

Comparación do nicho realizado das diferentes poboacións  
coñecidas de *Vespa velutina* (Himenoptera, Vespidae) e predición do  
risco de invasión en Europa



Javier Domínguez Negreira

Universidade de Santiago de Compostela

Máster en Biodiversidade Terrestre: Caracterización, Conservación e Xestión

Febreiro do 2020



Comparación do nicho realizado das diferentes poboacións  
coñecidas de *Vespa velutina* (Himenoptera, Vespidae) e predición do  
risco de invasión en Europa

Javier Domínguez Negreira

Universidade de Santiago de Compostela

Santiago de Compostela, Febreiro do 2020

Visto e prace dos titores:

Andrés Baselga Fraga

Carola Gómez Rodríguez

# Índice

1. Resumo
2. Introducción
3. Material e métodos
  - 3.1 Compilación da base de datos de presenzas
  - 3.2 Variables climáticas
  - 3.3 Dixitalización e extracción dos datos
  - 3.4 Modelización do nicho ecolóxico realizado (ENMs)
  - 3.5 Comparación do espazo climático ocupado (nicho realizado) na área nativa e na área introducida
  - 3.6 Modelos predictivos de distribución
4. Resultados
  - 4.1 Modelización do nicho ecolóxico realizado (ENMs)
  - 4.2 Comparación do espazo climático ocupado (nicho realizado) na área nativa e na área introducida
  - 4.3 Modelos predictivos de distribución
5. Discusión
6. Bibliografía

## 1. Resumo

As especies invasoras son, actualmente, un grave problema tanto medioambiental como económico e social. Este é o caso de *Vespa velutina* (Lepeletier, 1836), un membro da familia Vespidae actualmente invasor en Europa, Corea e o Xapón. Os perniciosos impactos que produce nas áreas invadidas inducen a necesidade de predicir o futuro alcance da súa invasión, para o cal é necesario coñecer previamente o seu nicho ecolóxico. O obxectivo deste traballo é, polo tanto, caracterizar e comparar o nicho ecolóxico realizado tanto dentro da área nativa como invadida tendo en conta as condicións climáticas en ambas áreas. Isto permite coñecer se o nicho realizado, estimado a partir da distribución xeográfica da especie, pode ser utilizado como substituto do nicho fundamental. Esta relación entre o nicho realizado e o fundamental é clave para determinar a fiabilidade dos modelos de distribución da especie baseados no nicho realizado empregados neste traballo e, para estimar o risco de invasión. Mediante a realización dunha Análise de Compoñentes Principais (*Principal Component Analysis*, PCA) foi posible caracterizar o nicho en base a catro variables principais: a precipitación do trimestre máis húmido, a temperatura media do trimestre máis frío, a estacionalidade da precipitación e a temperatura media do trimestre máis húmido. Nesta análise foron detectadas diferenzas entre os rangos climáticos correspondentes á poboación nativa e a europea, feito que suxire que o nicho ecolóxico da área nativa non comprende o fundamental da especie. A análise, mediante a metodoloxía de *humboldt*, que incorpora a área climática accesible de cada rexión, corrobora estas diferenzas e mostra que están relacionadas co feito de que a maior parte das presenzas en Europa ocupan un espazo climático inexistente en Asia. Estes resultados son apoiados polo cálculo do hipervolume do nicho climático, en catro dimensións, de cada unha das poboacións, que indica que existe un segmento do espazo climático europeo fóra do ocupado pola poboación nativa. Usando os valores para os catro Compoñentes Principais para predicir a distribución potencial de *V. velutina* en Europa mediante a proxección xeográfica do nicho realizado, observamos unha moi probable futura expansión polo oeste europeo e a maior parte das costas de Europa. Non obstante, estas predicións deben ser consideradas estimacións conservadoras, xa que os resultados anteriores mostran que é posible que o nicho fundamental teña unha amplitude que o nicho que é posible estimar nestes momentos mediante as presenzas coñecidas tanto na área nativa como invadida. Así, este traballo

permitted to identify, according to the available data, the zones of Europe more susceptible to be invaded by the Asian wasp, at the same time that it evidences the need to increase knowledge about the fundamental niche of the species in order to be able to make more precise predictions of the risk of invasion.

## **1. Abstract**

Invasive species are currently a severe problem not only environmentally but also with economical and social impacts. This is the case of *Vespa velutina* (Lepeletier, 1836), a family member of Vespidae and currently invading Europe, Korea and Japan. The impacts that causes in invaded areas demand for knowledge on its possible future expansion, and therefore deeper insight about its ecological niche are needed. The main goal of this study is, then, to describe and compare the realized niche of this species either in native and invaded areas considering climatic conditions on both regions. This will inform about its realized niche, estimated from the geographical distribution of the species, which can be used as a proxy of its fundamental niche. This relationship among realized and fundamental niches is key for assessing the accuracy of species distribution models, like the ones used in this study, and thus to be able to estimate the risk of invasion. With a Principal Component Analysis (PCA), four variables were used to describe the realized niche: precipitation of the wettest month, average temperature of the coldest quarter, precipitation seasonality and average precipitation of the wettest quarter. In this analysis differences were found among the climatic ranges corresponding to the European and Asian populations, suggesting that the ecological niche estimated from the native area doesn't correspond to the fundamental niche. Further analysis, with the *humboldt* methodology, which incorporates the accessible climatic area of each region, show that the niche differences among the native and European population may be due to the fact that many European presences occur in a climatic space non existent in Asia. These results were also supported with the calculation of the climatic niche hypervolume, in four dimensions, of each population, which showed that there is a segment of the European population outside the climatic space occupied by the Asian population. Using the values for the four Principal Components, potential distribution in Europe was predicted by means of projecting geographically its realized niche. These predictive models evidenced a very likely expansion over West Europe and most of the European coastline. Nevertheless, these predictions should be considered as conservative, since the aforementioned results show

that the fundamental niche of *V. velutina* may be bigger than the currently estimable with available data both in the native and invaded areas. This study allowed, according to present data, to identify the European regions more susceptible of being invaded by the Asian hornet, and emphasizes the need for knowledge on the fundamental niche of the species in order to make more accurate predictions of its invasion risk.

## 1. Resumen

Las especies invasoras son, actualmente, un grave problema tanto medioambiental como económico y social. Este es el caso de *Vespa velutina* (Lepeletier, 1836), un miembro da familia Vespidae actualmente invasor en Europa, Corea e Xapón. Los perniciosos efectos que produce en las áreas invadidas inducen la necesidad de conocer el futuro alcance de su invasión, para lo que es necesario conocimiento previo sobre el nicho ecológico de la especie. El objetivo de este trabajo es, por lo tanto, caracterizar y comparar el nicho ecológico realizado tanto dentro del área nativa como invadida teniendo en cuenta las condiciones climáticas en ambas. Esto permite conocer si el nicho realizado, estimado a partir de la distribución geográfica de la especie, puede ser utilizado como sustituto de su nicho fundamental. Esta relación entre el nicho realizado y el fundamental es clave para determinar la fiabilidad de los modelos de distribución de especies usados en este estudio y para estimar el riesgo de invasión. Mediante la realización de un Análisis de Componentes Principales (*Principal Component Analysis*, PCA) ha sido posible caracterizar el nicho en base a cuatro variables principales: la precipitación del trimestre más húmedo, la temperatura del trimestre más frío, la estacionalidad de la precipitación y la temperatura media del trimestre más húmedo. En este análisis se han detectado diferencias entre los rangos climáticos correspondientes a la población nativa y europea, hecho que sugiere que el nicho ecológico del área nativa no comprende el fundamental de la especie. El análisis, mediante la metodología *humboldt*, que incorpora el área climática accesible de cada región, corrobora estas diferencias e muestra que están relacionadas con que la mayor parte de presencias en Europa ocupan un espacio climático inexistente en Asia. Estos resultados son apoyados por el cálculo del hipervolumen del nicho climático, en 4 dimensiones, de cada una de las poblaciones, que indica que existe un segmento del espacio climático europeo fuera del ocupado por la población nativa. Usando valores para los 4 Componentes Principales para predecir la distribución potencial de *V. velutina* en Europa en base a la proyección geográfica de su nicho realizado, observamos una muy probable

expansión por el oeste europeo y la mayor parte de las costas europeas. No obstante, estas predicciones deben ser consideradas estimaciones conservadoras, dado que los resultados anteriores muestran que es posible que el nicho fundamental tenga una mayor amplitud que el nicho que es posible estimar en estos momentos mediante las presencias conocidas tanto en el área nativa como invadida. Así, este trabajo ha permitido identificar, según los datos disponibles, las zonas de Europa más susceptibles de ser invadidas por la avispa asiática, a la vez que evidencia la necesidad de incrementar el conocimiento sobre el nicho fundamental de la especie para poder realizar predicciones más precisas del riesgo de invasión.

## **2. Introducción**

O transporte de especies a través de barreiras bioxeográficas, debido á globalización e ao comercio internacional, é un suceso moi habitual na sociedade actual. Aínda que só unha pequena fracción das especies transportadas se establece e unicamente arredor do 1% destas constitúen pragas (Williamson & Fitter, 1996), co paso do tempo este fenómeno adquiriu importancia. A magnitude da situación é tal que en Nova Zelandia existen tantas especies nativas como exóticas (Mooney & Cleland, 2001). As especies invasoras poden causar enormes impactos sobre a fauna e flora autóctona. A nivel global prodúcese unha homoxeneización das comunidades (Dornelas et al., 2014), mentres que a nivel local os efectos son variados. Mediante competición, as especies invasoras poden desprazar ás especies nativas do seu nicho orixinal ou incluso eliminalas mediante exclusión competitiva (Simberloff et al., 2013). A hibridación das especies exóticas cas nativas pódelles causar a estas últimas una perda de *fitness* e incluso ameazalas ca extinción (Huxel, 1999). Existen abundantes rexistros de especies invasoras causando directamente a extinción de outras especies, sobre todo en illas (Mooney & Cleland, 2001). O seu carácter invasor provén de caracteres biolóxicos variados, pero xeralmente asociados a unha maior fecundidade ou maior eficiencia no uso dos recursos (Pyšek & Richardson, 2007).

*Vespa velutina* (Lepeletier, 1836) exemplifica as dificultades asociadas á prevención e control de especies invasoras e das súas consecuencias, que abranguen o ámbito ecolóxico, social e económico (Monceau et al., 2014). Como o nome común (avespa asiática) indica, é procedente de Asia e está naturalmente distribuída dende Afganistán ao este da China, Indochina e Indonesia (Carpenter & Kojima, 1997), aínda que actualmente atópase como

invasora no occidente de Europa continental, Gran Bretaña, Corea e Xapón (Choi et al., 2012; Keeling et al., 2017; Monceau et al., 2014; Takahashi et al., 2019). Esta especie constitúe o primeiro establecemento exitoso dunha especie alóctona da familia Vespidae en Europa (Villemant et al., 2011). Foi rexistrada por primeira vez no departamento francés de Lot-et-Garonne en 2005, aínda que existen datos de presenza obtidos localmente de 2004 (Haxaire et al., 2006), mentres que a aparición na Península Ibérica non se coñece ata o 2010, en Navarra (Castro & Pagola-Carte, 2010). En Europa, na actualidade, detectouse a súa presenza en España, Portugal, Francia, Bélxica e Italia (Monceau et al., 2014), así como fóra do continente, en Gran Bretaña (Keeling et al., 2017; Takahashi et al., 2019).

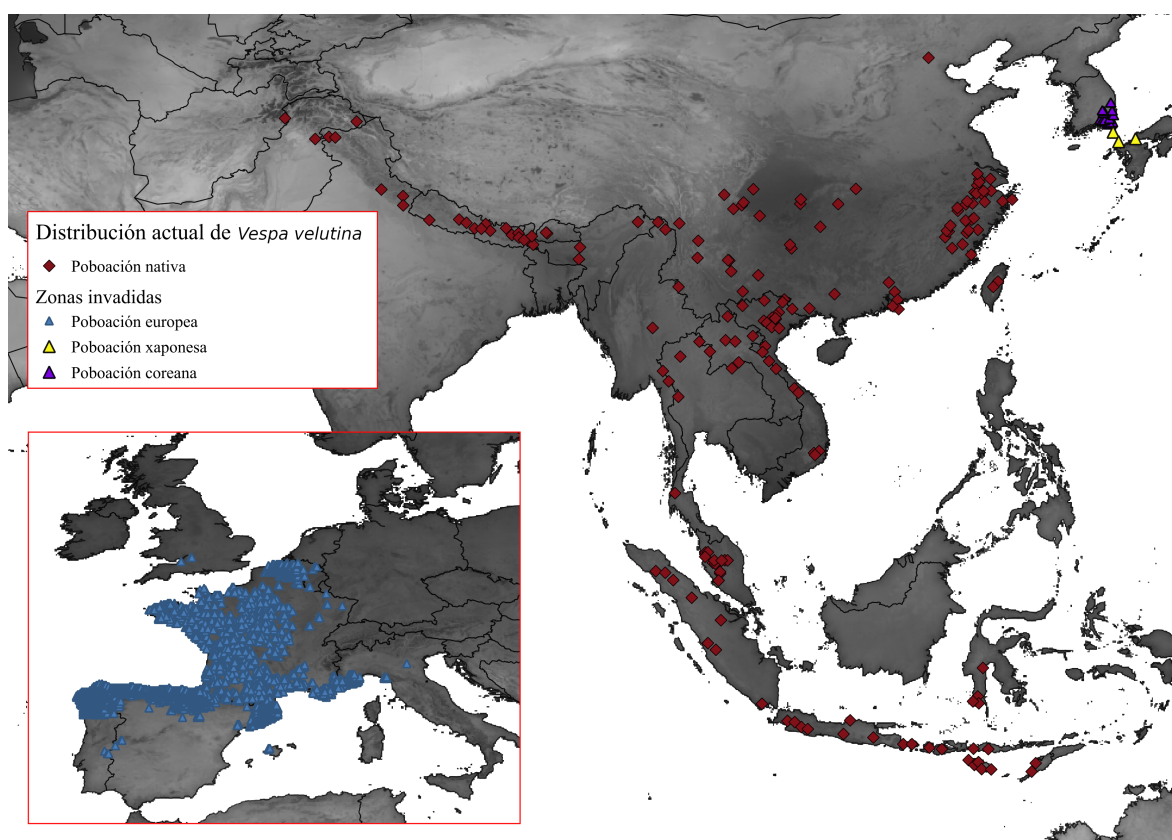


Figura 1: Distribución actual coñecida de *V. velutina*.

A principal ameaza que supón a avespa asiática é que é un predador de amplo espectro, alimentándose tanto de diversos artrópodos como de restos de animais mortos (Monceau et al., 2014). É de especial importancia a predación que exerce sobre as abellas (*Apis mellifera* Linnaeus, 1758) a que crea importantes perdas económicas aos apicultores. Análises da dieta indicaron que os representantes da familia Apidae representan entre un 33% e un 66% da proteína consumida (Villemant, et al., 2011). O impacto desta predación agrávase polo actual declive dos polinizadores (Bommarco et al., 2012; Brown, 2011), se

ben aínda é necesario realizar estudos específicos para cuantificar o impacto desta especie sobre os servizos de polinización (Monceau et al., 2014). Ademais existe un impacto económico adicional, xa que, indirectamente, a redución dos polinizadores en xeral afecta á produción dos cultivos. Existen tamén gastos asociados ao control da praga e á retirada dos niños (Monceau et al., 2014).

No momento no que os impactos ocasionados por unha especie invasora, como *V. velutina*, son detectados; os cambios producidos poden ser xa irreversibles (Vilà et al., 2018) e as medidas paliativas custosas ou mesmo imposibles (Veitch & Clout, 2002). Polo tanto, e como indican as directrices da Convención na Diversidade Biolóxica (2002), a prevención e a detección temperá son as medidas preferibles como control das especies invasoras (Simberloff et al., 2013). Debido á limitación dos recursos existentes, unha estratexia de prevención é identificar as rexións con un maior risco de ser invadidas, para así poder centrar as medidas de detección, control e mitigación nelas. A chegada dunha especie fóra da súa distribución natural depende, polo xeral, de factores extrínsecos da especie. Non obstante, a súa capacidade para establecerse e autoperpetuarse está relacionada coa súa capacidade intrínseca para adaptarse ás novas condicións ambientais do destino. Isto débese a que as especies poden sobrevivir ao longo dun gradiente, que pode ser máis ou menos amplo, pero limitado, de condicións ambientais (Guisan et al., 2017). Polo tanto, coñecer aqueles lugares que reúnan os requisitos ecolóxicos da especie e aqueles que non, permitirá xestionar mellor os esforzos de prevención contra as especies invasoras.

Este gradiente de condicións coñécese como o nicho ecolóxico fundamental e foi definido por Hutchinson en 1957 (Hutchinson, 1957) como o espazo  $n$  dimensional construído polos rangos do conxunto de  $n$  variables que lle permiten a unha especie ter un crecemento poboacional positivo (*positive fitness*). Para cada variable deste conxunto existe un gradiente no que a *fitness* das especies varía segundo aumenta ou diminúe a variable. É dicir, existe un punto no que a *fitness* é maior, o óptimo fisiolóxico, e esta diminúe segundo as condicións ambientais se afastan deste punto. O concepto de nicho fundamental é eminentemente teórico xa que, na práctica, as especies nunca se distribúen por toda a amplitude deste gradiente, senón que se atopan limitadas a certos rangos dentro deste gradiente, sendo o conxunto de todos eles o que se denomina como “nicho ecolóxico realizado”. Isto débese a que as limitacións fisiolóxicas non son as únicas determinantes da distribución das especies, xa que existen factores intrínsecos, como a capacidade de

dispersión, e extrínsecos, como a interacción con outras especies ou a historia evolutiva, que tamén as constrinxen (Guisan et al., 2017). O nicho realizado é, por tanto, clave para entender como se distribúen as especies de forma natural, mentres que o nicho fundamental é de especial interese para comprender o comportamento dunha especie que se enfrenta a condicións diferentes ás existentes na súa área nativa. Así, unha poboación dunha especie invasora chegada recentemente a un hábitat novo atópase fortemente limitada pola súa capacidade de dispersión e polo tanto o seu nicho realizado na zona invadida será, en principio, menor que o ocupado polos seus conxéneros na área nativa, xa que alí, a especie tivo o tempo necesario que lle permitiu ocupar tantos ambientes como o resto de factores llo permitisen. Porén, hai que ter en conta que existe a posibilidade de que o nicho realizado na área invadida sexa, ademais, diferente ao da área nativa porque esta ocupando unha parte diferente do nicho fundamental da especie (por exemplo, condicións ambientais non existentes na área nativa). Neste caso, haberá una maior incerteza sobre a magnitude e características que o nicho realizado da especie pode chegar a ter na área invadida e, polo tanto, sobre a nosa capacidade de identificar todas ás áreas susceptibles de invasión. Consecuentemente, coñecer as características do nicho ecolóxico tanto na área nativa como invadida é un paso esencial previo á realización de modelos de distribución potencial de especies invasoras. Outro aspecto a considerar é que os factores que inflúen na distribución das especies cambian segundo cambia a escala do estudo. Así, é común que localmente a distribución da especie esta fortemente regulada por factores intrínsecos da especie, mais nunha escala maior cobran especial relevancia as variables ambientais, como as climáticas, chegando as ser estas as principais delimitadoras do nicho a grandes escalas (Guisan et al., 2017; Luoto et al., 2007; Peterson et al., 2011). Por iso, o nicho climático é un dos primeiros compoñentes que debe ser analizado cando o interese está na distribución potencial da *V. velutina* nunha grande extensión de área, como pode ser Europa.

Para poder coñecer, e polo tanto describir e comparar, o nicho ecolóxico dunha especie existe un procedemento coñecido como modelizado do nicho ecolóxico (ENM, *Ecological Niche Modeling*). Este proceso consiste na estimación das magnitudes das diferentes dimensións do espazo ambiental (*environmental space, E*) que unha especie ou poboación pode ocupar a partir do *E* ocupado polas súas presenza coñecidas no espazo xeográfico (*geographical space, G*) (Peterson & Soberón, 2012). Esta é, polo tanto, unha cuantificación do nicho ecolóxico realizado, e pode ser calculado para a especie na súa

totalidade ou, de forma independente, para as poboacións nativas e para as poboacións invasivas. O cálculo realízase a partir das características ambientais (por exemplo precipitación media ou temperatura máxima) das localidades nas que foi detectada a presenza da especie. Cada punto en  $G$  representa, polo tanto, un único punto en  $E$ , mais esta relación non é necesariamente recíproca, de tal xeito que un único punto en  $E$  pode representar numerosos puntos no espazo xeográfico (Hutchinson, 1957). Esta dualidade, coñecida como a dualidade de Hutchinson, permite proxectar, mediante o modelado de distribución de especies (SDM, *Species Distribution Modeling*) o conxunto de puntos estimado do  $E$  ocupado por unha especie ou poboación aos seus correspondentes puntos en  $G$ . Isto permite coñecer a distribución potencial dunha especie ao proxectar nun mapa aqueles puntos de  $G$  cuxo punto en  $E$  estea comprendido dentro do nicho ecolóxico da especie (Peterson & Soberón, 2012).

Neste traballo realizouse unha caracterización do nicho climático da *V. velutina* có obxectivo final de poder identificar as áreas potenciais de invasión en Europa e a incerteza asociada a ditas predicións. Para iso realizouse o modelado do nicho realizado das diferentes poboacións coñecidas da *V. velutina*, tanto invasivas como nativa, e de todas elas en conxunto. Posteriormente, o nicho realizado en espazo climático foi proxectado nos seus correspondentes puntos no espazo xeográfico en Europa ca intención de obter unha predición respecto ás áreas con maior risco de ser invadidas.

Estudos previos, baseados nas primeiras deteccións da especie en Europa xunto cos rexistros coñecidos na área nativa, predín expansión a gran parte de Europa, principalmente no occidente, noroeste da Península Ibérica e nas costas do Mediterráneo (Villemant, et al., 2011). Non obstante, é necesario realizar novas estimacións que incorporen as presencias detectadas nos últimos anos e que, por tanto, estean baseados nunha caracterización máis precisa do nicho realizado na área invasiva. Isto é de especial importancia no caso de existir diferencias entre o nicho realizado na área nativa e na área introducida, aspecto que será abordado neste traballo académico.

En concreto, os obxectivos específicos deste traballo son tres. Primeiro, caracterizar os nichos realizados da *V. velutina* na súa área de distribución natural e nas zonas invadidas, tanto por separado como no seu conxunto, usando variables climáticas. Segundo, unha vez caracterizados, realízase unha comparación entre os nichos realizados das zonas

invasións contra o realizado da súa área nativa, ca fin de identificar diferencias relevantes. Terceiro, mediante a proxección dos nichos realizados ao espazo xeográfico, tratarase de identificar aquelas áreas con maior risco de invasión en Europa, permitindo un uso máis eficiente e eficaz dos recursos dispoñibles.

### 3. Material e métodos

#### 3.1 Compilación da base de datos das presenza

Os rexistros de presenza foron obtidos mediante unha revisión bibliográfica (palabras clave “velutina” AND “distribution” OR “presence” OR “record”) dos estudos científicos publicados ata o momento (23/1/2020) e a base de datos de especies invasoras da Unión Europea (European Environment Agency, 2019). Aquelas publicacións nas que os rexistros de presenza estivesen asociados a rexións xeográficas moi extensas e non a puntos concretos ou localidades específicas próximas, foron descartados. Todas as fontes utilizadas e a natureza dos datos resúmense na Táboa 1.

Táboa 1: Características dos rexistros de presenza.

| Poboación | Rexión             | Fonte                              | Formato de orixe          | Rexistros |
|-----------|--------------------|------------------------------------|---------------------------|-----------|
| Nativa    | Vietnam            | Lien & Carpenter (2002)            | Mapa, puntos              | 15        |
| Nativa    | Malasia peninsular | Martin (1995)                      | Mapa, puntos              | 7         |
| Nativa    | Sureste de Asia    | Villemant et al. (2011)            | Mapa, puntos              | 43        |
| Nativa    | Sureste de Asia    | Perrard et al. (2014)              | Mapa, puntos              | 111       |
| Invasiva  | Corea              | Choi et al. (2012)                 | Mapa, puntos              | 16        |
| Invasiva  | Xapón              | Minoshima et al. (2015)            | Mapa, puntos              | 3         |
| Invasiva  | Illa de Jersey     | Takahashi et al. (2019)            | Mapa, puntos              | 1         |
| Invasiva  | Europa continental | European Environment Agency (2019) | ESRI Shapefile, polígonos | 1669      |
| Invasiva  | Gran Bretaña       | Keeling et al. (2017)              | Loc. aproximada           | 2         |

#### 2.2 Variables climáticas

A caracterización do nicho climático de *V. velutina* foi realizada mediante o uso de 19 variables climáticas (Táboa 2), extraídas da base de datos Bioclim v.2 (<http://worldclim.org/version2>; Fick & Hijmans, 2017). Bioclim consiste nun conxunto de datos climáticos actuais dispoñibles en formato *raster* para todo o globo, obtidos a partir das estacións meteorolóxicas e mellorados mediante datos satelitais e finalmente espacialmente interpolados. Para este traballo foron seleccionados os datos cunha resolución de 5', que equivale a aproximadamente a celas de 9\*9 km, e que supón un

compromiso razoable entre a precisión dos rexistros de presenza de *V. velutina* e os datos climáticos.

Táboa 2: Variables climáticas usadas.

| Variable                                   | Código da variable | Código BIOCLIM |
|--|--------------------|----------------|
| Temperatura media anual                    | T.media.anual      | BIO1           |
| Amplitude térmica diúrna media             | Amp.T.diurna       | BIO2           |
| Isotermicidade                             | Isotermicidade     | BIO3           |
| Estacionalidade térmica                    | Estacionalidade.T  | BIO4           |
| Temperatura máxima mes máis quente         | Max.T.mes.quente   | BIO5           |
| Temperatura mínima mes máis frío           | Min.T.mes.frio     | BIO6           |
| Amplitude térmica anual                    | Amp.T.anual        | BIO7           |
| Temperatura media do trimestre máis húmido | T.media.tri.humido | BIO8           |
| Temperatura media do trimestre máis seco   | T.media.tri.seco   | BIO9           |
| Temperatura media trimestre máis quente    | T.media.tri.quente | BIO10          |
| Temperatura media do trimestre máis frío   | T.media.tri.frio   | BIO11          |
| Precipitación anual                        | P.anual            | BIO12          |
| Precipitación do mes máis húmido           | P.mes.humido       | BIO13          |
| Precipitación do mes máis seco             | P.mes.seco         | BIO14          |
| Estacionalidade da precipitación           | Estacionalidade.P  | BIO15          |
| Precipitación do trimestre máis húmido     | P.tri.humido       | BIO16          |
| Precipitación do trimestre máis seco       | P.tri.seco         | BIO17          |
| Precipitación do trimestre máis quente     | P.tri.quente       | BIO18          |
| Precipitación do trimestre máis frío       | P.tri.frio         | BIO19          |

### 3.3 Dixitalización e extracción dos datos

Na maior parte dos artigos científicos consultados, a presenza da *V. velutina* é indicada mediante a representación dos puntos de presenza sobre un mapa. Foi necesaria, polo tanto a xeorreferenciación manual e dixitalización destes mapas para obter as coordenadas asociadas a estes puntos e incorporalas a unha cartografía dixital en formato de capa de puntos *ESRI Shapefile*. Isto foi realizado usando un Sistema de Información Xeográfica, QGIS v.3.4 Madeira (QGIS Development Team, 2020) e o seu complemento Xeorreferenciador GDAL v.3.1.9 (GDAL/OGR contributors, 2019). No caso dos polígonos foron convertidos en puntos mediante o cálculo de centroides das celas de 5' na que existía unha presenza.

Todos os puntos de presenza foron codificados para identificar as poboacións nativas (codificada como “Nativa” neste traballo) e cada unha das invadidas por separado: Europa (“P\_Europa”), Corea (“Corea”) e Xapón (“Xapón”). Cada conxunto de puntos foi

posteriormente convertido a *raster* de celas de 5' mediante a función *rasterize* do paquete *raster* (Hijmans, 2019), de R (R Core Team, 2019) dándolle valor de 1 onde existía un punto de presenza e de 0 onde non. Así, existen 4 variables de presenza ou ausencia, unha por cada zona (Nativa, Europa, Corea e Xapón, respectivamente).

Tamén se realizou unha capa de puntos de ausencias en Europa (“A\_Europa”), co obxectivo de representar todo o espazo ambiental potencialmente accesible para *V. velutina*.

Os valores climáticos das localidades con presenza de *V. velutina* así como das ausencias en Europa foron extraídos das capas climáticas mediante función *extract* tras a creación dun obxecto multi-capa (*stack*) coa función *stack*, ambas funcións dispoñibles no paquete *raster* (Hijmans, 2019). O resultado foron 166082 puntos con datos para 19 variables predictoras e a presenza/ausencia de *V. velutina* como variable resposta.

#### 3.4 Modelización do nicho ecolóxico realizado (ENMs)

A dimensionalidade dos datos (19 eixos) dificulta a súa correcta representación e interpretación. Ademais, as variables climáticas correspóndense con diferentes medidas de dous grandes tipos: temperatura e precipitación; polo que dentro de cada un destes grupos existe unha elevada correlación entre as variables que debe ser corrixida de forma previa á caracterización do nicho ecolóxico. Así, para reducir a dimensionalidade e ter en conta a correlación existente entre as variables climáticas realizouse unha Análise de Componentes Principais (PCA). Esta PCA foi realizada mediante a función *principal* do paquete *psych* (Revelle, 2019) e aplicóuselle unha rotación *varimax*. A rotación *varimax*, se ben non cambia a varianza total explicada, maximiza a correlación das variables orixinais cos eixos da ordenación, facilitando así a interpretación dos mesmos. Seleccioneuse o número de compoñentes que permitían explicar máis do 90% da varianza, en concreto catro compoñentes que explican o 91%. Os valores de cada caso para estes catro eixos foron usados para a cuantificación e proxección do nicho climático nas análises posteriores. Non obstante, e para facilitar a interpretación, neste traballo móstranse os datos tanto no espazo reducido (en relación ós eixos do PCA) como no espazo real, seleccionando as variables climáticas con maior correlación con cada un dos eixos do PCA. Esta representación amosa o rango ambiental no que a especie é capaz de vivir en cada unha das áreas.

### 3.5 Comparación do espazo climático ocupado (nicho realizado) na área nativa e na área introducida

Existen dous aspectos fundamentais que deben complementar a descrición do nicho realizado en función do rango ambiental no que é capaz de sobrevivir a especie. En primeiro lugar, é importante coñecer a función de *fitness* asociada aos eixos de variación ambiental. Esta relación pode ser representada cunha función de densidade calculada a partir do número de presencias recollidas para cada valor ambiental. En segundo lugar, é importante coñecer a dispoñibilidade do espazo climático nas distintas áreas xeográficas xa que este pode constrinxir o nicho realizado de forma extrínseca (*niche truncation*) e, polo tanto, ser chave para entender as posibles diferenzas entre o nicho fundamental e o nicho realizado e como estas poden condicionar a capacidade de invasión dunha especie. A metodoloxía publicada recentemente por Brown & Carnaval (2019), implementada no paquete *humboldt* (Brown, 2020) para R, permite afondar nestes aspectos caracterizando e comparando os nichos de diferentes especies ou, neste caso, de dúas poboacións diferentes dunha mesma especie. Está baseado no estudo dos nichos en función do espazo ambiental (neste caso climático) que ocupan, eliminando o compoñente xeográfico, xa que pode introducir nesgo debido á repetición non aleatoria dos ambientes, e elimina a asunción do equilibrio ao incluír na análise o espazo ambiental dispoñible pero non ocupado pola poboación. Mediante a realización dunha PCA e a representación en dúas dimensións tanto o espazo climático das presenzas como de toda a área dispoñible para cada poboación, permítese dilucidar se as diferenzas entre o espazo climático ocupado, de existir, son debidas á diferente dispoñibilidade dos ambientes. Para determinar o espazo dispoñible, escolleuse como parámetro de selección da área dispoñible climaticamente para a poboación asiática 300 km arredor dun polígono que englobase a poboación, e para a poboación europea toda Europa.

Finalmente, para valorar dun xeito analítico o volume e grao de solapamento dos nichos n-dimensionais das diferentes zonas calculouse o hipervolume (en catro dimensións) dos nichos correspondente con cada zona e a intersección entre cada un deles mediante a estimación da súa función *kernel* de densidades. O cálculo destes hipervolumes e o solapamento entre eles realizouse mediante a función *hypervolume* do paquete *hypervolume* (Blonder & Harris, 2019). O cálculo realizouse para o cuantil 0.95 das

variables, co fin de eliminar do cálculo os valores extremos que poderían introducir un nesgo.

### 3.6 Modelos predictivos de distribución

A elección da metodoloxía empregada para a construción dos modelos predictivos de distribución está condicionada pola tipoloxía dos datos a utilizar. Neste caso, só son coñecidas as localidades onde foi detectada presenza da especie, pero non se pode garantir a ausencia da mesma nas localidades onde non foi detectada aínda xa que non se realizou unha mostraxe específica.

Polo tanto, neste traballo, os modelos seleccionados foron aqueles cuxos algoritmos fosen adecuados para a proxección do nicho en Europa usando unicamente datos de presenzas, como BIOCLIM (Busby, 1991) e DOMAIN (Carpenter et al., 1993), ou presenzas e datos de fondo como MaxEnt (Phillips et al., 2006). Todos eles están incluídos no paquete *dismo* (Hijmans et al., 2017) para R.

BIOCLIM é un *environmental envelope*. Este modelo define o nicho ecolóxico dunha especie como a caixa  $n$  dimensional que comprende todos os puntos de presenza que se atopan no espazo ambiental definido por  $n$  variables (Busby, 1991). O algoritmo de BIOCLIM calcula a similitude dunha localización comparando os valores das variables ambientais de calquera localización a unha distribución percentílica dos valores dos rexistros de presenza coñecidos. Canto máis preto da mediana (quincuaxésimo percentíl), máis adecuada é a localización. O algoritmo DOMAIN calcula a distancia de Gower entre variables ambientais en calquera localización e as dos rexistros coñecidos de presenza (Carpenter et al., 1993). Para cada variable cóllese a mínima distancia entre unha localización e calquera dos rexistros coñecidos. Polo tanto, a distancia de Gower será a media para cada distancia de todas as variables. MaxEnt (Phillips et al., 2006) (*Maximum Entropy*) minimiza a entropía relativa entre dúas funcións de densidade de probabilidades, sendo unha calculada a partir dos datos ambientais de fondo e a outra a partir dos puntos de presenza, definidas no espazo de covarianzas e minimizando a entropía relativa de ambas densidades (Elith et al., 2011).

Para a construción dos modelos de distribución, e ca fin de garantir a ortogonalidade dos predictores, usáronse os valores obtidos para os Componentes Principais rotados. Para proporcionar un resultado integrado dos tres modelos, eliminouse o cuantíl 0,05 da

probabilidade de presenza calculada para cada cela, converténdoa así nun valor binario de presenza e ausencia. Deste xeito eliminamos os valores máis baixos e aumenta a fiabilidade do modelo. Posteriormente realizouse unha suma das proxeccións binarias para obter un modelo que mostre, en cada localidade, cantos dos 3 modelos obteñen unha presenza. Así obtemos unha medida consenso do risco de invasión sen depender da precisión dun único modelo.

## 4. Resultados

### 4.1 Modelización do nicho ecolóxico realizado (ENMs)

As variables climáticas mostraron unha forte correlación entre elas, tal e como reflicte o feito de que o 91% da varianza sexa explicado por só catro eixos así como que varias variables mostren *loadings* superiores a 0,90 no mesmo eixo. Estes *loadings* representan a correlación das diferentes variables cos eixos da PCA. Varían entre -1 e +1, indicando o signo se a variable aumenta ou diminúe cando o Compoñente aumenta. Os valores de cada variable para cada eixo represéntanse na Táboa 3.

Táboa 3: Varianza explicada e valores dos *loadings* das variables para cada Compoñente Principal rotado. Resultados os *loadings* da variable máis correlacionada con cada Compoñente Principal.

|                    | RC1          | RC2          | RC3          | RC4          |
|--------------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| Varianza explicada | 0,270        | 0,340        | 0,180        | 0,120        |
| <i>Loadings</i>    |              |              |              |              |
| T.media.anual      | 0,010        | 0,968        | 0,169        | 0,132        |
| Amp.T.diurna       | -0,217       | 0,482        | 0,583        | 0,241        |
| Isotermicidade     | 0,145        | 0,836        | 0,050        | -0,286       |
| Estacionalidade.T  | -0,321       | -0,611       | 0,399        | 0,565        |
| Max.T.mes.quente   | -0,189       | 0,731        | 0,489        | 0,415        |
| Min.T.mes.frio     | 0,187        | 0,926        | -0,129       | -0,228       |
| Amp.T.anual        | -0,358       | -0,411       | 0,538        | 0,587        |
| T.media.tri.humido | -0,286       | -0,050       | -0,142       | <b>0,824</b> |
| T.media.tri.seco   | 0,090        | 0,856        | 0,314        | -0,257       |
| T.media.tri.quente | -0,152       | 0,787        | 0,397        | 0,406        |
| T.media.tri.frio   | 0,129        | <b>0,975</b> | -0,020       | -0,134       |
| P.anual            | 0,934        | 0,070        | -0,279       | -0,180       |
| P.mes.humido       | 0,968        | 0,070        | 0,000        | -0,159       |
| P.mes.seco         | 0,666        | -0,060       | -0,678       | -0,040       |
| Estacionalidade.P  | 0,060        | 0,168        | <b>0,887</b> | -0,107       |
| P.tri.humido       | <b>0,970</b> | 0,080        | -0,030       | -0,173       |
| P.tri.seco         | 0,694        | 0,010        | -0,662       | -0,060       |
| P.tri.quente       | 0,562        | -0,445       | -0,530       | 0,229        |
| P.tri.frio         | 0,826        | 0,320        | 0,010        | -0,356       |

O primeiro Compoñente Principal rotado está asociado a variables de precipitación. As correlacións máis fortes son con P.tri.humido, P.mes.humido e P.anual. O segundo Compoñente Principal rotado está relacionado con variables de temperatura. As correlacións máis fortes son cas variables T.media.tri.frio, Min.T.mes.frio e T.media.anual. O terceiro compoñente correspóndese principalmente ca variación estacional da precipitación, a variable Estacionalidade.P, e o cuarto compoñente ca temperatura media alcanzada durante o trimestre máis húmido, T.media.tri.humido.

As variables con maior *loading* en cada un dos Compoñentes Principais presentan rangos de variación diferentes variables dependendo das zonas estudadas (Táboa 4). Cabe destacar que, como era esperable, a poboación nativa presenta unha elevada amplitude para cada variable e, en xeral, os rangos observados na poboación nativa correspóndense cos rangos totais da especie. A única excepción é a poboación europea para a variable Estacionalidade.P, sendo o mínimo europeo menor ca o nativo. Non obstante, e tal e como se observa na Figura 2, esta amplitude de rango na área nativa está mediada pola presenza de casos excepcionais (*outliers*) e, considerando só o 95% dos casos (área sombreada en vermello), obsérvase que numerosas presenzas europeas quedan fora do espazo ambiental.

Táboa 4: Rangos das variables P.tri.humido, T.media.tri.frio, Estacionalidade.P e T.media.tri.humido para cada unha das zonas e para a totalidade da especie.

| Nativa | P.tri.humido         | T.media.tri.frio | Estacionalidade.P      | T.media.tri.humido |
|--------|----------------------|------------------|------------------------|--------------------|
| Máximo | 2374L/m <sup>2</sup> | 26,81°C          | 148,85L/m <sup>2</sup> | 28,53 °C           |
| Mínimo | 59L/m <sup>2</sup>   | -12,15°C         | 19,16L/m <sup>2</sup>  | -2,44°C            |
| Europa | P.tri.humido         | T.media.tri.frio | Estacionalidade.P      | T.media.tri.humido |
| Máximo | 808L/m <sup>2</sup>  | 10,91°C          | 58,94L/m <sup>2</sup>  | 20,97°C            |
| Mínimo | 141L/m <sup>2</sup>  | -4,01°C          | 7,99L/m <sup>2</sup>   | -0,29°C            |
| Corea  | P.tri.humido         | T.media.tri.frio | Estacionalidade.P      | T.media.tri.humido |
| Máximo | 765L/m <sup>2</sup>  | 4,74°C           | 81,06L/m <sup>2</sup>  | 24,61 °C           |
| Mínimo | 571L/m <sup>2</sup>  | -1,22°C          | 65,67L/m <sup>2</sup>  | 21,72°C            |
| Xapón  | P.tri.humido         | T.media.tri.frio | Estacionalidade.P      | T.media.tri.humido |
| Máximo | 838L/m <sup>2</sup>  | 7,07°C           | 51,17L/m <sup>2</sup>  | 24,93°C            |
| Mínimo | 640L/m <sup>2</sup>  | 5,13°C           | 50,69L/m <sup>2</sup>  | 22,01°C            |
| Total  | P.tri.humido         | T.media.tri.frio | Estacionalidade.P      | T.media.tri.humido |
| Máximo | 2374L/m <sup>2</sup> | 26,81°C          | 148,85L/m <sup>2</sup> | 28,53 °C           |
| Mínimo | 59L/m <sup>2</sup>   | -12,15°C         | 7,99L/m <sup>2</sup>   | -2,44°C            |

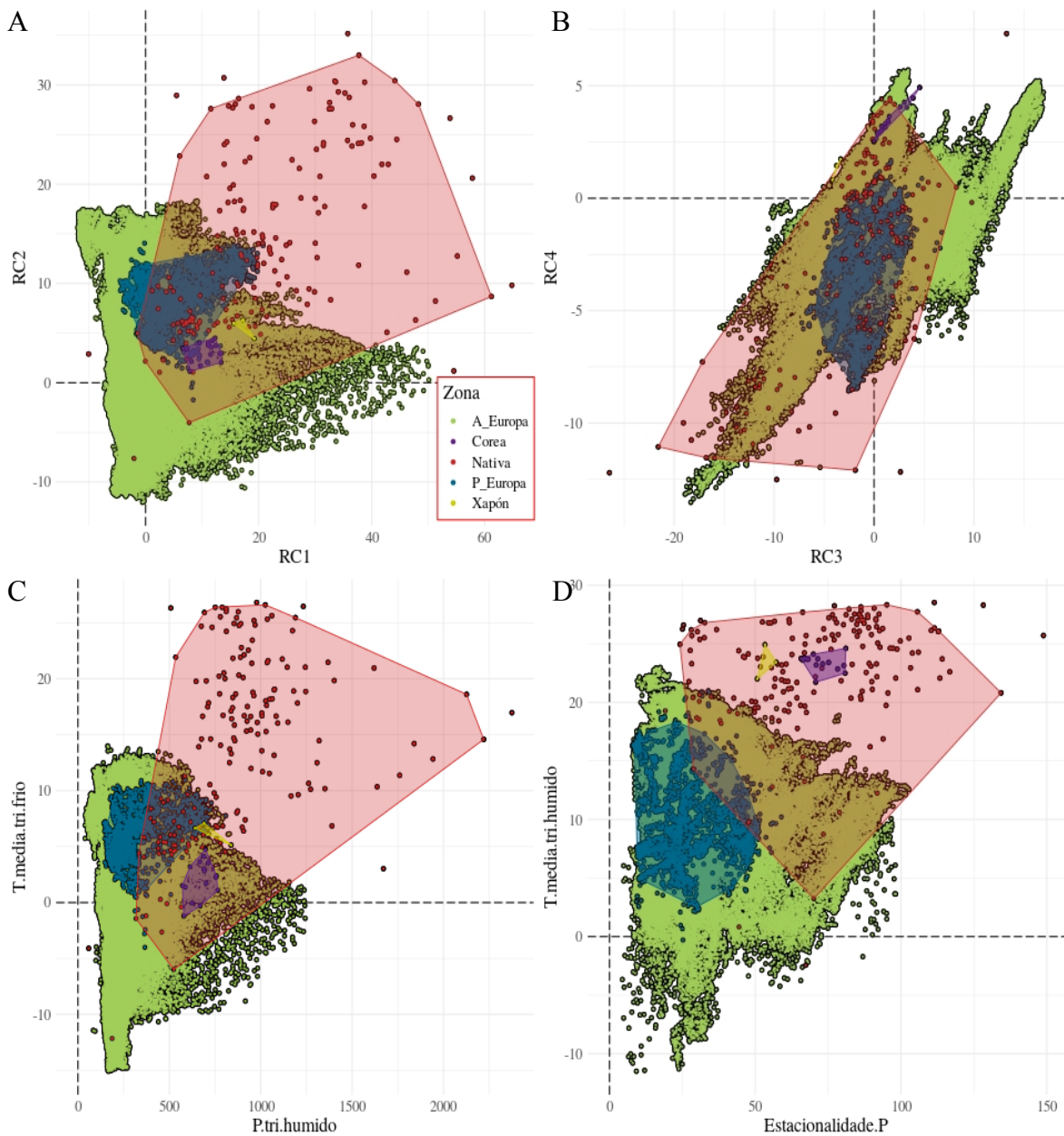


Figura 2: Ocupación do espazo climático segundo as diferentes variables afrontadas. A área sombreada correspóndese co 95% dos puntos. A e B representan os Componentes Principais rotados. C e D correspóndense cas variables máis relacionadas cos Componentes Principais.

Ao representar de xeito visual o espazo climático ocupado por cada poboación obsérvanse diferenzas non patentes comparando unicamente os rangos. A representación gráfica dos casos en relación aos Componentes Principais rotados 1 e 2 (Figura 2A) mostran un gran solapamento entre o espazo climático da poboación europea ca nativa, se ben a europea presenta un segmento importante fóra. Corea e Xapón entran totalmente dentro do espazo climático ocupado por Nativa. En canto aos Componentes Principais rotados 3 e 4 (Figura 2B) vemos que a poboación europea e a xaponesa ocupan un espazo climático

comprendido polo da nativa, mentes que Corea presenta parte do seu espazo fóra. Cando se interpretan as variables reais con maior correlación cos dous primeiros eixos (Figura 2C), vemos como a precipitación do trimestre máis húmido é menor en Europa, estando gran parte dos puntos fóra do espazo ocupado polo 95% dos puntos da zona nativa, xa que son só 2 localidades da zona nativa onde a precipitación do trimestre máis húmido é menor ca en Europa. De xeito similar, ao representar o espazo climático definido polas variables máis correlacionadas cos eixos 3 e 4 da PCA (Figura 2D), a temperatura media do trimestre máis húmido e a estacionalidade da precipitación, pódese ver que existe unha gran diferenza entre os nichos realizados en Europa e a área nativa. Neste, a gran proporción de presenzas en Europa atópase fóra do espazo ocupado pola poboación nativa respecto á variable da estacionalidade da precipitación, sendo moito máis baixa en Europa ca na zona Nativa, concorda co observado nos rangos ambientais absolutos. En canto á temperatura do trimestre máis húmido, vese como Europa entra dentro do rango nativo, mais tamén como a maior parte dos puntos de nativa atópanse entre, aproximadamente, 18-27°C, mentres que as presenzas europeas están encaixadas entre os 5°C e os 18°C.

#### 4.2 Comparación do espazo climático ocupado (nicho realizado) na área nativa e na área introducida

Ao representar as zonas segundo a PCA realizada polo paquete *humboldt* (Figura 3A) observamos que o espazo climático que ocupa a poboación europea é diferente ao espazo que ocupa a poboación nativa. Ademais, cabe destacar que, tal e como mostra a Figura 3B, isto é debido en gran parte ao feito de que o espazo ambiental ocupado en Europa non ten unha contrapartida en Asia e, polo tanto, *V. velutina* está a ocupar en Europa lugares con unha combinación de características climáticas diferentes non só ás que ocupa en Asia se non, en xeral, diferentes ás existentes en Asia. De feito, obsérvase que a maior parte das presenzas (áreas de tonalidade máis intensa ou en cores vermellas, Figura 3B) en Europa atópase fóra do 50% do espazo dispoñible para a poboación nativa. Non obstante, parte da poboación europea atópase en rangos para o PC1 e PC2 nos que existen presenzas da poboación nativa, e que é por tanto esta ausencia de espazo ambiental dispoñible en Asia o elemento chave para entender as diferenzas entre o nicho realizado en Europa e en Asia (Figura 3B).

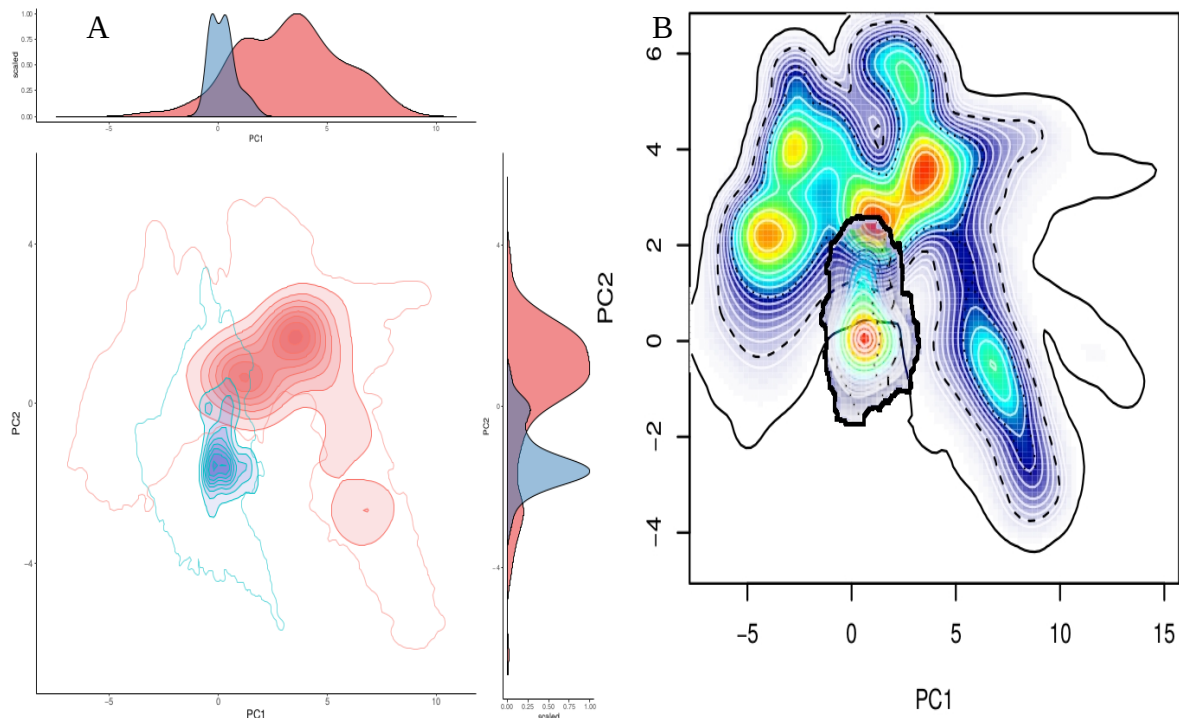


Figura 3: A: distribución das presenzas da zona nativa (vermello) e Europa (azul). As bandas sombreadas indican curvas de densidade, de máis clara (indicando menor densidade) a máis escura (de maior densidade), ata incluír o 100% das presenzas. Os espazos sen recheo delimitados polas liñas máis externas de cada zona indican como se distribúen os valores da PCA para o 50% dos datos de fondo, e polo tanto representan o espazo ambiental dispoñible para a especie. Os gráficos superior e dereito mostran a densidade de puntos, escalados a 1, de cada poboación para cada os PC1 e PC2, respectivamente. B: Espazo climático dispoñible para a poboación asiática. A liña negra sólida representa o 99% do espazo climático. A liña descontinua representa o 75%, e a de puntos o 50%. A gradación de cor representa as diferentes abundancias dos ambientes, de azul escuro (baixa densidade) a vermello (alta). Branco implica inexistente. A liña negra grosa engloba o espazo climático ocupado polas presenzas en Europa.

A cuantificación do solapamento do nicho realizado realizase mediante o cálculo do volume  $n$  dimensional confirma que unha parte do nicho realizado en Europa non concorda co nicho observado na área nativa. O tamaño e intersección entre volumes por zona resúmese na Táboa 5. Cabe destacar, en contraste co apartado anterior, que o cálculo do nicho con esta metodoloxía realizase mediante a estimación da súa función de densidades *kernel* e delimitando o volume tendo en conta os máximos e mínimos da función de densidades de cada un dos eixos. Pola contra, na representación bidimensional do nicho por *humboldt* delimitáanse os límites segundo a proporción de abundancia incluída en cada curva. Así, o solapamento resultante é diferente.

Táboa 5: Tamaño do volume, e porcentaxe de intersección ca zona nativa por cada unha das zonas invadidas.

| Zona     | Tamaño | Intersección ca zona Nativa |
|----------|--------|-----------------------------|
| Corea    | 634    | 100%                        |
| P_Europa | 2938   | 87%                         |
| Xapón    | 172    | 100%                        |
| Nativa   | 353815 |                             |

#### 4.3 Proxección do nicho realizado en Europa

O modelo consenso (Figura 4A) da posible expansión da *V. velutina* mostra como é moi probable, é dicir, é predita polos 3 modelos, a continuación da invasión das zonas previamente invadidas, como Europa occidental, a Península Ibérica, Italia e Gran Bretaña. Tamén existen zonas de elevado risco como a costa dos Balcáns e as costas sur e este do Mar Negro. A expansión ao sur da Península Ibérica, sur da Península Escandinava, Europa central e Turquía presentan un risco baixo, pois só un dos modelos predí a súa posible expansión a estas rexións. Ningún modelo prevé a posible expansión a Europa oriental, Rusia occidental e centro e norte da Península Escandinava, polo que estas zonas presentan o mínimo risco contemplado no modelo consenso.

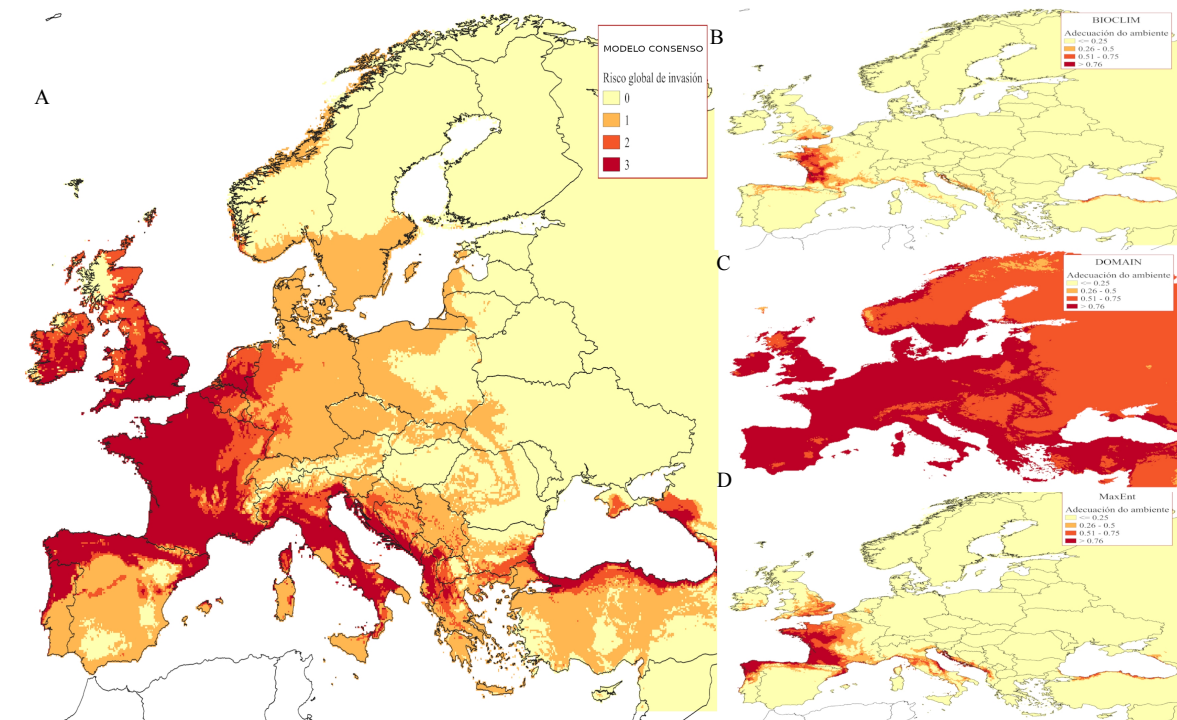


Figura 4: Proxección do nicho realizado estimado para a avespa asiática en Europa con diferentes modelos. A: representación do modelo consenso a partir da predición de adecuación do ambiente dos modelos B, C e D: BIOCLIM, DOMAIN e MaxEnt, respectivamente.

## 5. Discusión

O espazo climático ocupado pola poboación europea da *V. velutina* é diferente daquel da poboación nativa, algo relativamente frecuente en especies invasoras (Alexander & Edwards, 2010; Broennimann et al., 2007; da Mata et al., 2010; Tingley et al., 2014). Isto débese a que parte dos lugares que ocupa en Europa teñen condicións climáticas que non existen ou son moi pouco habituais na área nativa. Esta circunstancia suxire que as condicións climáticas das ocorrencias de *V. velutina*, tanto na área nativa como na area invadida, non permiten caracterizar con fiabilidade o nicho fundamental da especie, xa que existe a posibilidade de que, na súa expansión en Europa, a avespa asiática ocupe lugares con condicións climáticas novas para a especie. Este suceso é incluso esperable no caso de especies invasoras de recente introdución, para as cales hai que asumir a ausencia de equilibrio (Araújo & Pearson, 2005). A principal implicación de este desequilibrio é que non é posible predicir con alto grao de fiabilidade cal será o nicho realizado final en Europa nin, como consecuencia, cales son as áreas óptimas para a especie. Por tanto, predicir o alcance da súa posible expansión en Europa está suxeito a incerteza (Václavík & Meentemeyer, 2019). Non obstante, é posible realizar unha estimación conservadora mediante a modelización do nicho realizado coñecido, o que nos permite identificar as áreas de maior risco de invasión.

Este traballo mostra que o espazo climático ocupado por *V. velutina* pode ser descrito por catro variables principais: a precipitación do trimestre máis húmido, a temperatura media do trimestre máis quente, a estacionalidade da precipitación e a temperatura media do trimestre máis húmido. Destaca a relevancia da abundancia de precipitación á hora de caracterizar o espazo climático de *V. velutina*, sendo as diferentes medidas desta as variables máis relacionadas co Compoñente Principal que máis varianza explica. Isto concorda coa caracterización do espazo climático realizada por Villemant et al. (2011), na que se conclúe que a variable máis relevante á hora de diferenciar a poboación europea da nativa era a precipitación do mes máis seco. A alta correlación entre as variables derivadas da precipitación permítennos, neste contexto, consideralas variables equivalentes. Bessa et al. (2016), nun estudo realizado para a Península Ibérica, destacan a relevancia da precipitación do mes máis húmido como variable preditora, mais inciden en que existen numerosos factores alleos ao clima (como o NDVI e a estrutura do hábitat) que poden determinar de xeito importante a distribución da avespa asiática na Península Ibérica.

Como se mostra neste traballo, é posible que a distribución actual na zona nativa de *V. velutina* estea en equilibrio co clima, impedindo a súa expansión, mais isto é debido á inexistencia de ambientes de certas combinacións de variables climáticas favorables. Asumindo o equilibrio da especie na súa área nativa e a posibilidade de acceso ao espazo climático, sería de esperar que o espazo climático da poboación da área nativa englobase por completo aos das demais poboacións invasivas (Guisan et al., 2017). Como se mostra neste estudo, isto non é así e, na práctica, implica a imposibilidade da caracterización do nicho fundamental da especie baseándose nos datos climáticos da área nativa. Polo tanto, o análise da área climática accesible é de especial relevancia como complemento á caracterización do nicho climático, tal e como permite o software estatístico *humboldt* para R (Brown & Carnaval, 2019). Neste sentido, unha das limitacións deste traballo e debida aos escasos datos dispoñibles de presenza de *V. velutina* en Asia e, así, é posible que unha mellor representación da distribución en Asia amosase un nicho máis amplo nesta área. Non obstante, a inexistencia en Asia de parte dos ambientes climáticos nos que foi detectada a presenza da avésa asiática en Europa mostra que aínda tendo máis datos, o nicho climático en Asia non podería estenderse nesta dirección, polo que se mantén a validez dos resultados. Os ambientes compartidos por ambas rexións nos que está presente en Europa mais non en Asia, poderían indicar un factor limitador adicional como pode ser a competencia interespecífica ou capacidade de dispersión (Guisan et al., 2017). Pola contra, o cálculo dos hipervolumes mostra a existencia dun total solapamento das poboacións coreana e xaponesa respecto á nativa, mentres que o solapamento da europea é dun 87%. Considerando os resultados conxuntamente é posible inferir que o nicho fundamental da *V. velutina* non está totalmente representado pola distribución xeográfica das súas poboacións, tanto nativas como invasivas. Debido a isto, é difícil realizar unha predición da súa posible presenza noutras rexións xeográficas pola á imposibilidade de capturar todo o rango das variables climáticas nas que *V. velutina* pode establecerse e prosperar.

Nos modelos realizados neste traballo obsérvase unha considerable expansión da avésa asiática por gran parte de Europa, especialmente no Oeste e as zonas costeiras de toda a rexión. En comparación con traballos previos como o de Villemant et al. (2011) obsérvase unha alta similitude ao sinalar como rexións máis propicias o noroeste da Península Ibérica e sur e oeste de Francia. A maior diferenza radica na predición para Gran Bretaña, onde os autores auguran unha baixa adecuación do hábitat, mais neste traballo a probabilidade

predita de presenza é moito maior, especialmente no sur. No caso máis específico do estudo realizado por Bessa et al. (2016) para a Península Ibérica, no que se engadiron variables alleas ao clima como a estrutura do hábitat e a vexetación, a zona de maior adecuación é o norte e oeste da península. Estes autores inciden na relevancia dos factores non climáticos á hora de predicir a expansión da avésa asiática na Península Ibérica, concluíndo que, de usar só variables explicativas climáticas é posible caer nunha infrapredición. Esta infrapredición debida a non usar todas as variables relevantes, en conxunto ca variabilidade das predicións debida ás diferentes asuncións de base de cada modelo, súmase á dificultade de caracterizar o nicho fundamental da especie a partir da distribución actual, diminuindo o poder predictivo dos modelos. Non obstante, o feito de ser a prevención a medida máis eficaz fronte ás especies invasoras mostra que toda predición, aínda conservadora, é unha ferramenta útil para a planificación da estratexia contra as invasións. O carácter conservador das predicións aquí realizadas son sustentadas por novos rexistros, publicados en febreiro de 2020 e polo tanto non recollidos nas análises deste traballo, de presenza en Hamburgo (Husemann et al., 2020). Este rexistro de presenza quedaría fóra da zona de alto risco de invasión, mais un dos modelos (DOMAIN) identifica a zona como de alta probabilidade de presenza.

Os modelos predictivos presentados neste traballo teñen diversas limitacións asociadas, das cales son especialmente importantes as derivadas da tipoloxía dos datos que usan. Só unha mostraxe correctamente deseñada permite obter a distribución probabilística dunha especie nos ambientes dos que se tomaron mostrax. Así, a maioría de rexistros compóñense de “presenzas observadas” e non conteñen “ausencias observadas”. Ademais, existe un nesgo debido aos diversos deseños da mostraxe e distintas intensidades de mostraxe en diferentes partes do mundo o que afecta substancialmente á calidade dos datos obtidos (Guisan et al., 2017), e consecuentemente á calidade da predición. Isto está especialmente patente nos datos de *V. velutina*, existindo 176 rexistros de presenza na área nativa en contraposición aos máis de 2600 en Europa. Así, unha mostraxe nesgada dos datos de presenzas, derivada de diferentes métodos e deseños de mostraxe, producirá un modelo que combinará a distribución da propia especie ca distribución do esforzo de mostraxe. Isto sería algo que, de haber ausencias baixo o mesmo nesgo, sería anulado (Elith et al., 2011). No futuro, novos rexistros de presenza e unha mostraxe sistemática na área nativa permitirán afinar a caracterización do nicho realizado da *V. velutina*. Mentres isto non se produza, será

necesario obter información sobre os condicionantes que restrinxen o nicho fundamental ao seu nicho realizado e incorporalos a futuros modelos, como remarcan Bessa et al. (2016).

As especies invasoras supoñen, na actualidade, un moi grave problema tanto ambiental como económico e social. Polo tanto, o modelado do nicho destas especies e a súa proxección xeográfica é de vital relevancia para calquera tipo de actuación na súa contra, pero especialmente para a prevención. Con este ánimo, e a pesar das limitacións conceptuais e metodolóxicas, este traballo produce o modelado do nicho realizado máis actual e completo de *V. velutina*, permitindo afinar as predicións da súa posible expansión e mellorando as futuras estratexias de planificación fronte á invasión por parte desta especie.

## 5. Bibliografía.

- Alexander, J. M., & Edwards, P. J. (2010). Limits to the niche and range margins of alien species. *Oikos*, *119*(9), 1377–1386. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17977.x>
- Blonder, B., with contributions from Harris, D. J. (2019). hypervolume: High dimensional geometry and set operations using kernel density estimation, support vector machines, and convex hulls. Software dispoñible en: <https://CRAN.R-project.org/package=hypervolume>
- Bommarco, R., Lundin, O., Smith, H. G., & Rundlöf, M. (2012). Drastic historic shifts in bumble-bee community composition in Sweden. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *279*(1727), 309–315. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.0647>
- Broennimann, O., Treier, U. A., Müller-Schärer, H., Thuiller, W., Peterson, A. T., & Guisan, A. (2007). Evidence of climatic niche shift during biological invasion. *Ecology Letters*, *10*(8), 701–709. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01060.x>
- Brown, J. (2020). humboldt: Analysis of species in environmental space. Software dispoñible en: <https://CRAN.R-project.org/package=humboldt>

- Brown, J., & Carnaval, A. (2019). A tale of two niches: Methods, concepts, and evolution. *Frontiers of Biogeography*, 11(4), e44158. <https://doi.org/10.21425/F5FBG44158>
- Brown, M. J. F. (2011). The trouble with bumblebees. *Nature*, 469(7329), 169–170. <https://doi.org/10.1038/469169a>
- Busby, J. R. (1991). BIOCLIM - a bioclimate analysis and prediction system. *Plant Protection Quarterly*, 8, 6–9.
- Carpenter, G., Gillison, A. N., & Winter, J. (1993). DOMAIN: A flexible modelling procedure for mapping potential distributions of plants and animals. *Biodiversity & Conservation*, 2(6), 667–680. <https://doi.org/10.1007/BF00051966>
- Carpenter, J. M., & Kojima, J. (1997). Checklist of the species in the subfamily Vespinae (Insecta: Hymenoptera: Vespidae). *Natural History Bulletin*, 1, 51–92.
- Castro, L., & Pagola-Carte, S. (2010). *Vespa velutina* Lepeletier, 1836 (Hymenoptera: Vespidae), recolectada en la Península Ibérica. *Heteropterus Revista de Entomologia*, 10, 193–196.
- Choi, M. B., Martin, S. J., & Lee, J. W. (2012). Distribution, spread, and impact of the invasive hornet *Vespa velutina* in South Korea. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 15(3), 473–477. <https://doi.org/10.1016/j.aspen.2011.11.004>
- da Mata, R. A., Tidon, R., Côrtes, L. G., De Marco, P., & Diniz-Filho, J. A. F. (2010). Invasive and flexible: Niche shift in the drosophilid *Zaprionus indianus* (Insecta, Diptera). *Biological Invasions*, 12(5), 1231–1241. <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9542-0>
- Dornelas, M., Gotelli, N. J., McGill, B., Shimadzu, H., Moyes, F., Sievers, C., & Magurran, A. E. (2014). Assemblage time series reveal biodiversity change but not systematic loss. *Science*, 344(6181), 296–299. <https://doi.org/10.1126/science.1248484>

- Elith, J., Phillips, S. J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y. E., & Yates, C. J. (2011). A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17(1), 43–57. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x>
- European Environment Agency. (2019). *Eionet*. Central Data Repository. <https://cdr.eionet.europa.eu/>
- Fick, S. E., & Hijmans, R. J. (2017). Worldclim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37(12), 4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- GDAL/OGR contributors. (2019). *GDAL/OGR Geospatial Data Abstraction software Library*. Open Source Geospatial Foundation. Software disponible en: <https://gdal.org>
- Guisan, A., Thuiller, W., & Zimmermann, N. E. (2017). *Habitat suitability and distribution models: With applications in R*. Cambridge University Press.
- Haxaire, J., Bouguet, J.-P., & Tamisier, J.-P. (2006). *Vespa velutina* Lepeletier, 1836, une redoutable nouveauté pour la faune de France (Hym., Vespidae). *Bulletin de La Société Entomologique de France*, 111, 194.
- Hijmans, R. J. (2019). raster: Geographic data analysis and modeling. Software disponible en: <https://CRAN.R-project.org/package=raster>
- Hijmans, R. J., Phillips, S., Leathwick, J., & Elith, J. (2017). dismo: Species distribution modeling. <https://CRAN.R-project.org/package=dismo>
- Husemann, M., Sterr, A., Maack, S., & Abraham, R. (2020). The northernmost record of the Asian hornet *Vespa velutina nigrithorax* (Hymenoptera, Vespidae). *Evolutionary Systematics*, 4, 1–4. <https://doi.org/DOI 10.3897/evolsyst.4.47358>
- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22(0), 415–427. <https://doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039>

- Huxel, G. R. (1999). Rapid displacement of native species by invasive species: Effects of hybridization. *Biological Conservation*, *89*(2), 143–152.  
[https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(98\)00153-0](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(98)00153-0)
- Keeling, M. J., Franklin, D. N., Datta, S., Brown, M. A., & Budge, G. E. (2017). Predicting the spread of the Asian hornet (*Vespa velutina*) following its incursion into Great Britain. *Scientific Reports*, *7*(1), 1–7. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-06212-0>
- Lien, N. T. P., & Carpenter, J. M. (2002). Vespidae of Vietnam (Insecta: Hymenoptera) 1. Vespinae *Entomologica Americana*, *110*(2), 199–211. [https://doi.org/10.1664/0028-7199\(2002\)110\[0199:VOVIHV\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1664/0028-7199(2002)110[0199:VOVIHV]2.0.CO;2)
- Luoto, M., Virkkala, R., & Heikkinen, R. K. (2007). The role of land cover in bioclimatic models depends on spatial resolution. *Global Ecology and Biogeography*, *16*(1), 34–42. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2006.00262.x>
- Martin, S. J. (1995). Hornets (Hymenoptera: Vespinae) of Malaysia. *Malayan Nature Journal (Malaysia)*, *49*, 71–82.
- Minoshima, Y. N., Yamane, S., & Ueno, T. (2015). An invasive alien hornet, *Vespa velutina nigrithorax* du Buysson (Hymenoptera, Vespidae), found in Kitakyushu, Kyushu Island: A first record of the species from mainland Japan. *Japanese Journal of Systematic Entomology*, *21* (2), 259–261.
- Monceau, K., Bonnard, O., & Thiéry, D. (2014). *Vespa velutina*: A new invasive predator of honeybees in Europe. *Journal of Pest Science*, *87*(1), 1–16.  
<https://doi.org/10.1007/s10340-013-0537-3>
- Mooney, H. A., & Cleland, E. E. (2001). The evolutionary impact of invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *98*(10), 5446–5451.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.091093398>
- Perrard, A., Arca, M., Rome, Q., Muller, F., Tan, J., Bista, S., Nugroho, H., Baudoin, R., Baylac, M., Silvain, J.-F., Carpenter, J. M., & Villemant, C. (2014). Geographic variation of melanisation patterns in a hornet species: Genetic differences, climatic

- pressures or aposematic constraints? *PLOS ONE*, 9(4), e94162.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0094162>
- Peterson, A., Soberón, J., Pearson, R., Anderson, R., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M., & Araújo, M. (2011). *Ecological niches and geographic distributions* (Vol. 49). Princeton University Press.
- Peterson, A. T., & Soberón, J. (2012). Species distribution modeling and ecological niche modeling: Getting the concepts right. *Natureza & Conservação*, 10(2), 102–107.  
<https://doi.org/10.4322/natcon.2012.019>
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., & Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190(3), 231–259.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- Pyšek, P., & Richardson, D. M. (2007). Traits associated with invasiveness in alien plants: Where do we stand? In W. Nentwig (Ed.), *Biological Invasions* (pp. 97–125). Springer Berlin Heidelberg. [https://doi.org/10.1007/978-3-540-36920-2\\_7](https://doi.org/10.1007/978-3-540-36920-2_7)
- QGIS Development Team. (2020). *QGIS Geographic Information System*. Open Source Geospatial Foundation. Software disponible en: <http://qgis.org>
- R Core Team. (2019). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. Software disponible en: <https://www.R-project.org/>
- Revelle, W. (2019). psych: Procedures for psychological, psychometric, and personality research. <https://CRAN.R-project.org/package=psych>
- Simberloff, D., Martin, J.-L., Genovesi, P., Maris, V., Wardle, D. A., 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 in Ecology & Evolution*, 28(1), 58–66.  
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.07.013>

- Takahashi, J., Okuyama, H., Kiyoshi, T., Takeuchi, T., & Martin, S. J. (2019). Origins of *Vespa velutina* hornets that recently invaded Iki Island, Japan and Jersey Island, UK. *Mitochondrial DNA Part A*, 30(3), 434–439.  
<https://doi.org/10.1080/24701394.2018.1538366>
- Tingley, R., Vallinoto, M., Sequeira, F., & Kearney, M. R. (2014). Realized niche shift during a global biological invasion. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(28), 10233–10238. <https://doi.org/10.1073/pnas.1405766111>
- Václavík, T., & Meentemeyer, R. K. (2019). Equilibrium or not? Modelling potential distribution of invasive species in different stages of invasion. *Diversity and Distributions*, 18, 73–83. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2011.00854.x>
- Veitch, C. R., & Clout, M. N. (2002). Turning the tide: The eradication of invasive species : proceedings of the International Conference on Eradication of Island Invasives. IUCN.
- Vilà, M., Espinar, J. L., Hejda, M., Hulme, P. E., Jarošík, V., Maron, J. L., Pergl, J., Schaffner, U., Sun, Y., & Pyšek, P. (2018). Ecological impacts of invasive alien plants: A meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology Letters*, 702–708. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01628.x>
- Villemant, C., Barbet-Massin, M., Perrard, A., Muller, F., Gargominy, O., Jiguet, F., & Rome, Q. (2011). Predicting the invasion risk by the alien bee-hawking Yellow-legged hornet *Vespa velutina nigrithorax* across Europe and other continents with niche models. *Biological Conservation*, 144(9), 2142–2150.  
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.04.009>
- Villemant, C., Muller, F., Haubois, S., Perrard, A., & Darrouzet, E. (2011). Bilan des Travaux (MNHN et IRBI) sur l'invasion en France de *Vespa velutina*, le frelon asiatique prédateur d'abeilles. *Journée Scientifique Apicole*, 3–12.
- Williamson, M. H., & Fitter, A. (1996). The characters of successful invaders. *Biological Conservation*, 78(1), 163–170. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(96\)00025-0](https://doi.org/10.1016/0006-3207(96)00025-0)