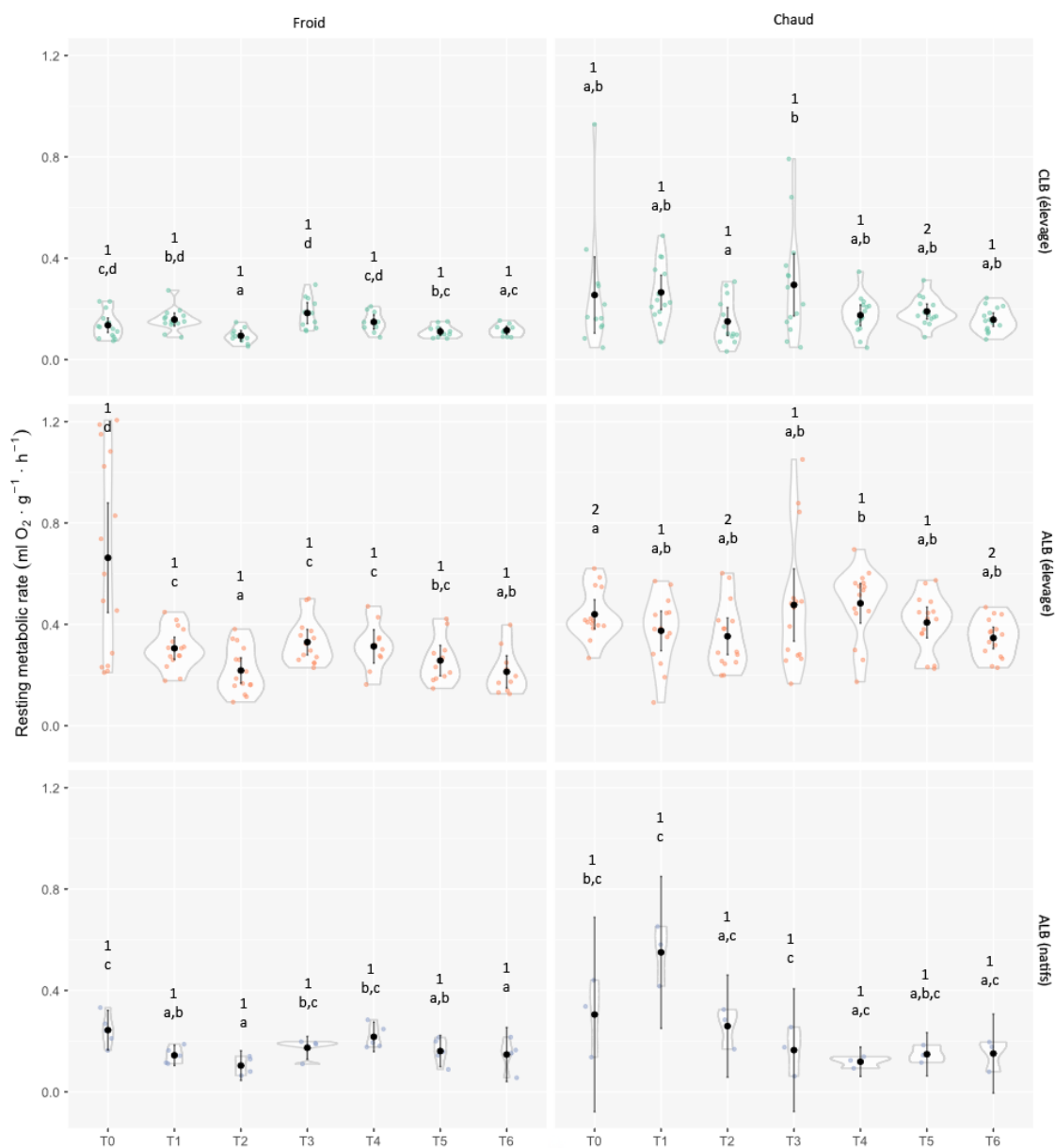


Figure 11 : Evolution du taux métabolique des deux espèces d'*Anoplophora* (ALB et CLB) ainsi que de la population native d'ALB, en fonction du temps et du régime d'acclimation (Froid ou Chaud). Au sein d'un même régime d'acclimation les lettres indiquent des différences significatives entre sessions ; Au sein d'une même session (T0 à T6), les chiffres indiquent des différences significatives entre régimes d'acclimation.

Les résultats de cette étude ont également été présentés lors du Symposium sur les interactions Plante-Insecte à Tours en 2017 (voir **Annexe I**).

Article IV - Respiration-based monitoring of metabolic rate following cold-exposure in two invasive *Anoplophora* species depending on acclimation regime.

Respiration-based monitoring of metabolic rate following cold-exposure in two invasive *Anoplophora* species depending on acclimation regime

Marion Javal¹, Alain Roques¹, Géraldine Roux^{1,2}, Mathieu Laparie¹

¹: INRA, UR0633, Zoologie Forestière, 45075, Orléans, France

²: Université d'Orléans, 45075 Orléans, France

Acknowledgements

We greatly acknowledge Franck Hérard and Nathalie Ramualde for providing living larvae and sharing methods and diet recipe to rear them. We also acknowledge financial support from the French Ministry of Agriculture, Food, and Forestry (Convention DGAL E07/2014 "Estimation de l'impact écologique du Capricorne Asiatique *Anoplophora glabripennis* sur les populations xylophages natives et leurs organismes associés, et traçage génétique de l'origine de ses populations invasives en France continentale et en Corse"), and from the Région Centre Val de Loire.

Abstract

The Asian and Citrus longhorned beetles, *Anoplophora glabripennis* (ALB) and *A. chinensis* (CLB) respectively, are two closely related invasive species with overlapping native ranges. Although both species have rather similar biological characteristics, they differ in their invasion patterns. ALB shows numerous, but local, outbreaks in urban areas of North-East America, Western and Central Europe, whereas CLB has colonized a large part of Northern Italy.

Temperature is pivotal in setting distribution limits of ectotherms. Low temperature may be limiting for larvae since they are the main overwintering stage for both species. To investigate whether differential cold tolerance may contribute to setting the respective limits of the range invaded by each species, we monitored larval metabolic rate before and after exposure to a one-week ecologically relevant moderate cold stress (-2/+2 °C, 14/10 hours). We tested two distinctive fluctuating regimes before the cold exposure to check whether larval acclimation significantly altered their cold tolerance. Survival was high in all conditions for both species. Visual examination showed temporary locomotor inactivity during the stress but respiration rates were not altered after the stress suggesting that larvae could rapidly resume their initial metabolic activity. The respiration rate was globally higher in ALB than in CLB. Together, these results tend to indicate that both species have similar tolerance to the moderate cold stress tested, but also that ALB may be better at maintaining metabolic activity at cold than CLB. These observed differences could affect phenology in both species and in turn their establishment potential.

Key words: *Anoplophora*, invasion, resting metabolic rate, cold stress, acclimation

Introduction

Life histories and geographical distribution of ectotherms are largely shaped by temperature and associated constraints (Addo-Bediako et al., 2000). Temperature can affect their survival, developmental rate, reproduction (Angilletta, 2009), as well as their locomotor activity and ability to access resources (Košťál et al., 2006). Cold stress is often reported as one of the main climatic barriers setting the distribution of temperate insects (Addo-Bediako et al., 2000; Battisti et al., 2005), and cold tolerance is therefore central to the successful completion of their life cycle. Thermal fluctuations are a common factor they have to mitigate in their natural environment on different time scales, and the associated adaptive responses are crucial to overcome variations that are stressful enough to threaten survival and reproduction. This is critical in alien organisms whose invasive success depends on their capability to withstand novel environmental constraints. Thermal tolerance was therefore investigated in numerous invasive insects with a wide range of methods from the comparison of life history traits to the measurement of physiological adjustments (Nyamukondiwa et al., 2010; Pieterse et al., 2016; Plantamp et al., 2016), showing the great importance of thermal physiology in invasion biology (Kelley 2014). The level of thermal tolerance varies greatly among species and populations depending on their adaptations, evolutionary history and ecology. It can also be adjusted on the short term by a number of plastic physiological mechanisms to reduce cell and membrane damages caused by thermal stressors (*i.e.* synthesis of heat shock proteins or cryoprotectant compounds; Boardman et al., 2013, Clark and Worland, 2008). Other responses such as behavioral avoidance or adaptive phenology can also improve fitness in environments with high thermal fluctuations.

Thermal acclimation is a physiological process that enhances thermal tolerance by triggering metabolic rearrangements during pre-exposure to sub-lethal thermal conditions (Rako and Hoffmann, 2006; Colinet et al., 2012), which is known to increase insects survival under thermal stress (Košťál et al., 2012; Piyaphongkul et al., 2014) and can facilitate invasive success (Kelley, 2014). Such metabolic process combined with the cost of repairing cold-induced injuries (Renault et al., 2004) can be energy intensive, and mitigating stressful thermal fluctuations can therefore result in an increased metabolic rate (Lalouette et al., 2012). Additionally, variations in performance or in the ability to set up plastic physiological defenses against sub-optimal temperatures can greatly affect metabolic rate due to its direct dependence on temperature in ectotherms. Respiration is indirectly linked to the Krebs cycle through cellular oxidative phosphorylation because of its oxygen demand, and therefore often used as a surrogate of metabolic rate (Glazier, 2015). Respirometry, the group of methods used to measure gas exchanges of an organism, has therefore typically been used to assess thermal sensitivity and vulnerability in insects (Lalouette et al., 2012; Lighton and Turner, 2004).

The Asian longhorned beetle (ALB) *Anoplophora glabripennis* (Motschulsky) and the Citrus longhorned beetle (CLB) *A. chinensis* (Forster) are closely related xylophagous

Cerambycidae originating from Asia and introduced to Europe. ALB is also established in North America, where the introduced populations of CLB have been eradicated (EPPO Global Database, accessed 21 July 2017). In Europe, a dozen of local outbreaks of ALB have been recorded from Corsica to southern Finland, and the species forms geographically limited populations. By contrast, CLB has only established in Italy but the species has spread in the major part of the northern-western region of the country (EPPO Global Database). The native ranges of the two species largely overlap and include China and Korea. However, CLB has also been recorded under warmer climates of South Asia (Indonesia, Malaysia, Philippines, Taiwan, and Vietnam), whereas ALB is additionally distributed in colder areas of northern continental China and could be present in far-eastern Russia (Lingafelter and Hoebeke, 2002). The two species are assumed to have been introduced in Europe via international trade, since individuals of ALB and CLB have been intercepted on several occurrences on traded solid wood packing material and traded living plants, respectively (Haack et al., 2010). Adults of ALB were first captured in 1992 in Canada and the USA (Haack et al., 1997) but the first established population was only reported in 1996 in the USA (Cavey et al., 1998). Similarly, adults of CLB were first intercepted out of their native range in 1980 in the Netherlands (Haack et al., 2010), but the first established population was only detected in 2000 in Italy (Hérard et al., 2006). Several infestations of ALB have also been reported during the past few decades in the native Asian range, mostly attributed to the wide reforestation efforts made by the Chinese government to limit erosion (Pan, 2005). Conversely, only few infestations of CLB have been reported in its native range (Haack et al., 2010), and exclusively in southern China and subtropical Asia (J. Wickham, pers com).

The two species show rather similar ecology and life histories, from their pre-imaginal and adult morphologies to their development time (either one or two years depending on climatic conditions; Meng et al., 2015), or even their diet and feeding behavior (Haack et al., 2010). They both thrive in a wide range of healthy deciduous tree species, although CLB is more polyphagous with 73 genera identified as potential host to date, versus 31 for ALB (Sjöman et al., 2014). Larvae of either species develop in distinct microhabitats since ALB is mainly found in upper trunk and branches of infested trees whereas CLB larvae bore in exposed roots (Haack et al., 2010). In ALB and CLB, overwintering stages (mainly larvae) are the most likely to face limiting low temperatures in both native and invasive ranges (Meng et al., 2015). Feng et al. (2016a) observed that ALB larvae are freeze-tolerant, suggesting a relatively high cold tolerance, but the species' life-history (survival, fecundity and egg hatchability) can largely be impacted by thermal variations and depends on the subjected instar (Keena and Moore, 2010). Little is known about thermal tolerance of CLB, although it is assumed to be similar to that of ALB (Adachi, 1994). Yet, differential cold tolerance or ability to acclimate to low temperatures due to differences in the biology of the two species (native range, larval micro-habitat, experience prior to introduction) could be partly

responsible for their distinct invasive patterns through Europe by setting the limits of their respective suitable range for establishment.

We used respirometry to further investigate possible differences in cold sensitivity between the two species, using individuals from cultures originating invasive populations of ALB and CLB. Larval metabolic rate was monitored before and after exposure to a one-week moderate cold stress relevant to average winter across their European invaded range. Two distinctive acclimation treatments consisting of fluctuating temperatures were compared to test whether and to which extent thermal acclimation improves cold tolerance in the species, *i.e.* whether prior experience of larvae being introduced into harsher recipient climates during winter could impact their success. Based on their different microhabitats and apparent invasive spread in Europe, we hypothesized distinctive cold tolerance and larval plasticity (ability to acclimate) between the two species.

Material & Methods

Insect material and rearing conditions

The experiment was conducted using laboratory-bred larvae of *Anoplophora glabripennis* and *A. chinensis*, obtained from the USDA-ARS quarantine laboratory (Montpellier, France). The ALB culture was based on some Chinese populations (from Huhhot, Inner Mongolia and from Langfang, Hebei Province, in equal proportions) to which were added more recently a mix of several European invasive populations (from Gien (France), Saint-Anne-sur-Brivet (France), Strasbourg (France), and Corbetta (Italy)); the CLB culture derived from specimens sampled in Italy in the area of Parabiago. The two populations were kept and reared at room temperature ($20^{\circ}\text{C} \pm 2^{\circ}\text{C}$) in the INRA quarantine facility (Orléans, France), under the following conditions until the experiments started. Upon hatching, larvae were placed in 40 mL polypropylene jars filled with 20 mL of an artificial diet adapted from Dubois et al. (2002). The diet consisted in a mix of starch potato (24 g.L^{-1}), sucrose (24 g.L^{-1}), soybean flour (57 g.L^{-1}), casein from bovine milk (14 g.L^{-1}), cholesterol (1.5 g.L^{-1}), Wesson salt mix (4 g.L^{-1}), yeast brewers (43 g.L^{-1}), cellulose fiber (186 g.L^{-1}), agar (33 g.L^{-1}), citric acid (2 g.L^{-1}), sorbic acid (2 g.L^{-1}), methyl 4-hydroxybenzoate (2 g.L^{-1}), soybean oil (6.5 mL.L^{-1}), distilled water (810 mL.L^{-1}), propionic acid (2 mL.L^{-1}) and L-ascorbic acid (3 g.L^{-1}). The food was renewed every two weeks in order to avoid molding and drying. The amount of food provided was never depleted before two weeks and was still abundant enough for the largest larvae to bore in. An initial sample of 30 larvae per species for the two treatments was randomly selected for the experiment. All the larvae we used were in their second half of development. Spare larvae were also selected as back-up in case of mortality over the course of the 6-week experiment.

Acclimation treatments and cold stress

Temperature records within trees trunks (2-5 cm deep, miniaturized data-loggers Smart Buttons SL52T) during winter 2015-2016 in Gien (Loiret, France) prior to this experiment showed that temperature rarely drops below 0 °C in trunks (Fig S1). Based on this finding and on the described thermal tolerance of the two species (Keena and Moore, 2010; Adachi, 1994) we defined two distinct experimental “Cold” and “Warm” acclimation treatments fluctuating from 10 to 14 °C and 18 to 22 °C (10/14 hours with 0.5-hour gradual transitions), respectively. All specimens were first exposed to a three-day synchronization phase during which temperature fluctuated between 18 and 22 °C (10/14 hours), before being exposed to one or the other of the acclimation treatments for 26 days. They were then exposed to a nine-day moderate cold stress consisting of fluctuations from -2 to 2 °C (10/14 hours with 0.5-hour gradual transitions), before a recovery period of five days under their original acclimation treatment for five days, as described in Fig. 1.

Respiration assays

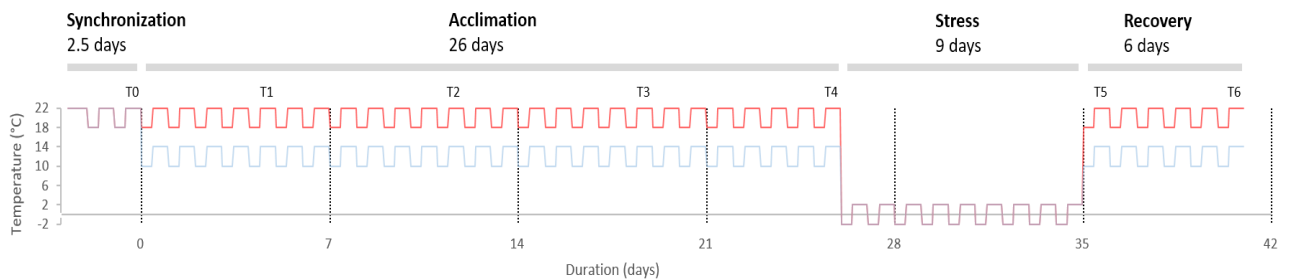


Figure 1 : Description of the thermal treatments. Thermal fluctuations lasted for 14h for the higher phase, and 10h for the low phase. Measurements assays are indicated above the schematic fluctuations (T0 to T6).

Stop-flow respirometry is based on the difference between the initial and the final O₂ percentages in a fixed volume of air after an individual has been left to breathe for a given time. Accurate estimation of the volume of air available in the air-tight vial therefore requires subtracting the volume of the organism itself. A total of 30 larvae from the back-up samples were weighed and their volume was measured to the nearest 0.1 cm³ by briefly immersing them in a graduated vial filled with water prior to the experiment in order to compute a regression between mass and volume for the two species. The larvae were weighed again twice during the experiment after 21 and 43 days, but not at each respiration measurement to limit stressful handling during the monitoring. Standard per-species regressions from the initial fresh mass and volume data allowed calculating the volume based on their fresh mass after 21 and 43 days. Spare larvae from the backup pools were weighed only when used to replace prematurely dead larvae, and after 21 and 43 days of experiment like the others, if included in the main samples before.

During oxygen measurements, larvae were carefully transferred individually from their rearing jar to a 13.125 mL airtight glass hemolysis tube with a 0.25 cm² contactless optical oxygen REDFLASH® sensor (Pyro Science GmbH, Germany) glued to the inner side. During assays, the tubes were placed in a water bath in the climatic chamber in order to buffer subtle thermal variations that could be caused by the chamber fan activity. Thermal accuracy of the climatic chambers is 0.5°C, and thermal compensation of oxygen measurements was enabled on the instrument using a thermal probe plunged in the same water bath. After insects were transferred to tubes and placed in the water bath, a 15-minute delay was observed to let them recover from the potential stress of handling before starting measurements. Eight tubes were then connected to two 4-channel oxygen meters (FirestingO2, Pyro Science GmbH, Germany). Oxygen meters were equipped with optic fibers which excited the sensors with red flashes through the glass wall, captured the emitted infrared radiations and calculated oxygen concentration surrounding the sensor (Pyro Science REDFLASH® technology). After 15 minutes of recording with a 5-second interval, the tubes were disconnected from the optic fibers but left capped in the water bath while individuals breathed inside for another 30 min. Tubes were then connected again for a second 15-minute recording. The temporary disconnection enabled parallel measurements of two batches of eight tubes, and therefore larger sampling size without compromising synchronous measurements of all individuals. Controls consisting of an empty tube were included in each batch and ensured no deviation in the oxygen detection occurred over the course of the assays. A total of 16 different vials were used, and the 4-channel oxygen meters were prior calibrated to each individual sensor using a manual 1-point ambient air calibration in the thermal and pressure conditions of the climatic chambers.

Oxygen consumption was measured weekly during the six weeks of experiment from the synchronization period to the post-stress recovery period. Individuals that survived through the whole experiment duration were therefore measured six times. Measurements in each of the six sessions were synchronized within the same 24 hours for all individuals, and performed during the high phase of respective thermal fluctuations. No measurements were scheduled during the one-week stress since the corresponding near-zero temperatures were expected to reduce metabolic activity down to levels at which the detection of oxygen consumption would have required a considerably increased measurement duration, thereby preventing synchronizing all measurements within the same 24 hours. Schedule of measurements is indicated in fig1.

Data extraction and analysis

Raw data corresponding to the two successive recordings were reassembled for each individual and session. 240 sec and 30 sec were systematically truncated at the beginning of the first and second the 15-min recordings of each session, respectively, to discard (i) some erratic data points due to the manual connection and disconnection of optic fibers and sensors, and (ii) transient phases of non-linear O₂ decrease caused by

the manipulation of tubes out of the water bath (in turn resulting in locomotor activity of the larvae as well as temporary changes of air pressure until the tubes stabilized at the water bath temperature again). Resulting data series consisted in linear data and allowed calculating the slope of the O₂ decrease using linear regressions, for each individual and measurement session. Since the O₂ percentage in the air at the altitude considered is known to be 20.95%, each slope coefficient allowed calculating the resting metabolic rate (RMR) expressed in O₂.g⁻¹.h⁻¹ after correction for individual fresh mass, available volume of air in the tubes, and duration of the assays. To objectively discard irrelevant slopes associated with imbalanced noise/signal ratio, possibly due to imperfect air-sealing of the capped tubes or to incorrect connection of the fiber optics, only measurements with linear regressions showing an r^2 above 0.8 were conserved for the final analyses. According to this criterion, 43 (28 CLB, 15 ALB) out of 415 assays were removed due to r^2 comprised between 0.104 and 0.797 (average of 0.633). Furthermore, eleven larvae died before the end of the experiment and were replaced using the spare individuals prepared for each treatment. Three larvae started to pupate during the experiment and individuals were therefore removed from the final analyses. Final sample size are summarized in Table 1, and are between 23 and 30 per species and per session.

Table 1: Sample sizes at each session after data cleaning

	CLB	ALB
T1	27	29
T2	28	29
T3	23	30
T4	25	29
T5	25	25
T6	26	26
T7	25	25

A single Linear Mixed-Effects Model was first built with “RMR” as response variable, “Population”, “Treatment”, “Session” and their respective interactions as fixed effects, and “Individual” as random effect. Due to significant interactions, a Type III ANOVA was used to adequately test response variables within this full model (Table 2). This analysis having highlighted a highly significant Population effect, each species was therefore further analyzed in distinct Linear Mixed-Effects Models (Table 3). Each of the three respective models was eventually used to compute pairwise comparisons using the *multcomp* package for *R* (Hothorn et al., 2008). Due to the high number of factors considered, only relevant pairwise comparisons are documented in the present work (*i.e.*, comparisons among samples differing in only one factor).

We measured the temperature coefficient Q_{10} , as a factor by which a reaction rate increases for a 10°C rise of temperature (Bělehrádek, 1930). It was calculated using the Van't Hoff equation: $Q_{10} = \frac{R_2}{R_1} \frac{10}{T_2 - T_1}$ implemented in the R package *respirometry*, where R_1 and R_2 are the mean RMR calculated at two different temperatures T_1 and T_2 , respectively. Since different individuals were subjected to the two different treatments, it was not possible to compute a Q_{10} value per specimen. The Q_{10} were therefore computed for each session and species based on the thermal difference between cold and warm conditions (using actual temperatures recorded by the probes).

Results

The two species were not affected similarly by the cold temperatures, and ALB had a globally higher metabolic rate than CLB (Table 2). Thermal treatment (*i.e.* either “cold” or “warm” treatment) had a significant effect on RMR regardless of the species (Table 2), with a RMR on average higher in the “warm” treatment than in the “cold” treatment (Fig 2). This effect was confirmed when considering species separately (Table 3). However for ALB, RMR showed a significant increase over several sessions (T2, T5 and T6) in the “warm” treatment compared to the “cold” treatment, while it was only true at T5 for CLB (Fig. 2, Table 3). In ALB, the RMR and its variance significantly dropped between the measurement performed at T0 (during synchronization cycle, 18/22 °C) and the later measurement sessions in cold-acclimated individuals. By contrast, the RMR did not change between T0 and later measurement sessions in cold-acclimated CLB.

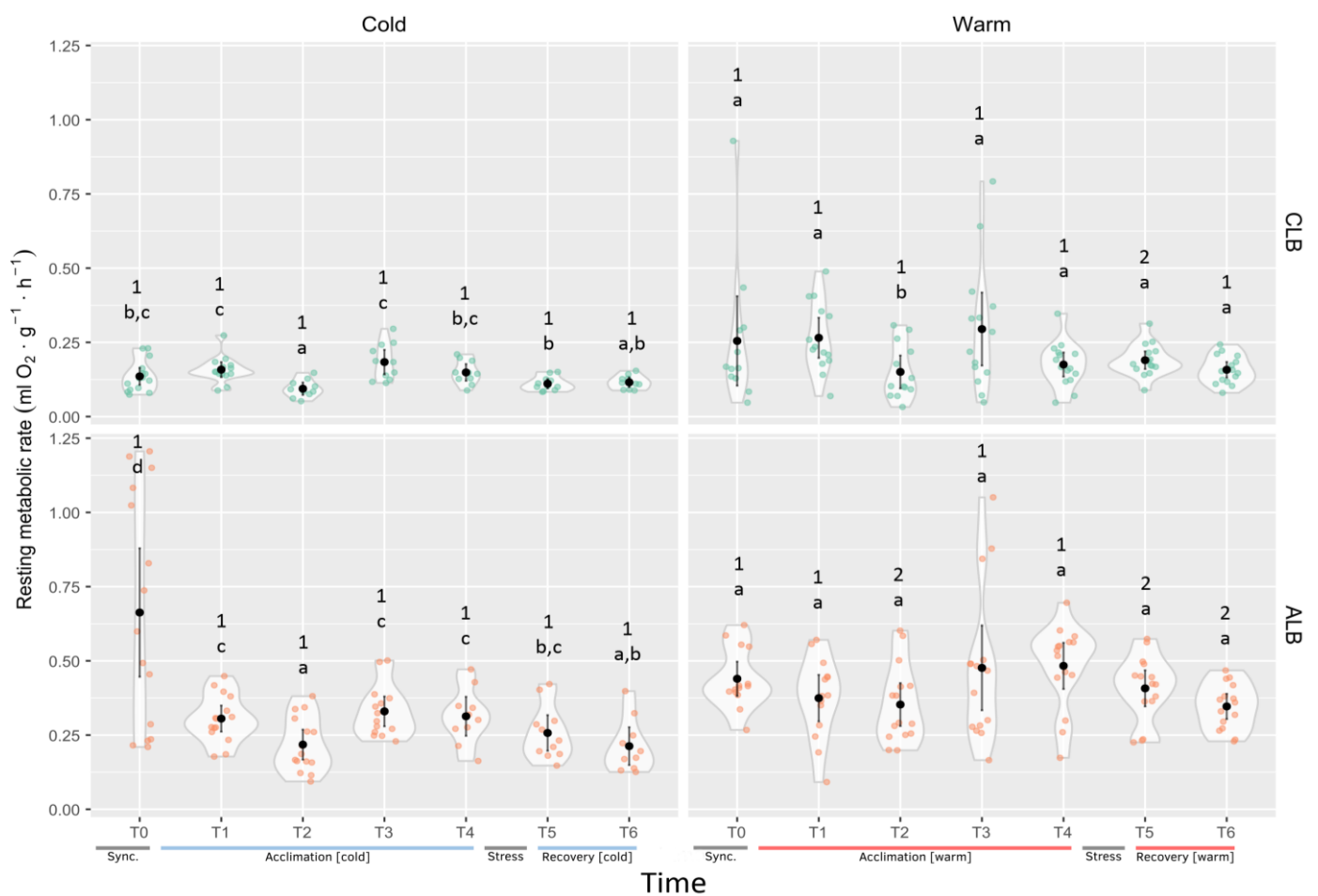


Figure 2: Within a given acclimation regime (Warm or Cold), different letters indicate significant differences among sessions (T0 to T6). Within a single session, different digits indicate significant differences between acclimation regimes (Warm vs Cold). Only relevant pairwise comparisons are documented (*i.e.*, pairs of samples that differ in only one factor at a time). Violins show the distribution of within each group and are scaled on N. Data points are randomly projected on the x-axis for ease of visualization in case of overlapping. Error bars: 95% confidence interval. The experimental stages to which measurement sessions correspond are indicated below the x-axis.

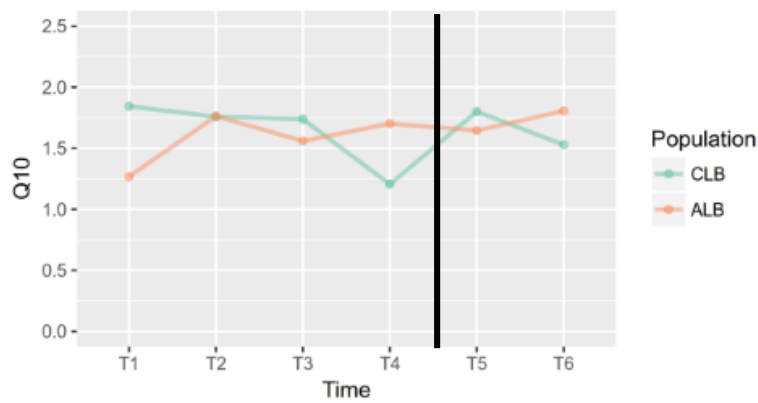


Figure 3: Evolution of the Q10 values, computed at each session and for each species. The black line symbolizes the moderate stress. T0 is not indicated on this figure since temperatures need to be different to compute a Q10 value.

All tested interactions were significant when tested on the global dataset (Table 2), meaning that acclimation treatments effect was not the same depending on the species nor depending on the session considered, and that average RMR at each session differed among species. Altogether, no striking pattern appeared over time despite the thermal acclimation and stress.

Visual examination of the insects in their feeding jars showed that they all temporarily paused feeding and locomotion during the one-week cold stress, but resumed their activity shortly after the stress, as supported by the absence of significant differences in RMR between T5 (pre-stress) and T6 (post-stress) in any of the two species (Fig. 2).

Finally, Q_{10} values were similar for the two species and remained stable despite acclimation and stress (Fig. 3).

Table 2: Results of the ANOVA III performed on the global dataset (including the two species). Asterisks indicate the level of significance of P-values.

	Chisq	Df	Pr(>Chisq)
Treatment	7.2394	1	0.0071320 **
Population	39.1844	1	3.856e-10 ***
Session	38.1192	6	1.065e-06 ***
Treatment:Population	7.2458	1	0.0071068 **
Treatment:Session	16.1302	6	0.0130720 *
Population:Session	27.6683	6	0.0001085 ***
Treatment:Population:Session	17.5388	6	0.0074942 **

Table 3: Results of the ANOVA III performed on the two species independently. Asterisks indicate the level of significance of P-values.

Dataset		Chisq	Df	P
CLB	Session	56.6975	6	2.104e-10 ***
	Treatment	5.0164	1	0.02511 *
	Session:Treatment	15.1374	6	0.01921 *
ALB	Session	90.3734	6	< 2.2e-16 ***
	Treatment	3.8507	1	0.049726 *
	Session:Treatment	18.9829	6	0.004193 **

Discussion

ALB and CLB are closely related species that mainly differ by (i) their distribution in both native and invasive ranges despite an overlapping; (ii) the microenvironments in which they thrive as larvae, and (iii) the material vector through which they are transported beyond their native range (Haack et al., 2010). We hypothesized that such differences could be the cause of (or result from) differential capabilities in mitigating thermal stressors. Thermal tolerance and plasticity have often been associated with invasion potential (Chown et al., 2007; Gibert et al., 2016; Kelley, 2014; Nyamukondiwa et al., 2010), and differences therein could contribute to explaining why invasive patterns in Europe differs between ALB and CLB.

Metabolic rate has often been used to infer and understand thermal biology in insect literature. Lighton & Turner (2004) showed a relationship between thermophilic behavior and respiration rate in two sympatric ants, *Pogonomyrmex rugosus* and *P. californicus*. Similarly for the beetle *Merizodus soledadinus* introduced in the Kerguelen Islands, warmer temperatures bring the insect closer to its optimum, which results in an increase in the metabolic rate (Lalouette et al, 2012). Differences in thermal tolerance have also been shown to affect geographical variations in species distribution. For instance, flies of the genus *Liriomyza* differ in their thermal tolerance and show contrasted cold survival strategies that enable them to cope with various environmental conditions and affect their native distribution (Kang et al., 2009). We hypothesized that a weaker thermal tolerance in CLB than in ALB contributes to explain its native distribution under slightly lower latitudes, as well as its absence in the northernmost introduced areas where ALB is recorded. The respective invasive ranges of the two species may reflect putative physiological differences regarding the ability to deal with thermal stressors, as widely explored in arthropods (Chown & Gaston, 1999; Terblanche et al., 2006; Jarošík et al., 2015), in addition to other parameters like invasion pathways and propagule pressures.

Developmental thresholds

Thermal performance curves are defined as the function that expresses the quantitative value of a life history trait depending on temperature. They are typically used to determine the optimal temperature for one specific trait. ALB optimal temperature for development was shown to be close to 30°C (Keena and Moore, 2010), consistently with what have been observed for CLB (Adachi, 1994). Since the “warm” treatment is closer to this optimum, it can be considered as more beneficial to larval development than the “cold” one, and it was expected that the larvae development and performances would be higher under this treatment than under the “cold” one, due to the thermo-dependence of biochemical reactions.

Thermal performance curves can be divided in biological thresholds corresponding to the activation or interruption of prime biological functions such as reproduction, locomotion or growth, as defined by Vannier (1994). The lower developmental threshold (LDT) corresponds to the lower temperature at which an individual can maintain ontogenic growth. ALB and CLB larvae have similar LDT comprised between 10 (youngest instars) and 12°C degrees (highest instars) depending on the larval stage (Adashi, 1994, Keena and Moore, 2010). These values are consistent with LDT of other Coleoptera species such as *Monochamus galloprovincialis* (Naves and de Sousa, 2009) or *Anthonomus eugenii* (Toapanta et al., 2005). Consequently, the individuals used for this experiment being in the second half of their larval development, their LDT is assumed to be close to 12°C. The “warm” thermal regime allowed larvae to constantly be above their LDT, whereas the “cold” treatment only allowed them to cross this threshold for 14 hours during day time. Together with the more intense biochemical kinetic at warmer temperatures, this can also contribute to increase RMR, as observed in this study, since energy expenditures for growth can be resumed when the high phase of the warm treatment reached the LDT. When renewing the food and handling individuals for measurement assays, we observed that larvae were still able to feed during acclimation and recovery periods, which allowed them to maintain an active metabolism for their development when the temperature conditions allowed it.

These thresholds also highlight the ecological importance of thermal fluctuations, already demonstrated as beneficial for ectotherms survival under cold conditions, depending on the magnitude of variations and the overall average temperature (Renault et al., 2004; Colinet et al., 2006; Fischer et al., 2011; Javal et al., 2016). Indeed, the apparent daily average temperature can be lower than the LDT, yet fluctuations can allow exceeding it during warmer phases. They can help recovering from cold stress by allowing to fix cold-induced injuries during the warmer phase even though the average temperature remains sub-optimal (Renault et al., 2004).

Crossing thresholds may also explain the temporary locomotor and feeding inactivity observed in all tested larvae during the one-week stress, regardless of the prior thermal acclimation regime, nor the species. When exposed to cold temperatures too

far from their optimum, insects can enter chill-coma (Lee and Denlinger, 1991). This state is characterized by a complete stop of movements (Block et al., 1990), and its reversibility depends on the cold-dose (combination of duration and intensity of the cold stress) endured by the insect that determines the amount of accumulated cold injuries. The low temperature inflicted during the stress to the larvae may have made them enter chill-coma. However, since ALB larvae have been shown to be freeze-tolerant (Feng et al., 2016a), we believe the cold-dose inflicted was probably not strong enough to yield durable and irreversible negative effects on their metabolism, such as loss of homeostasis or abundant cell damage (see Colinet et al., 2012), as confirmed by the very low mortality rate observed regardless of the species nor the treatment. All the larvae could immediately resume their prior metabolic activity upon being exposed to their original acclimation temperatures again, and the same was observed for CLB. Neither these visual observations nor the post-stress RMR could highlight any significant effect of the prior acclimation temperature on the ability to recover from a moderate cold stress such as the one we inflicted, and putative differences would likely only appear after a harsher cold stress (*i.e.*, larger cold-dose and amount of accumulated chill injuries, be it because of a more acute cold stress or a longer duration of exposure). Indeed, we were expecting a beneficial short-term effect of warm acclimation treatment allowing better larval performances, but a detrimental effect on a longer term due to a higher vulnerability to cold stress compared with the cold-acclimated larvae. The cold dose we inflicted to the larvae being too small, we were only able to observe the short-term beneficial effect of the “warm” treatment, and we were not able to confirm the beneficial effect of thermal acclimation.

In addition to the physiological adjustments to face sub-optimal conditions, some behavioral strategies can explain the metabolic differences observed between the two thermal treatments. The sit-and-wait strategy for instance, has been described for several other insect species and implies that the insect slows down its activity and its metabolism to reduce energy requirements and therefore save resources and enhance recovery abilities once the thermal conditions get better (Renault et al., 2003; Lalouette et al., 2011; Laparie et al., 2012). Such a strategy might often be used by xylophagous larvae, since their larval development does not allow any form of stress avoidance.

Thermal tolerances among species and consequences on their distribution

Different metabolic rates during “warm” and “cold” treatments may not only reflect the thermal-dependence of biochemical reactions, but could also account for plastic physiological processes involved during acclimation. However, our data do not allow distinguishing the two effects. It has been shown that ALB larvae can accumulate cryo-protectants to improve their supercooling capacities and that their cold-hardiness through physiological plasticity depends on the host tree (Feng et al., 2016a, 2016b). To our knowledge, there is no data on the ability of CLB to set up similar physiological adjustments to better mitigate cold stressors, but the lower RMR found in the present

study could result from weaker physiological plastic readjustments and capability to sustain development when facing cold temperatures. However, the effect of the treatment is similar in the two species, as well as their Q_{10} values, which suggests that both species benefit from increased temperatures to a similar extent.

Larvae of ALB and CLB do not develop on the same part of the tree (Haack et al., 2010) and are consequently likely exposed to different conditions during their development. The thermal environment of the larvae in their natural environment is directly dependent on their position in the tree, their depth in the trunk (which correlates with how long the larvae have bored in and therefore their phenology and feeding activity), but also by the characteristics of the wood, the topographic localization of the tree, the local climatic conditions and the season. In daytime, the tree temperature is affected by the amount of solar radiation it gets, air temperature and wind, and stored heat keeps the wood temperature higher than air temperature during nighttime (Derby and Gates, 1966). Upper branches are more exposed to daily fluctuations of sunlight exposition, and are more exposed to cooling winds. On the contrary, exposed roots are assumed to be less exposed to sunlight and wind. While temperature might change within each microenvironment depending on various parameters, upper branches are presumably subjected to more variable conditions throughout the day and between day and night than are exposed roots. These differences in term of larval thermal micro-environment could contribute to shaping distinct larval requirements for thermal tolerance and plasticity for the two species (*e.g.* Foray et al., 2011). However, caution should be taken when extrapolating data obtained experimentally to the natural environment as various factors such as food quality or genetic variability may influence thermal tolerance (Feng et al., 2016b; Keena, 2002).

Since metabolic rate is known to directly correlate with ontogenic growth rate (Glazier, 2015), the observed differences in RMR may impact the respective life cycles and phenologies in both species. Sportingly, it has been shown that ALB larvae need to reach a critical body weight before they start pupation (Keena, 2005), and the development of CLB larvae may follow a similar rule considering the close bionomics of both species. A higher metabolic rate may assist ALB either reaching a larger body size in a similar time, or to grow to a similar size in a shorter time. However, the latter hypothesis appears less likely because both species exhibit very similar life cycles, phenologies (Haack et al., 2010), and fecundity (Adachi, 1988; Keena, 2002, 2006; Fujiwara-Tsujii et al., 2016). Overall, the higher metabolic rate shows higher energy expenditures, but the data cannot confirm whether growth is the main cause for this difference in the energy budget, and response to the cold stress (either to prevent or repair associated physiological damage) is another relevant candidate.

Conclusions

The present results bring additional insight on the thermal ecology of these two invasive pests. On the one hand, a higher RMR under stress exposure could reflect

energy intensive physiological adjustments for acclimation, and therefore increased tolerance. On the other hand, increased respiration caused by the stress could also reflect energy expenditures to repair physiological damages, or be caused by a loss of physiological homeostasis (see Colinet et al. 2012), and therefore indicates a higher vulnerability. Additional studies are needed to firmly confirm or reject either scenarios, but the current knowledge on the biology and geographical distribution of the two species combined with the present data suggests that ALB may be better endowed for cold climates, which may help explaining the observed differences in their invasion patterns. An overall higher thermal tolerance in ALB would partially contrast with the greater polyphagy of CLB that suggests the latter species copes with a broad range of environmental conditions, but it is consistent with the numerous local establishments of ALB over a number of European regions as well as its occurrence at higher latitudes in both native and invaded ranges. The differences between the two species were however quite weak, suggesting that other factors, both intrinsic and extrinsic, may influence their establishment and spread within their invaded ranges. The acclimation treatments tested here had no notable impact on metabolic rate, which raises the question of the influence of the thermal environment experienced prior to introduction or during transport onto the establishment success of these species into their introduced areas. Factors other than temperature before or during transport may also play a significant role in shaping thermal tolerance through cross-tolerance, a positive correlation between the tolerances to multiple stressors due to shared adaptive responses (see Renault et al, *in press*). For instance, due to the distinctive introduction pathways for ALB and CLB (wood packaging *versus* live plants, respectively), the survival of these species through transport is likely to depend on different levels of desiccation tolerance, a trait that often correlates with thermal tolerance.

References

- Adachi, I., 1988. Reproductive biology of the white-spotted longicorn beetle, *Anoplophora malasiaca* Thomson, in citrus trees. Appl. Entomol. Zool. 23, 256-64.
- Adachi, I., 1994. Development and life-cycle of *Anoplophora malasiaca* (Thomson) (Coleoptera: Cerambycidae) on citrus trees under fluctuating and constant temperature regimes. Appl. Entomol. Zool. 29, 485–497.
- Addo-Bediako, A., Chown, S. L., Gaston, K. J., 2000. Thermal tolerance, climatic variability and latitude. Proceedings of the Royal Society B 267, 739–45.
- Angilletta, M. J. J. Thermal Adaptation: A theoretical and Empirical Synthesis Oxford University Press. (2009) pp289.
- 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.
- Bělehrádek, J., 1930. Temperature coefficients in biology. Biological Reviews. 5, 30-58.
- Block, W., Baust, J.G., Franks, F., Johnston, I.A., Bale, J., 1990. Cold Tolerance of Insects and Other Arthropods [and Discussion]. Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci. 326, 613–633.
- Boardman, L., Sørensen, J.G., Terblanche, J.S., 2013. Physiological responses to fluctuating thermal and hydration regimes in the chill susceptible insect, *Thaumatotibia leucotreta*. J. Insect Physiol. 59, 781–94.
- Cavey, J.F., Hoebeke, E.R., Passoa, S., Lingafelter, S.W., 1998. A new exotic threat to North American hardwood forests: An Asian longhorned-beetle, *Anoplophora glabripennis* (Coleoptera:Cerambycidae) larval description and diagnosis. Proc Entomol Soc Wash 100, 373-381.
- Chown, S.L., Slabber, S., McGeouch, M., Janion, C., Leinaas, H.P., 2007. Phenotypic plasticity mediates climate change responses among invasive and indigenous arthropods. Proc. Biol. Sci. 274, 2531–2537.
- Chown, S.L., Gaston, K.J., 1999. Exploring links between physiology and ecology at macro-scales: the role of respiratory metabolism in insects. Biological Reviews 74, 87-120
- Clark, M.S., Worland, M.R., 2008. How insects survive the cold: molecular mechanisms-a review. J. Comp. Physiol. B. 178, 917–933.
- Colinet, H., Larvor, V., Laparie, M., Renault, D., 2012. Exploring the plastic response to cold acclimation through metabolomics. Funct. Ecol. 26, 711–722.
- Colinet, H., Renault, D., Hance, T., Vernon, P., 2006. The impact of fluctuating thermal regimes on the survival of a cold-exposed parasitic wasp, *Aphidius colemani*. Physiol. Entomol. 31, 234–240.
- Derby, R. W., Gates, D. M., 1966. The temperature of tree trunks calculated and observed. Am. J. Bot. 53, 580-587.
- Dubois, T., Hajek, A. E., Smith, S., 2002. Methods for rearing the Asian longhorned beetle (Coleoptera: Cerambycidae) on artificial diet. Ann. Entomol. Soc. Am. 95, 223-230.
- European and Mediterranean Plant Protection Organization (EPPO) Global Database. (2016) <https://gd.eppo.int/taxon/ANOLGL/distribution> Accessed: 21 July 2017
- Feng, Y., Tursun, R., Xu, Z., Ouyang, F., Zong, S., 2016b. Effect of three species of host tree on the cold hardiness of overwintering larvae of *Anoplophora glabripennis* (Coleoptera: Cerambycidae). Eur. J. Entomol. 113, 212–216.
- Feng, Y., Xu, L., Li, W., Xu, Z., Cao, M., Wang, J., Tao, J., Zong, S., 2016a. Seasonal changes in supercooling capacity and major cryoprotectants of overwintering Asian longhorned beetle (*Anoplophora glabripennis*) larvae. Agric. For. Entomol. 18, 302–312.
- Fischer, K., Kölzow, N., Hölzje, H., Karl, I., 2011. Assay conditions in laboratory experiments: is the use of constant rather than fluctuating temperatures justified when investigating temperature-induced plasticity? Oecologia 166, 23–33.

- Foray, V., Gibert, P., Desouhant, E., 2011. Differential thermal performance curves in response to different habitats in the parasitoid *Venturia canescens*. *Naturwissenschaften* 98, 683–691.
- Fujiwara-Tsujii, N., Yasui, H., Tanaka, S., 2016. Comparison of fecundity and longevity of *Anoplophora malasiaca* (Coleoptera : Cerambycidae) adults fed on three different host-plants. *Entomol. Sci.* 19, 201–206.
- Gibert, P., Hill, M., Pascual, M., Plantamp, C., Terblanche, J.S., Yassin, A., Sgrò, C.M., 2016. *Drosophila* as models to understand the adaptive process during invasion. *Biol. Invasions* 18, 1089–1103.
- Glazier, D.S., 2015. Is metabolic rate a universal “pacemaker” for biological processes? *Biol. Rev.* 90, 377–407.
- Haack, R.A., Hérard, F., Sun, J., Turgeon, J.J., 2010. Managing Invasive Populations of Asian Longhorned Beetle and Citrus Longhorned Beetle : A Worldwide Perspective. *Annu. Rev. Entomol.* 55, 521–546.
- Haack, R.A., Law, K.R., Mastro, V.C., Ossenbruggen, H.S., Raimo, B.J., 1997. New York’s battle with the Asian long-horned beetle. *J. For.* 95, 11–15.
- Hérard, F., Ciampitti, M., Maspero, M., Krehan, H., Benker, U., Boegel, C., Schrage, R., Bialooki, P., 2006. *Anoplophora* species in Europe: infestations and management processes. *EPPO Bull.* 36, 470–474.
- Hothorn, T., Bretz, F., Westfall, P., 2008. Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical Journal* 50, 346–363.
- Jarošík, V., Kenis, M., Honěk, A., Skuhrovec, J., Pyšek, P., 2015. Invasive insects differ from non-invasive in their thermal requirements. *PLoS One* 10, e0131072
- Javal, M., Renault, D., Colinet, H., 2016. Impact of fluctuating thermal regimes on *Drosophila melanogaster* survival to cold stress. *Anim. Biol.* 66, 427–444.
- Kang, L., Chen, B., Wei, J., Liu, T., 2009. Roles of thermal adaptation and chemical ecology in *Liriomyza* distribution and control. *Annu. Rev. Entomol.* 54, 127–145.
- Keena, M. A., 2002. *Anoplophora glabripennis* (Coleoptera: Cerambycidae) fecundity and longevity under laboratory conditions: comparison of populations from New York and Illinois on *Acer saccharum*. *Environ. Entomol.* 31, 490–498.
- Keena, M.A., 2005. Pourable artificial diet for rearing *Anoplophora glabripennis* (Coleoptera : Cerambycidae) and methods to optimize larval survival and synchronize development. *Annals of the Entomological Society of America* 98, 536- 547.
- Keena, M.A., 2006. Effects of Temperature on *Anoplophora glabripennis* (Coleoptera: Cerambycidae) adult survival, reproduction, and egg hatch. *Popul. Ecol.* 35, 912–921.
- Keena, M.A., Moore, P.M., 2010. Effects of temperature on *Anoplophora glabripennis* (Coleoptera : Cerambycidae) larvae and pupae. *Environmental Entomology* 39, 1323- 1335.
- Kelley, A.L., 2014. The role thermal physiology plays in species invasion. *Conserv. Physiol.* 2, 1–14. doi:10.1093/conphys/cou045
- Košťál, V., Petr, Š., Zahradníková, H., Cimlová, J., Stetina, T., 2012. Conversion of the chill susceptible fruit fly larva (*Drosophila melanogaster*) to a freeze tolerant organism. *PNAS* 109, 3270–3274.
- Košťál, V., Yanagimoto, M., Bastl, J., 2006. Chilling-injury and disturbance of ion homeostasis in the coxal muscle of the tropical cockroach (*Nauphoeta cinerea*). *Comp. Biochem. Physiol. Part B* 143, 171–179.
- Lalouette, L., Williams, C.M., Cottin, M., Sinclair, B.J., Renault, D., 2012. Thermal biology of the alien ground beetle *Merizodus soledadinus* introduced to the Kerguelen Islands. *Polar Biol.* 35, 509–517.
- Lalouette, L., Williams, C.M., Hervant, F., Sinclair, B.J., Renault, D., 2011. Metabolic rate and oxidative stress in insects exposed to low temperature thermal fluctuations. *Comp. Biochem. Physiol. Part A* 158, 229–234.

- Laparie, M., Larvor, V., Frenot, Y., Renault, D., 2012. Starvation resistance and effects of diet on energy reserves in a predatory ground beetle (*Merizodus soledadinus*; Carabidae) invading the Kerguelen Islands. *Comp. Biochem. Physiol. Part A* 161, 122–129.
- Lee R.I., D.L. Denlinger. 1991. *Insects at low temperature*. Chapman & Hall, New York.
- Lighton, J.R.B., Turner, R.J., 2004. Thermolimit respirometry: an objective assessment of critical thermal maxima in two sympatric desert harvester ants, *Pogonomyrmex rugosus* and *P. californicus*. *J. Exp. Biol.* 207, 1903–1913. doi:10.1242/jeb.00970
- Lingafelter, S.W., and Hoebeke, E.R. 2002. Revision of *Anoplophora* (Coleoptera: Cerambycidae). Entomological Society of Washington, Washington, D.C.
- Meng, P.S., Hoover, K., Keena, M. A., 2015. Asian longhorned beetle (Coleoptera: Cerambycidae), an introduced pest of maple and other hardwood trees in North America and Europe. *J. Integr. Pest Manag.* 6, 4. doi:10.1093/jipm/pmv003
- Naves, P., de Sousa, E., 2009. Threshold temperatures and degree-day estimates for development of post-dormancy larvae of *Monochamus galloprovincialis* (Coleoptera: Cerambycidae). *J. Pest Sci.* (2009). 82, 1–6.
- Nyamukondiwa, C., Kleynhans, E., Terblanche, J.S., 2010. Phenotypic plasticity of thermal tolerance contributes to the invasion potential of Mediterranean fruit flies (*Ceratitis capitata*). *Ecol. Entomol.* 35, 565–575.
- Pan, H.Y., 2005. Review of the Asian Longhorned Beetle Research, Biology, Distribution and Management in China 3, 16–17.
- Pieterse, W., Terblanche, J.S., Addison, P., 2016. Do thermal tolerances and rapid thermal responses contribute to the invasion potential of *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae)? *J. Insect Physiol.* 98, 1–6.
- Piyaphongkul, J., Pritchard, J., Bale, J., 2014. Effects of acclimation on the thermal tolerance of the brown planthopper *Nilaparvata lugens* (Stål). *Agric. For. Entomol.* 16, 174–183.
- Plantamp, C., Salort, K., Gibert, P., Dumet, A., Mialdea, G., Mondy, N., Voituron, Y., 2016. All or nothing: survival, reproduction and oxidative balance in Spotted Wing Drosophila (*Drosophila suzukii*) in response to cold. *Journal of Insect Physiology.* 89, 28–36.
- Rako, L., Hoffmann, A.A., 2006. Complexity of the cold acclimation response in *Drosophila melanogaster*. *J. Insect Physiol.* 52, 94–104.
- Renault, D., Laparie, M., McCauley, S. J., Bonte, D. Environmental adaptations, ecological filtering and dispersal are central to insect invasions. *Annual Review of Entomology*, 63, *in press*.
- Renault, D., Hervant, F., Vernon, P., 2003. Effect of food shortage and temperature on oxygen consumption in the lesser mealworm, *Alphitobius diaperinus* (Panzer) (Coleoptera: Tenebrionidae). *Physiol. Entomol.* 28, 261–267.
- Renault, D., Nedved, O., Hervant, F., Vernon, P., 2004. The importance of fluctuating thermal regimes for repairing chill injuries in the tropical beetle *Alphitobius diaperinus* (Coleoptera : Tenebrionidae) during exposure to low temperature. *Physiol. Entomol.* 29, 139–145.
- Sjöman, H., Östberg, J., Nilsson, J., 2014. Review of host trees for the wood-boring pests *Anoplophora glabripennis* and *Anoplophora chinensis*: An urban forest perspective. *Arboric. Urban For.* 40, 143–164.
- Terblanche, J.S., Klok, C.J., Krafur, E.S., Chown, S.L., 2006. Phenotypic plasticity and geographic variation in thermal tolerance and water loss of the Tsetse *Glossina pallidipes* (Diptera: Glossinidae): Implications for distribution modelling. *Am. J. Trop. Med. Hyg* 74, 786–794.
- Toapanta, M.A., Schuster, D.J., Stansly, P.A., 2005. Development and Life History of *Anthonomus eugenii* (Coleoptera: Curculionidae) at Constant Temperatures. *Physiol. Ecol.* 34, 999–1008.
- Vannier, G., 1994. The thermobiological limits of some freezing tolerant insects: the supercooling point and thermostupor points. *Acta Oecol.* 15, 31–42.

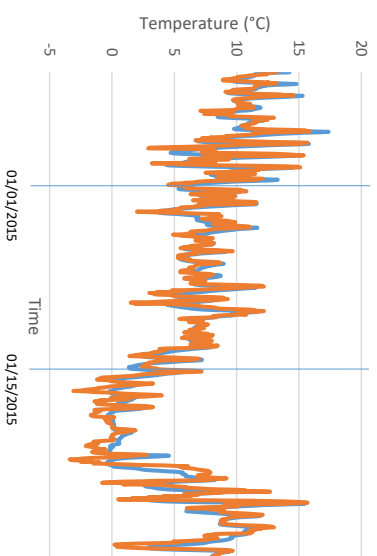
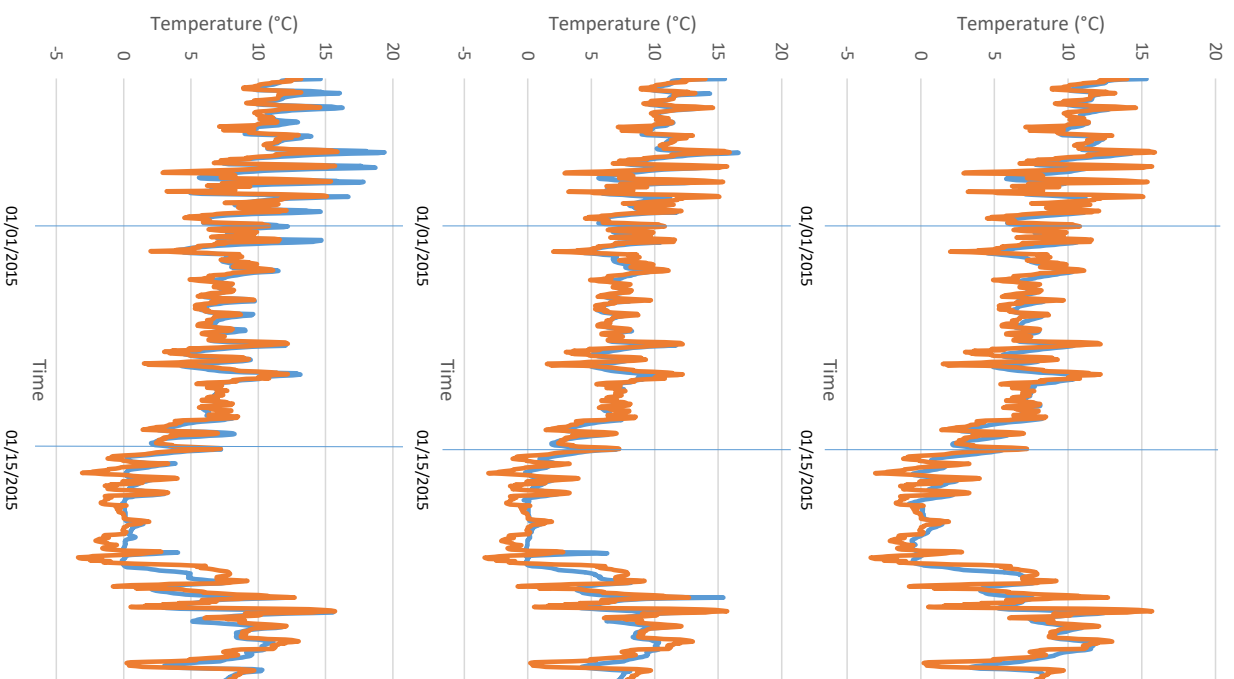
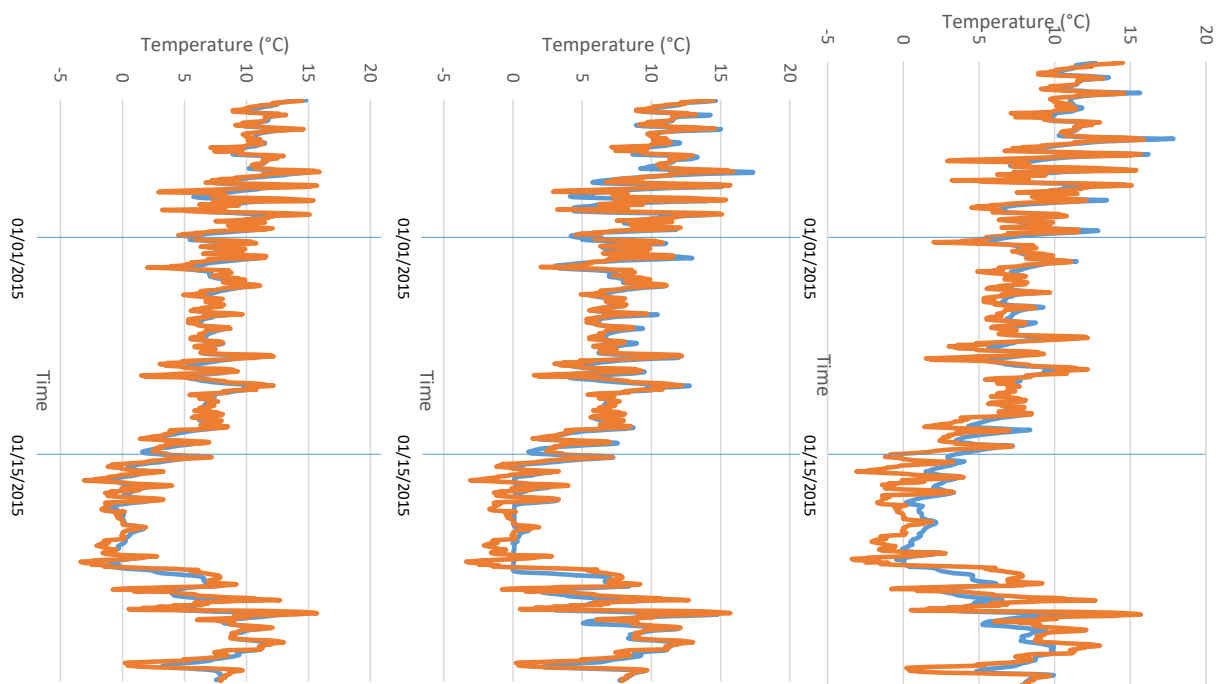
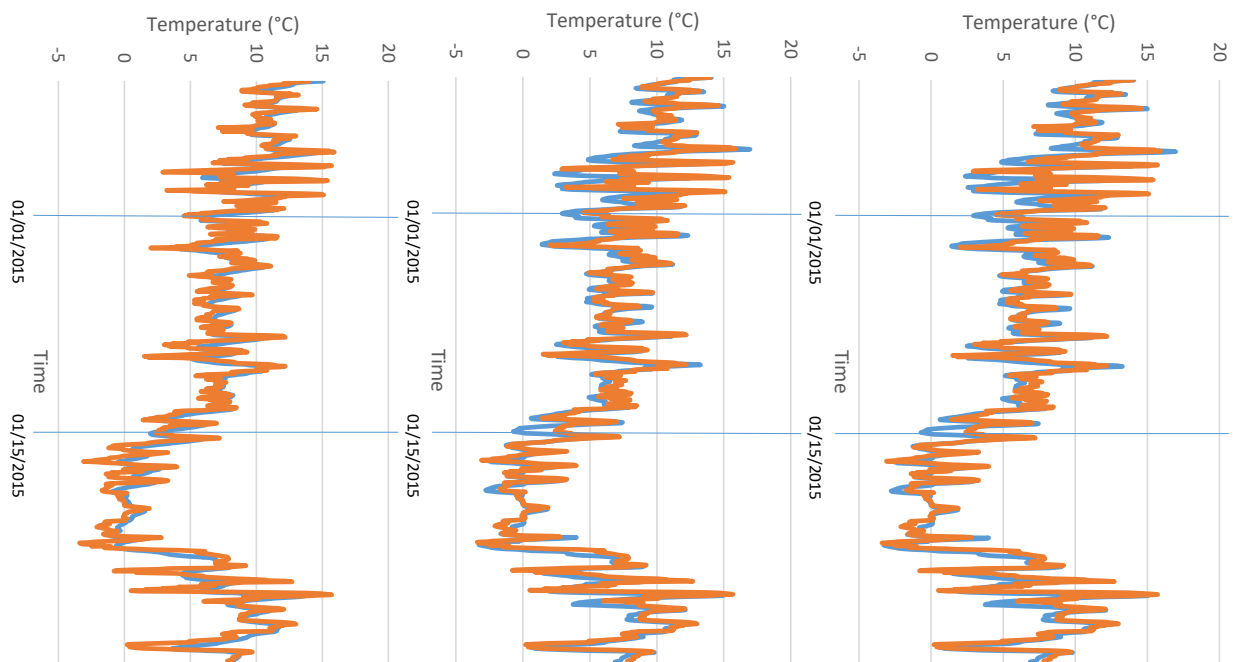


Figure S1 : Evolution of temperature within a tree (blue line) and in the ambient air (orange line) for ten different trees. Data-loggers were inserted at a depth between 2 and 5 cm within trunks of trees, and isolated from the outside with pieces of wood. Data for the ambient air were recorded in the closest weather station in Loiret, France (Meteo France).





4. Impact écologique sur la faune native

4.1- Contexte de l'étude

Comme détaillé en **Introduction**, l'impact d'une espèce invasive dépend entre autres de ses caractéristiques biologiques propres, telle que la guilda à laquelle elle appartient, ou sa capacité à s'étendre efficacement dans son nouveau milieu. Lorsqu'une espèce invasive est introduite dans un nouvel environnement, elle tend à perturber les relations qui existent entre les espèces, entraînant sur un plus ou moins long terme des déséquilibres à tous les niveaux de l'organisation du système. Ces perturbations sont dues à plusieurs types d'interactions, directes ou indirectes, entre espèces natives et invasives.

De nouvelles relations, telles que la prédation directe peuvent se mettre en place entre espèces invasives et natives. L'exemple le plus connu est probablement celui de la perche du Nil qui se nourrit d'espèces natives dans sa zone d'introduction (**Introduction**, [Kaufman, 1992](#) ; [Schofield & Chapman, 1999](#)), mais le processus inverse existe également et certaines espèces invasives deviennent alors une nouvelle source de nutriment pour les espèces natives ([Rodriguez et al, 2006](#)).

L'établissement d'une espèce invasive peut aussi générer des relations de compétition entre les espèces. On peut par exemple assister au déplacement voire à la disparition locale de certaines espèces natives, incapables de faire face à la compétition directe d'une espèce invasive pour les ressources. Les chalcidiens séminiphages *Megastigmus*, introduits d'Amérique du Nord en Europe, tendent ainsi à déplacer l'espèce native de chalcidien pour l'utilisation des cônes de sapin comme ressource ([Auger-Rozenberg & Roques, 2012](#)). Cette compétition peut aussi s'exercer indirectement par l'intermédiaire d'autres espèces de l'écosystème, natives ou non. On parle alors de compétition apparente : la fitness d'une espèce diminue en lien avec l'accroissement de l'abondance d'un compétiteur ou prédateur qu'elle partage avec l'espèce invasive. Par exemple, la richesse spécifique des communautés de mineuses foliaires natives est significativement plus basse dans les zones envahies par la mineuse du marronnier (*Cameraria ohridella*) que dans les zones non-envahies, et les espèces natives les plus impactées sont celles qui partagent leur cortège de parasitoïdes avec *C. ohridella*. Dans la mesure où l'espèce invasive ne partage pas de ressource avec les espèces natives, l'explication avancée pour expliquer ces différences de richesse spécifique est que les espèces de parasitoïdes bénéficient de la présence de leur hôte invasif pour accroître leur population, au détriment des espèces natives ([Péré et al, 2010](#)).

Les modifications des relations qui existent entre les espèces peuvent à terme altérer les processus écosystémiques par effet cascade ([Kenis et al, 2009](#)). La défoliation

due aux ravageurs et aux pathogènes forestiers par exemple peut entraîner la diminution de la transpiration, de la croissance des arbres et de la production de graines, mais aussi l'augmentation de la mortalité des arbres, de la pénétration de la lumière sous la canopée et du drainage des eaux de pluies qui peuvent résulter en des modifications des cycles biogéochimiques des nutriments dans le sol (Lovett et al, 2006). L'effet cascade consiste donc en un enchainement de modifications de l'écosystème découlant les uns des autres et ayant pour cause directe ou indirecte la présence d'une espèce invasive.

Quelques soient les conséquences de l'invasion d'une espèce, il est commun qu'elles se répercutent sur l'ensemble de l'écosystème, et on observe souvent des modifications de l'abondance des espèces natives (Allen et al, 2004 ; Jolly et al, 2015 ; Bhattarai et al, 2016 ; Gardiner 2003). Ces modifications d'abondance qui témoignent de l'impact écologique d'une espèce (Parker et al, 1999), sont notamment mesurées en utilisant des dispositifs de piégeage qui permettent d'accéder facilement à une estimation de la composition des communautés d'intérêt. Des études visant à mettre en évidence l'effet d'espèces xylophages invasives sur la faune native ont déjà été menées, notamment sur l'agrile du frêne *Agrilus planipennis* (Orlova-Bienkowskaja, 2015) et ont permis d'expliquer l'explosion de populations d'autres insectes natifs dans les zones concernées : l'espèce native se développe en effet sur les frênes affaiblis par l'espèce invasive. De la même façon, l'étude présentée dans ce sous chapitre vise à mettre en évidence de possibles modifications de la composition des communautés d'insectes à la suite de l'invasion d'*A. glabripennis*.

4.2 - Etude préliminaire de l'impact du capricorne asiatique, *Anoplophora glabripennis*, sur les faunes natives de xylophages en Corse et dans le Loiret.

J'ai cherché à comparer les effets potentiels d'*A. glabripennis* dans deux des sites français où ses populations n'ont pu être éradiquées. Compte-tenu de l'ampleur des expérimentations nécessaires, cette étude n'a concerné que les coléoptères, et les résultats présentés ne sont que préliminaires. J'ai fait l'hypothèse qu'*A. glabripennis* ait pu entrer en compétition directe pour la ressource (en l'occurrence, le bois vivant) avec des xylophages natifs, ou au contraire ait pu favoriser certaines autres espèces secondaires en augmentant la quantité disponible d'arbres affaiblis. Le rôle d'effets cascades indirects via le parasitisme ou la prédation n'a cependant pas pu être directement testé. J'ai également voulu évaluer l'effet de la durée d'infestation par *A. glabripennis* sur les populations de xylophages des zones envahies dans les deux localités considérées, pour lesquelles les premières observations de l'espèce sont distantes de dix ans, la durée de l'infestation étant un facteur reconnu comme ayant une influence sur l'ampleur de l'impact écologique d'une espèce invasive (e.g. Morrison, 2002).

4.2.1- Méthodologie

Pour tester ces hypothèses, un dispositif expérimental a donc été installé sur 2 années consécutives (2015 et 2016) sur les communes de Gien (Loiret) et de Furiani (Haute-Corse). Ces deux sites diffèrent indéniablement en termes de climat, de faune et de flore natives, mais surtout par la durée d'infestation depuis la première détection d'*A. glabripennis*. L'espèce a été détectée pour la première fois à Gien en 2003 (Cocquempot et al, 2003), ce qui représente au minimum 12 ans de présence au début des expériences, alors que la première détection en Corse date quant à elle de 2013 (2 ans au minimum de présence). Dans les deux sites, la présence d'*A. glabripennis* n'a été observée que sur des arbres de zones urbaines, mais jamais en forêt ou espaces boisés avoisinants. J'ai sélectionné dans chaque localité quatre types différents de sites, avec deux répétitions par localité : 1-site urbain infesté, 2-site urbain non-infesté, 3-site péri-urbain, et 4-forêt proche, soit 8 sites par localité (**figure 12**). Dans chaque localité, ces sites ont été choisis de manière à être relativement comparables en termes de végétation arborée à celui du site urbain infesté. A Furiani, à l'exception d'un piège d'un site infesté situé dans une pépinière de plantes méditerranéennes, les essences constitutives des autres sites étaient le chêne liège (*Quercus suber*) et le chêne vert (*Quercus ilex*), l'arbousier (*Arbutus unedo*), l'olivier (*Olea europaea*), le myrte (*Myrtus communis*), et diverses espèces de cistes (*Cistus* spp.). A Gien, les principales essences étaient le tilleul (*Tilia* spp.), le prunus pourpre (*Prunus cerasifera*), le chêne pédonculé (*Quercus robur*), l'aulne (*Alnus glutinosa*), l'érable (*Acer* spp.) et le platane (*Platanus* spp.).

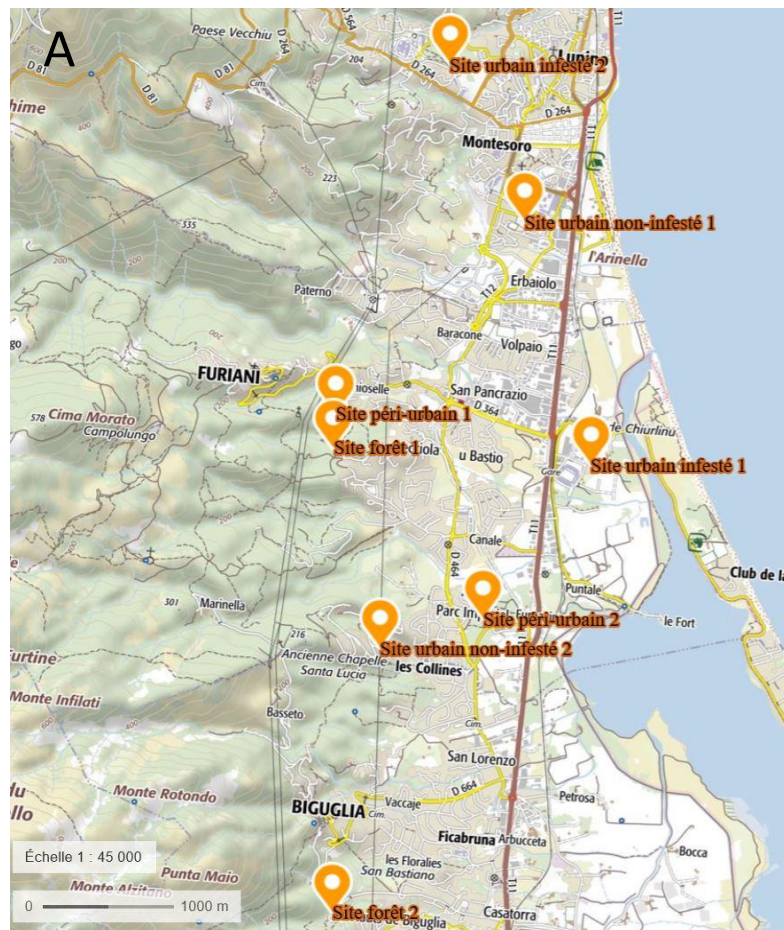


Figure 12 : Répartition des sites de piégeage à Furiani (A) et à Gien (B). Note : les sites "forêt" de Gien étaient tous situés sur le centre INRA d'Orléans et n'apparaissent donc pas sur la carte. Cartes réalisées sur <https://www.geoportail.gouv.fr/>

Le dispositif expérimental s'est appuyé sur deux protocoles distincts visant à caractériser sur un plan qualitatif la faune xylophage présente dans chacun des sites.

Le premier protocole a consisté en la mise en place lors de la première année de piégeage (2015), de rondins-pièges de 5 essences végétales, offerts à l'attaque des xylophages dans la moitié des sites de chaque localité. Deux essences végétales étaient communes aux deux localités (Chêne et Peuplier), et trois essences étaient spécifiques à une des localités (Platane, Erable et Aulne à Gien ; Saule, Bouleau, Figuier en Corse). Les larves se développant à l'intérieur des rondins ont ensuite été extraites et identifiées par barcoding. Compte tenu du très faible nombre de larves retrouvées dans les rondins (17 larves pour 162 rondins) et de la très faible diversité spécifique de ces larves (seulement deux espèces identifiées : *Herophila tristis* et *Xiphydria prolongata*), en comparaison de l'investissement humain nécessaire, cette expérience n'a pas été reconduite la seconde année, et les résultats en découlant ne sont pas présentés.

Le second protocole a consisté en un dispositif de piégeage via des composés volatils combinant des phéromones de Cerambycidae et des kairomones (éthanol, alpha-pinène). Pour cela, je me suis intégrée au projet PORTRAP (*Test préliminaire de l'efficacité de pièges génériques multi-composés pour la détection précoce d'insectes exotiques xylophages dans les sites potentiels d'entrée sur le territoire national*). Ce projet vise en effet à définir des mélanges de composés dont le spectre d'action est le plus générique possible pour les sous-familles et tribus de Cerambycidae, mais aussi pour d'autres xylophages comme les Elateridae, Buprestidae, Curculionidae *sensu stricto*, et Scolytinae. Il a pour but de tenter d'intercepter les espèces exotiques de xylophages dès leur arrivée en Europe. De tels mélanges multi-composés, associant un certain nombre de phéromones de divers Cerambycidae et des produits terpéniques attractifs pour les autres groupes, ont précédemment montré aux USA, en Chine et en Italie leur efficacité supérieure de capture par rapport à des leurres mono-composés, et ce sans effets antagonistes (Wong et al, 2012 ; Wickham et al, 2014 ; Rassati et al, 2015 ; Hanks & Millar, 2016 ; Roques et al, article en préparation). L'application de cette méthode dans les ports italiens a même permis de capturer 14 espèces exotiques de xylophages dont 4 nouvelles en Europe (Rassati et al, 2014, 2015). Cette définition de mélanges s'appuie sur les progrès considérables intervenus ces dernières années dans la compréhension de l'écologie chimique des Cerambycidae (voir la revue de Hanks & Millar, 2016). L'utilisation de mélanges multi-composés permet ainsi d'attirer la plupart des espèces natives ou exotiques de Cérambycidés d'un nombre important de tribus (Acanthocini, Acanthoderini, Callidinii, Clytini, Monochamini, Prionini,...), en gardant à l'esprit que d'autres espèces nécessitent des composés spécifiques. L'attraction d'*A. glabripennis* par exemple est difficile à obtenir, y compris en zone native, via des composés phéromonaux spécifiques n'agissant qu'à courte distance (Hoover et al, 2014), des composés issus des arbres hôtes (J-T Fan, données non publiées), ou parfois

d'un mélange des deux (Nehme et al, 2010, 2014). Cependant, on peut considérer que l'attractivité des pièges pour les espèces xylophages est similaire dans les 4 types de site.

Le piégeage a consisté en des pièges à croisillons, préalablement enduits de teflon (pour que les tarses des insectes ne puissent pas s'accrocher aux parois et qu'ils ne puissent donc pas s'envoler), appâtés avec l'un des quatre mélanges décrits dans le **tableau 2** en comparaison à un piège témoin non appâté. Le mélange A visait à capturer principalement des Cerambycidae liés aux conifères tandis que le mélange B était principalement destiné aux Cerambycidae liés aux feuillus mais aussi aux Buprestidae. Le mélange C était identique au mélange A mais avec l'adjonction d'éthanol et de (-) α -pinène afin d'attirer des xylophages autres que les Cerambycidae notamment des scolytes (Miller & Rabaglia, 2009). Le mélange D était identique au mélange B mais avec l'adjonction de nonanal, un composé impliqué dans le choix de l'hôte pour *A. glabripennis* (Zhang et al, 2006) et dont le caractère attractif pour l'espèce est suspecté en Chine (J-T Fan, données non publiées). Enfin le piège témoin ne comportait que du solvant isopropanol. Cinq pièges ont donc été placés sur chaque site de chacune des deux localités (soit 10 en site urbain infesté, 10 en site urbain non-infesté, 10 en site péri-urbain, et 10 en forêt proche pour chacune des deux localités). En Corse, les sites en forêt n'ont cependant été ajoutés au protocole qu'à partir de la seconde année de piégeage. Un filet insecticide a été disposé au fond de chaque piège, et les pièges ont été relevés de Mai à Octobre toutes les deux semaines à Gien et toutes les 3 semaines à Furiani.

Tableau 2 : Mélanges phéromonaux utilisés (les quantités indiquées correspondent à la quantité de matière active par piège)

	Mélanges				Témoin
Composés	A	B	C	D	
Fuscumol- 50 mg	X		X		
Fuscumol Acetate- 50 mg	X		X		
Geranyl acetone- 25 mg	X		X		
Monochamol- 50 mg	X		X		
3-hydroxyhexan-2-one- 50 mg		X		X	
Prionic acid- 1 mg		X		X	
2-methylbutanol- 50 mg		X		X	
2R*,3S*-hexanediol- 50 mg		X		X	
Isopropanol- 1ml	X	X	X	X	X
Nonanal- 1 ml				X	
(-) α -pinene- 2 ml			X		
Ethanol- 2 ml			X		

Pour chaque famille de xylophages (Cerambycidae, Buprestidae, Curculionidae *sensu stricto*, Curculionidae Scolytinae), de prédateurs (Cleridae) et d'espèces associées (Scarabaeidae), la richesse spécifique en nombre d'espèces capturées, et le nombre total d'individus capturés par espèce et par famille, a été comparé entre les différents types de site de chaque localité à l'aide d'une analyse de variance dans les cas où la condition de normalité était respectée, et par un test non-paramétrique de Kruskal et Wallis lorsque celle-ci n'était pas respectée. De plus, j'ai comparé à l'aide d'un test t de séries appariées les captures entre sites appariés de milieu urbain selon leur infestation ou non par *Anoplophora*.

4.2.2.- Résultats

Les **figures 13** et **14** présentent la richesse spécifique par famille de Coléoptères dans les captures de chaque type de site durant les deux années de piégeage à Furiani (**Figure 13**) et Gien (**Figure 14**) tandis que les **figures 15** et **16** présentent les nombres d'individus capturés par famille.

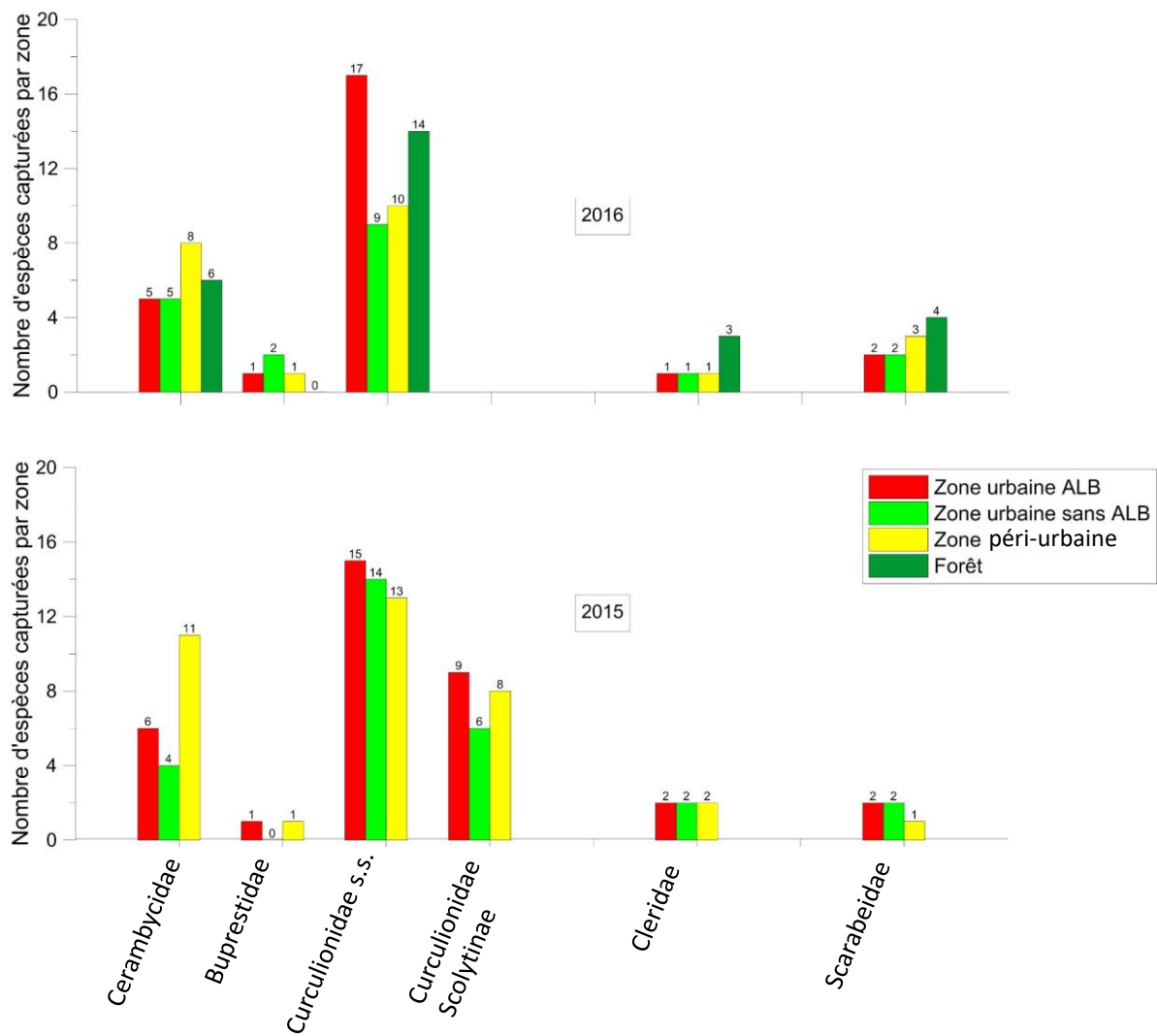


Figure 13 : Richesse spécifique des captures par famille de coléoptères piégés selon le type de site à Furiani en 2015 et 2016. Notes : pas de piégeage en forêt en 2015 ; Curculionidae Scolytinae pas encore identifiés à l'espèce pour 2016

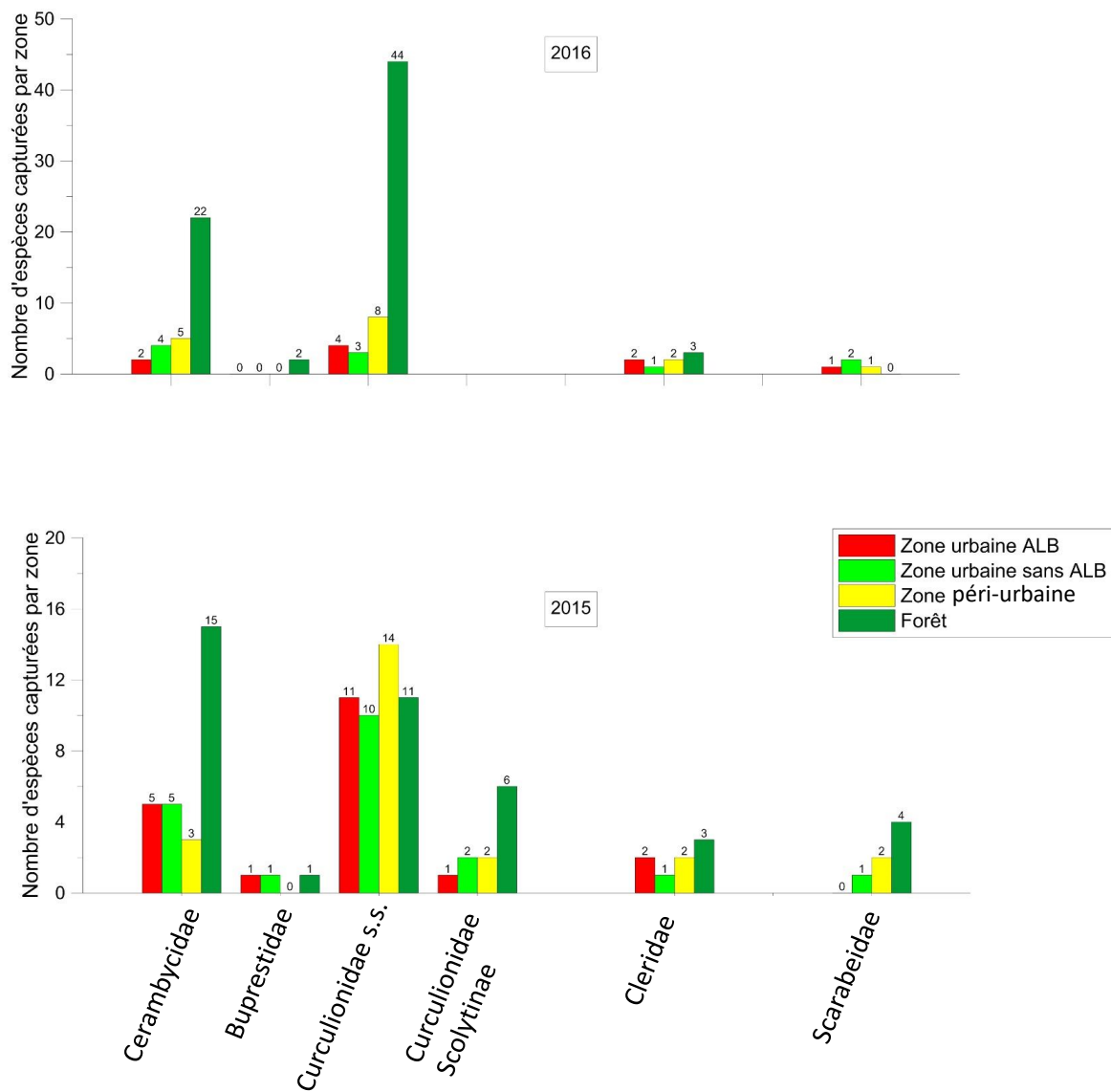


Figure 14 : Richesse spécifique des captures par famille de coléoptères piégés selon le type de site à Gien en 2015 et 2016. Note : Curculionidae Scolytinae pas encore identifiés à l'espèce pour 2016

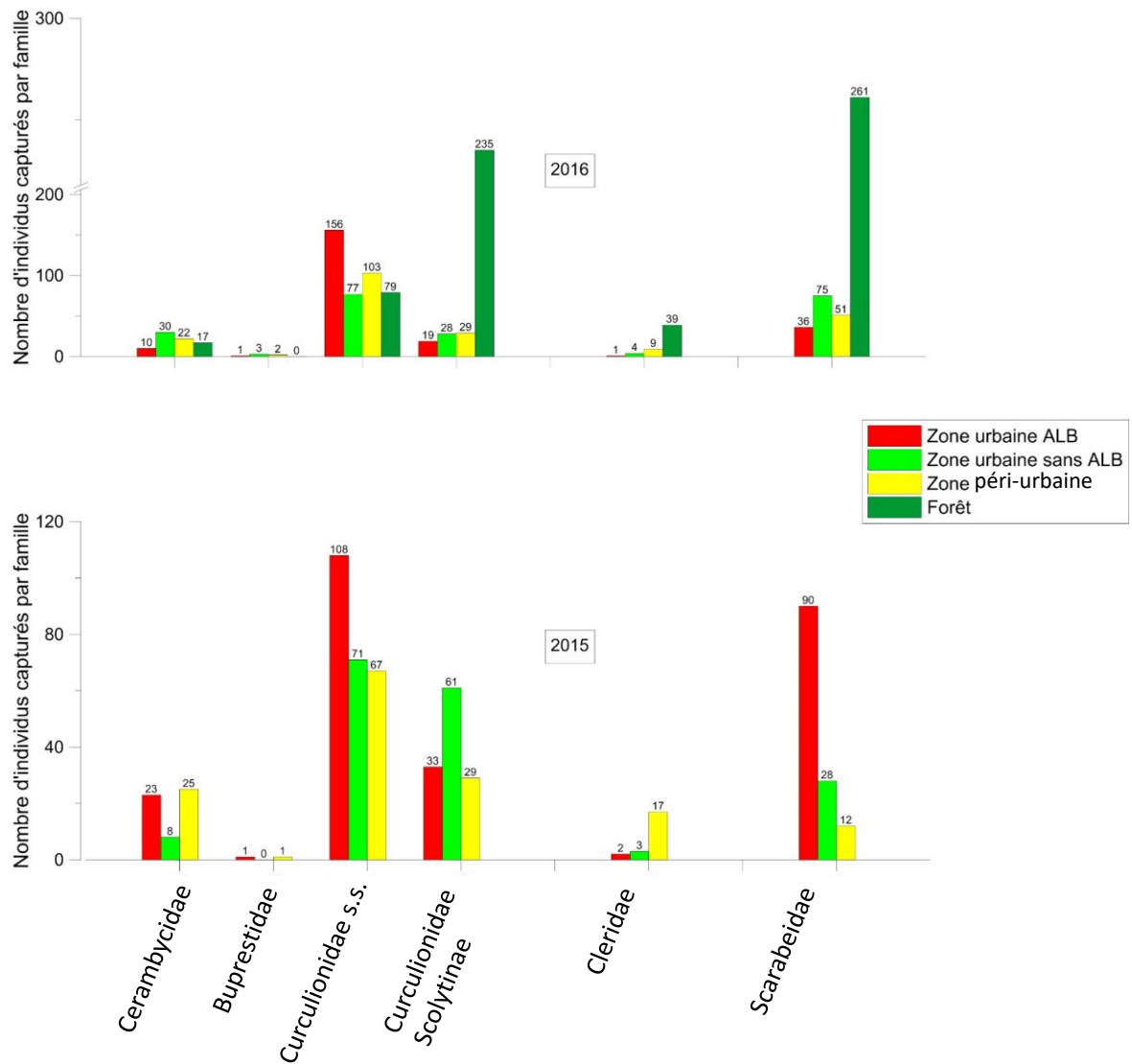


Figure 15 : Nombre total d'individus capturés par famille de coléoptères selon le type de site à Furiani en 2015 et 2016. Note : pas de piégeage en forêt en 2015

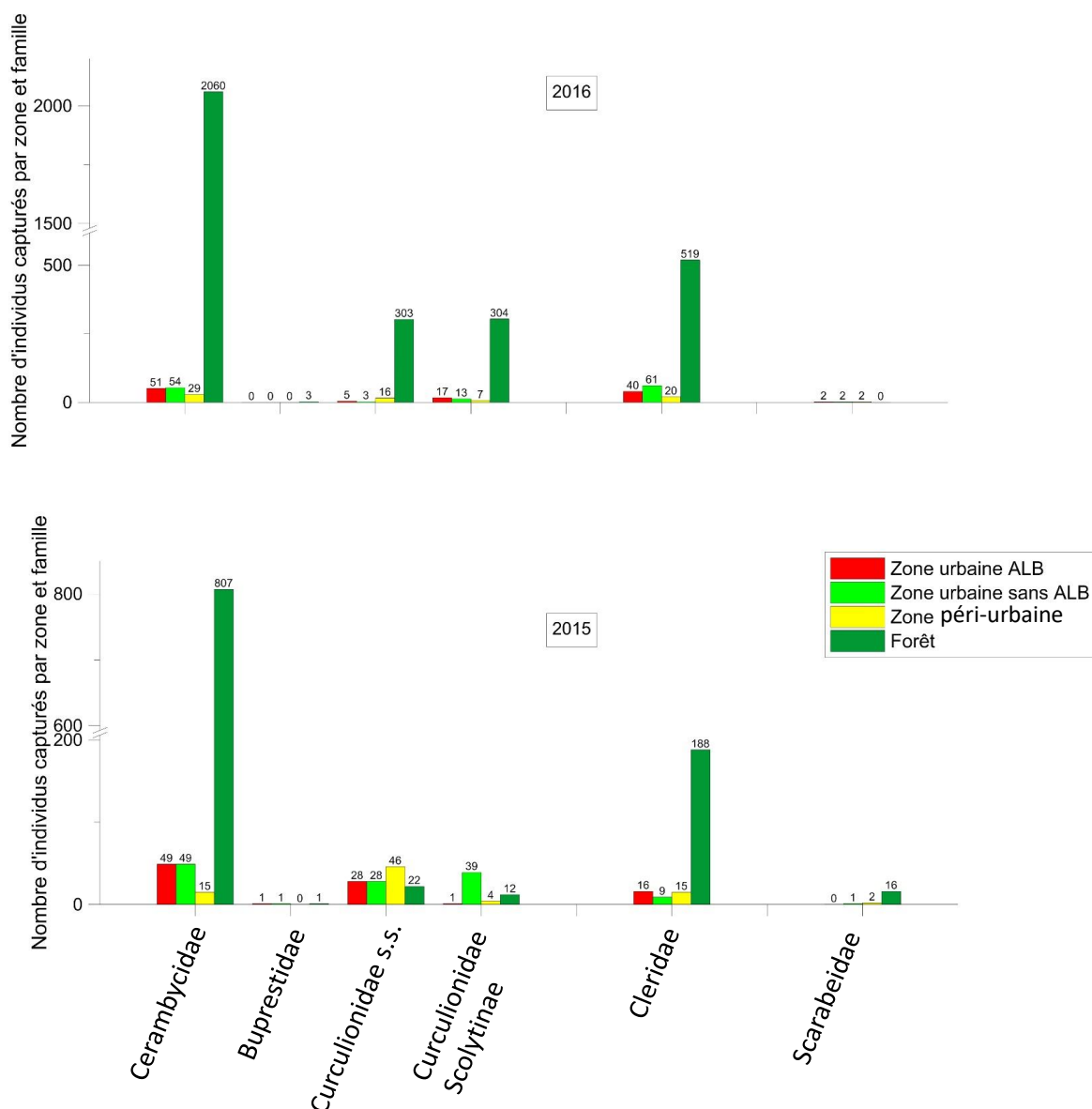


Figure 16 : Nombre total d'individus capturés par famille de coléoptères selon le type de site à Gien en 2015 et 2016

Un total de 66 espèces des familles concernées ont été capturées à Furiani en 2015 pour 579 individus contre 72 à Gien pour 1350 individus. En 2016, sans que les Scolytinae n'aient encore pu être identifiés, seulement 47 espèces ont été piégées à Furiani mais pour 1287 individus tandis qu'à Gien ces chiffres se sont élevés à 84 espèces pour 3511 individus. On doit noter que des phénomènes de vandalisme ont affecté les piégeages en Corse en 2016. Aucun *A. glabripennis* n'a été capturé tant en 2015 qu'en 2016.

La comparaison des richesses spécifiques et du nombre d'individus capturés par site sur les deux années de piégeage n'a révélé qu'une seule différence significative entre les types de site de chacune des localités : la richesse spécifique des espèces capturées a été significativement plus élevée en forêt pour les Cerambycidae à Gien par rapport aux autres sites (Anova ; $F = 13,39$; $P = 0.0149$), et est associée à un grand nombre d'individus

capturés. En revanche, aucune différence n'est observée pour cette même famille entre les sites de Furiani (Anova ; $F = 5,13$; $P = 0.1062$).

Aucune différence n'a été observée au niveau de la faune de Cerambycidae capturée entre sites urbains comparés deux à deux en fonction de l'infestation ou non par *A. glabripennis* ($df=7$; $P = 0.3807$). Les captures des autres groupes de xylophages, de prédateurs et d'espèces associées ne montrent pas non plus de différences significatives entre sites urbains selon l'infestation par *A. glabripennis*, aussi bien pour la richesse spécifique que pour le nombre d'individus par famille. Même si les Curculionidae sensu stricto semblent plus capturés dans les sites colonisés par *A. glabripennis* à Furiani, la différence entre sites n'est pas significative ($F_{2,9} = 2,94$; $P = 0.1039$).

Une analyse au niveau spécifique de la présence/absence de chacune des espèces de chaque famille ne révèle pas de tendance particulière pour les Cerambycidae (**Figures 17 et 18**). En Corse, le Clytinii *Xylotrechus arvicola* est cependant capturé chaque année dans les seules zones où *A. glabripennis* est présent, et l'Acanthocinini *Leiopus nebulosus* est plus fréquemment rencontré dans les zones infestées par *A. glabripennis*. A l'inverse un autre Clytinii, *Chlorophorus pilosus* est absent des zones infestées alors qu'il est très présent dans les zones urbaines sans *Anoplophora* (**Figure 17**).

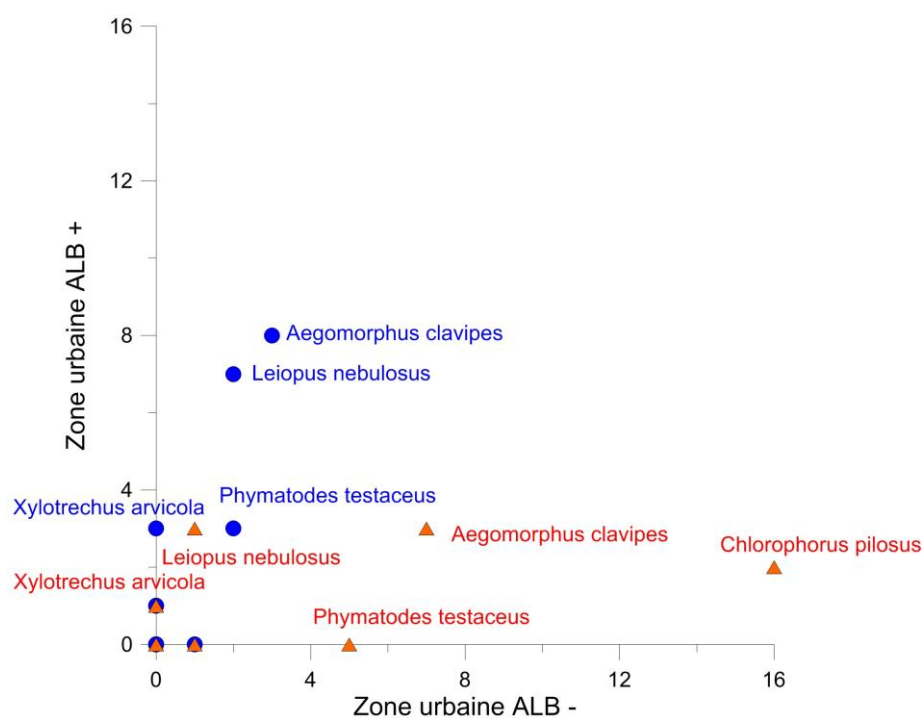


Figure 17 : Comparaison du nombre d'individus capturés en zone urbaine pour chaque espèce de Cerambycides à Furiani selon la présence ou non d'*Anoplophora glabripennis*. En bleu : 2015 ; en rouge : 2016

A Gien, aucun pattern n'émerge clairement, si ce n'est pour le Prionini *Prionus coriarius* qui semble plus présent dans les zones sans *A. glabripennis* (Figure 18).

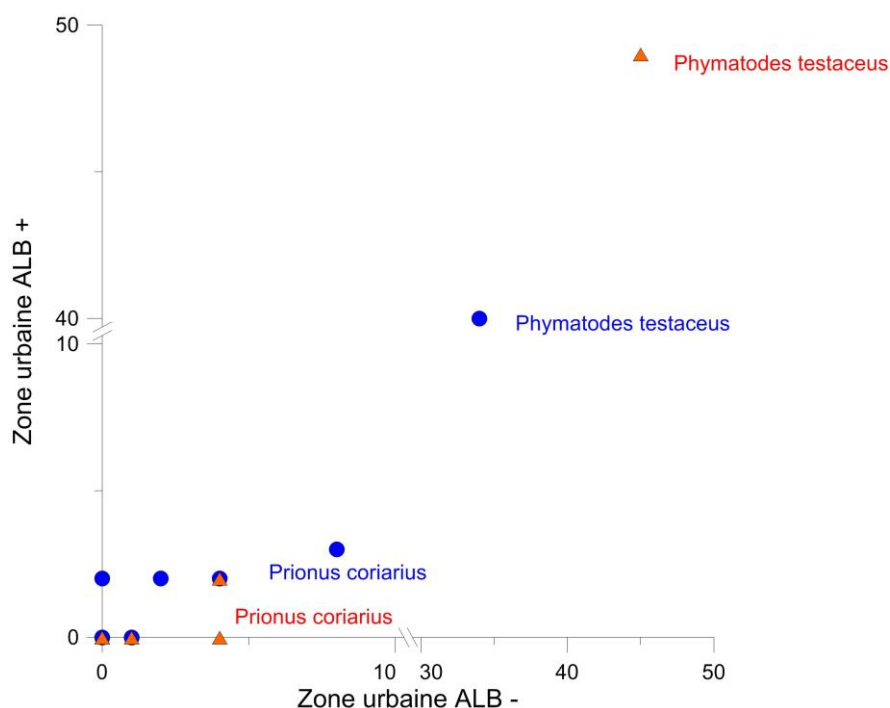


Figure 18 : Comparaison du nombre d'individus capturés en zone urbaine pour chaque espèce de Cerambycides à Gien selon la présence ou non d'*Anoplophora glabripennis*. En bleu : 2015 ; en rouge : 2016

4.2.3- Discussion

Les objectifs principaux de cette étude préliminaire étaient de mettre en évidence un effet potentiel de la présence et de la durée d'infestation d'*A. glabripennis* sur les faunes de coléoptères natifs.

En dépit de l'utilisation d'un composé supposé spécifique à *A. glabripennis*, aucun adulte n'a été piégé au cours des deux années de collecte. L'attractivité de ce composé pour l'espèce s'était pourtant révélée significative dans sa zone native, mais avec des résultats hétérogènes apparemment liés à la densité de population (J-T Fan, données non publiées ; Zhang et al, 2006). Cependant, la plupart des leurres développés à ce jour ont montré une efficacité limitée, et les mélanges les plus efficaces combinent composés volatiles des hôtes et phéromones sexuelles mâles (Meng et al, 2014 ; Nehme et al, 2014). En effet, chez les Lamiinae, les phéromones sexuelles sont essentiellement produites par les mâles, mais ne sont souvent pas suffisantes pour le piégeage (Meng et al, 2014). Chez *A. glabripennis*, l'accouplement est un processus complexe qui inclut une série de comportements et de réponses à différents signaux chimiques. Initialement, les femelles vierges sont attirées par un composé volatil produit par les mâles, associé aux composés végétaux de l'hôte (Hoover et al, 2014). Les femelles quant à elles produisent des phéromones de trace (Hoover et al, 2014), mais aussi des composés volatils dont l'attractivité agirait à grande distance (Wickham & Teale, 2009). L'étude des mécanismes de reconnaissance des partenaires et l'identification de composés ou de mélange de composés (Hanks & Millar, 2016) attractifs pour *A. glabripennis* permettront d'accroître le taux de capture, mais la diversité des molécules impliquées dans la recherche de partenaire associées aux composés émis par les arbres hôtes rend l'identification d'un mélange adapté difficile.

La spécificité des phéromones d'*A. glabripennis* a d'ailleurs possiblement contribué au succès de son invasion, au moins dans certaines zones. En effet, Hanks & Millar (2016) ont supposé qu'en raison de grandes similarités dans la composition des phéromones chez différentes espèces de Cerambycides, la gamme de phéromones sexuelles de certaines espèces invasives pourrait chevaucher celles des espèces natives et donc compromettre la recherche de partenaires. A l'inverse, les espèces invasives dont les phéromones sexuelles sont différentes de celles des espèces natives auraient plus de chances de se reproduire et donc de s'établir. Les phéromones sexuelles identifiées pour *A. glabripennis* semblent être uniques en Amérique du Nord, et aucune espèce native de la région ne semblent être attirée par ces molécules, ce qui, selon l'hypothèse de Hanks & Millar (2016) aurait donc facilité l'invasion de l'espèce.

Davantage d'espèces et d'individus ont été capturés à Gien par rapport à Furiani. Ce résultat est inattendu dans la mesure où le climat méditerranéen qui caractérise la Corse est plutôt associé à des diversités spécifiques élevées (Myers, 1990 ; Myers et al, 2000 ; Caterino, 2007). Cependant, le vandalisme reporté sur les pièges en Corse (disparition de bols collecteurs, pièges endommagés, retrouvés au sol ou disparus,...) ainsi

que l'absence de piège en forêt en Corse lors de la première année de piégeage ont pu altérer ces résultats.

Le nombre d'espèces et d'individus est, à quelques exceptions près, toujours supérieur en forêt qu'en zone urbaine. Un grand nombre d'études montrent en effet que l'urbanisation a un effet négatif sur la richesse spécifique des invertébrés (revue par [McKinney, 2008](#)). Chez les Cerambycides cependant, la richesse spécifique est significativement plus élevée en forêt qu'en ville à Gien, mais pas en Corse. Ceci peut s'expliquer par une gestion et une structure de l'habitat différentes dans les deux localités : il a par exemple été montré que la richesse spécifique était corrélée positivement au degré d'hétérogénéité du paysage urbain ([Sattler et al, 2010](#)). On peut donc supposer que la composition du paysage soit différente dans les deux localités, ce qui a pu avoir un effet sur les assemblages d'insectes.

Les résultats n'indiquent en outre aucun effet de la présence d'*A. glabripennis* sur la richesse spécifique des groupes considérés, dans aucune des deux localités. Ainsi, l'hypothèse d'un effet différent d'*A. glabripennis* selon sa durée d'infestation n'est pas vérifiée. A une échelle plus fine, lorsque l'on compare les espèces entre elles, certaines espèces telles que *Xylotrechus arvicola* ou *Leiopus nebulosus* semblent bénéficier de la présence d'*A. glabripennis* en Corse. Ces espèces étant saproxylophages de feuillus à l'état larvaire, il est possible que la présence d'*A. glabripennis* augmente la quantité de ressource pour leur développement (en l'occurrence, le bois mort), et par effet cascade, leur abondance. A l'inverse, les espèces *Chlorophorus pilosus* en Corse et *Prionus coriarius* à Gien semblent préférer les zones non infestées par *A. glabripennis*. Les larves de ces deux espèces se développant elles aussi dans du bois mort de feuillus, l'hypothèse de l'effet cascade évoquée pour les zones infestées par *A. glabripennis* ne semble pas validée en l'état actuel de nos connaissances. Ces modifications d'abondance concernent presque exclusivement les sites corses, et ces sites ne présentent que peu d'essences favorables à *A. glabripennis*. Dans les sites infestés, la libération de bois mort pour les espèces saproxylophages à proximité des pièges a donc probablement été limitée. Les variations d'abondance observées pour *X. arvicola*, *L. nebulosus* et *C. pilosus* en fonction de la présence ou non d'*A. glabripennis* résultent donc plus probablement d'effets indirects liés à des changements de densité des populations de prédateurs, de parasitoïdes ou de proies de ces espèces.

L'ensemble de ces résultats est cependant à considérer avec prudence. En effet, outre l'incidence des données manquantes (vandalisme, absence du site « forêt » en Corse en 2015, Curculionidae Scolytinae non identifiés en 2016), les mesures de lutte contre *A. glabripennis* ont potentiellement eu un impact sur ces résultats. En effet, les arbres infestés détectés sont systématiquement abattus et détruits, ce qui affecte nécessairement la densité de population d'*A. glabripennis*, et en conséquence limite son effet sur les écosystèmes envahis. Ces mesures de gestion peuvent aussi limiter l'effet cascade potentiel sur les faunes de saproxylophages : les arbres suffisamment infestés

pour présenter des signes de dépérissements (et donc du bois mort) sont plus facilement détectables et donc possiblement abattus rapidement. La création de ressources pour les espèces saproxylophages est donc très limitée.

Pour conclure, ces résultats nécessitent d'être étayés par des séries de données plus longues qui permettraient de mettre en évidence l'effet potentiel supposé d'*A. glabripennis* sur les faunes natives.

*Ces résultats associés à ceux du projet PORTRAP ont fait l'objet de deux communications orales (USDA Interagency Research Forum on Invasive Species, 2017 ; GEFF 2015, voir **Annexe I**). Par ailleurs, l'ensemble des étapes d'identification moléculaire des larves extraites des rondins-piège ainsi que l'analyse des données obtenues a fait l'objet d'un stage de Master 1 (Gabin Colombini).*

IV- Discussion générale

La pluralité des causes et des conséquences souvent mises en évidence dans le cas d'invasions biologiques a orienté cette thèse vers une approche pluridisciplinaire qui a permis d'explorer en partie les caractéristiques de l'invasion d'*A. glabripennis*. Les hypothèses relatives aux mouvements et à la structure des populations à la fois à l'échelle du globe mais aussi au sein du continent européen ont été testées grâce à différents outils génétiques. En parallèle, des approches de biologie, d'écophysiologie et d'écologie ont permis de comprendre certaines des caractéristiques de l'espèce qui l'ont aidée à se maintenir en dehors de son aire de répartition.

1. Expansion géographique d'*A. glabripennis* dans le monde

1.1- Rôle de l'Homme et conséquences pour le succès de l'invasion

La dispersion anthropique correspond au déplacement d'individus par l'intermédiaire d'une activité humaine, et elle est une condition nécessaire (mais non suffisante) aux invasions biologiques. Dans le cas d'*A. glabripennis*, son influence est effective à plusieurs échelles : à la fois à l'échelle mondiale avec des déplacements sur de très longues distances responsables des introductions d'individus fondateurs d'un foyer, et à l'échelle locale sur des distances plus courtes aussi bien dans l'aire native que dans les zones envahies.

1.1.1- Activités humaines dans l'aire native

Dans le cas d'*A. glabripennis*, la dispersion anthropique joue tout d'abord un rôle important dans l'aire native. Comme attendu (Suarez et al, 1999; Allendorf & Lundquist, 2003; Roman & Darling, 2007; Yang et al, 2012), la zone native d'*A. glabripennis* est la plus diversifiée génétiquement (**Articles 1 et 2**). Cependant, contrairement à la plupart des cas observés (e.g. Hewitt, 2000 ; Kerdelhué et al, 2014), la faible structure génétique des populations asiatiques ne répond pas au schéma classique d'une aire native (**Article 1 et 2**, Carter et al, 2009), pour laquelle on s'attend à ce que des contraintes biogéographiques anciennes aient conduit à une évolution locale progressive des populations. Ce faible niveau de structuration géographique pourrait s'expliquer principalement par des mouvements de populations complexes à l'intérieur de la zone native liés aux activités anthropiques en Asie, aux échanges de biens et de personnes au sein du continent, et en particulier au projet de reforestation massive mis en place par la Chine dès le début des années 1980. Ce projet a entraîné le déplacement d'un grand nombre d'arbres hôtes d'*A. glabripennis* (notamment *Populus* spp, *Salix* spp et *Ulmus* spp) vers le centre-nord et le nord-est de la Chine, entraînant de probables déplacements d'individus, mais aussi une modification de l'habitat disponible pour l'espèce (Pan, 2005).

1.1.2- Introductions multiples et continues

Les activités humaines influencent également la dynamique de l'invasion dans les zones d'introduction d'*A. glabripennis*. La diversité allélique observée et analysée à la lumière de l'histoire de l'invasion témoigne de la pluralité des événements d'introduction à l'origine de la répartition actuelle de l'espèce, sans pour autant permettre d'exclure l'hypothèse selon laquelle certains foyers seraient liés et partageraient la même population source, ou résulteraient de déplacements secondaires à partir d'un foyer introduit (**Article 1**). Les marqueurs et les méthodes utilisés dans l'**article 2** ont permis de lever le voile sur certaines de ces hypothèses, et ont par exemple confirmé que

l'infestation européenne résultait, probablement comme l'invasion nord-américaine (Carter et al, 2010), de plusieurs événements d'introduction distincts.

Les introductions multiples sont fréquentes parmi les exemples d'invasions biologiques, (Roman & Darling, 2007 ; Dlugosh & Parker, 2008 ; Ciosi et al, 2008 ; Lombaert et al, 2010 ; Kerdelhué et al, 2014 ; Hurley et al, 2016), et permettent aux espèces de s'accommoder des contraintes imposées par le processus d'invasion en contrebalançant les effets délétères liés au goulot d'étranglement (Dlugosh & Parker, 2008). En Europe, les différentes introductions d'*A. glabripennis* proviennent en outre de zones géographiques différentes aussi bien de l'aire native que d'Amérique du Nord, ce qui maximise la probabilité d'introduire des individus génétiquement différents et réduit le risque de dérive génétique (Rius & Darling, 2014). L'absence de structuration forte de la zone d'origine accentue encore d'avantage la probabilité que parmi ces multiples introductions, certaines proviennent de lignées génétiquement différentes (Rius & Darling, 2014). Ces différentes introductions suspectées et avérées ont influencé la structure et la dynamique des populations d'*A. glabripennis* en Europe et ont permis de maintenir une diversité génétique élevée à l'échelle des zones d'introduction, bien que toujours inférieure à la zone native.

Le scénario d'invasion décrit ne semble avoir que très peu d'incidence sur la structure génétique des populations invasives. En effet, bien qu'il ait été démontré que les introductions multiples pouvaient contribuer au succès d'invasion d'une espèce en limitant les effets délétères des goulots d'étranglement, ces introductions ne concernent que très rarement plusieurs fois le même foyer d'*A. glabripennis* (Article 2 et Annexe II). L'augmentation de la diversité génétique n'est donc visible qu'à l'échelle continentale, et pas au niveau de la population puisque les foyers ne sont *a priori* pas connectés entre eux, ce qui explique que la plupart soient donc très homogènes génétiquement (Article 1 et 2). En outre, la structure génétique de chacun des foyers invasifs n'est que rarement altérée par des phénomènes d'*admixture*, bien qu'observés dans de nombreux cas d'invasion (e.g. Estoup et al, 2001 ; Lombaert et al, 2010 ; Auger-Rozenberg et al, 2012 ; Kerdelhué et al, 2014). La propension de l'espèce à disperser étant faible, l'*admixture* par dispersion naturelle ne peut se faire qu'entre populations très proches géographiquement. L'*admixture* consécutive à des déplacements médiés par l'Homme au sein de l'aire d'introduction n'a quant à elle pour le moment pas été documentée, mais pourrait malgré tout être intervenue dans de rares cas, comme celui du foyer de Brünisried en Suisse (Annexe II).

1.1.3- Déplacements secondaires de populations invasives

Un phénomène de tête de pont a pu être mis en évidence chez *A. glabripennis*, une population Nord-Américaine étant probablement à l'origine d'une population Européenne (Article 2). Ce phénomène d'origine anthropique commun à de nombreuses invasions (Lombaert et al, 2010 ; Yang et al, 2012 ; Hurley et al, 2016 ; Garnas et al, 2016) a des conséquences certaines sur la structure génétique des populations (Encadrés 2 et

3), notamment lorsqu'il est lié à des événements évolutifs (Whitney & Gabler, 2008) et démographiques majeurs (e.g. Encadré 3).

Dans le cadre d'un phénomène de tête de pont comme celui décrit pour *A. glabripennis* (Article 2), il est possible que les individus aient dans un premier temps été acclimatés ou sélectionnés sur la base des contraintes subies pendant leur introduction. Ces individus ont ensuite pu être puis de nouveau déplacés vers une nouvelle aire d'introduction aux caractéristiques proches, leur permettant ainsi de bénéficier d'une forme de préadaptation, en l'occurrence acquise dans une zone envahie. Cependant, si la possibilité d'une préadaptation au cours du phénomène de tête de pont est vraisemblable, les modifications tant génotypiques que phénotypiques engendrées sont probablement mineures. En effet, les structures génétiques observées en Amérique du Nord et en Europe sont très similaires (Articles 1 et 2). En outre, la comparaison entre la niche climatique occupée par l'espèce dans sa zone native et dans sa zone d'introduction ne révèle qu'un décalage et une expansion de niche négligeables (Hill et al, 2017), traduisant une absence de changements des exigences physiques et biologiques de l'espèce au cours de l'invasion.

La dispersion anthropique a également modelé l'expansion de l'espèce dans ses zones d'introduction à une échelle plus fine. Les principaux exemples documentés concernent le déplacement de bois infecté à l'échelle locale (Haack et al, 1996 ; Eidg. Forschungsanstalt WSL, 2014), phénomène qui pourrait être à l'origine de la formation de certains foyers nord-américains ou européens. Ce processus est commun à un grand nombre d'invasions réussies (Hulme, 2009 ; Roques et al, 2016 ; Ciosi et al, 2008 ; Kerdelhué et al, 2014) qui bénéficient de l'existence de corridors et de moyens de transports au sein de l'aire d'introduction. Cependant en ce qui concerne *A. glabripennis* et contrairement à un grand nombre d'espèces invasives pour lesquelles la dispersion naturelle est un paramètre clef (e.g. Robinet et al, 2016), cette propagation secondaire s'est faite presque uniquement par voie anthropique. En effet, malgré des capacités de vol qui lui auraient permis de s'étendre largement (article 3, Lopez et al, 2017), et un environnement a priori favorable en termes de ressources (Sjöman et al, 2014), l'espèce est restée très localisée autour de ses points d'introduction, probablement en raison de l'adéquation entre ses caractéristiques et les contraintes de son milieu d'introduction.

1.2- Importance de la dispersion naturelle

A l'échelle locale, la dispersion naturelle peut aussi avoir un impact sur la répartition des espèces invasives comme par exemple chez le frelon asiatique dont la répartition européenne actuelle est principalement due à la dispersion naturelle des reines fondatrices (Robinet et al, 2016). Dans de nombreux cas, dispersions naturelle et anthropique agissent de concert dans la propagation des espèces, et leur action synergétique peut alors conduire à des invasions fulgurantes (e.g. Suarez et al, 2008 pour la fourmi d'argentine *Linepithema humile*; Kenis et al, 2013 pour la pyrale du buis *Cydalima perspectalis*). Si la dispersion anthropique est grandement responsable des

déplacements d'*A. glabripennis* à la fois dans sa zone native et dans ses zones d'introduction, sa dispersion naturelle est quant à elle souvent considérée comme très secondaire.

Aucune étude de la dispersion d'*A. glabripennis* en milieu naturel par capture-marquage-recapture n'a pu être menée en Europe ou en Amérique du Nord en raison du statut d'organisme de quarantaine de l'espèce dans ces zones. Cependant, elle semble montrer un taux de dispersion assez faible, comme en témoigne la distribution des arbres infestés détectés chaque année dans le foyer de Gien (Loiret, France) (**Figure 19**). Il apparaît clairement qu'en dépit de la durée de l'infestation (*A. glabripennis* y a été détecté pour la première fois en 2003) qui aurait pu permettre à la population de se densifier et de s'étendre, le foyer reste confiné dans des zones urbaines. De la même façon, [Trotter & Hull-Sanders \(2015\)](#) ont estimé que seuls 10% des adultes du foyer de Worcester (Etats-Unis) était en mesure de dépasser 1013 m de dispersion. Suite à la réduction de la densité de population que subissent les individus introduits et compte tenu des nouvelles caractéristiques de leur environnement, il était pourtant possible que de nouveaux patrons comportementaux émergent chez les populations invasives ([Trotter & Hull-Sanders, 2015](#)).

ANOPLOPHORA GLABRIPENNIS, GIEN (LOIRET-FRANCE)
Historique de l'infestation de 2010 à 2016

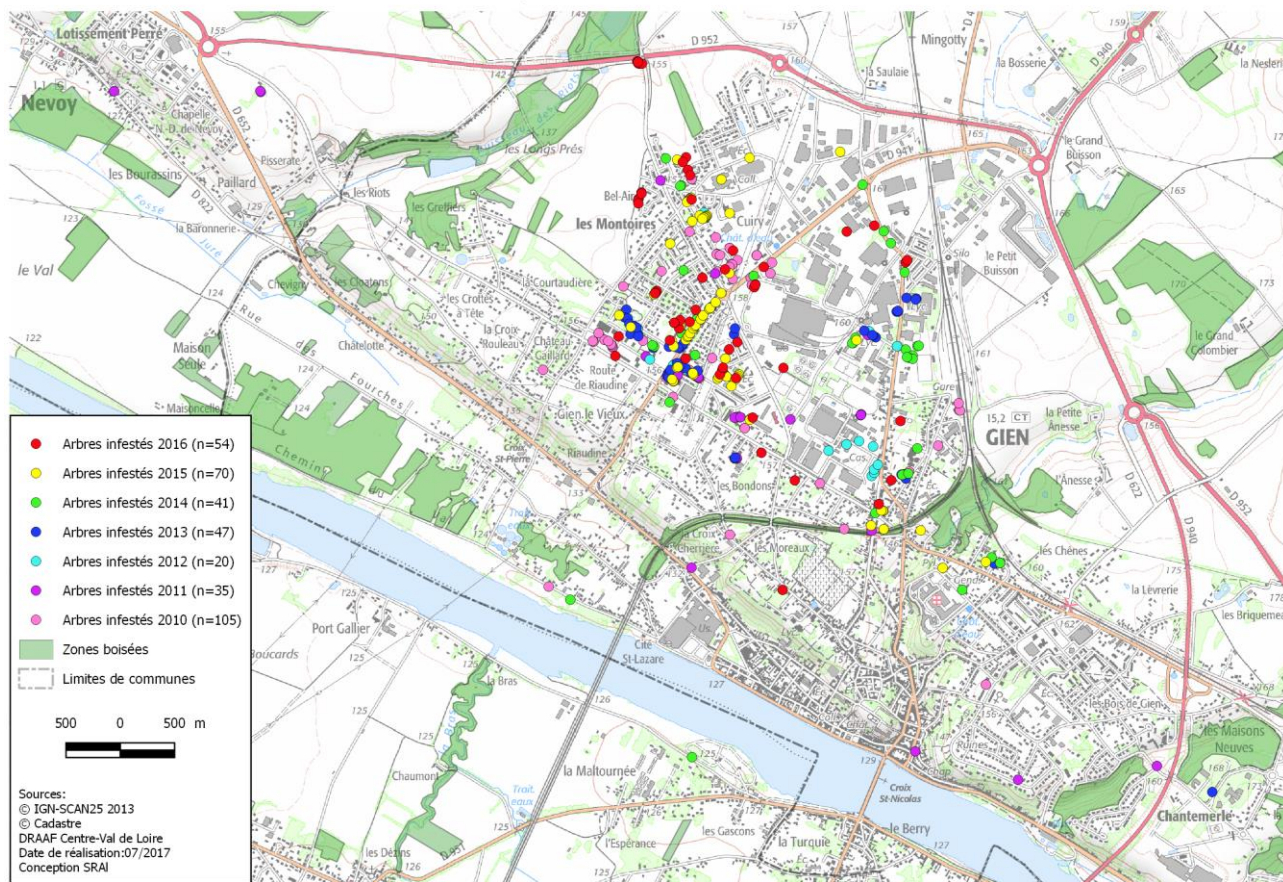


Figure 19 : Carte de l'historique de l'infestation du capricorne asiatique *A. glabripennis* sur la commune de Giens (Loiret) entre 2010 et 2016. Réalisée par David Tellez, DRAAF Centre Val de Loire

Selon certains auteurs (e.g. [Falk-Petersen et al, 2006](#)), la capacité d'une espèce à s'étendre géographiquement après avoir été introduite conditionne son statut d'espèce invasive. Une espèce qui reste cantonnée à son point d'introduction est considérée comme introduite mais pas invasive. Compte tenu de la faible dispersion des populations invasives d'*A. glabripennis*, il est raisonnable de se demander si *A. glabripennis* peut réellement être considéré comme une espèce invasive. Cependant, il apparaît que son comportement de dispersion dans sa zone d'introduction est similaire à celui de sa zone native ([Smith et al, 2004, figure 19](#)), et il n'y a donc pas eu de modifications comportementales suite à l'introduction. En effet, dans son aire native, *A. glabripennis* semble être relativement sédentaire. De précédentes études basées sur des méthodes de capture-marquage-recapture (CMR, [Wen et al, 1998](#) ; [Smith et al, 2001](#) ; [2004](#)) ont montré que l'espèce dispersait relativement peu. [Smith et al \(2001\)](#) ont montré que sa distance moyenne de dispersion était de 266 m, et [Smith et al \(2004\)](#) ont enregistré des distances maximales de dispersion de 2394 m et 2644 m pour les mâles et les femelles gravides respectivement. En utilisant des radars harmoniques, [Williams et al \(2004b\)](#) ont mesuré

une distance de vol de 3 m par jour en moyenne, avec des distances de dispersion journalières comprises entre 0 et 92 m. A titre de comparaison, [Mas et al \(2013\)](#) ont montré en utilisant une méthode de CMR que la plupart des adultes *Monochamus galloprovincialis* (Cerambycidae : Lamiinae) étaient capables de voler plus de 3 km en milieu naturel, et jusqu'à 20 km pour certains d'entre eux, et la même méthode a permis d'identifier certains individus du charançon *Rhynchophorus ferrugineus* capables de voler jusqu'à 7 km ([Ávalos et al, 2016](#)).

Les faibles distances de dispersion de l'espèce observées en milieu naturel ne sont pas pour autant dues à une incapacité à voler. Sur la base de données issues du foyer de Worcester aux Etats-Unis, [Trotters & Hull-Sanders \(2015\)](#) ont modélisé les distances de dispersion des adultes et ont suggéré que dans quelques rares cas, des insectes pouvaient voler ou être déplacés jusqu'à 8 km autour de leur point d'émergence. Par ailleurs, l'observation spécifique de la phase d'établissement (c'est-à-dire de la phase intermédiaire entre l'introduction et le début de l'expansion géographique) de populations invasives de capricornes asiatiques indique que des événements de dispersion de l'ordre du kilomètre peuvent avoir lieu, même avant que tous les arbres à proximité ne soient totalement exploités par les individus ([Hull-Sanders et al, 2017](#)). La dispersion de l'espèce pourrait donc être plus rapide qu'attendu, et selon [Hull-Sanders et al \(2017\)](#) la propension des insectes à voler et à s'établir plus loin serait corrélée au diamètre des arbres hôtes mais aussi à la structure du paysage. En effet, ces auteurs suggèrent que la dispersion des insectes lors de la phase d'établissement pourrait être plus rapide dans des zones moins urbanisées, mais soulignent le manque de données pour étayer cette hypothèse ([Hull-Sanders et al, 2017](#)). L'article 3 confirme également que les capacités de vol potentielles d'*A. glabripennis* sont supérieures à celles admises jusqu'à présent. En effet, l'étude des capacités de vol des adultes sur manège de vol a permis de mettre en évidence que certains individus étaient capables de voler sur de bien plus longues distances que ce qui avait été montré par capture-marquage-recapture. Cette étude a permis de distinguer deux types de vol : les vols courts (moins de 1,5 km), très fréquents, et les vols longs (plus de 1,5 km), plus rares. [Van Dyck & Baguette \(2005\)](#) opposent les déplacements « de routine » (*routine movements*), principalement justifiés par la recherche de nourriture, aux « déplacements exceptionnels » (*special movements*) caractérisés par la longueur des distances parcourues. Dans le cas d'*A. glabripennis*, de nombreux vols courts pouvant être assimilés à des vols de routine ont été observés, validant le fait que ces insectes dispersent peu lorsque les ressources sont suffisantes ([Sawyer, 2009](#) ; [Hu et al, 2009](#)). Les quelques longs vols observés pourraient quant à eux correspondre à des déplacements liés à la reproduction (recherche d'un partenaire ou ponte des œufs), mais ne concernent qu'une partie des individus. L'utilisation de manège de vol permet en effet d'identifier les individus capables de voler sur de très longues distances, et qui pourraient donc potentiellement être à l'origine de l'expansion géographique de l'espèce. Certains individus seraient donc en capacité de former de petites populations isolées en dehors des zones de quarantaine.

Si les populations invasives de capricornes asiatiques peuvent héberger des individus très dispersants, il semblerait qu'aucun mécanisme de tri spatial ne se mette en place, en Europe comme aux Etats Unis (**Article 3** ; [Lopez et al, 2017](#)), bien que ce mécanisme soit souvent identifié dans le cas d'invasions biologiques ([Shine et al, 2011](#)). Comme défini en **Introduction**, le tri spatial correspond à la sélection progressive des individus les plus dispersants au niveau du front d'invasion, et peut résulter en l'accélération de l'expansion géographique d'une espèce (e.g. [Phillips et al, 2008](#) ; [Roques et al, 2012](#)). Compte tenu de la distribution et de la vitesse d'expansion des foyers invasifs d' *A. glabripennis*, tout porte à croire que ces individus potentiellement dispersants restent dans l'immense majorité des cas relativement proches de leur point d'émergence.

2. Caractéristiques de l'espèce et succès d'invasion

Les populations invasives d'*A. glabripennis* ne sont pas affectées par les contraintes de leur nouvel environnement et parviennent à se maintenir, même lorsque la diversité génétique est faible au sein d'un foyer. Deux hypothèses peuvent expliquer cette observation : soit la faible diversité génétique n'a pas d'effet sur la fitness des individus, soit les individus introduits ne font pas face à un challenge adaptatif lié à la nécessité de s'adapter rapidement à des contraintes environnementales (Facon et al, 2006 ; Estoup et al, 2016). Il est également possible que ces conclusions soient altérées par des biais méthodologiques. En effet, étant donné la neutralité des marqueurs génétiques utilisés dans les études relatives aux **chapitres 2 et 3**, leur diversité ne reflète pas nécessairement la variation génétique liée aux traits écologiquement pertinents (Reed & Frankham, 2001). Une autre possibilité serait que l'introduction de ces populations soit pour le moment trop récente pour détecter les effets délétères d'une trop forte homogénéité génétique.

2.1- Hypothèses relatives à l'aire native

L'étude de la structure génétique des populations natives d'*A. glabripennis* (**article 1**) a révélé que la structuration phylogéographique ancestrale des populations avait été brouillée, probablement par des activités anthropiques. Cependant, deux haplotypes génétiquement très proches sont nettement majoritaires parmi les foyers natifs que j'ai échantillonnés. Leur distribution n'est en outre pas clairement liée aux projets de reforestation chinois qui n'ont concerné que les régions du nord-ouest du pays (Pan 2005), puisque ces deux haplotypes sont répartis uniformément en Asie. Même si le marqueur utilisé dans l'**article 1** est supposé neutre, il est possible que ces haplotypes soient associés à des populations particulièrement résilientes et capables de coloniser des environnements variés, expliquant leur large distribution dans l'aire native. Ce sont d'ailleurs ces mêmes haplotypes que l'on retrouve majoritairement dans les zones d'introduction, ce qui pourrait résulter de l'avantage supposé de ces haplotypes sur les autres qui leur permettrait de se maintenir aisément en Europe et en Amérique du Nord. Cependant, l'abondance de ces haplotypes dans les aires envahies peut aussi simplement résulter de la plus forte probabilité de les exporter, étant donnée leur distribution dans l'aire native.

En outre, les importants mouvements de populations d'origine anthropique suspectés dans l'aire native peuvent aussi avoir conduit à des contacts entre populations normalement trop éloignées géographiquement pour se rencontrer. Des accouplements entre individus de différentes populations ont donc pu avoir lieu et générer des profils alléliques favorables à l'invasion par *admixture*. Le processus d'invasion a donc

possiblement débuté au sein de l'aire native, par la formation et la prolifération de certains haplotypes associés à des populations plus résistantes ou flexibles.

2.2- Polyphagie et préadaptation

Certains traits d'*A. glabripennis* s'expriment sur de larges gammes de performances. L'espèce peut par exemple faire preuve d'une grande polyphagie, puisque plus de 30 genres de feuillus ont été identifiés comme hôtes potentiels, dont une grande partie des espèces est présente à la fois dans l'aire native et dans les aires d'introduction (Sjöman et al, 2014). Cette large gamme d'hôtes a sans doute grandement favorisé l'invasion d'*A. glabripennis*, en augmentant la probabilité que les individus trouvent un hôte dans les zones où ils ont été introduits. Cette capacité à s'accommoder d'hôtes variés s'explique non seulement par l'activité de son microbiome qui lui fournit les nutriments absents de son alimentation ou qu'il ne peut pas synthétiser de lui-même (Scully et al, 2014), mais aussi par la plasticité métabolique dont il peut faire preuve et à l'expression différentielle de certains gènes en fonction de son régime alimentaire. En effet, les larves d'*A. glabripennis* sont capables de réguler l'expression basale de certains gènes liés à la dégradation et à la synthèse des protéines, au recyclage de nutriments, ou à la détoxification, afin d'adapter leur activité métabolique aux caractéristiques de leur alimentation (Mason et al, 2016 ; McKenna et al, 2016).

La grande polyphagie d'*A. glabripennis* peut également expliquer sa faible dispersion naturelle, à la fois dans son aire native et son aire d'introduction : les adultes n'ayant pas de difficulté à trouver un arbre hôte, ils ont tendance à rester proches de l'arbre dont ils ont émergé. Ce comportement traduit aussi la « préadaptation » de l'espèce aux zones envahies : si l'environnement auquel font face les insectes ne leur était pas favorable, ils seraient en mesure de se déplacer vers des zones plus propices à leur développement (**Article 3**). Les zones envahies par *A. glabripennis* ne présentent donc pas *a priori* de contraintes suffisantes pour justifier un fort taux de dispersion. En effet, l'introduction d'*A. glabripennis* en Europe et en Amérique du Nord a été grandement facilitée par la présence dans les deux zones des essences végétales favorables à son développement. En effet, la plupart des genres dont les insectes se nourrissent sont présents aussi bien en Europe qu'en Amérique du Nord. Aucun changement d'hôte n'a donc été reporté suite à l'introduction d'*A. glabripennis* hors d'Asie (Sjöman et al, 2014). Cependant on ne peut pas pour autant parler d'« *Anthropogenically Induced Adaptation to Invade* » (Hufbauer et al, 2012) dans la mesure où la préadaptation d'*A. glabripennis* à son environnement d'introduction ne résulte pas de son interaction avec des milieux anthropisés dans son aire native, mais bien de la similitude entre aire native et aire envahie du point de vue des hôtes disponibles, ce qui réduit la pression de sélection sur les individus.

En dépit de la grande plasticité métabolique dont peut faire preuve l'espèce quant à son régime alimentaire (Mason et al, 2016), l'insecte présente néanmoins des préférences d'hôtes (Haack et al, 2010 ; Faccoli & Favaro, 2016 ; Sjöman et al, 2014 ; van der Gaag & Loomans, 2014 ; observations personnelles dans la zone native) auxquelles sont associées des performances variables (Feng et al, 2016a). Par ailleurs, Haack et al (2006) ont identifié des préférences d'hôtes similaires mais légèrement différentes entre les populations chinoises et celle de la ville de Chicago. De la même façon, Faccoli & Favaro (2016) ont identifié les genres *Acer*, *Ulmus*, *Salix* et *Betula* comme les hôtes favoris d'*A. glabripennis* en Europe du sud, alors que ses genres d'hôtes principaux dans son aire native sont *Acer*, *Ulmus*, *Salix* et *Populus* (Haack et al, 2010). Ces données semblent indiquer que bien qu'on ne puisse pas parler de changement d'hôte dans le cadre de l'invasion d'*A. glabripennis*, l'espèce est en mesure de cibler les essences les plus favorables à son développement.

2.3- Résistance au stress : l'exemple de la température

La polyphagie de l'espèce n'est pas sans conséquence sur les autres traits liés à l'invasion. Il a par exemple été montré que la tolérance des larves aux températures basses était affectée par l'hôte dans lequel elles se développaient (Feng et al, 2016a). En effet, le « supercooling point », soit la température à partir de laquelle le corps d'un insecte commence à geler, ainsi que la quantité de protéines et de molécules traditionnellement associées à la tolérance au froid (Somme, 1982) sont significativement différentes entre les larves se développant sur des hôtes différents, ce qui peut considérablement influencer la dynamique d'expansion de l'espèce (Feng et al, 2016a). De la même façon, Feng et al (2016b) ont mis en évidence des changements saisonniers des quantités relatives de ces molécules cryoprotectrices, traduisant la plasticité du phénomène sur des échelles de temps aussi courtes que les changements de saison. Sans pour autant pouvoir conclure sur le caractère adaptatif de ces différences, Feng et al (2014) observent que la tolérance au froid suit des variations géographiques. Il est possible que ce résultat soit dû à une forte plasticité phénotypique, ou bien d'un phénomène d'assimilation génétique. Selon cette seconde hypothèse, la variation non-héritable d'un trait liée à la résistance à la température pourrait conduire à la variation adaptative héritable à la génération suivante, et donc à l'adaptation locale des populations. Quoi qu'il en soit, la gamme de tolérance thermique de l'espèce est très large, et ce quelle que soit la zone géographique dans laquelle elle se développe. L'optimum thermique mesuré sur des populations invasives nord-américaines se situe autour de 18°C, et les adultes peuvent survivre entre -3°C et 39°C pour les femelles et -2°C et 38°C pour les mâles. La température à laquelle la plus haute fécondité est enregistrée est comprise entre 23 et 24°C selon les populations (Keena, 2006). Les larves quant à elles sont tolérantes au gel (Keena & Moore, 2010, Feng et al, 2016b), et se développent entre 12°C et 30°C, voire entre 10°C et 40°C pour le premier stade (Keena & Moore, 2010).

Ces capacités de tolérance thermique permettent à *A. glabripennis* de se maintenir sous de climats variables. De plus, l'étude de [Hill et al \(2017\)](#) révèle un taux de « non remplissage de la niche » (*niche unfilling*) relativement élevé, traduisant une proportion importante de la niche occupée dans l'aire native mais pas encore envahie dans l'aire d'introduction ([Broennimann et al, 2007](#)). La zone envahie par *A. glabripennis* pourrait donc considérablement s'étendre, comme en témoigne la modélisation des zones propices à l'installation de l'espèce en Amérique du Nord ([Kappel et al, 2017](#)). Le climat ne semble donc pas être une contrainte limitante pour l'expansion d'*A. glabripennis*.

Le niveau de résistance à la température (et en particulier au stress froid) observé chez le capricorne asiatique *A. glabripennis* (ALB) semble supérieur à celui observé chez le capricorne des agrumes *A. chinensis* (CLB). Ce dernier maintient en effet une activité métabolique inférieure lorsque les conditions thermiques sont sub-optimales (**article 4**). Ces observations pourraient avoir des implications en termes de phénologie des deux espèces, et expliquer partiellement leurs schémas d'invasion divergents. Pour pouvoir se transformer et terminer leur cycle de développement, les larves d'*A. glabripennis* ont besoin d'atteindre une masse critique ([Keena, 2005](#)), et compte tenu de sa proximité en termes de traits de vie, on peut supposer qu'*A. chinensis* soit soumis aux mêmes contraintes. Il n'existe pas à ma connaissance de littérature sur la question, et compte tenu du fait que les cycles de vie des deux espèces sont similaires en termes de durée ([Haack et al, 2010](#)) et de la corrélation entre croissance ontogénique et le métabolisme ([Glazier, 2015](#)), deux hypothèses sont possibles : i) la masse à atteindre est inférieure pour les larves de capricorne des agrumes ou ii) la masse est identique pour les deux espèces. La première hypothèse implique que les larves, plus petites au moment de s'empurger, ont accumulé moins de réserves, ce qui peut avoir des implications sur le développement et les traits d'histoire de vie des adultes qui en résulteront, comme suggéré chez plusieurs autres insectes ([Renault et al, 2003](#) ; [David et al, 2014](#) ; [Lopez et al, 2014](#)). Selon la seconde hypothèse, le capricorne des agrumes ayant un métabolisme plus lent en condition de stress froid, aurait besoin de plus de temps pour atteindre le stade adulte. La comparaison des caractéristiques biologiques des deux espèces en termes de résistance à la température permet de supposer qu'*A. glabripennis* a bénéficié de son métabolisme supérieur pour s'établir plus efficacement sous une plus large gamme de latitudes. Bien qu'inférieur à celui d'*A. glabripennis*, le métabolisme d'*A. chinensis* n'est pour autant pas totalement à l'arrêt lorsque les conditions thermiques ne sont pas optimales, son développement ne s'arrête donc pas complètement. En outre, si le métabolisme d'*A. glabripennis* lui permet d'accumuler plus de réserves ou d'atteindre plus rapidement le stade adulte, il faut également noter qu'un métabolisme plus élevé causé par des températures plus chaudes tend à réduire la durée de vie des individus ([Sohal, 1976](#)). C'est d'ailleurs possiblement ce qui explique la durée de vie plus courte des adultes observée sous les climats chauds de Chine ([Yan & Qin, 1992](#) : entre 14 et 66 jours pour les

femelles) par rapport aux données obtenues en laboratoire aux Etats-Unis (Keena, 2002 : entre 75 et 88 jours pour les femelles).

Anoplophora glabripennis est donc capable de faire preuve d'une large gamme de performances ou de plasticité phénotypique pour certains traits clef pour l'invasion (en l'occurrence la polyphagie et la résistance à la température). Il se place donc dans le schéma attendu d'une espèce invasive (Baker, 1974). En effet, une fois introduites dans leur nouvelle aire de répartition, ces espèces doivent bien souvent faire face à de nouvelles contraintes environnementales. La plasticité phénotypique adaptative, c'est-à-dire le changement de l'expression phénotypique d'un génotype résultant en une augmentation de la fitness moyenne des individus (van Kleunen & Fisher, 2005), associée à des gammes de performance très larges sont souvent désignées comme un facteur primordial dans le succès d'une invasion (Davidson et al, 2011). Cela permet aux espèces de tolérer puis éventuellement de s'adapter à de nouvelles contraintes environnementales. Cette large tolérance est sans doute en partie à l'origine des différences de distribution d'*A. glabripennis* et *A. chinensis*. Pour autant les différences de tolérance thermique entre les deux espèces ne sont pas aussi marquées qu'attendu et d'autres facteurs entrent donc très probablement en compte dans les patrons d'invasion observés.

2.4- Importance du cycle biologique

Le cycle biologique d'une espèce invasive conditionne sa capacité à envahir plus ou moins rapidement son nouvel environnement. Un taux de croissance élevé, et un faible temps de génération font d'ailleurs partie de la liste des dix traits fréquemment rencontrés chez les espèces invasives répertoriés par Whitney & Gabler (2008). Il est effectivement intuitif qu'une espèce qui produit une large descendance à chaque génération, et dont le cycle de reproduction est court aura plus de facilité à s'installer dans un nouveau milieu, la pression de propagules étant d'autant plus forte. La fécondité d'*A. glabripennis* est liée aux conditions environnementales (Keena, 2006 ; Hajek & Kalb, 2007), mais aussi à l'origine des populations (Keena, 2002). Sur toute la durée de leur vie, les femelles pondent entre 45 et 62 œufs viables en moyenne (Keena, 2002), dont plus de 60% éclore dans des conditions optimales (Keena, 2006). La fécondité de l'espèce est donc relativement faible comparée à celle d'autres Cerambycides invasifs tels que *Phoracantha recurva* ou *P. semipunctata* qui peuvent pondre plus de 600 œufs par femelle (Bybee et al, 2004), ou non invasifs tels que *Paraglenea fortunei* qui peut pondre jusqu'à 275 œufs (Togashi, 2007). Chez *A. glabripennis*, il faut entre 1 et 2 ans pour que les larves atteignent la masse suffisante pour que la pupaison débute, la durée du développement dépendant des conditions environnementales. Par exemple, dans les régions les plus froides de la Chine, il est plus probable que les larves aient besoin de 2 ans pour se développer (Lingafelter & Hoebeke, 2002). La durée de ce cycle de vie est relativement longue comparée à d'autres Cerambycides (entre 2 et 3 mois pour *Glenea*

cantor, [Lu et al, 2013](#) ; de 2 à 9 mois chez *P. semipunctata*, [Bybee et al, 2004](#)), et dénote avec l'idée qu'une espèce invasive à tendance à se développer rapidement.

Un des paramètres clefs pour comprendre la dynamique d'expansion d'une espèce invasive est le lien entre son comportement de dispersion et son comportement de ponte. *A. glabripennis* tend à rester proche de sa zone d'émergence, mais peu d'éléments sont connus au sujet de sa dispersion après l'accouplement, qui pourtant peut déterminer en grande partie sa capacité d'invasion. Si les adultes dispersent une fois accouplés, seules les femelles peuvent être à l'origine de l'expansion géographique d'un foyer d'introduction. A l'inverse, si l'accouplement a lieu après la dispersion, à la fois les mâles et les femelles doivent se déplacer pour que l'espèce s'étende géographiquement. [Smith et al \(2001\)](#) n'ont trouvé aucune corrélation entre le nombre d'œufs restant dans les femelles et leur distance de dispersion. Ils ont donc émis l'hypothèse que les femelles accouplées pouvaient porter leurs œufs jusqu'à leur point maximal de dispersion. Dans l'**article 3** les individus volant sur les plus longues distances sont tous des femelles, et la même tendance est observée par [Smith et al \(2001 ; 2004\)](#) pour qui les femelles gravides volent plus loin que les mâles. Cependant, [Williams et al \(2004b\)](#) ont trouvé une différence nette entre les mâles et les femelles, les mâles volant jusqu'à six fois plus loin que les femelles, mais ces résultats sont basés sur moins d'individus que les deux études précédentes. La publication de [Lopez et al \(2017\)](#) apporte quelques éléments de réponse concernant la dispersion des deux sexes selon leur statut de reproduction. Les auteurs ne détectent aucune différence de capacité de vol entre mâles et femelles, qu'ils soient accouplés ou non, suggérant que les deux sexes peuvent contribuer à l'expansion géographique de l'espèce. Ils notent également que les femelles non-nourries volent d'avantage lorsqu'elles sont accouplées que lorsqu'elles sont vierges, suggérant une stratégie de maximisation de la fitness des individus. En effet, les ressources réduites des femelles accouplées vont être allouées à la recherche d'un endroit plus favorable au développement de leur progéniture, alors que les femelles vierges vont avant tout favoriser la recherche d'un partenaire. Ce comportement est également observé chez d'autres espèces de coléoptères telles que l'agrile du frêne *Agrilus planipennis* ([Taylor et al, 2010](#)). Par ailleurs, les femelles d'*A. glabripennis* ont tendance à pondre tous les œufs sur le même arbre ou sur des arbres très proches de celui dont elles ont émergé, à la condition que les ressources soient suffisantes pour que les larves puissent se développer dans des conditions optimales ([Sawyer 2009](#); [Hu et al, 2009](#)). Le cycle de vie d'*A. glabripennis* paraît donc assez peu propice à une invasion rapide et réussie. Cependant la longue durée de son développement larvaire peu sensible aux ennemis naturels semble lui permettre de maintenir des densités de population suffisantes.

3. Impact, lutte et expansion

Chez les invertébrés, les espèces introduites par plusieurs biais ont une probabilité supérieure d'avoir un impact important sur les communautés qu'elles envahissent ([Pergl et al, 2017](#)). A ce jour, un seul moyen d'introduction principal a été identifié pour *A. glabripennis* ([Haack et al, 2010](#)), et selon cette théorie, son impact devrait donc être restreint. En effet, il semble faible voire inexistant, bien que les données rassemblées ne permettent pas de trancher sur la question de l'impact écologique d'*A. glabripennis* (**Chapitre III.4**).

Peu d'ennemis naturels ont été identifiés chez *A. glabripennis* (voir **Introduction, paragraphe 6.2**), ce qui limite pour le moment la lutte biologique contre cette espèce et souligne l'importance de la prévention de son invasion en amont des introductions. Cette prévention de nouvelles introductions passe par la détection des espèces susceptibles de devenir invasives directement dans leur aire native, avant même leur introduction. Des arbres sentinelles d'essences européennes ont par exemple été plantés en Asie afin d'identifier les espèces d'insectes les attaquant, et donc de mettre en place des méthodes de surveillance adaptées dans les points d'entrée ([Roques et al, 2015](#)). En parallèle, des dispositifs de détection précoce directement dans les points d'entrée peuvent être utilisés afin de pouvoir intervenir rapidement dès qu'une espèce invasive ou susceptible de le devenir est détectée. Les pièges utilisés dans le cadre de ma thèse faisaient d'ailleurs partie d'un dispositif plus large, le projet PORTRAP, qui a pour objectif final d'aboutir à une méthode de détection précoce des xylophages exotiques. L'idée est d'utiliser des pièges appâtés avec des mélanges attractifs multicomposés à vocation générique pour ces groupes d'insectes, principalement les Cérambycides. A l'inverse de pièges spécifiques à chaque espèce-cible, difficiles à gérer car entraînant une multiplication des efforts, l'objectif des mélanges multi-composés est de minimiser le plus possible l'investissement humain (relevés, changements de leurres, ...) et les coûts de gestion de ces pièges. Dans le cas d'*A. glabripennis* comme pour de nombreuses espèces invasives ([van der Wal et al, 2008](#); [Simberloff, 2011](#) ; [Simberloff et al, 2013](#) ; [Ricciardi et al, 2015](#)), cette détection précoce est essentielle puisque à ce jour seuls les foyers détectés rapidement après leur installation et donc peu étendus ont été éradiqués. La détection précoce des foyers devrait s'accompagner d'une vérification systématique de toutes les marchandises « à risque », c'est-à-dire susceptibles de transporter des individus d'*A. glabripennis*, en faisant par exemple intervenir des chiens renifleurs dans les ports et aéroports, ou à la livraison de matériel ([Hoyer-Tomiczek et al, 2016](#)). Les procédures de quarantaine sont souvent mises en place pour gérer l'arrivée d'organismes vivants sur un nouveau territoire. Cependant, il est légitime de se demander si de telles procédures auraient une quelconque efficacité sur l'espèce, compte tenu de la longueur de son cycle de vie et du potentiel délai avant l'émergence des individus introduits sous forme larvaire. En outre, le scénario de tête de pont mis en évidence pour *A. glabripennis* souligne la nécessité de

ne pas focaliser tous les efforts de détection et de surveillance sur les marchandises en provenance de l'aire native, mais de prendre également en considération les zones dans lesquelles d'autres foyers sont déjà établis (en l'occurrence en Amérique du Nord).

En Europe, la principale mesure de lutte est l'abattage systématique des arbres infestés ou suspectés de l'être, ainsi que des essences à risque dans un périmètre défini autour du foyer. Ces méthodes ont une efficacité limitée, mais permettent toutefois de réduire le coût total de la gestion à long terme des foyers (Faccoli & Gatto, 2015). Elles ne sont cependant que rarement appliquées en raison de la large gamme d'essences concernées et de la sensibilité sociale des arbres urbains, parfois plantés sur des terrains privés. Sur le foyer de Gien (Loiret, France), la zone infestée par l'espèce est déterminée par les arbres infestés eux-mêmes, autour desquels une zone tampon de 100m est délimitée. Idéalement, cette zone tampon doit faire l'objet de coupes préventives des essences à risque. La zone réglementée quant à elle s'étend sur un rayon de 2 km autour des arbres infestés et des prospections exhaustives des essences hôtes doivent y avoir lieu. Cette inspection peut passer par le contrôle systématique de tous les arbres concernés, depuis le sol à l'aide de jumelles, ou en grimpant jusqu'au houppier de façon à détecter la présence de morsures de ponte ou de trous d'émergence. La réglementation est similaire en Amérique du Nord et impose également l'abattage des arbres infestés, et des techniques d'optimisation de la surveillance des zones infestées et à risque sont développées afin d'accroître la probabilité de détection de l'espèce et d'adapter les efforts de prospection (Fournier & Turgeon, 2017). Cependant, à la lumière des nouvelles données sur le comportement de vol des adultes, la question de l'adéquation entre ces méthodes et la biologie de l'espèce demeure. En effet, compte tenu des capacités maximales de dispersion présentées dans l'article 3 et des récentes observations sur le comportement de dispersion de l'espèce lors de son établissement (Hull-Sanders et al, 2017), la surface des zones réglementées semble inadaptée car trop restreinte. Par ailleurs, comme dans le cas de *Monochamus galloprovincialis*, il est possible que les coupes rases d'essences hôtes du capricorne ne le pousse à disperser plus loin afin de trouver une zone plus favorable à son établissement (Jactel et al, 2015).

4. Conclusions et perspectives

Cette thèse a permis d'identifier certains leviers intervenant dans l'invasion d'*A. glabripennis*. Comme dans de nombreux autres cas, le cheminement de l'espèce à travers le monde souligne la complexité des scénarios à l'origine du succès de l'introduction des espèces invasives. Les caractéristiques biologiques et physiologiques de ce capricorne lui ont permis de se maintenir, et expliquent les caractéristiques de sa distribution dans son aire d'introduction. Sa préadaptation à son nouvel environnement via sa polyphagie ou sa résistance à la température explique la structure actuelle de ses populations invasives, réparties le long d'un important gradient climatique mais formant des foyers relativement peu entendus.

L'ensemble de mes résultats soulignent une fois encore la difficulté d'établir un cadre commun à toutes les invasions : si certains paramètres de l'invasion d'*A. glabripennis* sont assez communs (introductions multiples, scénario de tête de pont, large gamme de performance pour certains traits), d'autres sont moins fréquemment documentés parmi les exemples d'invasions (cycle de vie long, faible impact écologique, dispersion limitée). Une partie des hypothèses initialement formulées a pu être vérifiée, cependant, un certain nombre d'inconnues demeurent.

Les causes à l'origine du début de l'invasion de l'Europe et de l'Amérique du Nord par *A. glabripennis* ne sont par exemple pas précisément identifiées. En effet, compte tenu de l'adéquation entre les caractéristiques biologiques de l'espèce et les contraintes environnementales de ses aires envahies, on peut se demander d'une part pourquoi *A. glabripennis* ne s'est pas établi plus tôt dans le monde, et d'autre part ce qui a provoqué le passage d'un état où aucun insecte n'était détecté à un état où de nouveaux individus sont détectés plusieurs fois par an et de nouveaux foyers se forment régulièrement. Outre l'accroissement permanent du commerce international, il est possible que des changements des pratiques commerciales, ou des changements de la structure des populations natives aient favorisé le phénomène.

La structure et les voies d'invasion d'*A. glabripennis* ont été partiellement élucidées, mais peu d'éléments sont connus sur la formation du foyer, et sur les mouvements d'individus qui s'en suivent à plus fine échelle. La dynamique au sein d'un foyer est cependant un aspect qui commence à être abordé par plusieurs équipes, à l'aide d'outils différents. Des SNP (*single nucleotide polymorphism*), des marqueurs génétiques mitochondriaux polymorphes, ont par exemple été développés en Suisse en parallèle de la mission « *Molecular methods to identify insects associated with sentinel trees* » que j'ai réalisée au laboratoire WSL (Birmensdorf). Ces marqueurs ont été utilisés conjointement à des marqueurs microsatellites dans le but de comparer la diversité génétique de chacun des foyers suisses (microsatellites), mais aussi de mettre en évidence les lignées maternelles des différentes infestations (SNP). Pour le moment, les résultats de cette

étude suggèrent des introductions multiples en Suisse, et un nombre très réduit de lignées maternelles par foyer : un minimum de 3 femelles aurait été suffisant pour former une nouvelle population (Tsykun & Prospero, données non publiées). De plus, une autre équipe a cherché à caractériser l'origine géographique des populations introduites sur la base de radio-isotopes. Cette méthode se base sur le fait que les isotopes contenus dans le milieu et l'alimentation (dans le cas d'*A. glabripennis*, dans le bois) sont incorporés par les insectes et modifient leur signature isotopique. Elle s'est révélée être un outil efficace pour identifier les motifs de migration chez les animaux (Hood-Nowotny & Knols, 2007 ; Heinrich et al, 2012). Cette méthode a donc été testée sur la population d'*A. glabripennis* détectée dans le Kent (Royaume-Uni). Si l'étude n'a pas permis de déterminer l'origine primaire des insectes faute d'échantillonnage suffisant dans la zone native, les premiers résultats permettent cependant de mettre en évidence des différences entre populations britanniques et nord-américaines, mais aussi entre individus les plus récemment arrivés au Royaume-Uni et ceux issus des insectes plus anciennement installés (Heinrich & Collins, 2016). Cette étude vient donc compléter les résultats obtenus en génétique. Ces deux exemples illustrent bien la nécessité de complémentarité dans les approches utilisées pour décrire et comprendre une invasion dans son ensemble, et devraient permettre de comprendre la dynamique d'installation d'une population d'*A. glabripennis* à une plus fine échelle.

L'ensemble des traits d'histoire de vie étudiés durant cette thèse ont été exclusivement mesurés sur des populations invasives, et il n'a pas été possible de comparer mes résultats à des données issues de populations natives. Il aurait alors été possible de mettre en évidence des modifications potentielles de l'expression du phénotype, liées aux contraintes subies par les insectes aux différentes étapes de l'invasion. De la même façon, il serait intéressant de comparer plusieurs populations natives entre elles. Ces comparaisons permettraient de souligner des différences phénotypiques potentielles au sein de l'aire native, traduisant une adaptation ou une acclimatation à des conditions locales, à mettre en lien avec l'origine primaire de certaines populations invasives. Enfin, l'étude de l'impact écologique présentée dans cette thèse se base sur deux années de piégeage. Au regard du cycle de vie d'*A. glabripennis*, il s'agit d'une période relativement courte. Pour cette raison, l'étude de l'impact écologique d'*A. glabripennis* sur les faunes natives doit se poursuivre, afin d'assurer une mesure réaliste et préventive des effets écologiques sur le long terme.

Bibliographie

A

Adrion, JR, Kousathanas, A, Pascual, M, Burrack, HJ, Haddad, NM, Bergland, AO, Machado, H, Sackton, TB, Schlenke, TA, Watada, M, Wegmann, D, Singh, ND (2014) *Drosophila suzukii*: the genetic footprint of a recent, world-wide invasion. *Mol Biol Evol* 31:3148-3163

Aguilera, AG, Alpert, P, Dukes, JS, Harrington, R (2010) Impacts of the invasive plant *Fallopia japonica* (Houtt.) on plant communities and ecosystem processes. *Biol. Invasions* 12, 1243-1252

Aikawa, T, Nikoh, N, Anbutsu, H (2014) Prevalence of laterally transferred Wolbachia genes in Japanese pine sawyer, *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae) *Appl Entomol Zool* 49:337-346

Alford, RA, Brown, GP, Schwarzkopf, L, Phillips, BL, Shine, R (2009) Comparisons through time and space suggest rapid evolution of dispersal behaviour in an invasive species. *Wildl. Res.* 36: 23-28

Allen, C, Epperson, D, Garmestani, A (2004) Red Imported Fire Ant Impacts on Wildlife: A Decade of Research. *Am. Midl. Nat.* 152, 323-335

Allendorf, FW & Lundquist, LL (2003) Society for Conservation Biology Introduction: Population Biology, Evolution, and Control of Invasive Species. *Conserv. Biol.* 17:24-30

Allison, SD & Vitousek, PM (2004) Rapid nutrient cycling in leaf litter from invasive plants in Hawai'i. *Oecologia* 141:612-619

An, Y-L, Wang, B-D, Yang, X-J, Lin, X-J, Chen, J-D, Huang, X-M, Mastro, V (2004) Characterizing populations of *Anoplophora glabripennis* and related taxa with RAPD. *Acta Entomol. Sin.* 47:229-235

Aguilera, AG, Alpert, P, Dukes, JS, Harrington, R *Biol Invasions* (2010) Impacts of the invasive

plant *Fallopia japonica* (Houtt.) on plant communities and ecosystem processes 12: 1243-1252

Angilletta, MJJ (2009) *Thermal Adaptation: A theoretical and Empirical Synthesis*, Oxford Uni. ed.

Arca, M, Mougél, F, Guillemaud, T, Dupas, S, Rome, Q, Perrard, A, Muller, F, Fossoud, A, Capdevielle-Dulac, C, Torres-Leguizamon, M, Chen, X-X, Tan, J, Jung, C, Villemant, C, Arnold, G, Silvain, J (2015) Reconstructing the invasion and the demographic history of the yellow-legged hornet, *Vespa velutina*, in Europe. *Biol. Invasion.* 17:2357-2371

Auger-Rozenberg, M, Boivin, T, Magnoux, E, Courtin, C, Roques, A, Kerdelhué, C (2012) Inferences on population history of a seed chalcid wasp: invasion success despite a severe founder effect from an unexpected source population. *Mol. Ecol.* 21:6086-6103

Auger-Rozenberg, MA & Roques, A (2012) Seed wasp invasions promoted by unregulated seed trade affect vegetal and animal biodiversity. *Integrative Zoology* 7:228-246

Ávalos, JA, Balasch, S, Soto, A (2016) Flight behaviour and dispersal of *Rhynchophorus ferrugineus* (Coleoptera: Dryophthoridae) adults using mark-release-recapture method. *Bull. Entomol. Res.* 106: 606-614

Avisé, JC (1998) The history and purview of phylogeography: a personal reflexion. *Mol. Ecol.* 371-379

B

Baker, HG (1974) The evolution of weeds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5:1-24

Baldwin, JM (1896) A new factor in evolution. *American Naturalist* 30: 441-451

- Bale, JS (2002) Insects and low temperatures: from molecular biology to distributions and abundance. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences* 357:849-862
- Bartell SM, Nair SK (2003) Establishment risks for invasive species. *Risk Anal* 24:833-845
- Barun, A, Simberloff, D, Meiri, S, Tvrtković, N, Tadić, Z (2015) Possible character displacement of an introduced mongoose and native marten on Adriatic Islands, Croatia. *J. Biogeogr.* 42:2257-2269
- 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. *Ecol. Appl.* 15:2084-2096
- Baumann, P (2005) Biology of bacteriocyte-associated endosymbionts of plant sap-sucking insects. *Annu. Rev. Microbiol.* 59: 155-189
- Beaumont, MA, Zhang, WY, Balding, DJ (2002) Approximate Bayesian computation in population genetics. *Genetics* 162:2025-2035
- Beldade, P, Mateus, ARA, Keller, RA (2011) Evolution and molecular mechanisms of adaptive developmental plasticity. *Mol. Ecol.* 20:1347-1363
- Bellard, C, Cassey, P, Blackburn, TM (2016) Alien species as a driver of recent extinctions. *Biol. Lett.* 12:20150623
- Benedict, MQ, Levine, RS, Hawley, WA, Lounibos, LP (2008) Spread of the Tiger: Global risk of invasion by the mosquito *Aedes albopictus*. *Vector Borne Zoonotic Dis* 7:76-85
- Bensasson, D, Zhang, D, Hartl, DL, Hewitt, GM (2001) Mitochondrial pseudogenes: evolution's misplaced witnesses. *Trends in Ecology and Evolution* 16:314-321
- Benton, TG & Bowler, DE (2012) Dispersal in invertebrates: influences on individual decisions. Chapter 4 In : Clobert J et al. Oxford University Press. *Dispersal Ecology and Evolution*.
- Bertolino, S & Genovesi, P (2003) Spread and attempted eradication of the grey squirrel (*Sciurus carolinensis*) in Italy, and consequences for the red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in Eurasia. *Biological Conservation* 109:351-358
- Bhattacharai, GP, Meyerson, LA, Cronin, JT (2016) Geographic variation in apparent competition between native and invasive. *Ecology* doi:10.1002/ecy.1646
- Blackburn, TM, Pyšek, P, Bacher, S, Carlton, JT, Duncan, RP, Jarošík, V, Wilson, JRU, Richardson, DM (2011) A proposed unified framework for biological invasions. *Trends Ecol. Evol.* 26:333-339
- Block, W, Baust, JG, Franks, F, Johnston, IA, Bale, J (1990) Cold Tolerance of Insects and Other Arthropods [and Discussion]. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 326, 613–633
- Boardman, L, Sørensen, JG, Terblanche, JS (2013) Physiological responses to fluctuating thermal and hydration regimes in the chill susceptible insect, *Thaumatotibia leucotreta*. *J. Insect Physiol.* 59:781-94
- Brabbs, T, Collins, D, Hérard, F, Maspero, M, Eyre, D (2015) Prospects for the use of biological control agents against Anoplophora in Europe. *Pest Manag. Sci.* 71:7-14
- Bradshaw, AD (1965) Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics* 13:115-155
- Bradshaw, CJA, Leroy, B, Bellard, C, Roiz, D, Albert, C, Fournier, A, Barbet-Massin, M, Salles, J-M, Simard, F, Courchamp, F (2016) Massive yet grossly underestimated global costs of invasive insects. *Nat. Commun.* 7:12986.
- Brockerhoff, EG, Kimberley, M, Liebhold, AM, Haack, RA, Cavey, JF (2014) Predicting how altering propagule pressure changes establishment rates of biological invaders across species pools. *Ecology*, 95, 594-601

Broennimann, O, Treier, UA, Müller-Schärer, H, Thuiller, W, Peterson, AT, Guisan, A (2007) Evidence of climatic niche shift during biological invasion. *Ecol. Lett.* 10:701-709.

Brown, JH & Sax, DF (2004) An essay on some topics concerning invasive species. *Austral Ecol.* 29, 530-536.

Brown, PMJ, Thomas, CE, Lombaert, E, Jeffries, DL, Estoup, A, Handley, L-JL (2011) The global spread of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae): distribution, dispersal and routes of invasion. *Biocontrol* 56:623-641

Busing, RT, Pauley, EF (1994) Mortality trends in a southern Appalachian red spruce population. *For Ecol Manage* 64:41-45

Bybee, LF, Millar, JG, Paine, TD, Campbell, K, Hanlon, CC (2004) Effects of temperature on fecundity and longevity of *Phoracantha recurva* and *P. semipunctata* (Coleoptera: Cerambycidae). *Environ. Entomol.* 33, 138-146

C

Cadi, A & Joly, P (2004) Impact of the introduction of the red-eared slider (*Trachemys scripta elegans*) on survival rates of the European pond turtle (*Emys orbicularis*). *Biodivers. Conserv.* 13, 2511-2518

Carter, M, Casa, AM, Zeid, M, Mitchell, SE, Kresovich, S (2008) Isolation and characterization of microsatellite loci for the Asian longhorned beetle, *Anoplophora glabripennis*. *Perm. Genet. Resour. Note* 925-928.

Carter, M, Smith, M, Harrison, R (2010) Genetic analyses of the Asian longhorned beetle (Coleoptera, Cerambycidae, *Anoplophora glabripennis*), in North America, Europe and Asia. *Biol. Invasions* 12:1165-1182

Carter, ME, Smith, MT, Harrison, RG (2009) Patterns of Genetic Variation Among Populations of the Asian Longhorned Beetle (Coleoptera : Cerambycidae) in China and Korea. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 102:895-905

Cassey, P, Blackburn, TM, Duncan, RP, Chown, SL (2005) Concerning invasive species: Reply to Brown and Sax. *Austral Ecol.* 30:475-480

Caterino, MS (2007) Species richness and complementary of beetle faunas in a mediterranean-type biodiversity hotspot. *Biodiversity and Conservation* 16:3993

Chapin, JB & Brou, VA (1991) *Harmonia axyridis* (Pallas), the 3rd species of the genus to be found in the United States (Coleoptera, Coccinellidae). *Proc Entomol Soc Wash* 93:630-635

Chown, SL, Slabber, S, McGeouch, M, Janion, C, Leinaas, HP (2007) Phenotypic plasticity mediates climate change responses among invasive and indigenous arthropods. *Proc. Biol. Sci.* 274, 2531-2537

Ciosi, M, Miller, J, Kim, K, Giordano, R, Estoup, A, Guillemaud, T (2008) Invasion of Europe by the western corn rootworm, *Diabrotica virgifera virgifera*: multiple transatlantic introductions with various reductions of genetic diversity. *Mol. Ecol.* 17:3614-3627

Clark, MS & Worland, MR (2008) How insects survive the cold: molecular mechanisms - a review. *J. Comp. Physiol. B.* 178:917-933

Cocquempot, C, Prost, M, Carmignac, D (2003) Interceptions and introductions in France of Asian longhorned beetles: case of *Anoplophora glabripennis* (Motschulsky) and *A. chinensis* (Forster) (Coleoptera Cerambycidae). *Bulletin Mensuel de la Société Linnéenne de Lyon* 72:273-278

Colautti, RI, Bailey, SA, van Overdijk, CDA, Amundsen, K, MacIsaac, HJ (2006) Characterised and projected costs of nonindigenous species in Canada. *Biol Invasions* 8:45-59

Colinet, H, Overgaard, J, Com, E, Givskov, J (2013) Proteomic profiling of thermal acclimation in *Drosophila melanogaster*. *Insect Biochem. Mol. Biol.* 43:352-365

Colunga-Garcia, M, Gage, SH (1998) Arrival, establishment, and habitat use of the multicolored Asian lady beetle (Coleoptera: Coccinellidae) in a Michigan landscape. *Environ Entomol* 27:1574-1580

Costanzo, JP & Lee, RE (2013) Avoidance and tolerance of freezing in ectothermic vertebrates. *Journal Exp. Biol.* 216:1961-1967

Courchamp, F, Fournier, A, Bellard, C, Bertelsmeier, C, Bonnaud, E, Jeschke, JM, Russell, JC (2017) Invasion biology: specific problems and possible solutions. *Trends Ecol. Evol.* 31:13-22

Crispo, E (2007) The Baldwin effect and genetic assimilation: Revisiting two mechanisms of evolutionary change mediated by phenotypic plasticity. *Evolution* 61 :2469-2479

Cristescu, ME (2015) Genetic reconstructions of invasion history. *Mol. Ecol.* 24, 2212–2225

Csilléry, K, Blum, MGB, Gaggiotti, OE, François, O (2010) Approximate Bayesian Computation (ABC) in practice. *Trends Ecol. Evol.* 25, 410-418

D

D’Amico, V, Podgwaite, JD, Duke, S (2004) Biological activity of *Bacillus thuringiensis* and associated toxins against the Asian longhorned beetle (Coleoptera: Cerambycidae). *J. Entomol. Sci.* 39:318-324

Danchin, É, Charmantier, A, Champagne, FA, Mesoudi, A, Pujol, B, Blanchet, S (2011) Beyond DNA: integrating inclusive inheritance into an extended theory of evolution. *Nat. Rev. Genet.* 12, 475-86

David, G, Giffard, B, Piou, D, Jactel, H (2014) Dispersal capacity of *Monochamus galloprovincialis*, the European vector of the pine wood nematode, on flight mills. *J. Appl. Entomol.* 138, 566-576

Davidson, AM, Jennions, M, Nicotra, AB (2011) Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it

adaptive? A meta-analysis. *Ecol. Lett.* 14, 419-31

De Roy K, Marzorati M, Negroni A, Thas O, Balloi A, Fava F, Verstraete W, Daffonchio D, Boon N (2013) Environmental conditions and community evenness determine the outcome of biological invasion. *Nature Communications* 4:1383

Dehlin, H, Peltzer, DA, Allison, VJ, Yeates, GW, Nilsson, MC, Wardle, DA (2008) Tree seedling performance and below-ground properties in stands of invasive and native tree species. *N. Z. J. Ecol.* 32, 67-79

De-la-Mora, M, Piñero, D, Núñez-Farfán, J (2015) Phylogeography of specialist weevil *Trichobaris soror*: a seed predator of *Datura stramonium*. *Genetica* 681-691.

Dingle, H (1972) Migration strategies of insects. *Science*, 175:1327-1335

Dlugosch, KM, Parker, IM (2008) Founding events in species invasions: Genetic variation, adaptive evolution, and the role of multiple introductions. *Mol. Ecol.* 17:431-449

Dodds, KJ & Orwig, DA (2011) An invasive urban forest pest invades natural environments — Asian longhorned beetle in northeastern US hardwood forests. *Can. J. For. Res.* 41, 1729-1742

Drew, D, Tsuruta, K, White, I (2005) A new species of pest fruit fly (Diptera:Tephritidae:Dacinae) from Sri Lanka and Africa) *African Entomology* 13:149-154

Dubois, T, Lund, J, Bauer, LS, Hajek, A (2008) Virulence of entomopathogenic hypocrealean fungi infecting *Anoplophora glabripennis*. *BioControl* 53, 517-528

E

Easterling, DR (2000) Climate Extremes: Observations, Modeling, and Impacts. *Science* 289 :2068-2074

- Edmonds, CA, Lillie, AS, Cavalli-Sforza, LL (2004) Mutations arising in the wave front of an expanding population. *Proc Natl Acad Sci USA*. 101:975-979
- Edwards, JS (2006) The central nervous control of insect flight. *J. Exp. Biol.* 209:4411-4413
- Eidg. Forschungsanstalt WSL (2014) WSL-Magazin Diagonal, 2/14. 36 S., ISSN 2296-3561
- Elkinton, JS, Liebhold, A, Boettner, GH, Sremac, M (2014) Invasion spread of *Operophtera brumata* in northeastern United States and hybridization with *O. bruceata* 16:2263-2272
- Ellstrand, NC, Schierenbeck, KA (2000) Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? *Euphytica* 148:35-46
- Elton, CS (1958) *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Methuen, London.
- 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, Martinou, 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* 65:769-782
- Estay, SA, Lima, M, Bozinovic, F (2014) The role of temperature variability on insect performance and population dynamics in a warming world. *Oikos* 123:131-140
- Estoup, A & Guillemaud, T (2010) Reconstructing routes of invasion using genetic data: why, how and so what? *Mol. Ecol.* 19:4113-4130
- Estoup, A, Ravign, V, Hufbauer, R, Vitalis, R, Gautier, M, Facon, B (2016) Is There A Genetic Paradox of Biological Invasion? *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 47:51-72
- Estoup, A, Wilson, IJ, Sullivan, C, Cornuet, J, Moritz, C (2001) Inferring population history from microsatellite and enzyme data in serially introduced Cane Toads, *Bufo marinus*. *Genetics*. 159: 1671-1687
- 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*. *Bull. OEPP* 26:199-249
- ## F
- Faccoli, M & Favaro, R (2016) Host preference and host colonization of the Asian long-horned beetle, *Anoplophora glabripennis* (Coleoptera Cerambycidae), in Southern Europe. *Bulletin of Entomological Research* 1:1-9
- Faccoli, M, Gatto, P (2015) Analysis of costs and benefits of Asian longhorned beetle eradication in Italy. *Forestry* 89:301-309
- Facon, B, Genton, BJ, Shykoff, J, Jarne, P, Estoup, A, David, P (2006) A general eco-evolutionary framework for understanding bioinvasions. *Trends Ecol. Evol.* 21:130-135
- Facon, B, Hufbauer, RA, Tayeh, A, Loiseau, A, Lombaert, E, Vitalis, R, Guillemaud, T, Lundgren, JG, Estoup, A (2011) Inbreeding depression is purged in the invasive insect *Harmonia axyridis*. *Curr. Biol.* 21:424-427
- Facon, B, Pointier, J-P, Glaubrecht, M, Poux, C, Jarne, P, David, P (2003) A molecular phylogeography approach to biological invasions of the New World by parthenogenetic Thiarid snails. *Mol. Ecol.* 12, 3027-3039
- Facon, B, Pointier, J-P, Jarne, P, Sarda, V, David, P (2008) High genetic variance in life-history strategies within invasive populations by way of multiple introductions. *Curr. Biol.* 18:363–367
- Falk-Petersen, J, Bøhn, T, Sandlund, OT (2006) On the numerous concepts in invasion biology. *Biol. Invasions* 8:1409-1424

- Fallon, DJ, Solter, LF, Keena, M, McManus, M, Cate, JR, Hanks, LM (2004) Susceptibility of Asian longhorned beetle, *Anoplophora glabripennis* (Motschulsky) (Coleoptera: Cerambycidae) to entomopathogenic nematodes. *Biol. Control* 30, 430-438
- Favaro, R, Battisti, A, Faccoli, M (2013) Dating *Anoplophora glabripennis* introduction in North-East Italy by growth-ring analysis. *J. Entomol. Acarol. Res.* 45:35
- Feldhaar, H (2011) Bacterial symbionts as mediators of ecologically important traits of insect hosts. *Ecol. Entomol.* 36, 533-543
- Feng, Y, Tursun, R, Xu, Z., Ouyang, F, Zong, S (2016a) Effect of three species of host tree on the cold hardiness of overwintering larvae of *Anoplophora glabripennis* (Coleoptera: Cerambycidae). *Eur. J. Entomol.* 113, 212-216
- Feng, Y, Xu, L, Li, W, Xu, Z, Cao, M, Wang, J, Tao, J, Zong, S (2016b) Seasonal changes in supercooling capacity and major cryoprotectants of overwintering Asian longhorned beetle (*Anoplophora glabripennis*) larvae. *Agric. For. Entomol.* 18:302-312
- Feng, Y, Xu, L, Tian, B, Tao, J, Wang, J, Zong, S (2014) Cold hardiness of Asian longhorned beetle (Coleoptera: Cerambycidae) larvae in different populations. *Environ. Entomol.* 43:1419-1426
- Folmer, O, Black, M, Hoeh, W, Lutz, R, Vrijenhoek, R (1994) DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Mol. Mar. Biol. Biotechnol* 3:294-299
- Foucaud, J, Rey, O, Robert, S, Crespin, L, Orivel, J, Facon, B, Loiseau, A, Jourdan, H, Kenne, M, Masse, PSM, Tindo, M, Vonshak, M, Estoup, A (2013) Thermotolerance adaptation to human-modified habitats occurs in the native range of the invasive ant *Wasmannia auropunctata* before long-distance dispersal. *Evol. Appl.* 6:721-734
- Fournier, RE & Turgeon, JJ (2017) Surveillance during monitoring phase of an eradication programme against *Anoplophora glabripennis* (Motschulsky) guided by a spatial decision support system. *Biol. Invasions.* doi:10.1007/s10530-017-1505-2
- Fraimout, A, Debat, V, Fellous, S, Hufbauer, RA, Foucaud, J, Pudlo, P, Marin, J-M, Price, DK, Cattell, J, Chen, X, Deprá, M, Duyck, PF, Guedot, C, Kenis, M, Kimura, MT, Loeb, G, Loiseau, A, Martinez-Sañudo, I, Pascual, M, Richmond, MP, Shearer, P, Singh, N, Tamura, K, Xuéreb, A, Zhang, J, Estoup, A (2017) Deciphering the routes of invasion of *Drosophila suzukii* by means of ABC random forest. *Mol. Biol. Evol.* 34:980-996
- Franzen, M & Nilsson, SG (2012) Climate-dependant dispersal rates in metapopulations of burnet moths. *Journal of insect conservation*, 16: 941-947
- Futai, K (2013) Pine wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*. *Annual Reviews* 51:61-83

G

- Galil, BS (2007) Loss or gain? Invasive aliens and biodiversity in the Mediterranean Sea. *Mar. Pollut. Bull.* 55, 314-322
- Galil, BS, Gollasch, S, Minchin, D, Olenin, S (2009) Alien marine biota of Europe. In: DAISIE, Handbook of alien species in Europe. Springer, Berlin, 93-104
- Galtier, N, Nabholz, B, Glémin, S, Hurst, GDD (2009) Mitochondrial DNA as a marker of molecular diversity: A reappraisal. *Mol. Ecol.* 18, 4541-4550
- Gao, RT, Wang, BD, Li, GH, Reardon, R, Wu, Y, Yun, H (2000) Report on the cross-breeding between *Anoplophora glabripennis* (Motsch.) and *A. nobilis* Ganglbauer (Coleoptera: Cerambycidae). *Journal of Beijing Forestry University*, 22, 23-26 [In Chinese]

- Gardiner, BOC (2003) The possible cause of extinction of *Pieris brassicae wollastoni* Butler (Lepidoptera: Pieridae). *Entomol Gaz* 54:267-268
- Garnas, JR, Auger-Rozenberg, M-A, Roques, A, Bertelsmeier, C, Wingfield, MJ, Saccaggi, DL, Roy, HE, Slippers, B (2016) Complex patterns of global spread in invasive insects: eco-evolutionary and management consequences. *Biol. Invasions*. 18:935-952
- Gaskin, JF (2017) The role of hybridization in facilitating tree invasion. *AoB Plants* 9:plw079
- Gassó, N, Pyšek, P, Vilà, M, Williamson, M (2010) Spreading to a limit: The time required for a neophyte to reach its maximum range. *Divers. Distrib.* 16, 310-311
- Gerardo, NM, Parker, BJ (2014) Mechanisms of symbiont-conferred protection against natural enemies: An ecological and evolutionary framework. *Curr. Opin. Insect Sci.* 4, 8-14
- Ghalambor, CK, McKay, JK, Carroll, SP, Reznick, DN (2007) Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Funct. Ecol.* 21, 394-407
- Gibert, P, Hill, M, Pascual, M, Plantamp, C, Terblanche, JS, Yassin, A, Sgrò, CM (2016) *Drosophila* as models to understand the adaptive process during invasion. *Biol. Invasions* 18, 1089-1103
- Gilpin, ME & Soulé, ME (1986) Minimum viable populations: the processes of species 482 extinctions. In: Soulé, M. E. (ed.) *Conservation Biology: the Science of Scarcity and Diversity* pp. 13-34. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Gilroy, JJ, Avery, JD, Lockwood, JL (2016) Seeking International Agreement on What it Means To be "Native." *Conserv. Lett.* 10, 238-247
- Glazier, DS (2015) Is metabolic rate a universal "pacemaker" for biological processes? *Biol. Rev.* 90, 377-407
- Godoy, O, Valladares, F, Pilar, C-D (2011) Multispecies comparison reveals that invasive and native plants differ in their traits but not in their plasticity. *Functional Ecology*, 25:1248-1259
- Golumbia, T, Bland, L, Moore, K, Bartier, P (2008) History and current status of introduced vertebrates on Haida Gwaii. In *Lessons from the Islands: Introduced species and what they tell us about how ecosystems work* (Gaston, A.J. et al., eds), pp. 8-31, Canadian Wildlife Service
- Guichoux, E, Lagache, L, Wagner, S, Chaumeil, P, Léger, P, Lepais, O, Lepoittevin, C, Malausa, T, Revardel, E, Salin, F, Petit, RJ (2011) Current trends in microsatellite genotyping. *Mol. Ecol. Resour.* 11:591-611
- Guillemaud, T, Beaumont, MA, Ciosi, M, Cornuet, J-M, Estoup, A (2010) Inferring introduction routes of invasive species using approximate Bayesian computation on microsatellite data. *Heredity (Edinb.)*. 104:88-99
- Gurevitch, J, & Padilla, DK (2004) Are invasive species a major cause of extinctions? *Trends Ecol. Evol.* 19, 470-474

H

- Haack, RA, Bauer, LS, Gao, R, McCarthy, JJ, Miller, DL, Petrice, TR, Poland, TM (2006) *Anoplophora glabripennis* within tree distribution, seasonal development and host suitability in China and Chicago. *Gt. Lakes Entomol.* 39:169-183
- Haack, RA, Cavey, JF, Hoebeke, ER, Law, K (1996) *Anoplophora glabripennis*: A new tree-infesting exotic cerambycid invades New York. *Mich Entomol Soc Newsl* 41:1-3
- Haack, RA, Hérard, F, Sun, J, Turgeon, JJ (2010) Managing Invasive Populations of Asian Longhorned Beetle and Citrus Longhorned Beetle: A Worldwide Perspective. *Annu. Rev. Entomol.* 55:521-546
- Hahn, M, van Kleunen, M, Müller-Shärer, H (2012) Increased phenotypic plasticity to

- climate may have boosted the invasion success of polyploid *Centaurea stoebe*. PLoS One 7: e50284
- Hairston, NG, Ellner, SP, Geber, MA, Yoshida, T, Fox, JA (2005) Rapid evolution and the convergence of ecological and evolutionary time. Ecol. Lett. 8:1114-1127
- Hajek, AE & Kalb, DM (2007) Suitability of *Acer saccharum* and *Acer pensylvanicum* (Aceraceae) for rearing *Anoplophora glabripennis* (Coleoptera: Cerambycidae). Can. Entomol. 139:751-755
- Hajek, AE, Hurley, BP, Kenis, M, Garnas, JR, Bush, SJ, Wingfield, MJ, van Lenteren, JC, Cock, MJW (2016) Exotic biological control agents: A solution or contribution to arthropod invasions? Biol. Invasions 18:953-969
- Hajibabaei, M, Singer, GAC, Hebert, PDN, Hickey, DA (2007) DNA barcoding: how it complements taxonomy, molecular phylogenetics and population genetics. Trends Genet. 23:167-172
- Hall, RJ (2016) Hybridization helps colonizers become conquerors. PNAS 113:9963-9964
- Hanks, LM & Millar, JG (2016) Sex and Aggregation-Sex Pheromones of Cerambycid Beetles: Basic Science and Practical Applications. J. Chem. Ecol. 42, 631-654
- Haran, J, Koutroumpa, F, Magnoux, E, Roques, A, Roux, G (2015b) Ghost mtDNA haplotypes generated by fortuitous NUMTs can deeply disturb infra-specific genetic diversity and phylogeographic pattern. J Zool Syst Evol Res 53:109-115
- Haran, J, Roques, A, Bernard, A, Robinet, C, Roux, G (2015a) Altitudinal barrier to the spread of an invasive species: Could the pyrenean chain slow the natural spread of the pinewood nematode? PLoS One 10, e0134126
- de Haro, L, Labadie M, Chanseau P, Cabot C, Blanc-Brisset I, Penouil F (2010) Medical consequences of the Asian black hornet (*Vespa velutina*) invasion in South Western France. Toxicon 55:650-652
- Hawes, TC, Bale, JS, Worland, MR, Convey, P (2008) Trade-offs between microhabitat selection and physiological plasticity in the Antarctic springtail, *Cryptopygus antarcticus* (Willem). Polar Biol. 31, 681-689
- Hayward, SA, Rinehart, JP, Sandro, LH, Lee, RE, Denlinger, DL (2007) Slow dehydration promotes desiccation and freeze tolerance in the Antarctic midge *Belgica antarctica*. J Exp Biol 210:836-844
- Hebert, PDN, Ratnasingham, S, deWaard, JR (2003) Barcoding animal life: cytochrome c oxidase subunit 1 divergences among closely related species. Proc. Biol. Sci. 270 : S96-S99
- Heinrich, K, Bell, H, Weaver, R (2012) Determining the source of house flies (*Musca domestica*) using stable isotope analysis. Pest Manag Sci 68:31-37
- Heinrich, K & Collins, L (2016) Determining the geographical origin of Asian longhorn beetle (*Anoplophora glabripennis*) specimens using stable isotope and trace element analyses. Pest Manag. Sci. 73:967-975
- Hérard, F & Roques, A (2009) Current status of *Anoplophora* spp. in Europe and an update on suppression efforts USDA Interagency Research Forum on Invasive Species. Annapolis, Maryland, USA, Janvier 2009
- Hérard, F, Ciampitti, M, Maspero, M, Krehan, H, Benker, U, Boegel, C, Schrage, R, Bialooki, P (2006) *Anoplophora* species in Europe: infestations and management processes. EPPO Bull. 36, 470-474
- Hewitt, G (2000) The genetic legacy of the Quaternary ice ages. Nature 405:907-913
- Hill, MP, Chown, SL, Hoffmann, AA (2013) A predicted niche shift corresponds with increased thermal resistance in an invasive mite, *Halotydeus destructor*. Global Ecol. Biogeogr. 22: 942-951

- Hill, MP, Gallardo, B, Terblanche, JS (2017) A global assessment of climatic niche shifts and human influence in insect invasions. *Glob. Ecol. Biogeogr* 26:679-689
- Hiller, A & Lessios, HA (2017) Phylogeography of *Petrolisthes armatus*, an invasive species with low dispersal ability. *Sci. Rep.* 7:3359
- Hobbs, RJ, Higgs, E, Hall, CM, Bridgewater, P, Chapin, FS, Ellis, EC, Ewel, JJ, Hallett, LM, Harris, J, Hulvey, KB, Jackson, ST, Kennedy, PL, Kueffer, C, Lach, L, Lantz, TC, Lugo, AE, Mascaro, J, Murphy, SD, Nelson, CR, Perring, MP, Richardson, DM, Seastedt, TR, Standish, RJ, Starzomski, BM, Suding, KN, Tognetti, PM, Yakob, L, Yung, L (2014). Managing the whole landscape: Historical, hybrid, and novel ecosystems. *Front. Ecol. Environ.* 12, 557-564
- Hobbs, RJ, Higgs, E, Harris, JA (2009) Novel ecosystems: implications for conservation and restoration. *Trends Ecol. Evol.* 24, 599-605
- Hoddle, MS, Hoddle, CD, Faleiro, JR, El-Shafie, HAF, Jeske, DR, Sallam, AA (2015) How far can the red palm weevil (Coleoptera: Curculionidae) Fly? Computerized Flight Mill Studies with Field-Captured Weevils. *J. Econ. Entomol* 108, 2599-2609
- Hodek, I, van Emden, HF, Honek, A (2012) Ecology and behaviour of the ladybird beetles (Coccinellidae). Wiley- Blackwell, Chichester
- Hoffmann, BD & Broadhurst, LM (2016) The economic cost of managing invasive species in Australia. *Neobiota* 31:1-18
- Holmstrup, M, Baylay, M, Ramløv, H (2002) Supercool or dehydrate? An experimental analysis of overwintering strategies in small permeable Arctic invertebrates. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 99:5716-5720
- Holmstrup, M, Bayley, M, Ramlov, H (2002) Supercool or dehydrate? An experimental analysis of overwintering strategies in small permeable arctic invertebrates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99:5716-5720
- Hood-Nowotny, R, Knols, BGJ (2007) Stable isotope methods in biological and ecological studies of arthropods. *Entomol. Exp. Appl.* 124:3-16
- Hoos, PM, Whitman Miller, A, Ruiz, GM, Vrijenhoek, RC, Geller, JB (2010) Genetic and historical evidence disagree on likely sources of the Atlantic amethyst gem clam *Gemma gemma* (Totten, 1834) in California. *Divers. Distrib.* 16:582-592
- Hoover, K, Keena, M, Nehme, M, Wang, S, Meng P, Zhang A (2014) Sex-specific trail pheromone mediates complex mate finding behavior in *Anoplophora glabripennis* 40:169-180
- Hoyer-Tomiczek, U, Sauseng, G, Hoch, G (2016) Scent detection dogs for the Asian longhorn beetle, *Anoplophora glabripennis*. *EPPO Bull.* 46, 148-155
- Hu, J, Angeli, S, Schuetz, S, Luo, Y, Hajek, AE (2009) Ecology and management of exotic and endemic Asian longhorned beetle *Anoplophora glabripennis*. *Agric. For. Entomol.* 11:359-375
- Hufbauer, RA, Facon, B, Ravigné, V, Turgeon, J, Foucaud, J, Lee, CE, Rey, O, Estoup, A (2012) Anthropogenically induced adaptation to invade (AIAI): Contemporary adaptation to human-altered habitats within the native range can promote invasions. *Evol. Appl.* 5:89-101
- Hull-Sanders, H, Pepper, E, Davis, K, Trotter, RT (2017) Description of an establishment event by the invasive Asian longhorned beetle (*Anoplophora glabripennis*) in a suburban landscape in the northeastern United State. *PLoS One* 12: e0181655
- Hulme, E, Bacher, S, Kenis, M, Klotz, S, Kühn, I, Minchin, D, Nentwig, W, Olenin, S, Panov, V, Pergl, J (2008) Grasping at the routes of biological invasions : a framework for integrating pathways into policy. *J. Appl. Ecol.* 45:403-414
- Hulme, PE (2006) Beyond control: Wider implications for the management of biological invasions. *J. Appl. Ecol.* 43:835-847

Hulme, PE (2009) Trade, transport and trouble: Managing invasive species pathways in an era of globalization. *J. Appl. Ecol.* 46:10-18

Humair, F, Edwards, PJ, Siegrist, M, Kueffer, C (2014) Understanding misunderstandings in invasion science: why experts don't agree on common concepts and risk assessments. *NeoBiota* 20, 1-30

Human, KG & Gordon, DM (1996) Exploitation and interference competition between the invasive Argentine ant, *Linepithema humile*, and native ant species. *Oecologia*, 105:405-412

Hurley, BP, Garnas, J, Wingfield, MJ, Branco, M, Richardson, DM (2016) Increasing numbers and intercontinental spread of invasive insects on eucalypts. *Biol. Invasions* 18:921-93

Hurst, GDD & Jiggins, FM (2005) Problems with mitochondrial DNA as a marker in population, phylogeographic and phylogenetic studies: the effects of inherited symbionts. *Proc. Biol. Sci.* 272:1525-1534

Huxel, GR (1999) Rapid displacement of native species by invasive species: effects of hybridization. *Biol. Conserv.* 89:143-152

I J

Jactel, H, Castagnone, P, Mota, M, Piou, D, Robinet, C, Roux, G, Sarniguet, C, Tassus, X (2015) Request for an opinion on "the control strategy imposed by Implementing Decision 2012/535/EU of 26 September 2012 on emergency measures to prevent the spread within the European Union of *Bursaphelenchus xylophilus*". Rapport d'expertise collective, ANSES.

Jarošík, V, Kenis, M, Honěk, A, Skuhrovec, J, Pyšek, P (2015) Invasive insects differ from non-invasive in their thermal requirements. *PLoS One* 10, 1-11

Jarvis, CH & Baker, RHA (2001) Risk assessment for nonindigenous pests, I. Mapping the outputs of phenology models to assess the

likelihood of establishment. *Divers Distrib* 7: 223-235

Jeannel, R (1940) Croisière de Bougainville aux îles australes françaises. III. Coléoptères. Paris, France.

Jensen, AB, Palmer, KA, Boomsma, JJ, Pedersen, BV (2005) Varying degrees of *Apis mellifera ligustica* introgression in protected populations of the black honeybee, *Apis mellifera mellifera*, in northwest Europe. *Mol Ecol* 14:93-106

Jeschke, J, Gómez Aparicio, L, Haider, S, Heger, T, Lortie, C, Pyšek, P, Strayer, D (2012) Support for major hypotheses in invasion biology is uneven and declining. *NeoBiota* 14, 1-20.

Jeschke, JM, Bacher, S, Blackburn, TM, Dick, JTA, Essl, F, Evans, T, Gaertner, M, Hulme, PE, Kühn, I, Mrugała, A, Pergl, J, Pyšek, P, Rabitsch, W, Ricciardi, A, Richardson, DM, Sendek, A, Vilà, M, Winter, M, Kumschick, S (2014) Defining the impact of non-native species. *Conserv. Biol.* 28:1188-1194

Jolly, CJ, Shine, R, Greenlees, MJ (2015) The impact of invasive cane toads on native wildlife in southern Australia. *Ecol. Evol.* 5:3879-3894

Jousset, A, Schulz, W, Scheu, S, Eisenhauer, N (2011) Intraspecific genotypic richness and relatedness predict the invasibility of microbial communities. *ISME Journal* 5:1108-1114

K

Kang, AR, Kim, MJ, Park, IA, Kim, KY, Kim, I (2015) Extent and divergence of heteroplasmy of the DNA barcoding region in *Anapodisma miramae* (Orthoptera : Acrididae) 1736:1-10

Kappel, AP, Trotter, RT, Keena, MA, Rogan, J, Williams, CA (2017) Mapping of the Asian longhorned beetle 's time to maturity and risk to invasion at contiguous United States extent. *Biol. Invasions* 19:1999-2013

Kaufman, L (1992) Catastrophic changes in species-rich freshwater ecosystems. The lessons of Lake Victoria. *Bioscience* 42:846-858

- Kaufman, SR & Smouse, PE (2001) Comparing indigenous and introduced populations of *Melaleuca quinquenervia* (Cav.) Blake: response of seedlings to water and pH levels. *Oecologia*, 127:487-494
- Keane, RM & Crawley, MJ (2002) Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution* 17:164-170
- Keena, MA & Moore, PM (2010) Effects of Temperature on *Anoplophora glabripennis* (Coleoptera : Cerambycidae) Larvae and Pupae. *Physiol. Ecol.* 39:1323-1335
- Keena, MA (2002) *Anoplophora glabripennis* (Coleoptera: Cerambycidae) Fecundity and longevity under laboratory conditions: comparison of populations from New York and Illinois on *Acer saccharum*. *Environ. Entomol.* 31:490-498
- Keena, MA (2005) Pourable artificial diet for rearing *Anoplophora glabripennis* (Coleoptera: Cerambycidae) and methods to optimize larval survival and synchronize development. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 98:536-547
- Keena, MA (2006) Effects of Temperature on *Anoplophora glabripennis* (Coleoptera: Cerambycidae) Adult Survival, Reproduction, and egg hatch. *Popul. Ecol.* 35:912-921
- Keller, RP, Geist, J, Jeschke, J, Kühn, I (2011) Invasive species in Europe: ecology , status , and policy. *Environmental Sciences Europe* 23:8-11
- Kelty, JD, Killian, KA, Lee, REJ (1996) Cold shock and rapid cold-hardening of pharate adult flesh flies (*Sarcophaga crassipalpis*): effects on behaviour and neuromuscular function following eclosion. *Physiol. Entomol.* 21:283-288
- Kenis, M, Auger-Rozenberg, M-A, Roques, A, Timms, L, Péré, C, Cock, MJW, Settele, J, Augustin, S, Lopez-Vaamonde, C (2009) Ecological effects of invasive alien insects. *Biol. Invasions* 11:21-45
- Kenis, M, Nacambo, S, Leuthardt, FL, Di Domenico, F, Haye, T (2013) The box tree moth, *Cydalima perspectalis*, in Europe : horticultural pest of environmental disaster? *Aliens* 33:38-41
- Kenis, M, Roy, HE, Zindel, R, Majerus, MEN (2008) Current and potential management strategies against *Harmonia axyridis*. *Biocontrol* 53:235-252
- Kerdelhué, C & Rasplus, J-Y (2002) Le séquençage des acides nucléiques et les méthodes d'analyse des données moléculaires en phylogénie. *Bull. la Société Entomol. Fr.* Nov 2002
- Kerdelhué, C, Boivin, T, Burban, C (2014) Contrasted invasion processes imprint the genetic structure of an invasive scale insect across southern Europe. *Heredity* 113 :390-400
- Kim, KS & Sappington, TW (2013) Microsatellite data analysis for population genetics. *Methods Mol Biol.* 1006:271-295
- Kimbrow, DL, Cheng, BS, Grosholz, ED (2013) Biotic resistance in marine environments. *Ecol. Lett.* 16:821-833
- Kirichenko, N, Triberti, P, Ohshima, I, Haran, J, Byun, B-K, Li, H, Augustin, S, Roques, A, Lopez-Vaamonde, C (2017) From east to west across the Palearctic: Phylogeography of the invasive lime leaf miner *Phyllonorycter issikii* (Lepidoptera: Gracillariidae) and discovery of a putative new cryptic species in East Asia. *PLoS One* 12, e0171104
- Kleynhans, E, Clusella-Trullas, S, Terblanche, JS (2014) Impacts of environmental variability on desiccation rate, plastic responses and population dynamics of *Glossina pallidipes*. *J. Evol. Biol.* 27:337-48
- Kobey, R & Montooth, KL (2013) Mortality from dessication contributes to a genotype-by-temperature interaction for cold survival in *Drosophila melanogaster*. *J. Exp. Biol.* 216:1174-1182
- Koch, RL (2003) The multicolored Asian lady beetle, *Harmonia axyridis*: a review of its biology, uses in biological control, and non-target impacts. *J Insect Sci* 3 :1-16

- Kolbe, JJ, Glor, RE, Schettino, LRG, Lara, AC, Larson, A, Losos, JB (2004) Genetic variation increases during biological invasion by a Cuban lizard. *Nature* 431:177-181
- Košťál, V, Korbelová, J, Rozsypal, J, Zahradníčková, H, Cimlová, J, Tomčala, A, Šimek, P (2011) Long-term cold acclimation extends survival time at 0°C and modifies the metabolomic profiles of the larvae of the fruit fly *Drosophila melanogaster*. *PLoS One* 6: e25025
- Košťál, V, Yanagimoto, M, Bastl, J (2006) Chilling-injury and disturbance of ion homeostasis in the coxal muscle of the tropical cockroach (*Nauphoeta cinerea*). *Comp. Biochem. Physiol. B.* 143:171-9
- Koutroumpa, FA, Lieutier, F, Roux-Morabito, G (2009) Incorporation of mitochondrial fragments in the nuclear genome (Numts) of the longhorned beetle *Monochamus galloprovincialis* (Coleoptera, Cerambycidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 47: 141–148
- Kovacs, KF, Haight, RG, Mccullough, DG, Mercader, RJ, Siegert, NW, Liebhold, AM (2010) Cost of potential emerald ash borer damage in US communities, 2009 - 2019. *Ecol. Econ.* 69:569-578
- Kumschick, S, Bacher, S, Evans, T, Marková, Z, Pergl, J, Pyšek, P, Vaes-Petignat, S, van der Veer, G, Vilà, M, Nentwig, W (2015b) Comparing impacts of alien plants and animals in Europe using a standard scoring system. *J. Appl. Ecol.* 52:552-561
- Kumschick, S, Gaertner, M, Vilà, M, Essl, F, Jeschke, JM, Pyšek, P, Ricciardi, A, Bacher, S, Blackburn, TM, Dick, JTA, Evans, T, Hulme, PE, Kühn, I, Mrugala, A, Pergl, J, Rabitsch, W, Richardson, DM, Sendek, A, Winter, M (2015a) Ecological impacts of alien species: Quantification, scope, caveats, and recommendations. *Bioscience* 65:55-63
- Ladoukakis, ED & Zouros, E (2001) Direct evidence for homologous recombination in mussel (*Mytilus galloprovincialis*) mitochondrial DNA. *Mol. Biol. Evol.* 18:1168-1175
- Lande, R (2014) Evolution of phenotypic plasticity in colonizing species. *Mol. Ecol.* 24:2038-2045
- Langkilde, T, Thawley, CJ, Robbins, TR (2017) Behavioral adaptations to invasive species: benefits, costs, and mechanisms of change, advances in the study of behavior. Elsevier Ltd. doi:10.1016/bs.asb.2016.12.003
- Lantschner, MV, Villacide, JM, Garnas, JR, Croft, P, Carnegie, AJ, Liebhold, AM, Corley, JC (2014) Temperature explains variable spread rates of the invasive woodwasp *Sirex noctilio* in the Southern Hemisphere. *Biol. Invasions* 16:329-339
- Lawson Handley, L-J, Estoup, A, Evans, DM, Thomas, CE, Lombaert, E, Facon, B, Aebi, A, Roy, HE (2011) Ecological genetics of invasive alien species. *BioControl* 56:409-428
- Lee, CE (2002) Evolutionary genetics of invasive species. *Trends in Ecology & Evolution* 17:386-391
- Lee, WJ & Brey, PT (2013) How microbiomes influence metazoan development: insights from history and *Drosophila* modeling of gut-microbiome interactions. *Annu Rev Cell Dev Biol* 29:571-592
- Lesieur, V (2014) Invasion de la punaise américaine *Leptoglossus occidentalis* en Europe: une contribution à la compréhension des invasions fulgurantes. PhD Thesis, Orléans University
- Levine JM & D'Antonio CM (1999) Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos* 87:15-26
- Levine, JM, Adler, PB, Yelenik, SG (2004) A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecol. Lett.* 7:975-989

L

- Li, S-R, Wang, Y, Ma, L, Zeng, Z-G, Bi, J-H, Du, W-G (2017) Thermal ecology of three coexistent desert lizards: Implication for habitat divergence and thermal vulnerability. *Journal of Comparative Physiology B* <https://doi.org/10.1007/s00360-017-1087-4>
- Liebhold, AM, Brockerhoff, EG, Garrett, LJ, Parke, JL, Britton, KO (2012) Live plant imports: the major pathway for forest insect and pathogen invasions of the US. *Frontiers Ecol Environ* 10:135-143
- Liebhold, AM, Yamanaka, T, Roques, A, Augustin, S, Chown, SL, Brockerhoff, EG, Pyšek, P (2016) Global compositional variation among native and non-native regional insect assemblages emphasizes the importance of pathways. *Biol. Invasions* 18:893-905
- Lingafelter SW & Hoebeke ER (2002) Revision of *Anoplophora* (Coleoptera: Cerambycidae). Entomological Society of Washington, Washington, D.C.
- Llewelyn, J, Phillips, BL, Alford, RA, Schwarzkopf L, Shine, R (2010) Locomotor performance in an invasive species: Cane toads from the invasion front have greater endurance, but not speed, compared to conspecifics from a long-colonised area. *Oecologia* 162:343-348
- Lombaert, E, Estoup, A, Facon, B, Joubard, B, Grégoire, J-C, Jannin, A, Blin, A, Guillemaud, T (2014a) Rapid increase in dispersal during range expansion in the invasive ladybird *Harmonia axyridis*. *Journal of Evolutionary Biology* 27:508-517
- Lombaert, E, Guillemaud, T, Cornuet, J-M, Malausa, T, Facon, B, Estoup, A (2010) Bridgehead effect in the worldwide invasion of the biocontrol harlequin ladybird. *PLoS One* 5:e9743
- Lombaert, E, Guillemaud, T, Lundgren, J, Koch, R, Facon, B, Grez, A, Loomans, A, Malausa, T, Nedved, O, Rhule, E, Staverlokk, A, Steenberg, T, Estoup, A (2014b) Complementarity of statistical treatments to reconstruct worldwide routes of invasion: The case of the Asian ladybird *Harmonia axyridis*. *Mol Ecol* 23: 5979-5997
- Lombaert, E, Guillemaud, T, Thomas, CE, Handley, LJJ, Li, J, Wang, S, Pang, H (2011) Inferring the origin of populations introduced from a genetically structured native range by approximate Bayesian computation: case study of the invasive ladybird *Harmonia axyridis*. *Mol Ecol* 20:4654-4670
- Lopez, VM, Clanahan, MNMC, Graham, L, Hoddle, MMS, Mcclanahan, MN, Graham, L, Hoddle, MMS (2014) Assessing the flight capabilities of the goldspotted oak borer (Coleoptera : buprestidae) with computerized flight mills. *J. Econ. Entomol.* 107:1127-1135
- Lopez, VM, Hoddle, MS, Francese, JA, Lance, DR, Ray, AM (2017) Assessing flight potential of the invasive Asian Longhorned Beetle (Coleoptera: Cerambycidae) with computerized flight mills. *J. Econ. Entomol.* doi:10.1093/jee/tox0
- Lovett, GM, Canham, CD, Arthur, MA, Weathers, KC, Fitzhugh, RD (2006) Forest ecosystem responses to exotic pests and pathogens in eastern North America 56:395-405
- Lowe, S, Browne, M, Boudjelas, S, De Poorter, M (2000) 100 of the world's worst invasive alien species. A selection from the Global Invasive Species Database.
- Lu, M, Hulcr, J, Sun, J (2016) The role of symbiotic microbes in insect invasions. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 47:487-505
- Lu, W, Wang, Q, tian, M-Y, Xu, J, Lv, J, Wei, S-G, Qin, A-Z (2013) Reproductive Traits of *Glenea cantor* (Coleoptera: Cerambycidae: Lamiinae). *Journal of Economic Entomology* 106:215-220
- Lunt, DH & Hyman, BC (1997) Animal mitochondrial DNA recombination. *Nature* 387:247
- Luo, SJ, Zhang, Y, Johnson, WE, Miao, L, Martelli, P, Antunes, A, Smith, JLD, O'Brien, SJ (2014)

Sympatric Asian felid phylogeography reveals a major Indochinese-Sundaic divergence. *Mol. Ecol.* 23, 2072-2092

M

Mack, RN, Simberloff, D, Lonsdale, WM, Evans, H, Clout, M, Bazzaz, FA (2000) Biotic invasions: Causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* 10:689-710

Maclean, HJ, Higgins, JK, Buckley, LB, Kingsolver, JG (2016) Geographic divergence in upper thermal limits across insect life stages: does behavior matter? *Oecologia* 181:107-114

Macleod, A, Evans, HF, Baker, RHA (2002) An analysis of pest risk from an Asian longhorn beetle (*Anoplophora glabripennis*) to hardwood trees in the European community. *Crop Prot* 21:635-645

Mallet, J (2005) Hybridization as an invasion of the genome. *Trends in Ecology and Evolution* 20:229-237

Maron, JL, Vilà, M (2001) When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses. *Oikos* 95:361-373

Martinez, J, Longdon, B, Bauer, S, Chan, YS, Miller, WJ, Bourtzis, K, Teixeira, L, Jiggins, FM (2014) Symbionts commonly provide broad spectrum resistance to viruses in insects: A comparative analysis of Wolbachia Strains. *PLoS Pathog.* 10: e1004369

Mas, H, Hernández, R, Villaroya, M, Sánchez, G, Pérez-Laorga, E, González, E, Ortiz, A, Lencina, J L, Rovira, J, Marco, M, Pérez, V, Gil, M, Sánchez-García, F J, Bordón, P, Pastor, C, Biel, M J, Montagud, L, Gallego, D (2013) Dispersal behavior and long distance flight capacity of *Monochamus galloprovincialis* (Olivier 1795). In: Schröder, T. (ed.), Pine Wilt Disease Conference 2013, pp. 22, Braunschweig, ISSN: 1866-590X

Mason, CJ, Scully, ED, Geib, SM, Hoover, K (2016) Contrasting diets reveal metabolic plasticity in the tree-killing beetle, *Anoplophora glabripennis* (Cerambycidae: Lamiinae). *Sci. Rep.* 6:33813

Matthysen, E (2012) Multicausality of dispersal: a review. Chapter 1 In : Clobert J et al. Oxford University Press. Dispersal Ecology and Evolution.

McDowell, SCL (2002) Photosynthetic characteristics of invasive and non-invasive species of *Rubus* (Rosaceae). *Am. J. Bot.*, 89:1431-1438

McKenna, DD, Scully, ED, Pauchet, Y, Hoover, K, Kirsch, R, Geib, SM, Mitchell, RF., Waterhouse, RM, Ahn, S-J, Arsala, D, Benoit, JB, Blackmon, H, Bledsoe, T, Bowshe, JH, Busch, A, Calla, B, Chao, H, Childers, AK, Childers, C, Charke, DJ, Cohen, L, Demuth, JP, Dinh, H, Doddapaneni, H, Dolan, A, Duan, JJ, Dugan, S., Friedrich, M, Glastad, KM, Goodisman, MAD, Haddad, S, Han, Y, Hughes, DST, Ioannidis, P, Johnston, JS, Jones, JW, Kuhn, LA, Lance, DR, Lee, C-Y, Lee, SL, Lin, H, Lynch, JA, Moczek, AP, Murali, SC, Muzny, DM, Nelson, DR, Palli, SR, Panfilio, KA, Pers, D, Poelchau, MF, Quan, H, Qu, J, Ray, AM, Rinehart, J, Robertson, HM, Roehrdanz, R, Rosendale, AJ, Shin, S, Silva, C, Torson, AS, Vargas Jentzsch, IM, Werren, JH, Worley, KC, Yocum, G, Zdobnov, EM, Gibbs, RA, Richards, S (2016) Genome of the Asian longhorned beetle (*Anoplophora glabripennis*), a globally significant invasive species, reveals key functional and evolutionary innovations at the beetle-plant interface. *Genome Biol.* 17:227

McKinney, ML & Lockwood, JL (1999) Biotic homogenization: A few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends Ecol. Evol.* 14:450-453

McKinney, ML (2008) Effects of urbanization on species richness: A review of plants and animals. *Urban Ecosystems* 11:161-176

Meng, PS, Hoover, K, Keena, MA (2015) Asian Longhorned Beetle (Coleoptera: Cerambycidae), an introduced pest of maple

and other hardwood trees in North America and Europe. *J. Integr. Pest Manag.* 6:4-4.

Meng, PS, Trotter, RT, Keena, MA, Baker, TC, Yan, S, Schwartzberg, E, Hoover, K (2014) Effects of pheromone and plant volatile release rates and ratios on trapping *Anoplophora glabripennis* (Coleoptera : Cerambycidae) in China. *Environ. Entomol.* 43:1379–1388

Meraner, A, Venturi, A, Ficetola, GF, Rossi, S, Candiatto, A, Gandolfi, A (2013) Massive invasion of exotic *Barbus barbus* and introgressive hybridization with endemic *Barbus plebejus* in Northern Italy: where , how and why ? *Mol. Ecol.* 22:5295-5312

Meyer, CP & Paulay, G (2005) DNA barcoding: Error rates based on comprehensive sampling. *PLoS Biol.* 3:1-10

Miller, DR & Rabaglia, RJ (2009) Ethanol and (-)-alpha-Pinene: attractant kairomones for bark and ambrosia beetles in the southeastern US. *J Chem Ecol* 35:435-448

Millette, KL, Xu, S, Witt, JDS, Cristescu, ME (2011) Pleistocene-driven diversification in freshwater zooplankton: Genetic patterns of refugial isolation and postglacial recolonization in *Leptodora kindtii*. 56:1725-1736

Monceau, K, Bonnard, O, Thiéry, D (2014) *Vespa velutina*: a new invasive predator of honeybees in Europe. *J Pest Sci* 87:1-16

Morewood, AWD, Neiner, PR, Mcneil, JR, Sellmer, JC, Hoover, K (2003) Oviposition preference and larval performance of *Anoplophora glabripennis* (Coleoptera: Cerambycidae) in four Eastern North American hardwood tree species. *Environ. Entomol.* 32:1028-1034

Moritz, C & Cicero, C (2004) DNA barcoding: Promise and pitfalls. *PLoS Biol.* 2:e354

Morris, MRJ, & Rogers, SM (2013) Overcoming maladaptive plasticity through plastic compensation. *Current Zoology* 59:526-536.

Morrison, LW (2002) Long-term impacts of an arthropod-community invasion by the imported fire ant , *Solenopsis invicta*. *Ecology* 83:2337-2345

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

Myers, N (1990) The biodiversity challenge: Expanded hot-spot analysis. *The Environmentalist* 10:243-256

Myers, N, Mittermeier, RA, Mittermeier, CG, da Fonseca, GAB, Kent, J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858

N

Nehme, ME, Keena, MA, Zhang, A, Baker, TC, Xu, Z, Hoover, K (2010) Evaluating the use of male-produced pheromone components and host volatiles in two trap designs to monitor *Anoplophora glabripennis*. *Environ. Entomol.* 39: 169-176

Nehme, ME, Trotter, RT, Keena, MA, Farland, CMC, Coop, J, Meng, P, Moraes, CMDE, Mescher, MC, Hoover, K (2014) Development and evaluation of a trapping system for *Anoplophora glabripennis* (Coleoptera : Cerambycidae) in the United States. *Environ. Entomol.* 43: 1034-1044

Normile, D (2004) Invasive species. Expanding trade with China creates ecological backlash. *Science* 306, 968-969

Nowak, DJ, Pasek, JE, Sequeira, RA, Crane, DE, Mastro, VC (2001) Potential effect of *Anoplophora glabripennis* (Coleoptera : Cerambycidae) on Urban Trees in the United States. *J. Econ. Entomol.* 94: 116-122

Nuñez, AL, Tricarico, E, Panov, VE, Cardoso, AC, Katsanevakis, S (2015) Pathways and gateways of freshwater invasions in Europe. *Aquatic Invasions* 10:359-370

Nuñez, MA & Simberloff, D (2005) Invasive species and the cultural keystone species concept. *Ecology and Society* 10: r4

Nyamukondiwa, C, Kleynhans, E, Terblanche, JS (2010) Phenotypic plasticity of thermal tolerance contributes to the invasion potential of Mediterranean fruit flies (*Ceratitis capitata*). *Ecol. Entomol.* 35, 565-575

O

Ongagna, P, Giuge, L, Iperiti, G, Ferran, A (1993) Life-cycle of *Harmonia axyridis* (Col, Coccinellidae) in its Area of Introduction - South-Eastern France. *Entomophaga* 38:125-128

O'Reilly-Nugent, A, Palit, R, Lopez-Aldana, A, Medina-Romero, M, Wandrag, E, Duncan, RP (2016) Landscape Effects on the Spread of Invasive Species. *Curr. Landsc. Ecol. Reports*. doi:10.1007/s40823-016-0012-y

Orlov, YI & Ivanov, BG (1978) On the introduction of the Kamchatka king crab *Paralithodes camtschatica* (Decapoda: Anomura: Lithodidae) into the Barents Sea. *Marine Biology* 48:373-375

Orlova-bienkowskaja, MJ (2015) Cascading ecological effects caused by the establishment of the emerald ash borer *Agrilus planipennis* (Coleoptera : Buprestidae) in European Russia. *Eur. J. Entomol* 112 :778-789

P

Palacio-López, K, Gianoli, E (2011) Invasive plants do not display greater phenotypic plasticity than their native or non-invasive counterparts: A meta-analysis. *Oikos* 120:1393-1401

Pan, HY (2005) Review of the Asian Longhorned Beetle research, biology, distribution and management in China Forest Resources Development Service, Working Paper FBS/6E

Parker, IM, Rodriguez, J, Loik, ME (2003) An evolutionary approach to understanding the

biology of invasions: local adaptation and general-purpose genotypes in the weed *Verbascum thapsus*. *Cons Biol* 17:59-72

Parker, IM, Simberloff, D, Lonsdale, W, Goodell, K, Wonham, M, Kareiva, P, Williamson, M, Von Holle, B, Moyle, P, Byers, J, Goldwasser, L (1999) Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biol. Invasions* 1:3-19

Pascual, M, Chapuis, MP, Mestres, F, Mestres, J, Balanyà, R, Huey, RB, Gilchrist, W, Serra, L, Estoup, A (2007) Introduction history of *Drosophila subobscura* in the New World: a microsatellite-based survey using ABC methods. *Mol. Ecol.* 16:3069-3083

Peischl, S & Excoffier, L (2015) Expansion load: recessive mutations and the role of standing genetic variation. *Mol. Ecol.* 24: 2084-2094

Pennacchio, F, Peverieri, GS, Jucker, C, Allegro, G, Roversi, PF (2012) A key for the identification of the larvae of *Anoplophora chinensis*, *Anoplophora glabripennis* and *Psacotheta hilaris* (Coleoptera Cerambycidae Lamiinae) in Europe 95:57-65

Péré, C, Augustin, S, Tomov, R, Peng, L-H, Turlings, TCJ, Kenis, M (2010) Species richness and abundance of native leaf miners are affected by the presence of the invasive horse-chestnut leaf miner. *Biological invasions* 12:1011-1021

Pergl, J, Pyšek, P, Bacher, S, Essl, F, Genovesi, P, Harrower, CA, Hulme, PE, Jeschke, JE, Kenis, M, Kühn, I, Perglová, I, Rabitsch, W, Roques, A, Roy, DB, Roy, HE, Vilà, M, Winter, M, Nentwig, W (2017) Troubling travellers: are ecologically harmful alien species associated with particular introduction pathways? *NeoBiota* 32:1-20

Pfrender, ME, Spitze, K, Hicks, J, Morgan, K, Latta, L, Lynch, M (2000) Lack of concordance between genetic diversity estimates at the molecular and quantitative-trait levels. *Conservation Genetics* 1:263-269.

Phillips, BL, Brown, GP, Travis, JMJ, Shine, R (2008) Reid's Paradox Revisited: The Evolution

of Dispersal Kernels during Range Expansion. *Am. Nat.* 172:S34-S48

Pieterse, W, Terblanche, JS, Addison, P (2016) Do thermal tolerances and rapid thermal responses contribute to the invasion potential of *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae)? *J. Insect Physiol* 98:1-6

Pigliucci, M (2005) Evolution of phenotypic plasticity: Where are we going now? *Trends Ecol. Evol.* 20:481-486

Pimentel, D, Lach, L, Zuniga, R, Morrison, D (2000) Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *BioScience* 50:53-65

Pimentel, D, McNair, S, Janecka, J, Wightman, J, Simmonds, C, O'Connell, C, Wong, E, Russel, L, Zern, J, Aquino, T, Tsomondo, T (2001) Economic and environmental threats of alien plant, animal, and microbe invasions. *Agr Ecosyst Environ* 84:1-20

Pimentel, D, Zuniga, R, Morrison, D (2005) Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecol. Econ.* 52:273-288

Piry, S, Alapetite, A, Cornuet, J-M, Paetkau, D, Baudouin, L, Estoup, A (2004) GENECLASS2: A Software for Genetic Assignment and First-Generation Migrant Detection. *Journal of Heredity* 95:536-539

Piyaphongkul, J, Pritchard, J, Bale, J (2014) Effects of acclimation on the thermal tolerance of the brown planthopper *Nilaparvata lugens* (Stål). *Agric. For. Entomol.* 16:174-183

Porth, EF, Dandy, N, Marzano, M (2015) "My garden is the one with no trees:" Residential Lived Experiences of the 2012 Asian Longhorn Beetle Eradication Programme in Kent, England. *Hum. Ecol.* 43:669-679

Poutsma, J, Loomans, AJM, Aukema, B, Heijerman, T (2008) Predicting the potential geographical distribution of the harlequin ladybird, *Harmonia axyridis*, using the CLIMEX model. *Biocontrol* 53: 103-125

Prakash, B & Puttaraju, H (2006) Wolbachia endosymbiont in some insect pests of sericulture. *Curr. Sci.* 90:1671-1674

Prentis, PJ, Wilson, JRU, Dormontt, EE, Richardson, DM, Lowe, AJ (2008) Adaptive evolution in invasive species. *Trends in Plant Science* 13:288-294

Pudlo, P, Marin, J-M, Estoup, A, Cornuet, J-M, Gautier, M, Robert, CP (2015) Reliable ABC model choice via random forests. *Bioinformatics* 32:859-866

Pyšek, P, Richardson, D (2010) Invasive species, environmental change and management and health. *Annu Rev Environ Resour* 35:25-55

Q R

Rabitsch, W (2010) Pathways and vectors of alien arthropods in Europe. Chapter 3. In: Roques A et al. (Eds) Alien terrestrial arthropods of Europe. *BioRisk* 4: 27-43

Rako, L & Hoffmann, AA (2006) Complexity of the cold acclimation response in *Drosophila melanogaster*. *J. Insect Physiol.* 52:94-104

Ranius, T (2006) Measuring the dispersal of saproxylic insects: A key characteristic for their conservation. *Popul. Ecol.* 48:177-188

Rassati, D, Faccoli, M, Petrucco Toffolo, E, Battisti, A, Marini, L (2015) Improving the early detection of alien wood-boring beetles in ports and surrounding forests. *Journal of Applied Ecology* 52:50-58

Rassati, D, Toffolo, EP, Roques, A, Battisti, A, Faccoli, M (2014) Trapping wood boring beetles in Italian ports: a pilot study. *Journal of Pest Science* 87:61-69

Ratnasingham, S & Hebert, PDN (2007) BOLD: The Barcode of Life Data System (<http://www.barcodinglife.org>). *Mol. Ecol. Notes* 7:355-364.

Raychoudhury, R, Grillenberger, BK, Gadau, J, Bijlsma, R, van de Zande, L, Werren, JH, Beukeboom, LW (2010) Phylogeography of

- Nasonia vitripennis* (Hymenoptera) indicates a mitochondrial-Wolbachia sweep in North America. *Heredity* 104:318-326
- Reed, DH & Frankham, R (2001) How closely correlated are molecular and quantitative measures of genetic variation? a Meta-Analysis. *Evolution* 55:1095
- Renault, D, Hance, T, Vannier, G, Vernon, P (2003) Is body size an influential parameter in determining the duration of survival at low temperatures in *Alphitobius diaperinus* Panzer (Coleoptera: Tenebrionidae)? *J. Zool.* 259:381-388
- Renault, D, Laparie, M, McCauley, SJ, Bonte, D (2018) Environmental adaptations, ecological filtering and dispersal are central to insect invasions. *Annual Review of Entomology*, 63, *in press*.
- Ricciardi, A, Hoopes, MF, Marchetti, MP, Lockwood, JL (2013) Progress toward understanding the ecological impacts of nonnative species. *Ecol Monogr* 83:263-282
- Richards, CL, Bosssdorf, O, Muth, NZ, Gurevitch, J, Pigliucci, M (2006) Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecol. Lett.* 9:981-993
- Richards, CL, Pennings, SC, Donovan, LA (2005) Habitat range and phenotypic variation in salt marsh plants 176:263-273
- Richardson, DM & Ricciardi, A (2013) Misleading criticisms of invasion science: A field guide. *Divers. Distrib.* 19:1461-1467
- Richardson, DM, Pyšek, P, Rejmanek, M, Barbour, MG, Panetta, FD, West, CJ (2000) Naturalization and invasion of alien plants: Concepts and definitions. *Divers Distrib* 6:93-107
- Richardson, DM, Pyšek, P, Rejmanek, M, Barbour, MG, Panetta, FD, West, CJ (2000) Naturalization and Invasion of Alien Plants: Concepts and Definitions. *Divers. Distrib.* 6:93-107
- Rius, M, & Darling, JA (2014) How important is intraspecific genetic admixture to the success of colonising populations? *Trends Ecol Evol.* 29: 233-242
- Robert, CP, Cornuet, J, Marin, J, Pillai, NS (2011) Lack of confidence in approximate Bayesian computation model choice. *PNAS* 108:15112-15117
- Robinet, C, Suppo, C, Darrouzet, E (2016) Rapid spread of the invasive yellow-legged hornet in France : the role of human-mediated dispersal and the effects of control measures. *J. Appl. Ecol.* 54:205-215
- Roderick, GK & Navajas, M (2003) Genes in new environments: Genetics and evolution in biological control. *Nat. Rev. Genet.* 4:889-899
- Rodriguez, LF (2006) Can invasive species facilitate native species? Evidence of how, when and why these impacts occur. *Biological Invasions* 8:927-939
- Roman, J & Darling, JA (2007) Paradox lost: genetic diversity and the success of aquatic invasions. *Trends Ecol. Evol.* 22:454-464
- Roques, A (2010a) Alien forest insects in a warmer world and a globalised economy: Impacts of changes in trade, tourism, and climate on forest biosecurity. *New Zeal J For Sci* 40: 77-94
- Roques, A (2010b) Taxonomy, time and geographic patterns. Chapter 2. In: Roques A et al. (Eds) *Alien terrestrial arthropods of Europe*. *BioRisk* 4: 11-26
- 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. *Biol. Invasions* 18:907-920
- Roques, A, Fan, J-T, Courtial, B, Zhang, Y-Z, Yart, A, Auger-Rozenberg, M-A, Denoux, O, Kenis, M, Baker, R, Sun, J-H (2015) Planting sentinel

European trees in Eastern Asia as a novel method to identify potential insect pest invaders. Plos One 10:e0120864

Roques, A, Fan, J-T, Javal, M, Haran, J, Courtin, C, Denux, O. First results of a multilure trapping program to detect exotic Cerambycids at ports of entry in France. En préparation

Roques, A, Rabitsch, W, Rasplus, J-Y, Lopez-Vaamonde, C, Nentwig, W, Kenis, M (2009) Alien terrestrial invertebrates of Europe. In: Hulme PE, Nentwig W, Pyšek P, Vilà M (eds) DAISIE: handbook of alien species in Europe. Springer, Dordrecht, pp 63-79

Roques, L, Garnier, J, Hamel, F, Klein, E.K (2012) Allee effect promotes diversity in traveling waves of colonization. PNAS 109 :8828-8833

Rosa, CE, Figueiredo, MA, Lanes, CFC, Almeida, DV, Monserrat, JM, Marins, LF (2008) Metabolic rate and reactive oxygen species production in different genotypes of GH-transgenic zebrafish. Comp. Biochem. Physiol. B 149:209-214

Roy, HE & Brown, PMJ (2015) Ten years of invasion: *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae) in Britain. Ecol Entomol 40:336-348

Roy, HE, Adriaens, T, Isaac, NJB, Kenis, M, Onkelinx, T, San Martin, G, Brown, PMJ, Hautier, L, Poland, R, Roy, DB, Comont, R, Eschen, R, Frost, R, Zindel, R, Van Vlaenderen, J, Nedvěd, O, Ravn, HP, Grégoire, J-C, de Biseau, J-C, Maes D (2012) Invasive alien predator causes rapid declines of native European ladybirds. Divers Distrib 18:717-725

Roy, HE, Brown, PMJ, Adriaens, T, Berkvens, N, Borges, I, Clusella-Trullas, S, Comont, RF, De Clercq, P, Eschen, R, Estoup, A, Evans, EW, Facon, B, Gardiner, MM, Gil, A, Grez, AA, Guillemaud, T, Haelewaters, D, Herz, A, Honek, A, Howe, AG, Hui, C, Hutchison, WD, Kenis, M, Koch, RL, Kulfan, J, Lawson Handley, L, Lombaert, E, Loomans, A, Losey, J, Lukashuk, AO, Maes, D, Magro, A, Murray, KM, San Martin, G, Martinkova, Z, Minnaar, IA, Nedved,

O, Orlova-Bienkowskaja, MJ, Osawa, N, Rabitsch, W, Ravn, HP, Rondoni, G, Rorke, SL, Ryndevich, SK, Saethre, M-G, Sloggett, JJ, Soares, AO, Stals, R, Tinsley, MC, Vandereycken, A, van Wielink, P, Vigišová, Zach, P, Zakharov, IA, Zaviezo, T, Zhao, Z (2015) The harlequin ladybird , *Harmonia axyridis*: global perspectives on invasion history and ecology. Biol. Invasions 18:997-1044

Roy, HE, Hesketh, H, Purse, BV, Eilenberg, J, Santini, A, Scalera, R, Stentiford, GD, Adriaens, T, Bacela-Spychalska, K, Bass, D, Beckmann, KM, Bessell, P, Bojko, J, Booy, O, Cardoso, AC, Essl, F, Groom, Q, Woodward, S, Wynns, AA, Dunn, AM (2016) Alien pathogens on the horizon: opportunities for predicting their threat to wildlife. Conserv. Lett. 0:1-8 doi:10.1111/conl.12297

Ruiz, GM, Rawlings, TK, Dobbs, FC, Drake, LA, Mullady, T, Huq, A, Colwell, RR (2000) Global spread of microorganisms by ships. Nature 408:49-50

S

Sakai, AKA, Allendorf, FWF, Holt, JSJ, Lodge, DM, Molofsky, J, With, KA, Baughman, S, Cabin, RJ, Cohen, JE, Ellstrand, NC, McCauley, DE, O'Neil, P, Parker, IM, Thompson, JN, Weller, SG (2001) The population biology of invasive species. Annu. Rev. 32:305–332.

Sánchez, V & Keena, MA (2013) Development of the teneral adult *Anoplophora glabripennis* (Coleoptera: Cerambycidae): time to initiate and completely bore out of maple wood. Environ. Entomol. 42:1-6

Sattler, T, Duelli, P, Obrist, MK, Arlettaz, R, Moretti, M (2010) Response of arthropod species richness and functional groups to urban habitat structure and management. Landscape Ecology 25:941-954

Sawyer, A (2009) Expected dispersal of Asian longhorned beetles from preferred host trees as a function of infestation level and data of removal during the flight season. Report from

the USDA APHIS PPQ Otis Laboratory to the ALB Technical Working Group

Schofield, PJ, Chapman, LJ (1999) Interactions between Nile perch, *Lates niloticus*, and other fishes in lake Nabugabo, Uganda. *Environmental Biology of Fishes* 55:343-358

Schult, N, Pittenger, K, Davalos, S, Mchugh, D (2016) Phylogeographic analysis of invasive Asian earthworms (*Amyntas*) in the northeast United States. *Invertebr. Biol.* 135:314-327

Scully, ED, Geib, SM, Carlson, JE, Tien, M, McKenna, D, Hoover, K (2014) Functional genomics and microbiome profiling of the Asian longhorned beetle (*Anoplophora glabripennis*) reveal insights into the digestive physiology and nutritional ecology of wood feeding beetles. *BMC Genomics* 15:1096

Seebens, H, Blackburn, TM, Dyer, E, Genovesi, P, Hulme, PE, Jeschke, JM, Pagad, S, Pyšek, P, Winter, M, Arianoutsou, M, Bacher, S, Blasius, B, Brundu, G, Capinha, C, Celesti-Grapow, L, Dawson, W, Dullinger, S, Fuentes, N, Jäger, H, Kartesz, J, Kenis, M, Kreft, H, Kühn, I, Lenzner, B, Liebhold, A, Mosena, A, Moser, D, Nishino, M, Pearman, D, Pergl, J, Rabitsch, W, Rojas-Sandoval, J, Roques, A, Rorke, S, Rossinelli, S, Roy, HE, Scalera, R, Schindler, S, Štajerová, K, Tokarska-Guzik, B, van Kleunen, M, Walker, K, Weigelt, P, Yamanaka, T, Essl, F (2017) No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nat. Commun.* 8:14435

Sgrò, CM, Terblanche, JS, Hoffmann, AA (2016) What can plasticity contribute to insect responses to climate change? *Annu. Rev. Entomol.* 61:433-451

Shimazu, M, Zhang, B, Lui, Y-N (2002) Fungal pathogens of *Anoplophora glabripennis* (Coleoptera: Cerambycidae) and their virulence. *Bull. FFPRI* 382: 123-130

Shine, R, Brown, GP, Phillips, BL (2011) An evolutionary process that assembles phenotypes through space rather than through time. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 108:5708-5711

Simberloff, D & Von Holle, B (1999) Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biol. Invasions* 1:21-32

Simberloff, D (2009) The role of propagule pressure in biological invasions. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 40: 81-102

Simberloff, D (2011) How common are invasion-induced ecosystem impacts? *Biol. Invasions* 13:1255-1268

Simberloff, D, Martin, JL, Genovesi, P, Maris, V, Wardle, DA, Aronson, J, Courchamp, F, Galil, B, García-Berthou, E, Pascal, M, Pyšek, P, Sousa, R, Tabacchi, E, Vilà, M (2013) Impacts of biological invasions: What's what and the way forward. *Trends Ecol. Evol.* 28:58-66

Sinclair, BJ, Ferguson, LV, Salehipour-Shirazi, G, Macmillan, HA (2013) Cross-tolerance and cross-talk in the cold: Relating low temperatures to desiccation and immune stress in insects. *Integr. Comp. Biol.* 53:545-556

Sjöman, H, Östberg, J, Nilsson, J (2014) Review of host trees for the wood-boring pests *Anoplophora glabripennis* and *Anoplophora chinensis*: An urban forest perspective. *Arboric. Urban For.* 40:143-164

Sloggett, JJ (2012) *Harmonia axyridis* invasions: deducing evolutionary causes and consequences. *EntomolSci* 15:261-273

Smith, M, Turgeon, J, De Groot, P, Gasman, B (2009) Asian longhorned beetle *Anoplophora glabripennis* (Motschulsky): lessons learned and opportunities to improve the process of eradication and management. *Am. Entomol.* 55:21-25

Smith, MT, Bancroft, J, Li, G, Gao, R, Teale, S (2001) Dispersal of *Anoplophora glabripennis* (Cerambycidae). *Environ. Entomol.* 30:1036-1040

Smith, MT, Tobin, PC, Bancroft, J, Li, G, Gao, R (2004) Dispersal and Spatiotemporal Dynamics of Asian Longhorned Beetle (Coleoptera: Cerambycidae) in China. *Environ. Entomol.* 33:435-442

- Sohal, RS (1976) Metabolic rate and life span. *Interdiscipl. Topics. Geront.* 9:25-40
- Somme, L (1982) Supercooling and winter survival in terrestrial arthropods. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A* 73:519–543
- Song, H, Buhay, JE, Whiting, MF, Crandall, KA (2008) Many species in one: DNA barcoding overestimates the number of species when nuclear mitochondrial pseudogenes are coamplified. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 105:13486-13491
- Spencer, J, Van Heezik, Y, Seddon, PJ, Barratt, BIP (2017) Synergy between two invasive species, redback spiders and rabbits, threaten the endangered Cromwell chafer beetle. *Biol. Invasions* 19:1379-1387
- Strayer, DL, Eviner, VT, Jeschke, JM, Pace, ML (2006) Understanding the long-term effects of species invasions. *Trends Ecol. Evol.* 21:645-651
- Suarez, AV, Holway, DA, Tsutsui, ND (2008) Genetics and behavior of a colonizing species: the invasive Argentine ant. *Am. Nat.* 172:S72-84
- Suarez, AV, Tsutsui, ND, Holway, DA, Case, TJ (1999) Behavioral and genetic differentiation between native and introduced populations of the Argentine ant. *Biological Invasions* 1:43-53.
- Sun, J, Lu, M, Gillette, NE, Wingfield, MJ (2013) *Red turpentine beetle*: innocuous native becomes invasive tree killer in *China*. *Annu Rev Entomol* 58:293-311
- Suttle, KB, Hoddle, MS (2006) Engineering enemy-free space: an invasive pest that kills its predators. *Biol Invasions* 8:639-649
- Tatem, AJ, Hay, SI, Rogers, DJ (2006) Global traffic and disease vector dispersal. *PNAS USA* 103:6242-6247
- Tavares, C, Roques, A, Lopez-vaamonde, JC (2014) Phylogeography of the ladybird *Iberorhizobius rondensis*, a potential biological control agent of the invasive alien pine bark scale *Matsucoccus feytaudi*. *Biocontrol* 60:59-69
- Tayeh, A, Estoup, A, Lombaert, E, Guillemaud, T, Kirichenko, N, Lawson-Handley, L, De Clercq, P, Facon, B (2014) Cannibalism in invasive, native and biocontrol populations of the harlequin ladybird. *BMC Evolutionary Biology* 14:15
- Taylor, RAJ, Bauer, LS, Poland, TM, Windell, KN (2010) Flight performance of *Agrilus planipennis* (Coleoptera: Buprestidae) on a flight mill and in free flight. *J. Insect Behav.* 23:128-148
- Tedders, WL & Schaefer, PW (1994) Release and Establishment of *Harmonia axyridis* (Coleoptera, Coccinellidae) in the Southeastern United-States. *Entomol. News* 105: 228- 243
- Terblanche, JS, Nyamukondiwa, C, Kleynhans, E (2010) Thermal variability alters climatic stress resistance and plastic responses in a globally invasive pest, the Mediterranean fruit fly (*Ceratitidis capitata*). *Entomol. Exp. Appl.* 137:304-315.
- Thomas, CD, Bodsworth, EJ, Wilson, RJ, Simmons, AD, Davies, ZG, Musche, M, Conradt, L (2001) Ecological and evolutionary processes at expanding range margins. *Nature* 411:577-581
- Thoresen, JJ, Towns, D, Leuzinger, S, Mulder CPH, Wardle AA (2017) Invasive rodents have multiple indirect effects on seabird island invertebrate food web structure. *Ecol Appl* 27:1190-1198
- Togashi, K (1990) A field experiment on dispersal of newly emerged adults of *Monochamus alternatus* (Coleoptera:

Cerambycidae). Researches on Population Ecology 32:1–13

Togashi, K (2007) Lifetime fecundity and female body size in *Paraglenea fortunei* (Coleoptera: Cerambycidae). Appl. Entomol. Zool. 42:549-556

Trotter, RT & Hull-Sanders, HM (2015) Quantifying dispersal of the Asian longhorned beetle (*Anoplophora glabripennis*, Coleoptera) with incomplete data and behavioral knowledge. Biol. Invasions 17:3359-3369

Turgeon, J, Tayeh, A, Facon, B, Lombaert, E, Clercq, PDE, Berkvens, N, Lundgren, JG, Estoup, A (2011) Experimental evidence for the phenotypic impact of admixture between wild and biocontrol Asian ladybird (*Harmonia axyridis*) involved in the European invasion 24:1044-1052

Turgeon, JJ, Orr, M, Grant, C, Wu, Y, Gasman, B (2015) Decade-Old Satellite infestation of *Anoplophora glabripennis* Motschulsky (Coleoptera: Cerambycidae) found in Ontario, Canada outside regulated area of founder population. The Coleopterists Bulletin, 69:674-678

Turnock, WJ (1993) Cold-hardiness of *Lacanobia atlantica* (Lepidoptera: Noctuidae), and a comparison with three other insect species that overwinter in the same habitat. Canadian Journal of Zoology 71:1710-1714

U

Ugine, TA, Jenkins, NE, Gardescu, S, Hajek, AE (2013) Comparing fungal band formulations for Asian longhorned beetle biological control. J. Invertebr. Pathol. 113:240-246

Ugine, TA, Peters, KE, Gardescu, S, Hajek, AE (2014) The effect of time postexposure and sex on the horizontal transmission of *Metarhizium brunneum* conidia between Asian Longhorned Beetle (Coleoptera: Cerambycidae) mates Environmental Entomology 43:1552-1560

Uller, T & Leimu, R (2011) Founder events predict changes in genetic diversity during human-mediated range expansions. Glob Change Biol 17:3478-85

Urbanski, J, Mogi, M, O'Donnell, D, DeCotiis, M, Toma, T, Armbruster, P (2012) Rapid adaptive evolution of photoperiodic response during invasion and range expansion across a climatic gradient. The American Naturalist, 179:490-500

USDA-APHIS [USDA Animal and Plant Health Inspection Service] (1998) Plant-related Quarantine, Foreign. Solid Wood Packing Material from China. http://www.access.gpo.gov/su_docs/fedreg/a980918c.html Dernière visite le 19/09/2017

V

Van Der Gaag, DJ, Loomans, AJM (2014) Host plants of *Anoplophora glabripennis*, a review 44, 518-528

van der Wal, R, Truscott, A-M, Pearce, ISK, Cole, L, Harris, MP, Wanless, S (2008) Multiple anthropogenic changes cause biodiversity loss through plant invasion. Global Change Biology 14:1428-1436

Van Dyck, H & Baguette, M (2005) Dispersal behaviour in fragmented landscapes: Routine or special movements? Basic Appl. Ecol. 6:535-545

Van Kleunen, M & Fischer, M (2007). Progress in the detection of costs of phenotypic plasticity in plants. New Phytol 176:727- 730

Venette, RC, Kriticos, DJ, Magarey, RD, Koch, FH, Baker, RHA, Worner, SP, Gomez Raboteaux, NN, McKenney, DW, Dobesberger, EJ, Yemshanov, D, De Barro, PJ, Hutchinson, WD, Fowler, G, Kalaris, TM, Pedlar, J (2010) Pest risk maps for invasive alien species: a roadmap for improvement. Bioscience 60:349-362.

Verbrugge, LNH, Van Den Born, RJG, Lenders, HJR (2013) Exploring public perception of non-native species from a visions of nature perspective. Environ. Manage. 52 :1562-1573

Vereecken, NJ & Barbier, E (2009) Premières données sur la présence de l'abeille asiatique *Megachile* (Callomegachile) *sculpturalis* SMITH (Hymenoptera, Megachilidae) en Europe. *Osmia* 3:4-6

Vicente, J, Alves, P, Randin, C, Guisan, A, Honrado, J (2010) What drives invasibility? A multi-model inference test and spatial modelling of alien plant species richness patterns in northern Portugal. *Ecography* 33:1081-1092

Vilà, M, Basnou, C, Pyšek, P, Josefsson, M, Genovesi, P, Gollasch, S, Nentwig, W, Olenin, S, Roques, A, Roy, D, Hulme, PE (2010) How well do we understand the impacts of alien species on ecosystem services? A pan-European, cross-taxa assessment. *Front. Ecol. Environ.* 8:135-144

W

Waddington, CH (1942) Canalization of development and the inheritance of acquired characters. *Nature* 150: 563-565.

Walther, G, Roques, A, Hulme, PE, Sykes, MT, Pyšek, P, Kühn, I, Zobel, M, Bacher, S, Botta-Duka, Z, Bugmann, H, Czucz, 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 Ecol. Evol.* 24:686-693

Wardle, DA, Bardgett, RD, Callaway, RM, Van der Putten, WH (2011) Terrestrial ecosystem responses to species gains and losses. *Science* 332:1273-1277

Warren, CR (2007) Perspectives on the 'alien' versus 'native' species debate: a critique of concepts, language and practice. *Progress in Human Geography* 31:427-446

Weilun, Y & Wen, L (2005) Review of tree selection and afforestation for control of Asian

Longhorned Beetle in North China. *For. Heal. Biosecurity Work. Pap.* 3:16-17

Weir, BS & Cockerham, CC (1984) Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38:1358-1370

Wen, J, Li, Y, Xia, N, Luo, Y (1998) Study on dispersal pattern of *Anoplophora glabripennis* adults in poplar. *Acta Ecol. Sin.* 18: 269-277

Westphal, MI, Browne, M, MacKinnon, K, Noble, I (2007) The link between international trade and the global distribution of invasive alien species. *Biological Invasions* 10:391-398

Whitney, KD & Gabler, CA (2008) Rapid evolution in introduced species, "invasive traits" and recipient communities: Challenges for predicting invasive potential. *Divers. Distrib.* 14:569-580

Wickham, J D, Harrison, RD, Lu, W, Millar, JG L, Hanks, M, Chen, Y (2014) Generic pheromone lures attract cerambycids in a tropical montane rain forest in southern China. *J. Econ. Entomol.* 107:259-267

Wickham, JD & Teale, SA 2009. Field trapping the Asian longhorned beetle (*Anoplophora glabripennis*) in Ningxia, China, using host volatiles and compounds isolated from virgin female beetles. *USDA Research Forum on Invasive Species*

Williams, DW, Lee, H, Kim, I-K (2004a) Distribution and abundance of *Anoplophora glabripennis* (Coleoptera: Cerambycidae) in natural Acer stands in South Korea. *Environ. Entomol* 33:540-545

Williams, DW, Li, G, Gao, R (2004b) Tracking movements of individual *Anoplophora glabripennis* (Coleoptera: Cerambycidae) adults: application of harmonic radar. *Environ. Entomol.* 33:644-649

Williamson, M & Fitter, A (1996) The varying success of invaders. *Ecology* 77:1661-1666

Willis, JH & Orr, HA (1993) Increased heritable variation following population bottlenecks: the role of dominance. *Evolution* 47:949-957

Wilson, JRU, Dormontt, EE, Prentis, PJ, Lowe, AJ, Richardson, DM (2009) Something in the way you move: dispersal pathways affect invasion success. *Trends Ecol. Evol.* 24:136-144

Wong, JCH, Mitchell, RF, Striman, BL, Millar, JG, Hanks, LM (2012) Blending Synthetic Pheromones of Cerambycid Beetles to Develop Trap Lures That Simultaneously Attract Multiple Species. *J. Econ. Entomol.* 105:906-915

XY

Yan JJ & Qin X (1992) *Anoplophora glabripennis* (Motsch.) (Coleoptera: Cerambycidae), pp. 455-457. In G. Xiao (ed.), *Forest insects of China*, 2nd ed. China Forestry Publishing House, Beijing, China.

Yan, J & Qin, X (1992) *Anoplophora glabripennis* (Motsch.) (Coleoptera: Cerambycidae), pp. 45-57. In G. Xiao (ed.), *Forest insects of China*, 2nd ed. China Forestry Publishing House, Beijing, China

Yang, XM, Sun, JT, Xue, XF, Li, JB, Hong, XY (2012) Invasion genetics of the western flower thrips in China: Evidence for genetic bottleneck, hybridization and bridgehead effect. *PLoS One* 7: e34567

Yi, S-X, Gantz, JD, Lee, RE (2017) Desiccation enhances rapid cold-hardening in the flesh fly *Sarcophaga bullata*: evidence for cross tolerance between rapid physiological responses. *J. Comp. Physiol. B* 187:79-86

Z

Zera, AJ & Brisson, JA (2012) Quantitative, physiological, and molecular genetics of dispersal/migration. Chapter 6 In: Clobert J et al. Oxford University Press. *Dispersal Ecology and Evolution*.

Zhang, A, Oliver, J, Chauhan, K, Zhao, B, Xia, L, Xu, Z (2003) Evidence for contact sex recognition pheromone of the Asian longhorned beetle, *Anoplophora glabripennis* (Coleoptera: Cerambycidae). *Naturwissenschaften* 90: 410-413

Zhang, A, Olivera, JE, Aldrich, JR, Wang, B, Mastro VC (2002) Stimulatory beetle volatiles for the Asian longhorned beetle, *Anoplophora glabripennis* (Motschulsky). *Naturforsch.* 57: 553-558

Zhang, F-J, Jin, Y-J, Chen, H-J, Wu, X-Y (2006) The selectivity mechanism of *Anoplophora glabripennis* on four different species of maples. *Acta Ecol. Sin.* 26, 870-877

Resources Internet

European and Mediterranean Plant Protection Organization (EPPO) Global Database. <https://gd.eppo.int/taxon/ANOLGL/distribution>

<http://www.ndinvasives.org/>

<http://www.chinamaps.org>

<https://www.geoportail.gouv.fr/>

Annexes

Annexe I : Communications orales associées à la thèse

Tetyana Tsykun*, **Marion Javal**, Géraldine Roux, Alain Roques, Simone Prospero. Population diversity and dynamics of the Asian Longhorned beetle *Anoplophora glabripennis* within invasive outbreaks. IUFRO Congress. Fribourg, Allemagne, 18-22 Septembre 2017

Marion Javal*, Alain Roques, Géraldine Roux, Mathieu Laparie. Respiration-based monitoring of metabolic rate following cold-exposure in two invasive *Anoplophora* species (Cerambycidae) depending on acclimation regime. SIP 2017: 16th Symposium on Insect-Plant Interactions. Tours, France, 2-6 Juillet, 2017

Alain Roques*, Jian-Ting Fan, **Marion Javal**, Claudine Courtin, Olivier Denux. First results of a multilure trapping program to detect exotic Cerambycids at ports of entry in France. 28th USDA Interagency Research Forum on Invasive Species. Annapolis, Etats-Unis, 13-17 Janvier 2017

Marion Javal*, Alain Roques, Géraldine Roux. Thirteen years after the first record of the Asian Longhorned Beetle in Europe: a preliminary analysis of the invasion history. International Conference on Ecological Sciences - SFE. Marseille, France, 24-28 Octobre 2016

Micha Horacek*, **Marion Javal**, Alain Roques, Gernot Hoch. Investigation of geographic origin of *Anoplophora glabripennis*. Imported or already locally native? Stable isotope investigation of invasive tree pests can differentiate between pests grown in local trees (Austria) from pests grown abroad: a pilot study on *Anoplophora glabripennis*. Working Group and Management Committee Meeting, COST Action FP1401. Novi Sad, Serbie, 18-19 Octobre 2016

Marion Javal*, Alain Roques, Géraldine Roux. Exploring the invasion history of an exotic pest based on genetic markers: the case of the Asian Longhorned Beetle. 9th International Conference on Biological Invasions - Neobiota 2016. Vianden, Luxembourg, 14-17 Septembre 2016 (Bourse de mobilité: Université d'Orléans)

Marion Javal*, Alain Roques, Géraldine Roux. Traçage génétique des populations invasives européennes du capricorne asiatique *Anoplophora glabripennis* : résultats préliminaires. Groupement des Entomologistes Forestiers Francophones (GEFF), Mûr-de-Bretagne, France, 21-24 Septembre 2015.

Olivier Denux*, Annie Yart, Alexis Bernard, Claudine Courtin, Philippe Lorme, Patrick Pineau, Emmanuelle Magnoux, Béatrice Courtial, **Marion Javal**, Christelle Robinet, Alain Roques. Détection précoce et surveillance d'insectes exotiques xylophages dans les sites potentiels d'entrée sur le territoire national. Groupement des Entomologistes Forestiers Francophones, Mûr-de-Bretagne, France, 21-24 Septembre 2015.

* : orateur

Annexe II : Résumé du projet COST

Short Term Scientific Mission - Scientific Report

Molecular methods to identify insects associated with sentinel trees.

Applicant: Marion Javal, URZF, INRA, 45075 Orléans, France

Reference: COST-STSM-ECOST-STSM-FP1401-230516-075302

Period: 23/05/2016 to 23/06/2016

Host institution: WSL, Birmensdorf, Switzerland

1- Purpose of the STSM

Sentinel trees are a new efficient method to identify insect species susceptible to become invasive out of their native range and to anticipate their invasion with adapted protective measures. More and more xylophagous species are caught on these sentinel plots, which *Anoplophora glabripennis* (Coleoptera, Cerambycidae), the Asian Longhorned Beetle (ALB) is a part.

ALB is now invasive in North America and in Europe, and 249 specimens were collected in Switzerland. The species has been detected in Switzerland for the first time in 2011. Up to date, four Swiss outbreaks are known, namely in the localities of Marly, Brünisried, Winterthur and Berikon (figure 1). In the frame of the COST Action FP1401, we aimed at developing molecular tools to assign these ALB outbreaks to source populations, and to investigate the genetic structure of these invading populations.

The main objective of this STSM was for me to learn how to use and analyze microsatellite data in order to study the population structure of ALB in the Swiss outbreaks, but also to use these tools in a larger scale study of ALB invasion.

2- Work carried out

The 249 ALB specimens collected in the Swiss outbreaks were genotyped in the INRA laboratory at fifteen microsatellite loci (Carter et al., 2008). Preliminary work allowed us to determine that six mixes of markers were needed to optimize the genotyping success rate. Raw data was read with the assistance of the Swiss team, using the software Genemapper. Cleaning of the dataset included checking of every allele that seemed to be abnormal in comparison with the rest of the data. Once the dataset was cleaned, we performed specific analyses in order to investigate the genetic structure of ALB in the Swiss outbreaks. I learnt how to use the package poppr under the R software to analyze microsatellite data. This package was used to conduct general analyses on the dataset (e.g. null allele, linkage disequilibrium, HWE) but also to create minimum spanning networks (MSN). The

software Structure was also used to perform clustering analyses. I also had the opportunity to familiarize myself to the use of the Genepop platform that gives some population genetic metrics.

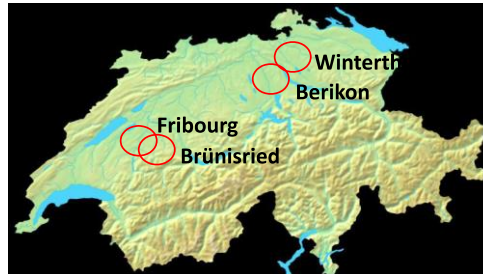


Figure 1 : Outbreaks distribution in Switzerland.

3- Results obtained

The analyses we performed revealed that two out of the 15 loci considered were monomorphic, and were discarded for the rest of the work.

The results showed that out of the 4 populations, Berikon and Winterthur were clearly distinct from each other, and from the two other outbreaks. The specimens of these outbreaks were actually genetically close to specimens of their own population, but clearly distant from specimens from any other population. The two other outbreaks, Brünisried and Marly seemed on the other hand to be genetically linked. Indeed, the MSN revealed relatively low genetic distances between the specimens of these two last outbreaks, which was expected knowing the small geographic distance and the anthropic fluxes between the two areas. Therefore, these first analyses suggest that the four Swiss outbreaks could be gathered in three groups: one with specimens from Winterthur, one with specimens from in Berikon, and one with the individuals from both Marly and Brünisried.

The clustering analysis (figure 2) showed a high homogeneity within the outbreaks of Berikon and Winterthur, which corroborates the previous results. This analysis also highlights a complex scenario in the area of Marly and Brünisried. Indeed, Marly is characterized by a relatively high genetic heterogeneity, compared with Berikon and Winterthur. On the other hand, Brünisried is characterized by two really clear genetic clusters: the first one seems similar to the genotypes observed in Marly and the second being completely different.

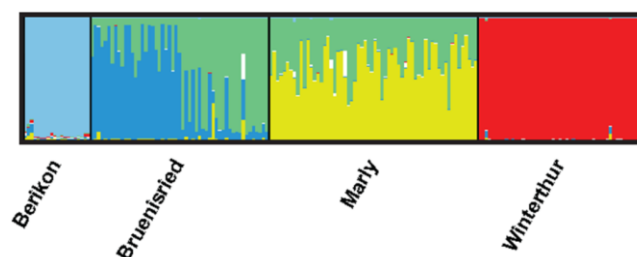


Figure 2 : Example of results obtained with clustering analysis with Structure. Each column represents one individual and colors correspond to the percentage of assignment to each of the six clusters used in this analysis.

Both MSN and clustering analysis showed that the outbreaks in Berikon and Winterthur are genetically different from each other and from the other Swiss outbreaks. This result suggests that two different introductions may have been at the origin of these infestations. The pattern of genetic diversity showed by the clustering analysis in Marly could be due to multiple introductions, possibly from the same source area. Indeed, it is known that stones with wood packaging material have been imported regularly from Asia close to the infestation area. The relatively small genetic distance between Marly and Brünisried suggests that these two populations are genetically closely related. It is suspected that beetles from Marly have been transported via firewood and are most likely at the origin of the outbreak in Brünisried. Our genetic analyses confirm this hypothesis. We still have to investigate if the two clusters have any geographical explanation due to a sampling bias: it is possible that individuals of each of the clusters were collected in two different areas of the city, or possibly two different distant trees, suggesting here again two different introduction events. This last observation still has to be linked with information about outbreaks findings and tree localities.

4- Future collaborations with host institute

Some additional analyses will be performed on the current dataset, and geographic and temporal data specific to each specimen have to be added to the current dataset. Some other experiments are also planned, in order to get more resolute information about the situation in Switzerland.

5- Foreseen publications

Two publications are planned :

- The first one will concern exclusively the Swiss outbreaks and will include the analysis we performed during my stay but also the additional experiments planned.
- The second one will investigate the genetic structure of ALB outbreaks at a larger geographic scale, including the two invaded areas (North America and Europe) and the native zone (Asia). The analysis methods I learnt during my stay will be used for this study, and Simone Prospero and Tetyana Tsykun will be included as co-authors

6- Other comments

I really enjoyed the four weeks spent in the group “Phytopathology” in the WSL. Besides learning and doing what I have described above, I had the opportunity to discuss with the team about their research activities. I also met the experts responsible for beetle identification on newly detected outbreaks, and I had the opportunity to talk with them about the history of the detection of each Swiss outbreaks.

7- References

Carter, M., Casa, A. M., Zeid, M., Mitchell, S. E., & Kresovich, S. (2008). Isolation and characterization of microsatellite loci for the Asian Longhorned Beetle, *Anoplophora glabripennis*. Permanent Genetic Resources Note, 925–928. <http://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2008.02486.x>

Invasion du capricorne asiatique *Anoplophora glabripennis* : génétique, traits d'histoire de vie et écologie.

Résumé :

Le capricorne asiatique *Anoplophora glabripennis* est un exemple d'insecte ayant bénéficié du commerce international depuis l'Asie pour envahir une partie de l'Amérique du Nord où il est présent depuis les années 1990, et de l'Europe où sa présence a été détectée au début des années 2000. Cette espèce hautement polyphage se développe dans les arbres urbains et peut causer leur mort, soulignant l'importance du contrôle de sa population. En utilisant une approche pluridisciplinaire sur la base du modèle *A. glabripennis*, cette thèse vise à apporter de nouveaux éléments pour la compréhension globale des invasions biologiques. Dans un premier temps, j'ai cherché à retracer son cheminement dans le monde. Dans un second temps, j'ai cherché à savoir si certaines de ses caractéristiques biologiques avaient contribué au succès de son invasion. Enfin, j'ai abordé la question de l'impact écologique d'*A. glabripennis* en me focalisant sur les modifications de la faune de xylophages que sa présence aurait pu entraîner.

Les résultats obtenus au cours de cette thèse ont permis de mettre en évidence une invasion complexe incluant plusieurs introductions ainsi qu'un scénario de tête de pont entre l'Amérique du Nord et l'Europe. Il apparaît également que certains traits de l'espèce ont contribué à modeler son schéma de distribution. Sa résistance au stress thermique notamment a probablement favorisé son installation sous des climats variés. Par ailleurs, la dispersion naturelle d'*A. glabripennis* semble très limitée, mais mes résultats indiquent que l'espèce n'est pas restreinte par ses capacités physiologiques pour disperser. Enfin, l'étude préliminaire des faunes envahies ne révèle pas pour le moment d'effet de l'espèce sur les autres Cérambycides.

Au regard des autres cas d'invasion documentés, le cas d'*A. glabripennis* souligne donc la diversité des caractéristiques des espèces devenant invasives, et confirme la difficulté d'en dresser un portrait type.

Mots clés : invasion biologique, traçage génétique, Cérambycides, traits d'histoire de vie

INRA – UR0633 Zoologie Forestière

Invasion of the Asian Longhorned Beetle, *Anoplophora glabripennis*: ecology, genetics and life history traits.

Summary:

The Asian longhorned Beetle *Anoplophora glabripennis* provides a good example of insects that benefited from international trade from Asia. It partly invaded North America, where it has been present since the 1990s, and Europe where its presence was detected in the early 2000s. This highly polyphagous species develops in urban trees and can cause their death, highlighting the importance of its management. The aim of this thesis was to use a multidisciplinary approach to study the invasion of *A. glabripennis* in order to bring new elements to the global understanding of biological invasions. I therefore first wanted to retrace its invasion route through the world. Secondly, I sought to know whether some of its biological characteristics had contributed to the success of its invasion. Finally, I addressed the question of the ecological impact of *A. glabripennis* by focusing on the alterations of the xylophagous fauna that its presence could have caused.

The results obtained in this thesis revealed a complex invasion which includes several introductions as well as a bridgehead scenario between North America and Europe. It also appeared that some traits of the species contributed to shaping its distribution pattern. Notably, its resistance to thermal stress probably favored its installation in various climates. Furthermore, the natural dispersion of *A. glabripennis* seems very limited, but my results indicated that the species is not limited by its physiological capacities to disperse. Finally, the preliminary study of the invaded fauna did not reveal any effects of the species on the other Cerambycidae for the moment.

In the light of the other cases of invasion documented, the case of *A. glabripennis* highlights the diversity of the characteristics of species becoming invasive, and confirms the difficulty of drawing a typical portrait.

Keywords: biological invasions, genetic tracing, Cerambycids, life history traits

INRA – UR0633 Zoologie Forestière