



GUIDE D'USAGE

Module IBAR

Chapitre 1 - les espèces invasives - insectes et milieu insulaire



14/01/15

Version 2

SOMMAIRE

A. Définition des invasions biologiques.....	4
B. Définitions et règle de Williamson	8
C. Accélération des introductions dues à l'homme.....	9
D. Causes possibles d'échecs (établissement, invasion) ?	10
E. Transition entre établissement et invasion.....	11
<i>Perspectives : observatoires de la biodiversité, prédictibilité du potentiel invasif et habitats</i>	<i>14</i>
F. Spécificités des invasions en milieu insulaire	17
G. Effets des invasions : cas particulier des insectes.....	23
H. Coût des invasions biologiques; contribution des insectes	27
I. Perception du rôle des invasions : exemple d'une réserve naturelle de savane à chênes de Garry .	31
J. Perception des invasions : les espèces invasives sont-elles passagers ou conducteurs ?	33
K. Perception des invasions, aspects scientifiques et sociétaux : le méchant envahisseur et le gentil natif ?	35
GLOSSAIRE :.....	39
Webographie/Abbreviations/Institutions citées :.....	43

AUTEURS

Nathalie BECKER, Maître de conférences, Museum National d'Histoire Naturelle

CONTACT

Nathalie BECKER, UMR 7205, Institut de Systématique, Evolution, Biodiversité,
Museum National d'Histoire Naturelle, 57 rue Cuvier, CP 50, 75005 Paris Cedex 05
becker@mnhn.fr



[Licence Creative Commons](https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/)

Résumé

Les connaissances, concepts et modèles relatifs aux espèces invasives sont en constante évolution, tout comme les espèces invasives elles-mêmes ; ce chapitre 1, le premier d'un trio ESPECES INVASIVES – LUTTE BIOLOGIQUE – GESTION AGROECOLOGIQUE, repose essentiellement sur une grande diversité d'articles scientifiques récents, qui replacent les invasions biologiques dans un contexte changeant, de la mondialisation des transports aux habitats dégradés. Après avoir présenté quelques règles et définitions, ce chapitre aborde successivement l'action de l'homme sur les taux d'introductions d'espèces en milieu insulaire, les causes possibles d'échecs entre introduction, établissement et invasion, puis se concentre sur les différentes caractéristiques qui permettent à une espèce de devenir invasive. Les spécificités du milieu insulaire, plus vulnérable face aux invasions biologiques, sont décrites. Enfin, les effets et les coûts de certains insectes invasifs permettront d'aborder la perception des espèces invasives. Cette perception sera ensuite développée, par ses aspects scientifiques tout d'abord (rôle de la dégradation des habitats dans les effets attribués aux espèces invasives), puis sociétaux (perception du méchant envahisseur). Ce premier chapitre permettra d'apporter des connaissances de base, ainsi qu'un regard critique sur différentes idées reçues, en amont du chapitre sur la lutte biologique, qui présentera des cas de lutte biologique contre des insectes invasifs en milieu insulaire.

L'enseignant(e) pourra, lors d'une séance en présentiel et avant que les étudiants ne visionnent ce chapitre, donner des délais préalables (par exemple, telle partie devra avoir été vue le 28 Février 2017), afin d'organiser des séances de discussions en présentiel (ou sur un forum), à différentes étapes (de son choix). L'enseignant(e) devra être présent(e) et disponible, tout au long de la session de l'enseignement (environ 6 heures de temps devant chaque chapitre), session qui pourra s'étaler (pour chacun des chapitres) sur une à trois semaines: répondre aux questions sur internet, organiser des ateliers de discussions, développer un thème d'intérêt, ou un autre thème mal compris Les quizz visent à ce que l'étudiant vérifie sa compréhension de certains points, ou ont pour but d'éveiller sa curiosité, mais ne constituent pas une évaluation des connaissances; l'enseignant(e) pourra organiser cette évaluation comme il(elle) le souhaite. Pourquoi ne pas proposer des sujets de recherche bibliographique (ou d'enquêtes sur le terrain) qui pourront donner lieu à des rapports écrits et/ou une présentation orale ?

Le chapitre se suit de manière linéaire, et aborde les titres ci-dessous; tout au long de sa lecture, l'étudiant pourra avoir accès à un plan, une bibliographie, une « webographie » et un glossaire. Ce chapitre fait appel à un exercice interactif, où il convient de posséder des notions de statistiques, sur le test du Chi2. Le but est de comprendre intuitivement à partir de quelles valeurs une différence est, ou non, statistiquement significative.

Le contenu ne pose pas de difficulté conceptuelle particulière ; les quizz de ce chapitre 1 ne représentent pas une évaluation des connaissances; ils sont même souvent EN AMONT d'un contenu de connaissances, afin d'éveiller la curiosité de l'étudiant. Le contenu est restitué dans les EXPLICATIONS aux questions ; il est pour cela ESSENTIEL que l'étudiant lise attentivement ces explications.

Les retours, commentaires et critiques sont les bienvenus et seront pris en compte dans la mesure du possible. Si l'enseignant(e) souhaite obtenir des informations complémentaires ou des éclaircissements, il peut joindre l'auteur à ces différentes adresses, le suivi du module est garanti pour 5 années à partir de 2015 : becker@mnhn.fr, ou beckernathalie@hotmail.fr

Bon enseignement virtuel !

A. DÉFINITION DES INVASIONS BIOLOGIQUES

Le chapitre commence par une interview, afin d'éveiller la curiosité de l'apprenant :

Interviews réalisées par David Josserond (journaliste scientifique, responsable éditorial (au moment du tournage) du portail Bio&Agri (<http://www.agriculture-biodiversite-oi.org/>)), assisté par Nathalie Becker (Maître de conférences, MNHN), à des participants à l'Ecole thématique sur les invasions biologiques (3-5 Juin 2013, campus du Tampon (Université de La Réunion) et commune de Saint Philippe, La Réunion).

Question posée : « Qu'est-ce qu'une espèce invasive pour vous, et pourquoi ce sujet est-il intéressant ? »

Retranscription des propos, par ordre d'apparition à l'écran :

Christoph KUEFFER, institut de biologie intégrative (Institut für Integrative Biologie), Zurich, Suisse.

La définition d'une espèce « envahissante » (il s'agit plus précisément d'une espèce invasive):

d'abord, l'espèce n'est pas de la Réunion, elle est introduite par l'homme, et ensuite, elle pose des problèmes.

Beaucoup d'espèces introduites exotiques ne posent pas de problèmes, puis certaines poussent très vite, sont très compétitives, et cela peut être un problème pour la végétation indigène, endémique.

Stéphane BARET, Parc national de La Réunion, France.

On parle d'espèce exotique envahissante ou d'espèce invasive ; c'est une espèce exotique (même si ici on est sous les tropiques!) qui vient d'ailleurs, qui a été introduite dans un endroit (pour La Réunion, sur l'île) de manière volontaire ou pas par l'homme. Volontairement : on peut amener des fruitiers pour notre agrément, ou pour manger par la suite.

Involontairement : on cite souvent les rats, qui ont été introduits dans la cale des bateaux et sont ensuite propagés naturellement.

Mathieu ROUGET, département des Sciences Végétales (Department of Plant Science), Université de Pretoria, Afrique du Sud.

Ce qui intéresse le plus les gens sur la question des plantes invasives : la perte de la biodiversité que les espèces invasives peuvent entraîner

Vincent FLORENS, département de biosciences, Faculté des Sciences, Université de Maurice, République de Maurice.

Il y a très peu d'efforts de faits pour empêcher que ces espèces viennent, car ce sont souvent les avantages perçus dans le court terme qui priment sur les tous dégâts que cela peut causer, le pays est perdant au final, on ne prend pas en compte les invasions, on ne prend pas en compte que les invasion va perturber plein de choses, des espèces vont s'éteindre, le cycle hydrologique va être complètement perturbé, etc ...

Pour ce QUIZZ et les suivants, la question posée arrive avant les explications conceptuelles. Il est donc très important que l'étudiant lise attentivement les explications, même si sa réponse au QUIZZ est correcte. Le but du QUIZZ est de susciter l'intérêt de l'étudiant avant tout.

Question1: Dans la première interview, le terme « envahissante » est utilisé au lieu de « invasive ». Une panne de micro nous a empêchée d'effectuer une seconde prise de son, et nous avons décidé de discuter de cela avec vous. Est-ce que toutes les espèces envahissantes sont invasives ? OUI/NON

Réponse : NON. **Explication :** si une espèce arrive dans une nouvelle zone géographique, elle est considérée comme exotique ; si elle s'adapte à son nouvel environnement et se multiplie, elle est alors considérée comme une espèce invasive. Une espèce envahissante n'est invasive que si elle est exotique. Si elle est native de la zone géographique considérée et qu'elle se multiplie, elle est considérée comme envahissante, mais pas invasive. C. Kueffer cite dans l'une de ses récentes publications que les espèces natives qui se multiplient aux dépens d'autres espèces sont considérées comme étant invasives par certains auteurs, mais cela ne fait pas l'unanimité ! (Humair et al., 2014). Nous en resterons à la définition donnée ci-dessus: une espèce n'est invasive que si elle est exotique.

Question2: Parmi les espèces invasives citées, lesquelles intéressent l'ensemble des chercheurs interrogés ?

a) les rats : OUI/NON. **Réponse :** NON. **Explication :** le rat est donné comme exemple d'introduction non volontaire par l'homme (transport par bateau), dans l'interview de Stéphane Baret, mais n'est pas le sujet d'intérêt principal de l'ensemble des chercheurs et gestionnaires réunis ici. En effet, les rats sont souvent cités en exemple et chargés de connotations négatives (voir question suivante).

b) les plantes : OUI/NON. **Réponse:** OUI. **Explication :** sur l'île de La Réunion, où a lieu l'école thématique, la plupart des programmes de lutte contre les espèces invasives sont dirigés contre des plantes, qui menacent les espèces endémiques dans les zones naturelles. D'ailleurs, on dénombre à La Réunion: une centaine de plantes exotiques envahissantes, contre 9 espèces de mammifères terrestres, 4 d'oiseaux, et 4 de poisson d'eau douce (voir sur le site du Parc National de La Réunion: <http://www.reunion-parcnational.fr/corexerun/spip.php?article24>). Vous trouverez aussi des informations sur les sites de l'ONF http://www.onf.fr/la-reunion/sommaire/especes_exotiques/probleme/20070917-135824-47936/++oid++13c/@@display_advise.html et du GEIR <http://www.especesinvasives.re/especes-invasives/especes-invasives-a-la-reunion/>, avec une proposition d'indice d'invasibilité pour les espèces végétales répertoriées à La Réunion sur le site du CBNM (<http://mascarine.cbnm.org/index.php/especes-exotiques>).

Question3: Un mot est associé aux végétaux dans les interviews, on l'associe également aux rats. De quel mot s'agit-il ? (cinq lettres). **Réponse :** PESTE. **Explications :** les plantes invasives sont souvent appelées pestes végétales. La connotation négative du mot PESTE tient sa source de la maladie du même nom, qui a ravagé les populations humaines entre le XIIème et le XVIIIème siècle. Saviez-vous que l'éradication de la peste est due en partie à la compétition entre le rat noir *Rattus rattus* (responsable de la transmission à l'homme des puces infectées par le bacille *Yersinia pestis*) et le surmulot *Rattus norvegicus* (immunisé contre la maladie), arrivé en Europe au 18ème siècle ? Ainsi, une espèce invasive est entrée en compétition avec une autre, et a exercé des effets positifs sur la santé humaine (Vindimian, dans Barbault & Atramentowicz, 2010; Monecke et al., 2009).

Question4: D'après les personnes interviewées, quelles expressions/mots permettent de définir une espèce invasive ? (plusieurs réponses attendues)

- a) exotique, non-native
- b) indigène, native
- c) introduite par l'homme
- d) compétitive vis-à-vis d'espèces indigènes
- e) cause des perturbations ou dégâts

Réponse : toutes les propositions sont à cocher sauf b. **Explications :** les espèces invasives ne sont pas natives ou indigènes, elles sont déplacées en dehors de leur aire de répartition d'origine. Nous allons voir (juste après) que les caractéristiques attribuées aux espèces invasives par nos interviewés, en particulier : « introduites par l'homme » et « causant des perturbations ou dégâts », ne font pas l'unanimité, et que la définition peut être plus large.

L'ISSG (Invasive Species Specialist Group) de l'UICN, fondé en 1994, donne sur le lien http://www.issg.org/is_what_are_they.htm une définition des espèces invasives qui se rapproche de celle de nos interviews, et qui est connotée négativement. L'invasion est d'origine anthropique (volontaire ou involontaire), et déplace l'espèce invasive en dehors de son aire de répartition d'origine. L'espèce invasive est un agent de perturbation et nuit à la biodiversité : "animals, plants or other organisms introduced by man into places out of their natural range of distribution, where they become established and disperse, generating a negative impact on the local ecosystem and species."

Question: D'autres définitions, plus anciennes et reprises aujourd'hui par certains écologues soucieux d'étudier les invasions biologiques dans leur ensemble, sont moins restrictives. A votre avis, en quoi sont-elles moins restrictives ?

- a) L'espèce humaine fait également partie des espèces invasives
- b) La définition englobe toutes les extensions de répartition d'espèces en dehors de l'aire d'origine. Les espèces invasives peuvent donc également avoir changé de répartition de manière naturelle.
- c) Les espèces invasives ne sont pas forcément nuisibles.

Réponses b et c. Explications (obligatoires) : L'ouvrage pionnier d'Elton (1958), à l'origine du développement des travaux en écologie des invasions, dissociait le phénomène d'invasion de ses conséquences, et ne limitait pas l'emploi du terme « invasions » aux seules invasions d'origine humaine, anthropique. Par ailleurs, les données ou les critères sont souvent manquants, d'une part pour trancher entre le caractère naturel ou anthropogène des processus, et d'autre part pour apprécier la nature et l'impact de l'espèce non-native (Pascal, Lorvelec et Vigne, 2006): une espèce invasive n'est pas forcément nuisible, malgré la connotation négative du terme "invasif". Pour ce qui est de l'espèce humaine, est-elle considérée comme une espèce invasive ? Malgré les apparences non; les ouvrages d'écologie cités ci-dessus ne discutent pas des effets que son expansion

géographique a causé, à part l'**accélération des invasions biologiques**, que nous verrons plus loin avec le cas de l'île de Gough (exerciceur, ci-après).

Ainsi, les auteurs d'ouvrages récents préfèrent retenir aujourd'hui la définition plus large de Williamson (1996a): « Une invasion biologique survient quand un organisme, de quelque sorte que ce soit, parvient quelque part en dehors de son aire de répartition initiale » (Barbault et Atramentowicz, 2010 ; Pascal, Lorvelec et Vigne, 2006). C'est la définition que nous retiendrons également dans ce chapitre. Il faut toutefois garder à l'esprit que cette invasion biologique s'accompagne nécessairement d'une sympatrie (co-existence en un même lieu géographique) entre l'espèce invasive et les espèces natives. Prolongeant cette idée, d'autres auteurs abordent l'aspect arbitraire de ces termes, et associent plus volontiers le terme d'invasif à des dommages causés (« invasive to mean those species that are known to cause ecological or economic damage » ; Sax, Stachovicz and Gaines, 2005), et ont pour objectif plus affiché de comprendre comment contrecarrer les effets des espèces invasives (« ... its focus on how non-native species interact with human society, and how we can use ecological knowledge to thwart the influx and impact of invaders » ; Lockwood, Hoopes and Marchetti, 2007).

B. DÉFINITIONS ET RÈGLE DE WILLIAMSON

Quelle que soit l'origine, anthropique ou non, de l'arrivée d'une espèce en dehors de son aire de répartition initiale, elle ne s'accompagne pas toujours de son introduction dans le milieu naturel, de son établissement, et enfin de son caractère envahissant. Williamson fut l'un des premiers à modéliser les transitions entre ces 4 étapes, qu'il nomma :

importation/introduction/établissement/peste.

Notons qu'il parle ici de peste, alors que d'autres termes auraient pu être utilisés. Nous lui préférons le terme d'invasion. Ses premiers travaux en Grande Bretagne ont concerné des espèces cultivées génétiquement modifiées, puis une flore détaillée des îles britanniques (Ecological Flora Database (Fitter et Peat, 1994)). Ces travaux ont donné naissance à la fameuse règle, dite des 10% (Williamson et Fitter, 1996a et 1996b). Cette règle peut s'énoncer ainsi : parmi les espèces qui sont transportées dans un territoire non-natif, seules 10% s'y introduisent; les autres ne survivent pas à leur nouvel habitat. Parmi ces dernières, 10% s'y établissent: leur population reste à l'équilibre et localisée, et enfin 10% des espèces établies envahissent une vaste superficie, avec un impact plus ou moins important. Donc, pour 1000 espèces transportées, il est prédit qu'une seule espèce devienne nuisible. Williamson précise qu'à chaque étape, les pourcentages ne sont pas strictement égaux à 10%, et se situent entre 5 et 20%.

Question: si l'on admet que la "règle des 10%" s'applique à l'ensemble des espèces présentes sur ce bateau, qui les transporte en dehors de leur aire de répartition initiale, quelle est l'ordre de grandeur de la probabilité qu'une des espèces devienne envahissante une fois arrivée à destination ?

Réponses possibles :

a) de 1/1000 à 2/10 ; b) de 1/10000 à 2/100 ; c) de 1/100000 à 2/1000

Explication obligatoire : La bonne réponse est a). Avec une vingtaine d'espèces différentes sur ce

bateau, s'il y a à chaque barrière (voir les 3 barrières ci-dessous) entre 5 et 20% d'espèces qui passent :

importation/introduction

introduction/établissement

établissement/invasion

la probabilité pour chacune des espèces transportées de devenir invasive varie entre : $(5\%)^3 = 1,25/10^4$

et $(20\%)^3 = 8/10^3$

la probabilité que l'une des 20 espèces transportées par le bateau devienne envahissante varie donc de : $20 * 125/100^3 = 2,5/10^3$ à $20 * 8000/100^3 = 1,6/10$

Nous venons de voir la règle de Williamson. Si, pour certaines espèces, cette règle s'est confirmée (exemples de vertébrés, insectes, pathogènes...), il y a aussi des exceptions, dont les insectes introduits volontairement pour la lutte biologique, que nous verrons chapitre 2.

Nous allons voir un premier exemple illustratif de l'effet de l'homme sur les quantités d'espèces observées dans un territoire non-natif. Vous allez pouvoir estimer quantitativement l'action de l'homme, et effectuer un test statistique simple sur les données obtenues.

C. ACCÉLÉRATION DES INTRODUCTIONS DUES À L'HOMME

Transportées par l'homme, les espèces arrivant en territoire non-natif accompagnent en général des biens échangés (cas des insectes sur plantes), ou accompagnent directement les moyens de transport (cas des rats sur bateaux). Nous allons aborder le cas d'étude de l'île de Gough, île de 65 km², située dans l'Atlantique Sud, difficilement accessible (à 7 jours de bateau de la ville de Cape Town, en Afrique du Sud). Sur cette île, qui abrite seulement une station météo, des études entomologiques ont été menées régulièrement. Une estimation chiffrée des insectes indigènes et exotiques, dont le transport a été aidé par l'homme depuis son arrivée sur l'île au 16ème siècle, a pu être établie, et c'est ce que nous allons voir maintenant.

Ici, une animation apparaîtra, montrant les arrivées des insectes (ptérygotes) sur l'île de Gough avant l'arrivée de l'homme (1 introduction/95000 ans) et précisant que depuis, il y a eu un facteur d'accélération de 19000. Le but de l'exercice est de faire réfléchir l'étudiant sur ce que représenterait, visuellement, cette accélération.

Puis, un exerciceur fera travailler les étudiants sur différents ordres d'insectes répertoriés sur Gough, introduits ou indigènes (Gaston et al., 2002; 2003). Les valeurs initiales du tableau ont toutes été multipliés par TROIS pour pouvoir effectuer le test du CHI2, afin de voir s'il existe des différences significatives entre la répartition indigènes:introduits des différents ordres. Une discussion concluera sur les capacités des différents ordres d'insectes à coloniser de manière naturelle, ou non, une île. Les explications données en guise de conclusion sont les suivantes :

La répartition de ces espèces est dépendante de l'ordre considéré. Les arrivées naturelles d'insectes sur une île peuvent être dûes à des objets flottants transportés par les courants marins, des oiseaux, des vents (insectes indigènes) ... il est possible que certains ordres d'insectes n'empruntent guère ces moyens de transport, et leur préfèrent les bateaux (insectes introduits). On peut imaginer que l'ordre des blattoptères, par exemple, n'ait pas beaucoup de représentants arrivés naturellement sur l'île de Gough: la plupart des insectes de cet ordre sont inféodés à l'habitat de l'homme et ne volent pas facilement. Justement, lors d'expéditions plus anciennes, dans l'Océan Pacifique, à des kilomètres des côtes (Holzapfel et Harrell, 1968), tous les ordres d'insectes étudiés ici ont été collectés, à l'exception des blattoptères. Pour les autres ordres dont les espèces indigènes sont sous-représentées, il n'y a pas d'explication évidente. Rappelez-vous, les différences significatives décrites ici sont artificielles : les chiffres du tableau initial ont été mutlipliés par 3 pour vous permettre d'utiliser un test du Chi2 !

D. CAUSES POSSIBLES D'ÉCHECS (ÉTABLISSEMENT, INVASION) ?

QUESTION : si vous observez une espèce nouvelle sur une île, à un temps t, à quelles étapes de la règle de Williamson peut-elle se situer ?

Cocher les réponses appropriées :

- a) transport
- b) introduction
- c) établissement
- d) invasion

Réponse: b/c/d. Explication: si on observe des insectes à un temps t, sans avoir d'autres informations supplémentaires, on ne peut trancher entre ces 3 étapes: introduction, établissement ou invasion. Il faut avoir des informations supplémentaires sur leur nombre et leur localisation en fonction du temps afin d'en savoir plus.

QUESTION: Deux chercheurs ont récemment fait un état des lieux sur les causes possibles d'échecs d'établissements ou d'invasions d'espèces transportées (Zenni et Nunez, 2013). 76 publications/études, portant sur des différences intra-spécifiques (échecs ou réussites) en fonction des lieux d'introduction (le plus souvent volontaires), ont été analysées. A votre avis, combien d'études proposent, puis testent, les causes probables de l'échec de l'introduction d'une espèce transportée ?

- a) pratiquement toutes
- b) près de 50%
- c) moins de 25%

Réponse: c. Explications: sur plus de la moitié des études citées (48), aucune hypothèse n'est énoncée pour expliquer l'échec de l'établissement ou de l'invasion. Seules 11 d'entre elles proposent et testent des causes possibles. Ainsi, les auteurs soulignent l'insuffisance d'études menées en ce sens. Publier des résultats négatifs n'est par ailleurs pas toujours encourageant, mais l'ensemble des résultats obtenus pour une même espèce pourrait permettre de mieux comprendre le processus d'invasion, lorsqu'il se produit. C'est pour cette raison que des revues telles que "Journal of Negative Results" existent ! Quoi qu'il en soit, cinq causes possibles d'échecs documentées sont citées:

Nombre insuffisant de gamètes ou de propagules transportés, susceptibles de survivre et de se reproduire ultérieurement; **facteurs biotiques** (compétition, prédation d'espèces résidentes) et **abiotiques** (composition du sol, climat, débit des cours d'eaux ...) défavorisant la survie d'individus introduits jusqu'à leur maturité sexuelle; **perte d'un partenaire mutualiste** nécessaire à la survie (champignons mycorrhiziens, pollinisateurs ...), **faible diversité génétique**.

E. TRANSITION ENTRE ÉTABLISSEMENT ET INVASION

Pour une espèce introduite, la question que vous venez de voir aborde la **transition entre l'introduction et l'établissement**. **L'établissement d'une espèce (capacité à se reproduire et se maintenir)**, peut dépendre de **caractéristiques environnementales** (climat, habitat, ressources ...), de la **pression de propagules** (fréquence d'introductions et nombre d'individus introduits), ainsi que **d'interactions biotiques** (par exemple, entre espèces natives et introduites). Ce passage introduction/établissement a été étudié plus particulièrement pour des espèces introduites volontairement, et dont on souhaitait qu'elles s'établissent ! Nous reverrons ces espèces chapitre 2 (lutte biologique).

Pour en revenir aux invasions biologiques, c'est la **transition établissement/invasion** que nous allons développer. En effet, pour pouvoir mieux prédire les invasions biologiques, une question essentielle a été de **rechercher les caractéristiques des espèces envahissantes**: vous verrez des exemples-clés de comment les chercheurs s'y sont pris pour y voir plus clair.

Comment une espèce introduite et établie devient-elle invasive ?

A partir d'études portant majoritairement sur les plantes dès les années 1990, l'**hypothèse de la "perte d'ennemi"** est proposée: **les ennemis spécialistes (pathogènes, parasites, prédateurs) d'une espèce qui se déplace en dehors de son aire de répartition d'origine, ne voyagent pas forcément avec elles dans les mêmes conditions, et sont "perdus"**. Dans cette aire d'introduction nouvelle, les ennemis naturels de l'espèce introduite sont généralement inexistantes ; de plus, les ennemis présents dans l'aire d'introduction ne sont pas efficaces contre cette nouvelle espèce, à laquelle ils ne sont pas adaptés. Ainsi, les ennemis spécialistes présents ne changent pas d'hôte ou de proie, et n'affectent pas l'espèce exotique, et les ennemis généralistes présents continuent de cibler préférentiellement les espèces natives. **Ainsi, l'espèce introduite est avantagée par rapport aux espèces compétitrices natives, présentes dans son aire d'introduction. Si cette hypothèse de « perte d'ennemi » permet de documenter quelques exemples de succès d'espèces invasives, elle n'est ni nécessaire, ni suffisante à la plupart des invasions biologiques, et d'autres paramètres (inhérents à l'espèce elle-même et/ou au territoire d'introduction) interviennent.** Une espèce peut devenir invasive malgré la présence d'ennemis spécialistes; de même, une espèce peut ne pas franchir la barrière établie/invasive malgré la perte d'ennemi (Keane et Crawley, 2002; Colautti et al., 2004). Enfin, d'autres mécanismes entrent en jeu dans le processus d'invasion; ils ont été décrits dans des études où les ennemis ne sont pas même mentionnés.

Ici, l'étudiant pourra tourner les pages d'un LIVRE avec un clic; chaque exemple sera illustré d'une photo.

Page 1

Harmonia axyridis

Une manière de voir si la "perte d'ennemi" joue un rôle dans le succès des espèces invasives, est de regarder si les ennemis présents dans le territoire d'introduction d'une espèce invasive, sont moins efficaces sur cette dernière que sur des espèces natives du même genre. Parmi 14 études de ce type, seules 4 ont abouti à cette conclusion. Une étude récente met en scène le parasitoïde *Dinocampus coccinellae*: les coccinelles natives d'Europe et d'Amérique servent d'habitat pour le développement de ses oeufs, qu'il pond au sein même des coccinelles (photo), et en meurent. Chez la coccinelle invasive *Harmonia axyridis*, introduite volontairement d'Asie pour la lutte biologique (voir plus loin et chapitre 2), ce parasitisme existe mais est moins efficace. Dans ce contexte, *H. axyridis* acquiert un avantage compétitif sur les autres espèces de coccinelles. Cependant, on ne connaît pas encore l'ensemble des ennemis d'*H. axyridis*, dans ses territoires natifs et d'introduction: la "perte d'ennemi" est ici à manier avec précaution ! Références: (Colautti et al., 2004; Roy et Wajnberg, 2008 ; Comont et al., 2013). Source image : Bert Pijs.

Page 2

Carcinus maenas

D'autres études comparent les ennemis des espèces invasives, entre leur territoire natif et d'introduction: sur 12 de ces études, 10 concluent à la "perte d'ennemi" dans le territoire d'introduction ; seulement 4 confirment un effet de l'ennemi sur son hôte. Par exemple, sur un ensemble de 26 espèces (mollusques, crustacés, mammifères, poissons, oiseaux, amphibiens, reptiles) hébergeant 16 espèces différentes de parasites, il a été montré que cet ensemble n'hébergeait plus que 7 espèces de parasites dans leur territoire d'introduction. Cette baisse de parasitisme participe notamment au succès démographique du "crabe enragé" (Europe, Afrique du Nord), introduit en Amérique, Australie et Afrique du Sud (transport maritime, eaux de ballast ...). Ce généraliste vorace *Carcinus maenas* est classé parmi le "top 100" des espèces invasives (GISD), a causé le déclin d'autres espèces de crabes et de bivalves, et nuit à l'aquaculture (par prédation, compétition et modification d'habitat). Références : GISD, Colautti et al., 2004, Torchin et al., 2003.

Page 3

Fallopia japonica, plante invasive originaire du Japon/Asie de l'Est, a été introduite pour ornement. Echappée des jardins, elle est aujourd'hui considérée comme invasive, notamment en Europe. Ses caractéristiques ont été comparées entre deux territoires: natif et non-natif. Plusieurs caractéristiques ont été observées dans le territoire non-natif : moins d'ennemis phytophages généralistes présents, meilleur taux de croissance, impact sur les communautés de plantes associées, octoploïdie (le nombre de chromosomes est deux fois plus important que certaines *F. japonica* indigènes, tétraploïdes). Il a en fait été montré que les *F. japonica* européennes étaient toutes issues d'un seul clone octoploïde, introduit au milieu du 19ème siècle aux Pays-Bas par Siebold, médecin et naturaliste bavarois; le rôle de cette octoploïdie reste inconnu. Ainsi, la "perte d'ennemi" contribue probablement au succès de cette espèce en territoire non-natif, mais reste indissociable d'autres paramètres dans cette étude. Référence : Maurel et al., 2013.

Page 4: Si une seule introduction a suffi au succès de *F. japonica* en Europe, de multiples introductions peuvent également faciliter un processus invasif, comme pour l'herbacée pérenne invasive *Phalaris arundinacea*, menace importante dans les milieux humides et introduite en Amérique du Nord au milieu du 19ème siècle. L'analyse de la diversité génétique de cette herbacée, provenant de ses aires d'origine (Europe) et d'expansion (Amérique du Nord), a en effet mis en évidence l'existence de plusieurs introductions. La diversité génétique intrapopulationnelle est plus élevée dans l'aire d'introduction que dans l'aire d'origine, et de nouvelles combinaisons d'allèles y sont présentes: ces données indiquent que des individus, éloignés en Europe, se sont retrouvés en sympatrie en Amérique du Nord, permettant des hybridations avec recombinaisons. Enfin, les génotypes invasifs (pour la plupart recombinants) se sont montrés plus performants (meilleures vitesse de développement, aptitude à la dispersion, croissance). C'est probablement une plus grande variabilité génétique, et une aptitude à la sélection naturelle, qui sont à l'origine de cette meilleure performance. References: GISD, Lavergne & Molovsky, 2007.

Page 5: Une évolution, plus frappante encore, du caractère invasif a été constatée depuis l'introduction en 1936 du crapaud *Bufo marinus* en Australie: son expansion de 10 km/an dès 1940 atteint 50 km/an aujourd'hui. Introduit dans le but de contrôler des insectes nuisibles, *B. marinus* est aujourd'hui l'une des "top 100" des espèces invasives (ISSG). Des chercheurs de l'Université de Sydney ont caractérisé le front de migration du crapaud: il est composé des individus les plus rapides et à pattes les plus longues. De plus, une corrélation entre la génération du crapaud et la longueur des pattes indique que ce caractère évolue au fur et à mesure des croisements. Ainsi, par ségrégation spatiale, les individus rapides se croiseraient entre eux au niveau du front de migration, ce qui favoriserait l'apparition de phénotypes recombinants, encore plus rapides. A ce jour (28 Avril 2014), des individus ont été observés sur la côte Ouest de l'Australie ... Références : Shine et al., 2011 ; Phillips et al., 2006 ; Atlas of living Australia, <http://www.ala.org.au/>

Film: <http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Bufoinvasion.gif>

Légende : illustration de l'accélération de la progression du crapaud *B. marinus* en Australie, entre 1940 et 1980.

Perspectives : observatoires de la biodiversité, prédictibilité du potentiel invasif et habitats

Prédire, si une espèce peut devenir invasive, nécessite de connaître sa modification d'aire de répartition. Cette connaissance repose notamment sur les observatoires de la biodiversité. Pour exemple, au sein d'un réseau de suivi de la biodiversité en Europe (pour la France: programme Vigie Nature, <http://vigienature.mnhn.fr/>) par des observateurs naturalistes et volontaires, le parcours de 9490 communautés d'oiseaux et 2130 communautés de papillons a pu être analysé par les scientifiques. Un déplacement différentiel de ces communautés vers le Nord a été mis en évidence suite au réchauffement climatique: le front de migration des papillons (proies des oiseaux) dépasse celui des oiseaux de 77 km, et a accumulé un retard de 135 km sur les températures, laissant présager des changements d'interactions importants, à la fois entre ces groupes (les papillons sur le front de migration perdent l'un de leurs ennemis, les oiseaux !) et avec leur environnement (Devictor

et al., 2012). Dans ce cas particulier, notons qu'il s'agit de l'observation d'un déplacement d'aire de répartition de proche en proche par suite à une modification environnementale, et non d'une introduction en dehors d'une aire de répartition : les conséquences sur les interactions biotiques seront possiblement plus graduelles, et « rattrapées » au cours du temps.

Afin de comprendre quels sont les éléments qui caractérisent les espèces à "potentiel invasif", les méthodes de **méta-analyse** et **d'analyse d'expression différentielle** permettent aujourd'hui aux chercheurs d'envisager une méthode d'analyse plus globale. Ces recherches concernent principalement les plantes: Un premier exemple vous présente une recherche des gènes impliqués dans le processus d'invasion: à partir de populations de l'herbacée annuelle envahissante *Ambrosia artemisiifolia* (5 populations natives, 6 populations introduites), l'expression de 45 000 gènes a été quantifiée (collaboration entre botanistes et bioinformaticiens). Au sein de trois conditions environnementales différentes, des différences significatives d'expression furent montrées pour 180 gènes. Deux catégories de gènes furent identifiées: ceux, répondant à la lumière bleue, et ceux, impliqués dans la réponse au stress, probablement indicateurs des performances des plantes invasives dans la croissance et l'adaptation à un nouvel environnement (Prentis et Pavasovic, 2013; Hodgins et al., 2013). L'ensemble des travaux de ce type aboutiront probablement à une meilleure prédictibilité "moléculaire" du potentiel invasif des espèces retrouvées en dehors de leur aire de répartition naturelle.

Un second exemple concerne une méta-analyse prenant en compte 117 études, et comparant 125 plantes invasives et 196 plantes natives au niveau du site natif. Les auteurs ont testé différents caractères indicateurs de performance (efficacité d'utilisation des ressources, aire foliaire, taux de croissance, taille, "fitness" ...). La plupart de ces caractères se sont trouvés être significativement différents entre plantes invasives et natives (non invasives ailleurs). Pour le caractère "croissance", la différence observée fut plus importante encore dans les zones tropicales. Au sein des plantes introduites, invasives ou non-invasives, les caractères "taille" et "fitness" furent significativement plus élevés pour les invasives (Van Kleunen et al., 2010).

A votre avis, une différence a-t-elle été constatée entre les plantes invasives et les plantes natives connues pour être invasives dans d'autres aires ?

La réponse est non ... pour les caractères de performance étudiés, aucune différence significative n'a été constatée entre les plantes invasives et les plantes natives connues pour être invasives dans d'autres aires. Ces résultats indiquent que, globalement, les plantes invasives ont des caractéristiques communes, qu'elles soient dans leur aire de répartition d'origine, ou dans leur aire nouvelle d'introduction. Dans le cas particulier de la "perte d'ennemi", on s'attendrait plutôt à ce que les plantes soient plus performantes dans leur territoire d'introduction. Dans cette étude globale, la "perte d'ennemi" n'est donc vraisemblablement pas le paramètre majoritaire permettant au processus d'invasion de se produire.

Les caractéristiques de plantes invasives de la dernière étude citée (Van Kleunen et al., 2010) sont communes, quel que soit leur territoire (d'origine ou d'introduction). Une étude similaire s'est concentrée sur les caractéristiques du Sénéçon du Cap (*Senecio inaequidens*, plante de la famille des *Asteraceae*, à fleurs jaunes), dans des habitats natifs (Afrique du Sud) et non natifs (en Europe, où le Sénéçon se dissémine depuis de multiples introductions au 19ème siècle). Au vu de leurs résultats, les auteurs suggèrent que les populations au potentiel invasif pré-existent dans leur habitat d'origine; cette hypothèse est une alternative à l'évolution adaptative des espèces une fois introduites (Bossdorf, 2008).

Si les caractéristiques des plantes invasives peuvent être similaires dans les territoires natifs et d'introduction, qu'en est-il des territoires eux-mêmes ?

Pour ce qui est des conditions climatiques, une étude à large échelle portant sur 50 plantes terrestres invasives (herbes/arbres échangés entre l'Eurasie et l'Amérique du Nord, parfois transportés jusqu'en Australie), a montré que les "niches climatiques" (paramètres essentiels: pluviométrie et température) étaient majoritairement similaires entre "territoires natifs" et "territoires colonisés". En effet, moins de 15% des espèces, après introduction en territoire non-natif, étendent leur répartition de plus de 10% en dehors de leur niche climatique (Petitpierre et al., 2012).

La fourmi de feu invasive *Wasmannia auropunctata*" (parmi les "top 100" invasives (ISSG)) avait quant à elle opéré un changement de niches apparent: native d'une zone étendue de l'Amérique du Nord au Mexique, elle a été observée en Israël, où les climats hivernaux sont plus rudes. Des études génétiques ont montré que des populations de fourmis natives, localisées au Sud de leur zone de distribution, étaient soumises à des températures froides similaires et étaient ainsi adaptées "à priori" au froid avant d'être transportées dans leur aire d'introduction (Rey et al., 2012).

L'adaptation "à priori" est aussi proposée dans les habitats altérés par l'homme (Hufbauer et al., 2011): un exemple bien documenté en ce sens est celui de *Leptinotarsa decemlineata* (parmi les "top 100" invasives en Europe (DAISIE)). Ce coléoptère phytophage, spécialisé dans les plantes de la famille des *Solanaceae*, se nourrissait de trois plantes hôtes de *Solanaceae* dans sa répartition native initiale (Mexique, centre et Ouest des Etats-Unis). Différentes études (citées dans Hufbauer et al., 2011) indiquent qu'avec l'intensification de la culture de la pomme de terre (*Solanum tuberosum*) au 18ème siècle aux Etats-Unis, le coléoptère s'est tout d'abord adapté à cet hôte dans son aire native au début du 19ème siècle, puis s'est dispersé en Europe et en Amérique du Nord, aidé en cela par l'intensification de la culture de la pomme de terre et des transports. L'importance de la dégradation des habitats, en amont du processus d'invasion biologique, sera abordée à nouveau plus loin.

Nous avons vu quelques exemples de caractéristiques d'espèces invasives qui, en interaction avec l'habitat d'origine ou de destination, favorisent leur expansion.

Un habitat "sensible" aux invasions biologiques est le milieu insulaire : ses particularités vont être abordées ici.

F. SPÉCIFICITÉS DES INVASIONS EN MILIEU INSULAIRE

Tout d'abord vous allez voir un film et une vidéo, liés aux invasions en milieu insulaire; nous allons ensuite discuter des messages qui y sont transmis. Le premier film "Une histoire d'espèces invasives" de Ellen Schofield et David Andow (Université du Minnesota) a eu le prix de la catégorie "education" en 2012 à l'Entomological Society of America. Le deuxième est un autre extrait des interviews réalisées lors de l'Ecole thématique sur les invasions biologiques (3-5 Juin 2013, campus du Tampon (Université de La Réunion) et commune de Saint Philippe, La Réunion) vues en début de chapitre.

Le film, intégré au module, est aussi visible sur le lien : [Invasive species-you tube watch?v=HAY_UsGjyZk](https://www.youtube.com/watch?v=HAY_UsGjyZk)

La traduction des phrases se lit comme suit :

Titre: une histoire d'espèces invasives

- je vous présente Olivier et Franck, ils vivent dans deux endroits très différents
- Franck vit dans une grande ville
- Olivier vit très loin, sur une petite île
- Olivier se nourrit exclusivement du nectar de la rare orchidée rose
- Franck se nourrit de tout (et de n'importe quoi)
- Oliver prend du temps à élever une famille peu nombreuse
- Franck élève une famille nombreuse
- Tous deux sont fort sympathiques
- Cependant, si l'un deux est transporté accidentellement dans le territoire de l'autre, cela peut être un problème
- Franck mange rapidement toutes les rares orchidées de l'île, et sa famille nombreuse piétine la petite île
- Cela EJECTE Olivier de son unique habitat
- Quand un organisme est transporté en dehors de son habitat naturel, il devient une espèce invasive
- Aller d'un habitat à un nouvel habitat était un processus lent autrefois
- Avec les transports modernes, les espèces peuvent être transportées autour du globe plus rapidement que jamais

- Des transports plus rapides impliquent de plus fréquentes opportunités d'introductions accidentelles d'espèces exotiques. La plupart meurent, mais augmenter le nombre d'introductions revient à augmenter la probabilité d'introduction d'une espèce invasive
- Protégez les espèces endémiques du Minnesota en évitant d'y introduire des espèces exotiques

Une vidéo nous remontre Stéphane BARET, Parc National de La Réunion. Interviews réalisées par David Josserond (journaliste scientifique, responsable éditorial du portail Bio&Agri (<http://www.agriculture-biodiversite-oi.org/>)), assisté par Nathalie Becker (Maître de conférences, MNHN).

RETRANSCRIPTION de l'interview écrite sous la vidéo :

On est sur une île où il n'y avait pas d'êtres humains pendant beaucoup d'années, pendant trois millions d'années; les espèces présentes qui sont arrivées de manière naturelle ont évolué toutes seules sans impact autre que le milieu environnemental dans lequel elles se trouvaient. Par exemple, de manière naturelle, sur une île, il n'y a pas de grands herbivores. Donc, si on y introduit de grands herbivores, il va y avoir un impact sur la flore notamment, et on peut retrouver dans des îles comme Hawaï une ronce par exemple, qui du fait qu'il n'y ait pas de grands herbivores, a perdu ses épines. A La Réunion, on a un peu le même exemple avec une variété de ronces où les épines sont moins fortes que la variété indigène, et il n'y a pas d'herbivores donc on n'a plus besoin de dépenser d'énergie pour se protéger contre les grands herbivores. C'est un exemple parmi tant d'autres, mais il y a pas mal d'exemples de ce type là, et du coup quand il y a d'autres espèces introduites par l'homme, elles arrivent dans un milieu qui a évolué, qui s'est modifié en fonction des conditions dans lesquelles les espèces sont arrivées, du coup elles (les plantes natives, *note de l'auteur*) ont perdu certaines fonctions.

QUIZZ: Quels thèmes ont été abordés dans ces séquences vidéo ?

Classe 1: thème mis en avant dans les deux séquences vidéo

Classe 2: thème abordé dans l'animation

Classe 3: thème abordé dans l'interview de S. Baret

Étiquettes à redistribuer dans les classes :

- les espèces insulaires endémiques sont vulnérables face aux espèces introduites
- les défenses "anti-herbivores" d'espèces de plantes natives n'ont pas été maintenues au cours de l'évolution; elles sont donc plus fragiles face à une introduction nouvelle de grand herbivore.
- les espèces introduites consomment la nourriture, rare, d'une espèce endémique, et sont ainsi responsables de son extinction dans la zone d'introduction.

Réponse Classe 1 : a) C'est la vulnérabilité des espèces endémiques insulaires qui est mise en avant dans les deux séquences vidéo, face à une espèce introduite.

Explications:

Les îles, de par leur isolement géographique, favorisent l'évolution *in situ* de nouvelles espèces. Parmi les 25 **hotspots** de **biodiversité** définis par Myers en 2000 comme prioritaires à conserver, 9 sont des îles (alors qu'elles ne recouvrent que 3% de la surface terrestre). Ces "hotspots" ont été réactualisés au nombre de 34 par Conservation International (http://www.conservation.org/where/priority_areas/hotspots/hotspots_revisited/key_findings/Pages/key_findings.aspx). Des données plus récentes indiquent que les 180 000 îles de par le monde abritent plus de 20% de la biodiversité mondiale, avec près de 10 fois plus de richesse endémique (vertébrés, plantes) sur les îles que sur les continents (Kier et al., 2009).

Egalement, c'est dans les îles que sont décrites la plupart des extinctions attribuées aux invasions biologiques (Vitousek et al., 1977). Ainsi, le milieu insulaire est le siège d'une dynamique d'apparition/d'extinction, face à une inertie plus importante des continents. Par ailleurs, la perte d'une espèce sur une île est souvent plus dommageable que dans une région continentale, à cause du fort taux d'endémisme insulaire: une extinction sur une île est souvent une extinction totale.

Réponse Classe 2: c) les espèces introduites accidentellement sont susceptibles de consommer la nourriture, rare, d'une espèce endémique, et sont ainsi responsables de son extinction dans la zone d'introduction.

Explication: En effet, une espèce introduite à comportement alimentaire généraliste peut contribuer à la disparition des ressources d'une espèce native spécialiste, mais ce phénomène est loin d'être la seule cause d'extinction des espèces natives.

Il existe quelques exemples de prédation exercée sur les ressources d'une espèce native insulaire, en particulier chez les oiseaux (dans le film, Olivier ressemble d'ailleurs à un oiseau). On peut citer l'extinction en Nouvelle Zélande de l'aigle *Hieraetus moorei* (aigle géant de Haast, jusqu'à 13 kgs, petite population, 1 seul petit dépendant des parents pendant un an). Les proies de l'impressionnant aigle de Haast étaient des oiseaux endémiques inaptes au vol (avec l'absence quasi-totale de mammifères sur cette île), tels les moas (25 à 250 kgs, nichées de 1 à 2 petits) et *Aptornis* (10-12 kgs, nichant au sol). La disparition d'*Aptornis* (de l'an 1000 à 1200) et des moas (de l'an 1200 à 1780), a contribué à la perte de l'aigle en cette même période (de l'an 1200 à 1780) (Holdaway, 1989).

Cependant, la perte de l'aigle de Haas, des moas et d'*Aptornis* est largement attribuée à l'espèce humaine (dont les premiers représentant sont arrivés en Nouvelle Zélande vers l'an 1000), prédatrice et dégradatrice d'habitats. L'introduction du rat *Rattus exulans* en Nouvelle Zélande y a néanmoins participé, consommant les oeufs et poussins d'*Aptornis*,

l'alimentation des jeunes moas.

Le milieu insulaire apparaît comme plus vulnérable face à cette prédation, notamment de par son faible nombre d'espèces et sa disharmonie: il n'y a que peu (ou pas) d'autre prédation pour les ressources des prédateurs insulaires. Ainsi, les proies (oiseaux pour la plupart inaptes au vol et nichant au sol) sont vulnérables face à l'introduction d'un mammifère prédateur. De plus, les espèces endémiques, dont l'apparition même est favorisée en milieu insulaire, sont plus instables par leur population de petite taille.

Réponse Classe 3: b) les espèces natives de milieux insulaires ne sont plus consommées par de grands herbivores, absents; leurs défenses "anti-herbivores" n'ont pas été maintenues au cours de l'évolution; elles sont donc plus fragiles face à une introduction nouvelle de grand herbivore.

Explication : S. Baret cite plus précisément l'exemple de ronces, dont les épines ne sont pas présentes à Hawaï faute d'herbivores, ou une autre ronce de La Réunion où les épines sont moins développées. Une étude testant cette hypothèse, à savoir un "non-maintien des défenses anti-herbivores en leur absence au cours de l'évolution", a été conduite sur l'île volcanique de Santa-Cruz, d'une quinzaine de millions d'années, pourvue de 2000 à 4000 insectes phytophages mais dépourvue d'herbivores. La végétation de cette île a pourtant souffert de dommages sévères dûe à l'introduction de moutons devenus sauvages, éradiqués en 1980. Les chercheurs ont comparé des couples d'espèces d'arbustes ayant un représentant insulaire (endémique ou non), et un représentant proche sur le continent, en Californie (à 30 km de l'île). Pour chacun des couples (insulaire/continental), les défenses chimiques (phénols, tanins) et morphologiques (nombre et longueur des épines, surface foliaire) furent évaluées. Leur consommation par des moutons sauvages (en conditions de choix) fut aussi quantifiée. Pour chaque espèce endémique insulaire, les défenses chimiques furent trouvées réduites significativement par rapport à leur contrepartie continentale; les défenses morphologiques furent trouvées réduites dans toutes les espèces insulaires, et les moutons préférèrent consommer les espèces endémiques insulaires (pour trois des six couples d'espèces).

Les exemples décrits soulignent la **vulnérabilité (face aux introductions d'espèces ennemies) : de végétaux endémiques insulaires dans un milieu dépourvu d'herbivores, ou encore d'oiseaux endémiques insulaires, nichant à terre et peu aptes au vol, dans un milieu dépourvu de prédateurs.**

Elements essentiels caractérisant les milieux insulaires face aux invasions (Whittaker, 1998); quelques sites pour en savoir plus

Pour les îles entourées d'eau (les biogéographes considèrent également les îles d'habitats, entourées de milieux très différents), deux groupes se distinguent: les îles océaniques (ont

émergé au-dessus d'une plaque océanique, sont d'origine volcanique ou corallienne, n'ont jamais été en contact avec les continents; exemples: Hawaï, La Réunion; elles sont dépourvues de mammifères et d'amphibiens endémiques, sont riches en oiseaux, insectes et reptiles), et continentales (peuvent avoir été connectées au continent à des périodes de bas niveaux des mers; sont riches en toutes sortes d'espèces; exemple: Madagascar). Si on admet comme limite de taille arbitraire celle atteinte par la Nouvelle Guinée (786 000 km²), alors l'ensemble des îles représente 3% de la surface terrestres du globe (Mielke, 1989).

Une contribution majeure à l'étude des espèces insulaires a été la modélisation de leur nombre (en fonction de la surface insulaire, de la distance par rapport au continent, des espèces introduites et éteintes), par Mac Arthur et Wilson (1967, *The theory of island biogeography*). Aujourd'hui cependant, la valeur prédictive de cette modélisation apparaît comme limitée (Whittaker, 1998); elle peut être complétée par la théorie des métapopulations (prend en compte les différentes populations présentes sur une île, non isolées les unes des autres), applicable aux îles (Haila, 1990).

On considère en général que les îles éloignées des continents sont pauvres en nombre d'espèces (cette pauvreté étant accentuée par l'isolation et le manque de relief), riches en espèces endémiques (soit l'île est le seul lieu où l'espèce subsiste, soit il y a eu une évolution de l'espèce *in situ*), et disharmoniques (la répartition d'espèces est différente de celle du continent le plus proche; de plus, les espèces insulaires océaniques proviennent le plus souvent de plusieurs continents). La disharmonie est due notamment à des différences climatiques par rapport au continent proche, aux différentes aptitudes à la dispersion des espèces continentales proches, ainsi qu'à la présence (ou non) d'interactions favorables à leur établissement. Les modèles insulaires les plus populaires qui illustrent ces caractéristiques sont Hawaï et les Galapagos. Dans l'ensemble, les îles contribuent le plus au nombre d'espèces présentes sur terre; elles contribuent également le plus aux extinctions biologiques, en lien avec l'histoire de colonisation des îles par les hommes.

La vulnérabilité des îles face aux invasions biologiques peut se décliner en cinq points, dont certains ont été abordés lors de l'analyse des séquences vidéos :

1) La **dysharmonie des communautés** dans les îles les plus isolées favorise leur déstabilisation par de nouveaux envahisseurs, présentant des stratégies d'exploitation de ressources très différentes de celles des taxons résidents. Le faible nombre d'espèces par île, offrant une compétition réduite aux espèces introduites,

leur laissent possiblement des niches disponibles. De plus, l'hypothèse de "perte d'ennemi" lors de l'introduction d'une espèce exotique se trouve facilitée s'il n'y a pas d'ennemi insulaire équivalent.

2) Comme vu précédemment, suite à **l'évolution d'espèces insulaires en l'absence de certains taxons**, la vulnérabilité des espèces endémiques insulaires augmente face aux introductions d'espèces exotiques. Par exemple, des plantes endémiques insulaires seront

vulnérables face à un herbivore introduit, et des oiseaux endémiques insulaires, nichant à terre et peu aptes au vol, seront une proie rapidement menacée par un mammifère introduit. L'exemple du pigeon "Dodo" (*Raphus cucullatus*) de l'île Maurice est célèbre: l'oiseau a disparu à la fin du 17^{ème} siècle, chassé par les hommes, les vertébrés introduits, et son habitat n'a pas mieux été conservé. Certaines représentations du Dodo ont disparu elles aussi, d'autres ont atteint les murs de l'île voisine (La Réunion) car elles sont devenues l'emblème d'une bière locale; des études récentes indiquent que ce pigeon n'était pas si dodu ! (Angst et al., 2011)

3) **Colonisation et transports maritimes**: certaines îles ont été les premières colonies des Européens (Atlantique, Caraïbes, Océan Indien); de fait, elles ont un long passé d'introductions, favorisant les invasions biologiques. Situées à la croisée des tracés des transports maritimes, les îles servent de relais et souffrent de ce fait d'introductions fréquentes liées aux bateaux (eaux de ballast, rats, transports de plantes ...). De plus, les alternances de leurs appartenances coloniales (pour certaines) ont conduit à une diversité de routes maritimes les ayant pour étape.

4) La **densité des populations humaines** établies dans les îles est pour certaines plus élevée que la moyenne mondiale (on peut citer les "hotspots" de biodiversité insulaires: Polynésie, Micronésie, Nouvelle Zélande, Caraïbes ...)(Cincotta, 2000) et laisse peu de place aux espaces naturels; en effet, une corrélation négative a été trouvée entre densité humaine et surface d'aires protégées (Luck, 2007).

Pour en savoir plus, vous pourrez consulter, parmi les bases de données plus spécifiques aux invasions biologiques et à la biodiversité en milieu insulaire :

IBIS (Island Biodiversity and Invasive Species)

Biodiversité Insulaire et Espèces Envahissantes; menaces qui pèsent sur les espèces natives et les écosystèmes insulaires

<http://ibis.fos.auckland.ac.nz/>

L'exemple de l'île de La Réunion, riche en invasions biologiques et en scientifiques, l'est également en sites francophones:

- site du Parc National de La Réunion, voir <http://www.reunion-parcnational.fr/corexerun/spip.php?article24>

- site de l'ONF, voir http://www.onf.fr/la-reunion/sommaire/especes_exotiques/probleme/20070917-135824-47936/++oid++13c/@@display_advise.html

- site du GEIR, voir <http://www.especesinvasives.re/especes-invasives/especes-invasives-a-la-reunion/>

- site du CBNM, voir proposition d'indice d'invasibilité pour les espèces végétales répertoriées à La Réunion <http://mascarine.cbnm.org/index.php/especes-exotiques>

- portail BIODIV&AGRI: voir les dernières actions : <http://www.agriculture-biodiversite-oi.org/Projets-regionaux/Nouvelles-des-projets/Actualites/Un-partenariat-inedit-entre-les-regions-insulaires-pour-lutter-contre-les-especes-invasives>

ciblé sur les insectes ravageurs et les mauvaises herbes dans l'Océan Indien, ce portail sera représenté chapitres 2 et 3.

G. EFFETS DES INVASIONS : CAS PARTICULIER DES INSECTES

Nous allons voir des exemples phares d'insectes invasifs, dont les effets négatifs sont documentés. D'ailleurs, certains vont aller envahir les chapitres 2 et 3 ! Nous reviendrons sur les effets positifs des espèces invasives plus loin. **Une photo présente toutes ces espèces, avec des explications.**

Dacus ciliatus: *Dacus ciliatus*: comme nous le reverrons dans les chapitres 2 et 3, cette mouche des fruits de la famille des *Tephritidae* affecte les cultures de Cucurbitacées, et induit en cela des pertes économiques. L'adulte mesure de 6 à 7 mm. Les moyens de dissémination de cette espèce sont: le transport par bateau ou avion (commerce de fruits: les larves de *D. ciliatus* s'y développent), et le vent (vol des *D. ciliatus* adultes). ([CABI](#))

Bemisia tabaci: *Bemisia tabaci*: cet aleurode de 1 mm de long environ est composé d'une vingtaines d'espèces "cryptiques", indifférenciables morphologiquement, dont certaines ont une aire de répartition très étendue dans le monde. De 80 à 300 œufs sont produits par femelle, et par an se succèdent 10 à 15 générations. Cet insecte phytophage a près de 600 plantes-hôtes. Les adultes sont dispersés facilement par le vent, des œufs sont également trouvés fréquemment sur des plantes transportées Les rendements des cultures affectées peuvent chuter de 20 à 100% (manioc, coton, patate douce, tabac, tomate, plantes ornementales), par leur effet direct, mais aussi par la transmission d'une soixantaine de virus du genre des *Geminiviridae*. ([CABI](#), [DAISIE](#), [GISD](#)).

Harmonia axyridis: *Harmonia axyridis*: originaire d'Asie, cette coccinelle mesurant 5 à 8 mm se nourrit notamment de pucerons (insectes nuisibles). Introduite volontairement de par le monde pour de la lutte biologique, et involontairement sur des plantes ornementales, elle pond jusqu'à 4000 oeufs par individu au cours de son activité reproductrice (3 mois). Hautement dispersive, elle supporte des températures en-deçà de 0°C et au-delà de 30°C (d'après [DAISIE](#)). En automne, les *Harmonia* se nourrissent de pommes/poires dont elles

dévaluent la production, et s'agrègent sur les grappes de raisin, dépréciant la qualité du vin produit. ([DAISIE](#))

Aedes albopictus: natif d'Asie du Sud-Est, ce moustique de 1,7 mm environ est transporté principalement dans les pneus stockés en plein air (eau stagnante idéale au développement des larves), par bateau. Il est aujourd'hui introduit dans les îles de l'Océan Indien et de l'Indo-Pacifique, en Europe de l'Est et du Sud, au Moyen-Orient, en Afrique, en Amérique du Nord et du Sud, aux Caraïbes. Il peut agir par compétition larvaire inter-spécifique, déplaçant d'autres populations natives de moustiques telles *Culex pipiens*. La femelle se nourrit du sang de vertébrés, dont l'homme, et est ainsi capable de lui transmettre plus de 22 virus à ARNs. ([DAISIE](#), [GISD](#))

Adelges tsugae: probablement natif du Japon et de Chine, cet insecte piqueur-suceur a été introduit accidentellement en Amérique du Nord au cours du 20ème siècle. Ses modes de dispersion sont multiples: ses oeufs et nymphes peuvent être transportés via différents modes ou supports (vent, véhicules, humains, animaux, plantes commercialisées). On le repère sur ses hôtes, les conifères *Tsuga canadensis* et *Tsuga caroliniana* de l'Amérique du Nord, par les amas cotonneux entourant ses oeufs, à la surface inférieure du feuillage. Identifié comme le plus dommageable des piqueurs-suceurs des forêts des Etats-Unis dans [Aukema et al. \(2010\)](#), étude dont nous reparlerons plus loin, c'est une menace pour ces conifères, qui perdent prématurément leur feuillage et meurent s'ils ne sont pas traités. Ses nymphes (sur la photo ci-contre) peuvent atteindre 3 mm de diamètre. ([CABI](#))

Dendroctonus ponderosae: l'adulte mesure en moyenne 5.5 mm et son aire de distribution englobe l'ouest du Mexique, des Etats-Unis, et du Canada. Il affecte une quinzaine d'espèces de pins; une génération suffit à la mort de l'arbre, via trois actions combinées: l'insecte y creuse des galeries, pond des œufs qui s'y développent, et transmet un champignon (*Ceratocystis minor*). Ses modes de dispersion sont : le transport (bois non traité, pour les formes larvaires), ou l'air (les adultes peuvent voler jusqu'à 2 à 3 km, ou encore être transportés par le vent). ([CABI](#))

La question posée, s'appuyant sur les définitions et des recherches supplémentaires si besoin, est la suivante :

Tous ces insectes sont considérés comme invasifs, à des degrés divers. Deux bases de données (disponibles sur <http://www.issg.org/database/welcome/>, GISD (Global Invasive Species Database) et <http://www.europe-aliens.org/>, DAISIE (Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe)) présentent un classement "top 100" des "pires" espèces invasives. GISD a considéré une seule espèce par genre pour plus de représentativité.

Leurs critères de sélection se basent notamment sur l'impact sur la biodiversité et/ou l'impact sur les activités humaines. DAISIE restreint sa liste à l'Europe.

A votre avis, lesquels font partie de ce classement "top 100" ?

Vous pouvez consulter ces sites avant de répondre à la question, ou tout simplement vous servir des descriptifs précédents pour tenter d'identifier les insectes qui sont parmi les "top 100". Lisez bien les explications générales après avoir répondu au quiz.

Une planche-photo (avec les 6 insectes) apparaît, permettant de cliquer dans chaque case. Les explications se lisent ainsi :

Trois de ces insectes font partie du classement "top 100" (Avril 2014):

***Bemisia tabaci* est l'un des insectes les plus dommageables aux cultures de par le monde;** les rendements des cultures affectées peuvent chuter de 20 à 100% (manioc, cotonnier, patate douce, tabac, tomate, plantes ornementales), par leur effet direct, mais aussi par la transmission d'une soixantaine de virus du genre des *Geminiviridae*. Leur contrôle par les insecticides est difficile, car ils développent des résistances (DAISIE, GISD). ***Harmonia axyridis* réduit la biodiversité d'autres aphidophages,** de par une compétition pour les ressources et une prédation intra-guilde (prédation entre prédateurs, ici consommation d'autres coccinelles). **En automne, les *Harmonia* se nourrissent de pommes/poires dont elles dévaluent la production, et s'agrègent sur les grappes de raisin, dépréciant la qualité du vin produit.** Elles pullulent dans les habitations en automne (allergies chez certains habitants) (DAISIE). Quant à ***Aedes albopictus*, ce moustique est capable de transmettre plus de 22 virus à l'homme** (Dengue, West Nile, Chikungunya, encéphalite Japonaise ...). Le plus souvent, il n'y a pas de vaccins contre ces maladies, qui peuvent être mortelles chez certains sujets (DAISIE, GISD).

Trois autres insectes, bien que nuisibles, ne sont pas parmi les pires :

Probablement originaire d'Afrique de l'Est, ***Dacus ciliatus* est aujourd'hui présent en Afrique, Asie et Moyen-Orient,** et est agent de quarantaine dans différentes régions (Méditerranée, Caraïbes). **Elle s'attaque aux cucurbitacées, mais c'est une autre tephritidae qui fait partie des "top 100" (DAISIE): *Ceratitis capitata*,** avec une répartition plus étendue (Amériques, Méditerranée, Australie, Afrique du Nord et Sub-Saharienne), plus de 300 fruits-hôtes et une meilleure adaptation aux climats tempérés. ***Adelges tsugae*, identifié comme le plus dommageable des piqueurs-suceurs des forêts des Etats-Unis,** est une menace pour les conifères *Tsuga canadensis* et *Tsuga caroliniana* de l'Amérique du Nord, qui perdent prématurément leur feuillage et meurent s'ils ne sont pas traités. Les sécrétions cireuses protègent *Adelges tsugae* des pesticides, ce qui le rend difficile à contrôler. **Bien que la totalité des 1,3 millions d'hectares de forêts de *Tsuga* soit menacée au cours de ces 20 à 30 prochaines années en Amérique du Nord, entraînant des répercussions sur**

d'autres espèces natives (oiseaux), il n'est pas répertorié parmi les "top 100" des espèces invasives (DAISIE, GISD). Quant à *Dendroctonus ponderosae*, pas même répertorié dans GISD et originaire d'Amérique du Nord, cet insecte nuisible n'a pas encore été détecté en dehors de son aire de répartition d'origine et est considéré comme potentiellement invasif (CABI, Juillet 2013). Responsable de la mort d'arbres par centaines, considéré comme la cause de la plus importante épidémie forestière au Canada, sa gestion est difficile dans les zones inaccessibles ou protégées (parcs naturels).

Pour avoir des compléments d'information, vous pourrez consulter des bases de données présentant les espèces invasives :

DAISIE (Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe)

Mise à Disposition de l'Inventaire des Espèces Invasives en Europe;

<http://www.europe-aliens.org/>

GISD (Global Invasive Species Database)

Base de Données Globale des Espèces Invasives; menaces qui pèsent sur la biodiversité et les écosystèmes naturels dans le monde

gérée par le "Invasive Species Specialist Group ([ISSG](#))" de la commission Species Survival-IUCN

<http://www.issg.org/database/welcome/>

Invasive Species Compendium (Recueil d'Espèces Invasives)

base de données et ressources documentaires, espèces invasives et pathogènes dans le monde

hébergée par CABI (Commonwealth Agricultural Bureaux International), organisation inter-gouvernementale créée sous l'égide des Nations Unies.

<http://www.cabi.org/isc/>

Chaque cas pourra le cas échéant être proposé à des groupes d'étudiants pour une recherche approfondie: particularités de l'espèce ? historique de l'invasion ? lieux concernés par l'invasion ? effets négatifs ? effets positifs ? interactions avec d'autres espèces ? moyens de lutte mis en oeuvre ? perspectives de recherche ?

H. COÛT DES INVASIONS BIOLOGIQUES; CONTRIBUTION DES INSECTES

Evaluer le coût/bénéfice des espèces invasives est l'un des moyens de sensibiliser les différents acteurs de notre société aux actions de prévention et de contrôle. Pour cela, la collaboration entre économistes et écologues, ardue en ses débuts par la confrontation de deux thématiques très différentes, était nécessaire.

L'un des premiers à avoir abordé cette question, David Pimentel, est aujourd'hui professeur émérite (entomologie, écologie et biologie évolutive) à l'Université de Cornell (Etats-Unis). Dans sa dernière publication à ce sujet (Pimentel, 2005) il évalue les coûts liés aux espèces invasives aux Etats-Unis, en compilant les coûts connus de protection des cultures, des dommages subis, etc ...

90% du coût total identifié sont liés aux seules plantes, arthropodes (pour la plupart, des insectes), micro-organismes et mammifères invasifs. Quels en sont les coûts annuels ? Combien d'espèces sont considérées ?

Il est demandé à l'étudiant de classer, en se servant de ses connaissances et de son "bon sens", les différents groupes d'espèces en fonction de leur nombre d'espèces invasives et de leurs coûts. Il pourra aisément imaginer que les mammifères représentent peu d'espèces en nombre, alors que les micro-organismes en représentent beaucoup. Les arthropodes ont quand à eux un coût très élevé par espèce, ce qui est imaginable lorsque l'on pense aux dégâts occasionnés sur les cultures. Il lui sera peut-être difficile de trancher entre les plantes et les micro-organismes.

Quizz de catégorisation (**placer les étiquettes dans les cibles**): placez les étiquettes ci-dessous dans la catégorie qui leur correspond. **Les bonnes réponses s'expliquent comme suit :**

Les plantes (estimées à 25000 espèces invasives aux Etats-Unis), avec les micro-organismes (estimés à 20000 espèces invasives aux Etats-Unis), constituent l'ensemble le plus riche en nombre d'espèces invasives recensées aux Etats-Unis. La plupart des plantes ont été importées pour les fibres, l'ornement ou l'alimentation. On évalue à 5000 le nombre

d'espèces de plantes importées qui se sont établies dans les milieux naturels. Les coûts annuels estimés sont essentiellement attribués aux "mauvaises herbes" des milieux aquatiques, pâturages, pelouses, cultures ... et accessoirement à d'autres plantes invasives (salicaire pourpre, arbre du genre *Melaleuca*). **Sur les coûts totaux, plus de 90% concernent les pertes de cultures (24 milliards) et la lutte contre les "mauvaises herbes" dans les cultures et les pâturages (8 milliards).**

Sur les **20 espèces de mammifères introduits aux Etats-Unis**, la plupart **volontairement (à l'exception du rat**, passager clandestin des cales de bateaux), le coût total (dû aux dégâts et pertes) a été estimé à près de 37 milliards de dollars annuels. **La part essentielle est due aux rats (50% du coût total) et aux chats (45% du coût total)**, prenant en compte les stocks agricoles consommés (et les dégâts occasionnés) par les rats, et les petits mammifères, oiseaux, reptiles, amphibiens... tués par les chats. **C'est chez les mammifères que le coût par espèce est le plus élevé.**

Pour ce qui est des micro-organismes invasifs, 80% des coûts attribués correspondent aux pertes de cultures. Ils ont été introduits pour la plupart involontairement, via leurs hôtes ou des éléments contaminés (plantes, insectes, mammifères, terre, etc ...). **Pour certains virus animaux ou végétaux, ils sont étroitement liés aux insectes-hôtes qui les transmettent. Les coûts pourraient alors aussi bien être affectés aux arthropodes.** Pour exemple, les frais de santé et de baisse de productivité dus au *West Nile Virus*, transmis à l'homme par le moustique *Aedes albopictus* (exemple vu précédemment), ont entraîné un coût annuel de 56 millions de dollars ces 14 dernières années (U.S. Centers for Disease Control and Prevention, 2014; American Journal of Tropical Medicine and Hygiene).

Les arthropodes invasifs répertoriés aux Etats-Unis (4500 espèces) sont pour la plupart des insectes, introduits involontairement par bateau (eaux de ballast, plantes-hôtes, terre) ou avion. D'autres ont été introduits volontairement (dans le cadre de la lutte biologique, revoir l'exemple d'*Harmonia axyridis*). Là encore, **près de 80% des coûts dus aux arthropodes invasifs sont attribués aux dégâts des cultures, provoqués majoritairement par les insectes phytophages.** D'autres coûts comptabilisés proviennent par exemple des pertes de produits forestiers (2,1 milliards), et celles occasionnées par la fourmi rouge *Solenopsis invicta* (1 milliard) ([Pimentel, 2005](#)).

Plus de la moitié (52,5%) des coûts totaux estimés concernent les pertes/coûts en agriculture. Sur 5 dollars de ces pertes/coûts, environ un dollar est attribué aux arthropodes. L'auteur rappelle tout de même que ces cultures, ensemble avec les élevages, sont issues d'espèces également importées (volaille, bétail, riz, maïs, blé ...), et couvrent 98% de l'alimentation aux Etats-Unis.

Quizz: Par rapport au coût annuel estimé des espèces invasives en agriculture en 2005 (80 milliards de dollars), que représente la valeur estimée de la production agricole aux Etats-Unis, issue de l'importation d'espèces exotiques ?

Réponses : 10 fois plus/100 fois plus/500 fois plus

Solution: 10 fois plus. La valeur de la production agricole aux Etats-Unis issues d'espèces exotiques importées est estimée à 800 milliards de dollars, soit 10 fois plus que la valeur estimée des coûts et pertes dûs aux espèces invasives.

Dans les milieux naturels, D. Pimentel présente les espèces invasives citées comme responsables directs d'une perte de biodiversité importante; nous avons vu précédemment que cette interprétation pouvait être abusive. De plus, les coûts liés à la fragilisation ou à la perte d'espèces endémiques sont plus difficilement quantifiables.

De manière générale, on estime que des données économiques sont connues pour seulement 1 à 2% des espèces invasives (Aukema et al., 2011, et références incluses). Les insectes ne sont pas les mieux lotis: en 1999, sur 139 études d'impacts liées à des espèces invasives en milieu naturel (poissons et invertébrés d'eau douce, invertébrés marins, plantes, insectes et invertébrés terrestres), seules 21 concernaient les insectes et invertébrés terrestres, illustrant une recherche rare en ce domaine (Parker, 1999). Le coût de ces impacts est plus difficile à estimer qu'en milieu cultivé : une forêt, par exemple, procure des services écosystémiques divers (valeurs récréatives et culturelles, support de biodiversité, produits dérivés, stockage de carbone, purification d'eau, lutte contre l'érosion...).

Afin de mieux évaluer ces coûts, de nouvelles méthodes ont été développées. A partir d'une base de données exhaustive incluant 455 espèces d'insectes invasifs dont 62 ayant un impact dans les forêts aux Etats-Unis (Aukema et coll., 2010), les coûts ont été répartis selon deux critères:

- les acteurs subissant les pertes ou effectuant les dépenses (Gouvernement fédéral ou régional, propriétaires particuliers ou forestiers)
- le mode d'alimentation des insectes (piqueurs-suceurs de seve (affaiblissement, nécroses, déformations, transmission de maladies ...nous avons vu l'exemple d'*Adelges tsugae*), phyllophages (feuilles détruites, retards de croissance, ou mort), foreurs de tiges et xylophages (bois consommé et déprécié, entrée de pathogènes ...; nous avons vu l'exemple de *Dendroctonus ponderosae*). Pour chaque catégorie d'insectes et de coûts, les données furent compilées et l'incertitude fut estimée.

La répartition des dépenses/dommages totaux annuels est la suivante, aux Etats-Unis, en millions de dollars (données arrondies à l'unité, estimations avec un intervalle haut et bas):

Catégories	Dépenses fédérales	Dépenses régionales	Dépenses du particulier propriétaire	Baisse de valeur des propriétés résidentielles	Baisse de la valeur du bois produit
FOREURS	62-97	1100-1900	460-820	510-900	81-150
PIQUEURS-SUCEURS	7-15	86-190	62-140	130-290	2-5
PHYLLOPHAGES	52-120	75-180	72-180	190-450	8-20

Quizz: Quelle valeur peut-on comparer avec les résultats précédents de D. Pimentel ?

a) la valeur des pertes de production de bois des forêts

Réponse : OUI

Explications : totalisée à 2.1 milliards de dollars annuels dans l'article de Pimentel (cette information se trouve dans les explications sur les arthropodes, et provient de publications des années 1994 et 2001), elle avoisine (fourchette haute) un total annuel de 175 millions de dollars dans l'article d'Aukema (la période considérée est de 2000 à 2009). La différence est d'environ un facteur 10. Or, l'estimation de Pimentel paraît plus globale : il s'est basé sur l'estimation de la dépréciation totale de la production de bois dûe aux insectes (7 milliards de dollars annuels), et a estimé que la proportion d'insectes invasifs dans les forêts (30%) aurait également pour poids financier l'équivalent de 30% des pertes occasionnées (soit 2,1 milliards). Aukema s'est en revanche appuyé sur des données spécifiques aux espèces invasives, on peut donc proposer que son estimation est la plus juste.

b) la valeur totale des dégâts occasionnés par les insectes invasifs des forêts

Réponse: NON

Explications : alors que la fourchette haute pour les coûts attribués à l'ensemble des insectes invasifs sur les arbres est estimée à 5,3 milliards de dollars aux Etats-Unis, pour la période 2000-2009, la seule valeur indiquée dans l'article de Pimentel est attribuée aux pertes de production de bois des forêts (2,1 milliards de dollars, estimation issue de publications de 1994 et de 2001 et basées sur la seule perte en valeur du bois produit).

Quizz:

A votre avis, sur quelles conclusions les auteurs insistent-ils ?

a) La répartition des pertes et dépenses en fonction des différents acteurs **Réponse : OUI**

Explications : avoisinant 53% et 43% des sommes totales (fourchette haute) respectivement versées/perdues par les propriétaires particuliers et les financements municipaux, cette répartition souligne la part importante de ces acteurs, par rapport aux producteurs de bois dont la part est moindre.

b) Les dépenses attribuées aux insectes foreurs **Réponse : OUI**

Explications: avec 71% des dépenses totales (fourchette haute), le cas des insectes foreurs (comme *Dendroctinus ponderosae*) est préoccupant. En effet, la part des foreurs parmi les insectes invasifs a augmenté ces trente dernières années, notamment de par l'utilisation d'emballages en bois dans les échanges commerciaux. D'après le modèle développé par Aukema et collaborateurs, la probabilité qu'une nouvelle espèce de foreur produise des dégâts au moins aussi importants que les espèces nuisibles déjà en place au cours de ces 10 prochaines années est de plus de 3%.

c) Les dépenses attribuées à la désinsectisation des arbres. **Notez qu'occasionnellement, des chiens passent en vitesse avant que les insectes n'habitent l'arbre.**

Réponse : NON. Explications : Cette phrase est présente uniquement pour la contrepartie ! Celle-ci porte sur deux voyelles.

Ces estimations chiffrées, si nécessaires soient-elles, ne donnent qu'une vision partielle des coûts liés aux espèces invasives : elles ne concernent que l'agriculture et les forêts ; la biodiversité des espaces naturels n'y est que très partiellement comprise. De plus, ces estimations contribuent à attribuer des torts directement aux espèces invasives, et non à d'autres facteurs (par exemple, la dégradation des habitats, le réchauffement climatique ...) : ne pas confondre corrélation et cause reste un élément majeur dans la perception des espèces invasives.

Dans la voiture des menaces pesant sur les espèces indigènes, l'espèce invasive est-elle le conducteur ou un passager ? Cette phrase est une traduction du titre de l'article de Mc Dougall et Turkington, paru en 2005, qui adresse la question du rôle effectif joué des espèces invasives sur les espèces natives, dans un contexte d'habitats naturels dégradés. Nous allons voir cela dans le chapitre suivant. A partir d'un schéma, vous devrez faire un lien entre une expérience et les résultats obtenus.

I. PERCEPTION DU RÔLE DES INVASIONS : EXEMPLE D'UNE RÉSERVE NATURELLE DE SAVANE À CHÊNES DE GARRY

C'est au début des années 2000 que Mac Dougall et Turkington lancent une étude dans le "Cowichan Garry Oak Reserve", réserve naturelle de savane à chênes de Garry (*Quercus garryana*), en Colombie-Britannique (Canada). Dans la région, la communauté végétale y est riche en espèces natives (454 taxons) et exotiques naturalisées (144 taxons), dont certaines sont considérées comme invasives. Sur des extraits de deux sites consacrés à cette réserve, on peut y lire le rôle attribué aux espèces invasives sur les espèces natives :

<http://www.natureconservancy.ca/en/where-we-work/british-columbia/featured-projects/cgop/>

Threats

The intact Garry oak meadows of the Cowichan Valley are found in an area where development is active and widespread. Vancouver Island's warmest climate creates an ideal location for vineyards and pastures, and attracts ongoing residential building. Introduced

invasive species frequently out-compete the more fragile native plants.

Traduction:

Menaces

Les prairies intactes à chêne de Garry de la Cowichan Valley se trouvent dans une aire de développement actif et étendu. Le climat plus chaud de l'île de Vancouver représente un environnement idéal pour l'établissement de vignobles et de pâturages, et attire en continu le développement de constructions résidentielles. Les espèces invasives introduites y supplantent fréquemment les espèces natives, plus fragiles.

<http://www.cowichanlandtrust.ca/projects/cowichan-garry-oak-preserve>

A History of Degradation and Loss

During the last 150 years, agricultural and urban development have overtaken most Garry Oak ecosystems. Construction has damaged roots, causing tree fatalities. Fire suppression has opened Garry oak regions to invading species. Overgrazing by domestic and feral livestock has impaired Garry oak regeneration and enabled non-native plant species to take over. As a consequence, unaltered Garry oak meadow is difficult to find in British Columbia today. Much of what remains has been strongly modified or corrupted by invasive species

Un passé fait de dégradations et de pertes

Au cours de ces 150 dernières années, l'agriculture et le développement urbain ont supplanté la plupart des écosystèmes à chêne de Garry. Les racines ont été endommagées par les constructions, causant des pertes d'arbres. Les incendies ont ouvert la porte des régions à chênes de Garry aux espèces invasives. Il est ainsi difficile de trouver aujourd'hui des prairies à chêne de Garry non altérées. Les espèces invasives ont modifié ou altéré la plupart de ce qui reste des espaces naturels.

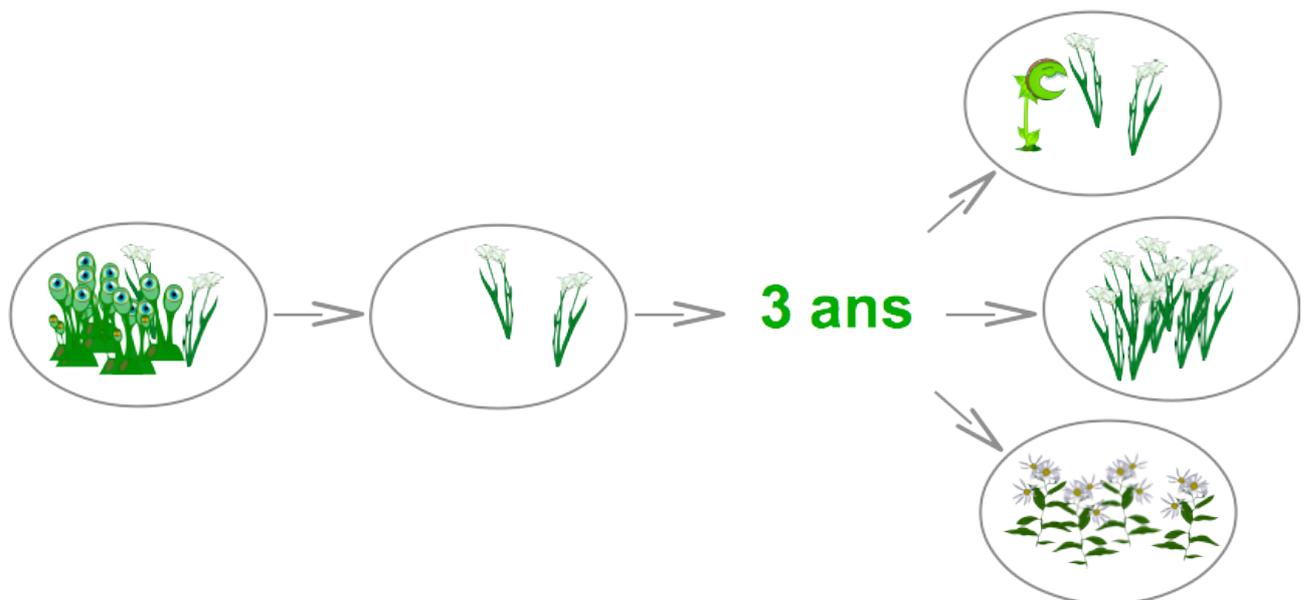
QUIZZ: Parmi les idées présentées sur ces deux sites, lesquelles attribuent un rôle direct aux espèces invasives sur la dégradation des espaces naturels ?

- a) Les espèces invasives ont modifié ou altéré la plupart de ce qui reste des espaces naturels.
- b) L'effet du feu a rendu les espaces accessibles aux espèces invasives
- c) Les espèces invasives introduites supplantent fréquemment les espèces natives, plus fragiles.

Réponses : a, c. Explications : Les actions attribuées directement aux espèces invasives sont : de supplanter les espèces natives, ou encore d'altérer/modifier fortement les espaces naturels. Par exemple, en entrant en compétition pour des ressources nutritionnelles limitées, la plante invasive serait gagnante aux dépens des espèces natives.

J. PERCEPTION DES INVASIONS : LES ESPÈCES INVASIVES SONT-ELLES PASSAGERS OU CONDUCTEURS ?

Pour en revenir à Mac Dougall et Turkington, les questions qu'ils soulèvent sont directement liées aux affirmations que nous venons de voir. Est-ce que les processus interactifs imposés par les plantes invasives sont responsables du déclin des plantes autochtones ? Ou est-ce que la présence des plantes invasives n'est qu'une conséquence indirecte de dégradations de l'habitat, ayant simplement favorisé leur installation ? Les expériences ont été réalisées sur un tapis herbacé composé d'espèces exotiques et natives, et les espèces invasives concernées sont des **graminées**, *Poa pratensis* (rechercher cette espèce par exemple sur <http://www.issg.org/database/welcome>) et *Dactylis glomerata* (rechercher cette espèce par exemple sur <http://www.cal-ipc.org>). Parmi les autres espèces présentes, on trouve des graminées natives, mais aussi des **herbacées ("forbs")**, morphologiquement et fonctionnellement différentes des **graminées**. Vous pourrez cliquer sur les différentes parties du graphe pour avoir leur description.



En partant de gauche à droite,

première et deuxième bulle prises dans leur ensemble :

Les plantes "aliens" (terme parfois utilisé pour "exotique", en anglais), *Poa* et *Dactylis*, de la famille des **graminées**, sont dominantes (50 à 80% de la couverture totale dans les parcelles étudiées de la Cowichan Garry Oak Reserve) et vont être supprimées pendant trois années consécutives, pour étudier le devenir de ces parcelles. Les autres **graminées** (ici, symbolisées par une fleur blanche), natives, sont minoritaires. Il y a aussi d'autres herbacées natives, non représentées.

Question: au bout de ces trois années, quel a été le résultat majeur obtenu (plusieurs réponses possibles) ? Cliquez sur ce qui vous semble le plus vraisemblable:

Bulle du haut: Est-ce qu'une autre espèce exotique et envahissante a pris la place des graminées exotiques arrachées ?

Bulle du milieu: les graminées natives ont-elles pu "profiter" de la disparition des graminées exotiques dans les parcelles étudiées pour y devenir majoritaires ?

Bulle du bas: D'autres espèces natives, déjà présentes dans les parcelles étudiées (*herbacées ("forbs")* (*symbolisées par une fleur mauve*)), ont-elles remplacé les graminées exotiques enlevées ?

REPONSES :

Bulle du haut: Une autre espèce exotique et envahissante a pris la place des graminées exotiques arrachées :

OUI. En effet, un arbuste (*Cytisus scoparius*), considéré comme une espèce invasive dans cette région (<http://www.issg.org/database/species/ecology.asp?si=441>), s'est rapidement installé. Il provenait d'une contamination de graines utilisées lors d'expériences complémentaires (non décrites ici). La présence de l'arbuste (uniquement dans les plots où les graminées exotiques avaient été enlevées) suggère que les herbes, qu'elles soient exotiques ou indigènes, préservent l'état de savane du site, contribuant à son équilibre. Cependant, l'arbuste fut enlevé au fur et à mesure, au cours des trois années de l'expérience, car l'objectif de l'étude concernait uniquement les herbacées ("forbs") et graminées.

Bulle du milieu: Les graminées natives ont pu "profiter" de la disparition des graminées exotiques dans les parcelles étudiées pour y devenir majoritaires: **NON.** Ce n'est pas ce qui s'est produit ! Les auteurs ont ainsi exclu l'hypothèse du rôle direct des espèces exotiques sur le développement d'espèces natives. Les graminées natives, probablement de par leur faible capacité de dispersion et de développement dans des habitats perturbés, n'ont pas "repris le dessus" malgré l'absence des graminées exotiques.

Bulle du bas: D'autres espèces natives herbacées ("forbs"), déjà présentes, ont remplacé les graminées exotiques enlevées: **OUI.** Le recrutement de plantes dans les espaces disponibles a donc été facilité pour ces espèces, fonctionnellement différentes des graminées, alors que le recrutement des graminées natives attendu ne s'est pas produit. Les graminées natives, probablement de par leur faible capacité de dispersion et de développement dans des habitats perturbés, n'ont pas "repris le dessus".

Fin schéma-quizz

En conclusion, on pourra se rappeler ici que l'effet des espèces invasives sur des espèces natives n'est pas toujours direct. Des causes plus en amont, telles que la **modification des habitats** :

- favorisent la présence des espèces invasives, sans pour autant que ces dernières soient fatalement nuisibles en tant que telles aux espèces natives
- sont détritantes, soit seules, soit en interaction avec d'autres facteurs, aux espèces natives

L'espèce invasive est ainsi un passager et non un conducteur. Que dire de l'état des passagers au moment du départ ? Il est aujourd'hui proposé que certains habitats dégradés s'accompagneraient de l'apparition d'espèces adaptées, qui n'auraient plus qu'à franchir les frontières pour s'étendre, et s'installer en "terrain connu", dans des habitats similaires. Ainsi, la dégradation des habitats (par l'homme) serait un facteur déterminant de l'émergence des espèces invasives (revoir le chapitre

Perspectives : observatoires de la biodiversité, prédictibilité du potentiel invasif et habitats.).

Pour en savoir plus : Mac Dougall et Turkington R. (2005); Didham et al. (2005); Barbault et Atramentowicz (2010); voir en particulier pp.8-10.

K. PERCEPTION DES INVASIONS, ASPECTS SCIENTIFIQUES ET SOCIÉTAUX : LE MÉCHANT ENVAHISSEUR ET LE GENTIL NATIF ?

Les attitudes des différentes parties prenantes (**public non averti, utilisateurs d'espaces récréatifs, gestionnaires d'espaces naturels, chasseurs, pêcheurs, cultivateurs ...**) ne dépendent pas uniquement des informations scientifiques transmises, mais aussi du contexte social, de l'espèce considérée, des conflits d'intérêts éventuels, et du rôle attribué à l'homme dans l'introduction de cette espèce (pour exemple, Humair et al., 2014, et références incluses).

A l'exception, par exemple, de plantes ornementales méconnues pour leur pouvoir invasif et plantées abusivement dans les parcs et jardins pour leur aspect esthétique, la perception des espèces invasives par le grand public est fréquemment portée par un vocabulaire "péjoratif". La perception négative de l'espèce invasive peut être, en quelque sorte, déjà programmée et indépendante de l'espèce considérée, et des effets qu'elle peut entraîner. Relayées par les médias, dès les années 1920 **en France**, des expressions telles que "un cambrioleur humoriste et déconcertant, gentleman et sportsman accompli, l'Arsene Lupin des cétacés" (la Dépêche de Brest, 1926) accompagnent l'observation d'un cétacé effarouchant les bancs de sardine dans le Finistère (**Dalla Bernardina, Les invasions biologiques sous le regard des sciences de l'homme, dans Barbault et Atramentowicz (2010)**). L'anthropomorphisation de l'espèce peut alors ne plus rendre compte des phénomènes écologiques associés à l'espèce invasive, et induire le public en erreur.

L'utilisation de termes guerriers pour décrire l'espèce invasive (attaque, armée ...), reprenant ceux de l'ouvrage pionnier d'Elton paru en 1958 après la seconde guerre mondiale, n'est guère plus encourageante ! (Larson, 2005). Nous verrons plus tard les effets pervers que l'utilisation de ce vocabulaire peut entraîner, lorsque nous aborderons la bio-lutte et sa perception, chapitre 2.

Comme nous l'avons vu en début de chapitre, le terme d'invasif n'est pas toujours dissocié d'effets négatifs dans la littérature scientifique; par exemple, les espèces invasives sont classées d'impact négatif "modéré" à "sévère", les translocations d'espèces sont nommées "pollution biologique", l'invasion est un "problème"; sur 120 articles scientifiques publiés dans des revues-clé entre 1998 et 2003, seules 33% sont consacrées à la recherche d'effets facilitateurs entre espèces exotiques et natives (Goodenough, 2010, et références incluses)

Le terme d'impact (des espèces invasives) est en lui-même assez subjectif, et n'est pas associé à un processus écologique ou évolutif défini (Williamson, 2001). C'est pour cela que l'"impact" est exclu de certaines définitions des espèces invasives (dont celle de ce chapitre); il est toutefois largement inclu lorsqu'il s'agit de présenter une espèce invasive auprès du grand public, des collectivités locales, des décideurs... (Colautti et Richardson, 2009). Goodenough (2010) énumère assez bien différents "impacts" écologiques décrits pour les espèces exotiques introduites devenues invasives.

Parmi les effets négatifs ci-dessous, classez les exemples que nous avons déjà vus: **l'étudiant devra placer sous différents titres (Prédation/consommation, Compétition, Vecteurs de parasites/maladies) trois des exemples qu'il aura vus précédemment (*Aedes albopictus*, *Bufo marinus*, *Harmonia axyridis* ...), des explications plus générales apparaîtront en fin de quizz.**

Les explications générales resituent les trois exemples de la question, mais vous en donnent plus encore, et citent les différents types d'effets négatifs existants :

PREDATION/CONSOMMATION

Moutons de l'île de Santa Cruz: la végétation endémique de cette île a souffert de dommages sévères due à l'introduction de moutons devenus sauvages, atteignant une densité de 2 à 3 par hectare, et éradiqués en 1980.

***Harmonia axyridis*:** l'une des "top 100" invasives en Europe, elle peut réduire la biodiversité d'autres prédateurs de pucerons, de par une compétition pour les ressources et une prédation intragilde (prédation d'autres prédateurs de pucerons)([DAISIE](#)).

COMPETITION

***Harmonia axyridis*,** mais aussi ***Bufo marinus*:** introduit dans le but de contrôler des insectes nuisibles, *B. marinus* est aujourd'hui l'une des "top 100" des espèces invasives ([ISSG](#)); il entre en compétition (ressources et habitat) avec des amphibiens natifs.

HYBRIDATION AVEC ESPECES NATIVES : nous n'avons pas encore vu de tel exemple.

Lorsque des espèces proches s'hybrident et ont une descendance fertile, on peut observer une introgression génétique d'une espèce exotique vers une espèce native, aux dépens de l'intégrité génétique de l'espèce native, ou encore un désavantage des populations restées 100% natives (dépression de consanguinité). En Allemagne, l'analyse génétique de 75 plantes hybrides a permis d'identifier 7 plantes natives, particulièrement menacées ([Bleeker et al., 2007](#)).

VECTEURS DE PARASITES/MALADIES, EMPOISONNEMENT

Bufo marinus, qui peut empoisonner (par sa peau) des animaux domestiques et reptiles, mais aussi ***Aedes albopictus***: l'une des "top 100" invasives, la femelle est capable de transmettre plus de 22 virus à ARNs à l'homme, telles que la Dengue, le virus West Nile, le Chikungunya, l'encéphalite Japonaise. Le plus souvent, il n'y a pas de vaccins contre ces maladies, qui peuvent être mortelles chez certains sujets (modifié d'après [DAISIE, ISSG](#)).

MODIFICATION PHYSIQUE DE L'HABITAT: nous n'avons pas encore vu de tel exemple.

Ce type de modification (érosion du sol, cycle de l'eau, cycle de l'azote ...) peut bénéficier à l'espèce exotique et renforcer l'invasion, tout en défavorisant les espèces natives. Par exemple, l'expansion de la graminée exotique *Melinis minutiflora* à Hawaï de 1988 à 1998 a pu être associée à une accélération du cycle de l'azote du sol, avec des taux de minéralisation d'azote (ainsi assimilable) au moins deux fois supérieurs, aux dépens de l'arbre natif *Metrosideros polymorpha*. Montrant pour la première fois la réversibilité de ce phénomène, Yelenik et D'Antonio (2013) mesurent des taux revenus à la normale 17 années plus tard, en parallèle à une perte de dominance de *Melinis*. En diminuant expérimentalement la compétition de *Melinis*, les auteurs montrent que deux arbres fixateurs d'azote, *Acacia* (natif) et *Morella* (exotique), sont capables d'en bénéficier. C'est cependant l'exotique *Morella* que l'on observe sur le terrain, probablement de par sa meilleure aptitude à la dispersion. Ces résultats, rappelant ceux de Mc Dougall et Turkington de 2005, soulignent la difficulté de restaurer les habitats dégradés ([Yelenik & D'Antonio, 2013](#)).

Parmi les effets positifs, chaque type est suivi d'un exemple;

A ce stade l'enseignant pourra proposer aux étudiants de chercher d'autres exemples, plus récents, dans la littérature scientifique, et d'en discuter lors d'un chat ou d'un forum.

Hôtes de parasites: la transmission de trematodes parasites est diluée par la présence de l'huître creuse *Crassostrea gigas* et du berlingot de mer *Crepidula fornicata* introduits sur les côtes Européennes, allégeant la charge parasitaire de la moule commune native *Mytilus edulis* (Thieltges et al., 2009).

Source de nourriture: les papillons de Californie (pour la plupart natifs) dépendent de plantes exotiques pour l'alimentation de leurs larves et la ponte de leurs oeufs, pour 35% et

40% d'entre eux respectivement (Shapiro, 2002).

Pollinisation/dispersion de graines: l'abeille introduite *Apis mellifera* pollinise une plante endémique d'Australie, *Dillwynia juniperina* (Gross, 2001). Introduit en Nouvelle Zélande, le marsupial *Trichosurus vulpecula* est actif dans la dispersion de graines de plantes natives, depuis le déclin du pigeon frugivore natif *Hemiphaga novaeseelandiae* (Dungan et al., 2002).

Modification d'origine extérieure à l'écosystème: la présence de pins exotiques australiens (*Casuarina equisetifolia*) le long des plages de Floride protège de la lumière anthropique nocturne, favorisant la ponte de tortues marines (*Caretta caretta*) (Salmon et al., 1995)

Les invasions biologiques furent identifiées comme l'une des causes majeures de perte de la biodiversité (avec le climat, le mode d'occupation des sols, les dépôts azotés, le CO₂ atmosphérique; voir par exemple, Sala et al., (2002), la plupart des extinctions d'espèces s'étant produites en milieu insulaire (Groombridge (1992) et Steadman (1997), cités dans Whittaker(1998)). Il est cependant difficile de considérer ces causes de manière indépendante; comme nous l'avons vu avec l'article de Mc Dougall et Turkington, il ne faut pas confondre "cause" et "corrélation" (la présence d'espèces invasives ne pourrait être qu'un symptôme, associé à la cause réelle). Même s'il existe des exemples emblématiques (décrits ci-avant), la part du rôle des espèces invasives sur les services écosystémiques et la biodiversité est aujourd'hui discutée. De plus, des effets positifs d'espèces introduites sont décrits sur la conservation biologique, et sont source de discussions de plus en plus abondantes dans la littérature scientifique (références citées dans Humair et al., 2014).

Au cours de ces prochaines années, nous espérons que vous suivrez avec intérêt la riche évolution des connaissances et des idées concernant les espèces invasives. Certains programmes de lutte contre les espèces invasives ont recours à ce que l'on appelle la bio-lutte, et certains organismes utilisés en bio-lutte sont devenus des espèces invasives ... si vous voulez en savoir plus, le chapitre 2 vous attend !

L'enseignant pourra, à ce stade, proposer aux étudiants de rechercher sur des sites internet des textes relatifs aux espèces invasives, et de répertorier ces derniers en fonction de ce qui est attribué aux espèces invasives: rôle direct, indirect ? Conséquences positives, négatives ? Les résultats de ces enquêtes pourront alors être présentés et discutés lors de séances en présentiel, ou lors de forums sur une période définie. Il pourra aussi proposer des analyses d'articles à commenter ensemble en forum (chaque commentaire pourra être noté), ou à présenter oralement de manière plus classique.

GLOSSAIRE :

Sources du Glossaire:

Barbault et Atramentowicz, 2010

Lecointre et Le Guyader, 2006

Myers et al., 2000

cours d'entomologie, http://ebookbrowse.net/co/cours-d-entomologie#.U3MS2i_IKL8 (D. Siauxsat, Maître de conférences, Université Pierre et Marie Curie)

<http://www.mnhn.fr/fr/collections/ensembles-collections/arthropodes-terrestres>

<http://dico-sciences-animales.cirad.fr/index.php>

<https://fr.wikipedia.org/wiki>

<http://www.nceas.ucsb.edu/meta/>

www.iucn.org/fr/

analyse d'expression différentielle : méthode qui consiste à évaluer quantitativement l'expression d'un gène (par rapport à un gène témoin ayant théoriquement un niveau d'expression basal). Cette quantification s'effectue le plus souvent dans plusieurs conditions, que l'on compare entre elles. Dans l'article de Hodgins et al (2013), les ARNs sont extraits et "reverse-transcrits" en ADN complémentaires marqués. Ces derniers sont ensuite quantifiés et caractérisés à l'aide de leur hybridation sur une puce (support muni d'oligonucléotides correspondant à des gènes connus).

anthropique : qui a une origine humaine

(pan)arthropodes : de répartition mondiale et constitué de plus de 950000 espèces (2006), ce taxon présente la biodiversité la plus étendue, et comprend notamment les insectes. Du grec arthron « articulation » et podos « pied », l'arthropode porte des appendices pairs non jointifs, pourvus de griffes à leurs extrémités. Le corps de l'invertébré est segmenté en métamères hétéronomes, à squelette externe souvent rigide. Exemples de représentants : scorpion, tourteau, araignée, coccinelle ...

Blattoptères: appelées "blattes" et comportant plus de 2000 espèces, ces insectes ont le corps aplati dorsoventralement, des pattes longues et grêles, adaptées à la course. Elles sont ailées ou secondairement aptères, omnivores, cosmopolites.

Coléoptères: Les ailes antérieures sont dures ou coriacées (élytres). Elles couvrent comme un étui les ailes postérieures membraneuses et souvent aussi l'abdomen. Elles se rejoignent au milieu du dos selon une ligne médiane bien droite. Quelques espèces n'ont plus d'ailes. Les pièces buccales sont généralement de type broyeur. C'est l'ordre qui comprend le plus d'espèces, 350 000 espèces environ.

Diptères: Ordre d'insectes de type mouche et moustique. Ils sont pourvus d'une seule paire d'ailes membraneuses fonctionnelles, la 2e étant absente ou réduite à des balanciers. Les pièces buccales sont de type suceur; parfois, elles peuvent piquer.

endémique : une espèce est dite endémique d'une région géographique si : elle est native de cette région, et elle n'est présente que dans cette région.

indigène : une espèce est dite indigène d'une région géographique si : elle est native de cette région.

exotique : si une espèce arrive dans une nouvelle zone géographique, donc non-native pour cette espèce, aidée en cela par l'homme, elle est considérée comme exotique.

envahissante : se multiplie et étend son aire de répartition, possiblement aux dépens d'autres espèces

fitness : correspond à l'efficacité reproductive d'un individu ou d'une population

forbs: voir herbacées

graminées = "grasses" (dans l'article en anglais de Mc Dougall et Turkington, 2005): Poaceae ou Gramineae est le nom scientifique de cette importante famille botanique (nom d'usage: poacée ou graminée). Cette famille regroupe près de 12 000 espèces en plus de 700 genres et on y trouve la plupart des espèces de plantes qu'on appelle communément « herbes » et « céréales », mais pas seulement, les bambous par exemple sont aussi des Poacées. Parmi les angiospermes (plantes à fleurs), elles font partie des monocotylédones: un seul cotylédon, ou feuille embryonnaire indifférenciée, est présent.

Hémiptères: Les hémiptères sont un ordre d'insectes dont la première des deux paires d'ailes est transformée en hémélytre (aile à moitié sclérifiée). On y retrouve entre autres les cigales, les pucerons, ou encore les punaises. Les pièces buccales de type piqueur-suceur forment un rostre. La plupart sont phytophages, d'autres sont prédateurs ou hématophages.

herbacées ("forbs" dans l'article en anglais de Mc Dougall et Turkington, 2005): désigne ici les herbacées à fleurs qui ne sont pas des graminées. Elles font partie du clade des dicotylédones: deux cotylédons, ou feuilles embryonnaires indifférenciées, sont présentes.

hotspots de biodiversité : pour définir les "hotspots", Myers et ses collaborateurs (un réseau mondial de plus de 100 scientifiques experts; Myers et al., 2000) ont utilisé les critères de sélection suivants: territoire ayant subi au moins 70% de perte de la végétation endémique, et comptabilisant au moins 0.5% du nombre total d'espèces dénombrées sur le globe (estimées à 300 000) sans compter poissons et invertébrés) de biodiversité. La diversité biologique, ou biodiversité, est la variété et la variabilité de tous les organismes vivants. Ceci inclut la variabilité génétique à l'intérieur des espèces et de leurs populations, la variabilité des espèces et de leurs formes de vie, la diversité des complexes d'espèces associées et de leurs interactions, et celle des processus écologiques qu'ils influencent ou dont ils sont les acteurs (dite diversité écosystémique) - 18eme assemblée générale de l'UICN, 1988).

Hyménoptères : L'ordre des Hyménoptères comporte des espèces bien connues de l'Homme tel que les abeilles, les guêpes et les fourmis qui sont les animaux les plus nombreux sur terre. Les espèces décrites d'Hyménoptères sont actuellement estimées à plus de 120 000. Les pièces buccales sont de type broyeuses ou broyeuses-lécheuses.

Invasion biologique : une invasion biologique survient quand un organisme, de quelque sorte que ce soit, se multiplie en dehors de son aire de répartition initiale. On a plus tard précisé que son arrivée doit être favorisée par l'homme, et qu'elle doit être un facteur de dommage et nuire à la diversité biologique (ISSG de l'UICN). C'est la définition de Williamson qui est retenue par l'ouvrage récent (Barbault et Atramentowicz, 2010); ainsi, une invasion biologique n'a pas forcément une connotation négative; de plus, elle se doit d'être perçue avant même d'être un facteur de dommage, sans quoi il ne serait plus possible d'agir.

Lépidoptères : Avec environ 130 familles et plus de 150 000 espèces décrites, l'ordre des Lépidoptères (ou papillons) constitue l'un des principaux groupes d'insectes. Il se définit par une trompe en spirale et deux paires d'ailes couvertes d'écailles à l'état adulte. La larve ou la chenille occasionne des dégâts aux cultures: pièces buccales de type broyeur.

meta-analyse : développée dans les années 1970 en médecine et en sciences sociales, elle a été introduite en écologie dans les années 1990. Elle représente un ensemble de méthodes statistiques destiné à produire des résultats plus objectifs et informatifs, car provenant de multiples sources de données.

naturalisées : se dit d'une espèce végétale acclimatée à un milieu dont elle n'est pas originaire et où elle se reproduit spontanément.

(pan)arthropodes : de répartition mondiale et constitué de plus de 950000 espèces (2006), ce taxon présente la biodiversité la plus étendue, et comprend notamment les insectes. Du grec arthron « articulation » et podos « pied », l'arthropode porte des appendices pairs non jointifs, pourvus de griffes à leurs extrémités. Le corps de l'invertébré est segmenté en métamères hétéronomes, à squelette externe souvent rigide. Exemples de représentants : scorpion, tourteau, araignée, coccinelle ...

Psocoptères : "poux des livres, psoques...". Insectes très petits (1-5 mm), broyeurs, vivant sous les feuilles. 4 ailes, les postérieures plus petites, formant un toit au repos. Ils mangent des spores et de petits débris végétaux.

Pterygotes : du grec *pterys* (aile); sous-classe des insectes ailés à l'état adulte (ou ayant perdu leurs ailes pendant l'évolution).

Thysanoptères : Insectes suceurs minuscules, à ailes frangées, de type "thrips". Ils assurent la pollinisation de certains arbres.

WEBOGRAPHIE / ABBREVIATIONS / INSTITUTIONS CITÉES :

Atlas of living Australia, <http://www.ala.org.au/>

BIO&AGRI Le portail d'information sur la biodiversité et l'agriculture dans l'océan Indien
<http://www.agriculture-biodiversite-oi.org>

CABI (Commonwealth Agricultural Bureaux International)
<http://www.cabi.org/isc/>

CBNM Conservatoire Botanique National de Mascarin www.cbnm.org/

CIPC, California Invasive Plant Council <http://www.cal-ipc.org/>

DAISIE (Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe)
<http://www.europe-aliens.org/>

GEIR Groupe Espèces Invasives de La Réunion <http://www.especesinvasives.re/>

GISD (Global Invasive Species Database)
<http://www.issg.org/database/welcome/>

IBIS (Island Biodiversity and Invasive Species)
<http://ibis.fos.auckland.ac.nz/>

Invasive Species Compendium, hébergée par CABI (Commonwealth Agricultural Bureaux International)
<http://www.cabi.org/isc/>

ISSG Invasive Species Specialist Group
<http://www.issg.org>

MNHN Muséum National d'Histoire Naturelle <https://www.mnhn.fr/>

ONF Office National des Forêts <http://www.onf.fr>

Parc National de La Réunion <http://www.reunion-parcnational.fr/>

UICN Union Internationale de la Conservation de la Nature www.iucn.org/fr/

UNESCO Organisation des Nations unies pour l'éducation, la science et la culture
whc.unesco.org/fr/list

Vigie Nature (<http://vigienature.mnhn.fr/>)

Références bibliographiques

Angst D., Buffetaut E., Abourachid A. (2011). The end of the fat dodo? A new mass estimate for *Raphus cucullatus*. *Naturwissenschaften*, 98:233-236

Aukema JE, McCullough DG, Von Holle B, Liebhold AM, Britton KO, et al. (2010) Historical accumulation of nonindigenous forest pests in the continental US *BioScience* 60: 886–897.

Aukema JE, Leung B, Kovacs K, Chivers C, Britton KO, Englin J, Frankel SJ, Haight RG, Holmes TP, Liebhold AM, McCullough DG, Von Holle B (2011). Economic Impacts of Non-Native Forest Insects in the

Continental United States, *PLoS ONE*, 6(9): e24587. doi:10.1371/journal.pone.0024587

Barbault R. et Atramentowicz M. (2010; coordination éditoriale)

Les invasions biologiques, une question de natures et de sociétés. Quae.

Bleeker W., Schmitz U., Ristow M.(2007). Interspecific hybridisation between alien and native plant species in Germany and its consequences for native biodiversity, *Biological Conservation*, Volume 137, Issue 2, Pages 248-253.

Boeuf G., Allain Y-M. et Bouvier M. (2012)

Rapport remis à la Ministre de l'Écologie, Janvier 2012; L'apport des sciences participatives dans la connaissance de la biodiversité. http://www.developpement-durable.gouv.fr/IMG/pdf/Rapport_Sciences_participatives_2012.pdf

Bossdorf O., Lipowsky A. and Prati D. (2008). Selection of preadapted populations allowed *Senecio inaequidens* to invade Central Europe. *Diversity and Distributions* 14, 676–685.

Bowen, L., & Vuren, D. V. (1997). Insular endemic plants lack defenses against herbivores. *Conservation Biology*, 11(5), 1249-1254.

Cincotta R.P., Wisniewski J. & Engelman R.(2000). Human population in the biodiversity hotspots. *Nature* 404 (990-991)

Colautti R.I., Ricciardi A., Grigorovich I.A. and MacIsaac H.J. (2004). Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecology Letters* 7: 721–733

Colautti, R. I., & Richardson, D. M. (2009). Subjectivity and flexibility in invasion terminology: too much of a good thing? *Biological Invasions*, 11(6), 1225-1229.

Comont, R. F., Purse, B. V., Phillips, W., Kunin, W. E., Hanson, M., Lewis, O. T., Harrington, R., Shortall, C. R., Rondoni, G., Roy, H. E. (2013), Escape from parasitism by the invasive alien ladybird, *Harmonia axyridis*. *Insect Conservation and Diversity*. doi: 10.1111/icad.12060

Devictor V. , van Swaay C., Brereton T., Brotons L., Chamberlain D., Heliölä J., Herrando S., Julliard R., Kuussaari M., Lindström A., Reif J., Roy D.B., Schweiger O., Settele J., Stefanescu C., Van Strien A., Van Turnhout C., Vermouzek Z., Wallis DeVries M.F., Wynhoff I. and Jiguet F. (2012). Differences in the climatic debts of birds and butterflies at a continental scale. *Nature Climate Change* (2), 121-124.

Didham R.K., Tylianakis J.M., Hutchison M.A., Ewers R.M.

and Gemmell N.J. (2005). Are invasive species the drivers of ecological change? *Trends in Ecology and Evolution*, 20(9), 470-474.

Dungan, R. J., O'Cain, M. J., Lopez, M. L., & Norton, D. A. (2002). Contribution by possums to seed rain and subsequent seed germination in successional vegetation, Canterbury, New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology*, 26(2), 121-128.

Elton, C.S. (1958). *The ecology of invasions by animals and plants*. London: Methuen

Fitter A.H. & Peat H.J. (1994). The Ecological Flora Database. *Ecology* 82, 415-425.

Gaston K.J. , Chown S.L. & Bradley P. (2002). Final Project Report, Darwin Initiative for the Survival of Species, 7th round. Invertebrate diversity and endemism at Gough Island and threats from introduced species

<http://darwin.defra.gov.uk/documents/8253/2294/08-253%20FR%20-%20edited.pdf>

Gaston K.J., Jones A.G., Hänel C. and Chown S.L. (2003). Rates of species introduction to a remote oceanic island. *Proceedings of the Royal Society of London B* 270, 1091–1098.

Goodenough, A. E. (2010). Are the ecological impacts of alien species misrepresented? A review of the “native good, alien bad” philosophy. *Community Ecology*, 11(1), 13-21.

Gross, C. L. (2001). The effect of introduced honeybees on native bee visitation and fruit-set in *Dillwynia juniperina* (Fabaceae) in a fragmented ecosystem. *Biological Conservation*, 102(1), 89-95.

Haila, Y. (1990). Toward an ecological definition of an island: a northwest European perspective. *Journal of Biogeography*, 561-568.

Hodgins K.A., Lai Z., Nurkowski K., Huang J. et Rieseberg L.H. (2013). The molecular basis of invasiveness: differences in gene expression of native and introduced common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) in stressful and benign environments. *Molecular Ecology* 22, 2496–2510.

Holdaway, R. N. (1989). New Zealand’s pre-human avifauna and its vulnerability. *New Zealand journal of ecology*, 12(supplement), 11-25.

Holzapfel P. et Harrell J.C. (1968). Transoceanic dispersal studies of insects. *Pacific insects* 10(1):115-153.

Hufbauer R.A., Facon B., Ravigné V., Turgeon J., Foucaud J., Lee C.E., Olivier Rey O. et Arnaud Estoup A. (2012). Anthropogenically induced adaptation to invade (AIAI): contemporary adaptation to human-altered habitats within

the native range can promote invasions. *Evolutionary Applications* 5(1) 89-101.

Humair F., Edwards P.J., 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.

Keane R.M. and Crawley M.J. (2002). Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *TRENDS in Ecology & Evolution* Vol.17(4), 164-170.

Kier G., Kreft H., Lee T.M., Jetz W., Ibisch P.L., Nowicki C., Mutke J. and Barthlott W. (2009). A global assessment of endemism and species richness across island and mainland regions. *Proc Natl Acad Sci U S A*. Jun 9; 106(23): 9322-9327.

Larson B.M.H. (2005) The war of the roses: demilitarizing invasion biology. *Front Ecol Environ* 3(9):495–500.

Lavergne S. et Molovsky J. (2007). Increased genetic variation and evolutionary potential drive the success of an invasive grass. *PNAS* 104(10), 3883-3888

Lecointre, G.; Le Guyader, H., Visset, D. (2006). *La classification phylogénétique du vivant*, Belin, 3eme édition.

Le Guyader, H. (2008). *La biodiversité : un concept flou ou une réalité scientifique ?*

Courrier de l'environnement de l'INRA n°55, février 2008, 7-25.

Lockwood J.L., Hoopes M.F. & Marchetti M.P. (2007). *Invasion Ecology*, Blackwell Publishing, Oxford, UK.

Luck G.W. (2007). A review of the relationships between human population density and biodiversity. *Biol. Rev.* , 82 (607–645).

Mac Arthur, R. H., et Wilson, E. O. (1967). *The theory of island biogeography*. Monographs in Population Biology, 8, vol. 1.

Mac Dougall A.S. & Turkington R. (2005). Are invasive species the drivers or passengers of change in degraded ecosystems ? *Ecology* 86 (1), 42-55.

Maurel N., Fujiyoshi M., Muratet A., Porcher E., Motard E., Gargominy O. et Machon N. (2013). Biogeographic comparisons of herbivore attack, growth and impact of Japanese knotweed between Japan and France. *Journal of Ecology* 2013, 101, 118–127

Mielke, H.W. (1989). *Patterns of life: biogeography of a changing world*. Unwin Hyman, Boston.

Milberg, P., & Tyrberg, T. (1993). Naïve birds and noble savages-a review of man-caused prehistoric extinctions of island birds. *Ecography*, 16(3), 229-250.

Myers N., Mittermeier R.A., Mittermeier C.G., da Fonseca G.A.B. et Kent J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853-858.

Monecke S., Monecke H. & Monecke J. (2009). Modelling the black death. A historical case study and implications for the epidemiology of bubonic plague. *International Journal of Medical Microbiology* 299, 582–593.

Pascal M., Lorvelec O. & Vigne J.D. (2006). *Invasions biologiques et extinctions. 11.000 ans d'histoire des vertébrés en France.* Belin/Quae.

Parker (1999), *Biological Invasions*(1) 3–19

Petitpierre B., Kueffer C., Broennimann O., Randin C., Daehler C. et Guisan A. (2012). Climatic Niche Shifts Are Rare Among Terrestrial Plant Invaders. *Science* 335(6074), 1344-48.

Phillips B.L., Brown G.P., Webb J.K., Shine R. (2006). Invasion and the evolution of speed in toads. *Nature* 439, 803.

Pimentel, D., Zuniga, R., et Morrison, D. (2005). Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological economics*, 52(3), 273-288.

Prentis P.J. et Pavašović A. (2013). Understanding the genetic basis of invasiveness. *Molecular Ecology* 22, 2366–2368

Rey O., Estoup A., Vonshak M., Loiseau A., Blanchet S., Calcatera L., Chifflet L., Rossi J.P., Kergoat G.J., Foucaud J., Orivel J., Leponce M., Schultz T. et Facon B. (2012). Where do adaptive shifts occur during invasion? A multidisciplinary approach to unravelling cold adaptation in a tropical ant species invading the Mediterranean area. *Ecology Letters* 15: 1266–1275.

Roy H.E., Wajnberg E., éditions Springer, 2008. *From Biological Control to Invasion: the Ladybird *Harmonia axyridis* as a model species.*

Salmon, M., Reiners, R., Lavin, C., & Wyneken, J. (1995). Behavior of loggerhead sea turtles on an urban beach. I. Correlates of nest placement. *Journal of Herpetology*, 560-567.

Sax D.F., Stachovicz J.J. & Gaines S.D. (2005). *Species invasions: insights into ecology, evolution, and biogeography.* Sinauer Associates Inc, Sunderland.

Shapiro, A. M. (2002). The Californian urban butterfly fauna is dependent on alien plants. *Diversity and Distributions*, 8(1), 31-40.

Shine R., Brown G.P., and Phillips B.L. (2011). An evolutionary process that assembles phenotypes through space rather than through time. *PNAS* 108(14), 5708–5711.

Thieltges D.W., Reise K., Prinz K. et Jensen K.T. (2009) Invaders interfere with native parasite–host interactions. *Biol Invasions* 11:1421–1429.

Torchin, M. E., Lafferty, K. D., Dobson, A. P., McKenzie, V. J., & Kuris, A. M. (2003). Introduced species and their missing parasites. *Nature*, 421(6923), 628-630.

Van Kleunen M., Weber E. et Fischer M. (2010). A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species. *Ecology Letters* 13(2), 235–245.

Vitousek PM., D’Antonio CM., Loope LL., Rejmanek M. et Westbrooks R. (1997). Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology* 21(1):1-16).

Whittaker, R. J. (1998). *Island biogeography: ecology, evolution and conservation*. Oxford University Press.

Williamson, M. & Fitter, A. (1996a), The varying success of invaders. *Ecology*, 77(6).

Williamson, M. & Fitter, A. (1996b), The characters of successful invaders. *Biological Conservation* 78, 163-170

Yelenik S.G. & D’Antonio C.M. (2013). Self-reinforcing impacts of plant invasions change over time. *Nature* (503), 517-520

Zenni R.D. et Nunez M.A. (2013). The elephant in the room: the role of failed invasions in understanding invasion biology *Oikos* 122 (6), 801–815.