



Michel Pascal Olivier Lorvelec  
Jean-Denis Vigne

# Invasions biologiques et extinctions

11 000 ans d'histoire des vertébrés  
en France

BELIN  
éditions  
Quæ





**Illustrations : Gilles Bosquet**

**Création maquette et couverture : studio Belin**

**Mise en page et graphiques : Thierry Laurent**

# INVASIONS BIOLOGIQUES ET EXTINCTIONS



11 000 ANS D'HISTOIRE  
DES VERTÉBRÉS EN FRANCE

Michel Pascal, Olivier Lorvelec  
et Jean-Denis Vigne

Préface de Daniel Simberloff

**BELIN** éditions **Quæ**

8 rue Férou – 75278 Paris cedex 06  
[www.editions-belin.com](http://www.editions-belin.com)

RD 10 – 78026 Versailles cedex  
[www.quae.com](http://www.quae.com)

## Les auteurs

**Michel Pascal** : Institut national de la recherche agronomique (INRA)

– Unité SCRIBE – Équipe Gestion des populations invasives – Campus de Beaulieu –  
Avenue du Général Leclerc, 35042 Rennes cedex – mél : pascal@rennes.inra.fr

**Olivier Lorvelec** : Institut national de la recherche agronomique (INRA)

– Unité SCRIBE – Équipe Gestion des populations invasives – Campus de Beaulieu –  
Avenue du Général Leclerc, 35042 Rennes cedex – mél : lorvelec@rennes.inra.fr

**Jean-Denis Vigne** : Centre national de la recherche scientifique (CNRS)

– UMR 5197 Archéozoologie, histoire des sociétés humaines et des peuplements animaux –  
Département Écologie et gestion de la biodiversité – Muséum national d'histoire naturelle  
CP 56, 57 rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05 – mél : vigne@mnhn.fr

## Aux Éditions Belin

Guillaume LECOINTRE et Hervé LE GUYADER, *La classification phylogénétique du vivant*,  
Belin, 2006 (2<sup>e</sup> édition).

L. ORLANDO, *L'anti-Jurassik parc. Faire parler l'ADN fossile*, Belin-Pour la Science, 2005.

C. VINCENT, *Rencontres sauvages. 100 chroniques animalières en Terre de France*,  
Belin-Le Monde, 2005.

J.-L. HARTENBERGER, *Une brève histoire des mammifères*, Belin-Pour la Science, 2001.

B. LE GARFF et J. LESCURE, *L'étymologie des noms de batraciens et de reptiles d'Europe*,  
Belin, 2006.

P. CABARD ET B. CHAUVERT, *L'étymologie des noms d'oiseaux*, Belin, 2003.

P. CABARD ET B. CHAUVERT, *L'étymologie des noms de mammifères*, Belin, 1998.

### Les monographies de la collection «Approche»

• *Le busard cendré, La cigogne blanche, Le circaète Jean-Le-Blanc, L'effraie des clochers, Le grand cormoran, La gorgebleue, Le héron cendré, Le merle noir, La mésange bleue, Le milouin, La perdrix rouge, La pie-grièche écorcheur, Le rougegorge, La tourterelle turque, Le vanneau huppé.*

• *Le lézard ocellé, La vipère aspic.*

• *La belette, Le blaireau, L'écureuil roux, La fouine, Le loup, La loutre, La marmotte alpine, La martre, Le phoque veau-marin, Le renard roux, Le vison d'Europe.*

Retrouvez tous nos titres sur notre site Internet: [www.editions-belin.com](http://www.editions-belin.com)

Le code de la propriété intellectuelle n'autorise que « les copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective » [article L. 122-5]; il autorise également les courtes citations effectuées dans un but d'exemple ou d'illustration. En revanche « toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle, sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause, est illicite » [article L. 122-4]. La loi 95-4 du 3 janvier 1994 a confié au C.F.C. (Centre français de l'exploitation du droit de copie, 20, rue des Grands-Augustins, 75006 Paris), l'exclusivité de la gestion du droit de reprographie. Toute photocopie d'œuvres protégées, exécutée sans son accord préalable, constitue une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code pénal.

# Sommaire

|                    |   |     |
|--------------------|---|-----|
|                    | <b>Préface</b> de Daniel Simberloff .....   | 5   |
|                    | <b>Avant-propos</b> .....   | 8   |
| <b>PARTIE A.</b>   | <b>Invasions biologiques et extinctions :<br/>concepts et méthodes</b> .....            | 11  |
| <b>PARTIE B.</b>   | <b>Évolution de la faune de vertébrés<br/>durant l'Holocène en France</b> .....         | 31  |
| <b>PARTIE C.</b>   | <b>Gestion des invasions biologiques<br/>de vertébrés en France</b> .....               | 43  |
| <b>PARTIE D.</b>   | <b>Histoire de la faune des vertébrés<br/>durant l'Holocène en France</b> .....         | 51  |
|                    | Guide d'utilisation des notes .....   | 52  |
| <b>CHAPITRE 1.</b> | Les espèces autochtones éteintes .....  | 54  |
| <b>CHAPITRE 2.</b> | Les espèces autochtones disparues .....   | 69  |
| <b>CHAPITRE 3.</b> | Les espèces autochtones de retour .....   | 97  |
| <b>CHAPITRE 4.</b> | Les espèces autochtones en expansion .....  | 112 |
| <b>CHAPITRE 5.</b> | Les espèces strictement allochtones .....   | 179 |
| <b>CHAPITRE 6.</b> | Les espèces aux frontières .....  | 271 |
|                    | <b>Annexes</b>  |     |
|                    | 1. Liste des espèces de vertébrés de France retenues .....                              | 288 |
|                    | 2. Liste argumentée des espèces<br>candidates non retenues .....                        | 304 |
|                    | 3. Quatre exemples d'argumentaire ayant conduit<br>à exclure une espèce candidate ..... | 315 |
|                    | <b>Bibliographie</b> .....  | 319 |
|                    | <b>Sources documentaires</b> .....  | 327 |
|                    | <b>Glossaire</b> .....  | 332 |
|                    | <b>Index</b> .....  | 339 |
|                    | Index des noms vernaculaires .....  | 339 |
|                    | Index des noms scientifiques .....  | 342 |
|                    | Index des agents pathogènes<br>et des maladies cités .....                              | 345 |
|                    | Index géographique .....  | 346 |



**L**a richesse des informations contenues dans l'ouvrage *Invasions biologiques et extinctions. 11 000 ans d'histoire des vertébrés en France*<sup>1</sup> lui confère un rôle de référence et sa publication constitue un événement marquant dans le domaine de la biologie des invasions et dans celui de la conservation. Il s'agit en effet du premier document européen traitant de façon très détaillée l'histoire des invasions biologiques de cette importante région du globe qu'est l'Europe occidentale. Il s'agit également du document le plus complet qui intègre l'histoire du monde vivant au cours des derniers millénaires, période qui inclut la date désormais classique de 1600 après J.-C. à partir de laquelle débuta l'actuelle grande vague d'invasions et d'extinctions.

Jusque récemment, les invasions biologiques n'ont pas constitué en Europe un sujet brûlant comme cela a été et demeure le cas en Australie, en Nouvelle-Zélande, aux États-Unis et en Afrique du Sud. La seule nation européenne qui dispose d'une science « mature » dans le domaine de la biologie des invasions est le Royaume-Uni, nation insulaire. La liste des pays cités ci-dessus pourrait conduire à s'interroger sur l'éventualité d'une prédisposition particulière des Anglo-Saxons à se préoccuper des invasions biologiques ! Une lecture attentive du présent ouvrage suggère une explication différente. À l'exception du Royaume-Uni, les pays susmentionnés n'ont été peuplés que récemment par des Européens. Leur colonisation s'est accompagnée d'invasions pendant moins d'un demi-millénaire, alors que l'Europe occidentale a été irriguée par un flot permanent d'invasions pendant plus de onze millénaires. L'effectif des populations humaines autochtones des colonies britanniques n'était pas élevé lors de la colonisation. Bien qu'on admette aujourd'hui que les Amérindiens d'Amérique du Nord et les Aborigènes d'Australie, par exemple, eurent un plus grand impact écologique (y compris par la voie de l'introduction d'espèces) qu'on ne le pensait initialement, les effets des espèces eurasiati-

ques introduites dans ces colonies furent souvent bien plus rapides et sévères que les modifications induites par les indigènes eux-mêmes. A. W. Crosby<sup>2</sup> évoque à ce sujet l'effet de « rouleau compresseur » des plantes, des animaux et des pathogènes du Paléarctique<sup>3</sup>, ayant semé la mort et la destruction dans ces « Nouvelles Europes »<sup>4</sup>. Un paradoxe demeure néanmoins : à ce jour et pour de nombreux taxons, plus d'espèces eurasiatiques ont envahi d'autres continents que l'inverse, et l'impact des espèces eurasiatiques introduites a souvent été plus important que celui provoqué en Eurasie par les espèces qui lui sont étrangères. Bien sûr, il y a des exceptions : le ragondin, le rat musqué, le vison d'Amérique et la tortue de Floride, quatre espèces originaires des continents nord et sud américains, sont autant d'envahisseurs majeurs du territoire français, mais le nombre d'exemples contraires est incontestablement bien supérieur. Plusieurs hypothèses tentent de rendre compte de cette disparité, mais aucune n'est reconnue satisfaisante à ce jour.

Quoi qu'il en soit, la partie continentale de l'Europe occidentale, contrairement aux « Nouvelles Europes » évoquées plus haut, héberge de longue date d'importantes populations humaines, qui ont été pendant des millénaires à l'origine de déplacements délibérés ou non d'espèces animales et végétales. Le processus a été initié depuis si longtemps que règne souvent une ambiguïté quant au caractère autochtone ou allochtone<sup>5</sup> d'une espèce pour une région donnée. Pour ce qui est des vertébrés, ce problème se pose rarement en Amérique du Nord, en Australie, en Nouvelle-Zélande ou en Afrique du Sud.

Le caractère original de cet ouvrage réside dans l'engagement massif de paléontologues et d'archéologues pour tenter d'identifier les espèces qui ont envahi la France et de préciser où, quand et comment se sont produites ces invasions. Cette approche multidisciplinaire met en lumière le rôle ancien et permanent des hommes dans le phénomène des invasions biologiques sur ce territoire.

Comme nous l'avons dit plus haut, la seule nation européenne ayant porté un intérêt soutenu aux invasions biologiques est le Royaume-Uni, et ce n'est pas un hasard s'il s'agit d'une nation constituée d'îles. En effet, l'une des caractéristiques les plus marquées des invasions biologiques réside dans le fait que leur impact tend à être plus désastreux en milieu insulaire qu'en milieu continental. Si le fait d'avoir pris en considération, dans cet ouvrage, le cas particulier des îles du littoral de la France métropolitaine complique l'histoire des invasions de ce pays, la recherche approfondie consacrée à la Corse en particulier, mais également à d'autres îles, comme celles de la Bretagne, renforce à la fois notre compréhension des mécanismes sous-jacents aux invasions et de l'origine des peuplements insulaires. Une telle documentation historique offre également l'opportunité d'inciter au développement de recherches approfondies sur la nature de l'évolution de populations isolées et sur l'importance de cette évolution. En particulier, quand des espèces sont introduites dans des îles, elles laissent souvent derrière elles leur cortège de compétiteurs et de prédateurs continentaux. Elles peuvent alors évoluer de façon spectaculaire sous l'effet des pressions de sélection de leur nouveau milieu. Les phénomènes de déplacement de caractères et de gigantisme ou de nanisme insulaire sont autant de manifestations d'une telle évolution et les vertébrés des îles françaises constituent des modèles de choix pour conduire des études sur ces questions.

Pour ce qui est de la partie continentale de la France, le thème récurrent et général qui prévaut tout au long de l'ouvrage est la longue et complexe histoire d'animaux se mouvant à l'intérieur du territoire et passant les frontières belge, luxembourgeoise, allemande, suisse, italienne et espagnole. En fait, c'est la continuité géographique des nations européennes, combinée à la longue histoire de la domination de l'homme sur les paysages, qui a conduit au moindre intérêt général porté aux invasions biologiques en Europe continentale, comparé à celui dont il fait l'objet dans les nations anglo-saxonnes. L'Europe est morcelée en nations dotées chacune d'une langue et d'une culture spécifique. Les nations ont tendance à étudier et gérer les invasions biologiques dans le cadre géographique restreint de leurs propres frontières, même si c'est la biologie des espèces introduites, et non les frontières politiques, qui détermine où elles s'installent et quels sont leurs effets. La barrière des langues exacerbe également la difficulté de formuler une vision d'ensemble des invasions biologiques en Europe, tout comme des modalités de leur gestion.

L'avènement du Conseil de l'Europe et, tout particulièrement, celui de l'Union européenne augurent bien d'un accroissement de la coordination entre États pour conduire des travaux d'inventaire, de recherche et de gestion relatifs aux populations d'espèces introduites. Ces deux institutions ont à ce jour financé un nombre croissant d'actions qui devraient conduire à une réelle coordination en Europe occidentale.

Le présent ouvrage devrait constituer un modèle pour combler ce dont l'Europe a besoin *in fine* dans le domaine des invasions biologiques. À savoir, disposer d'un livre analogue pour chaque nation, permettant par la suite d'aboutir à un traité synthétique décrivant l'histoire complète des vertébrés en Europe, qui inclurait à la fois celle des introductions d'espèces allochtones d'Europe et celle des mouvements intervenus en son sein. Évidemment, les invertébrés et les plantes devraient faire également l'objet d'un tel travail, bien que les informations historiques les concernant soient beaucoup plus rares que celles disponibles pour les vertébrés. L'entreprise est ambitieuse, mais la somme d'informations pertinentes amassées dans le présent ouvrage suggère que cet effort serait fructueux.

Concernant leur gestion, les invasions biologiques constituent un grand défi pour la France et le reste de l'Europe, comme la lecture de ce livre le suggère. La figure 6 p. 34 montre l'accroissement important du taux d'invasions des vertébrés en France au XX<sup>e</sup> siècle. C'est une banalité que de dire que la meilleure façon de gérer les invasions biologiques est tout d'abord d'en prévenir l'avènement. Comme le démontrent de nombreux exemples développés ici, les introductions d'espèces allochtones peuvent avoir de nombreuses causes (introductions délibérées d'espèces gibiers ou de rente, d'animaux de compagnie, introductions non délibérées). L'élargissement de l'Europe et l'intégration croissante de ses réglementations induisent le développement du trafic des personnes et des marchandises, soit autant d'opportunités d'introductions, délibérées ou non, d'espèces allochtones. Élaborer des règlements permettant de réduire substantiellement le nombre d'invasions aux effets pervers, sans entraver fortement la mobilité des personnes et le commerce, constituera un enjeu de première grandeur pour la France et l'Union européenne au cours du XXI<sup>e</sup> siècle.

Si une espèce introduite a établi des populations sur le territoire, il est possible d'en tenter l'éradication. À ce jour, seule l'éradication du castor canadien a été conduite avec succès sur la partie

continentale de la France, tandis que rats noirs et rats surmulot ont été éradiqués de petites îles (voir le tableau 2 p. 47). Si la technique des éradications se développe, il demeure difficile dans l'état actuel des connaissances de l'appliquer avec succès à des espèces largement établies en milieu continental. Par ailleurs, si l'éradication échoue ou n'est pas tentée, il demeure possible de gérer les populations pour maintenir leur effectif à un niveau acceptable. Un important effort de recherche a été consenti

dans ce domaine pour les insectes ravageurs de culture ou les plantes adventices, mais, pour les vertébrés, en France en particulier, ce sujet n'a jamais constitué un enjeu majeur de recherche ou de gestion. Ici encore, espérons que la somme d'informations contenue dans cet ouvrage favorisera les efforts à consentir en matière de recherche et de gestion pour faire face à la menace grandissante que représentent les invasions biologiques pour le patrimoine naturel de la France.

**Daniel Simberloff**

*Professeur titulaire de la chaire Nancy Gore Hunger sur les Études environnementales et Directeur de l'Institut sur les Invasions biologiques de l'Université du Tennessee (Knoxville, États-Unis).*

1. La période considérée correspond à l'Holocène, soit la plus récente de l'ère quaternaire, comprise, en Europe de l'Ouest, entre environ – 9200 avant J.-C. et le présent.

2. Crosby A.W., 1986, *Ecological Imperialism. The Biological Expansion of Europe, 900-1900*, Cambridge University Press, London.

3. Le Paléarctique couvre toutes les régions tempérées et boréales de l'Eurasie et de l'Afrique septentrionale. Voir également le glossaire p. 332 de cet ouvrage.

4. Crosby désigne ainsi les parties du monde où les Européens se sont installés à la suite de la période des grandes découvertes et ont tenté de reproduire les paysages et écosystèmes de leurs contrées d'origines, notamment en y introduisant de nombreuses espèces animales et végétales européennes.

5. Allochtone s'oppose à autochtone et peut être considéré comme synonyme d'exotique, d'exogène ou d'étrangère. Pour plus de précisions, voir p. 13.

# Avant-propos

L'ambition de cet ouvrage est de proposer une première synthèse des connaissances disponibles sur l'évolution de la faune des vertébrés de France métropolitaine au cours de l'Holocène, période la plus récente de l'ère quaternaire et qui, en France, s'étend de 9 200 ans environ avant J.-C. au présent. Un tel bilan se fonde sur l'inventaire des espèces éteintes ou disparues du territoire – sujet qui a déjà fait l'objet de nombreuses publications – et sur l'inventaire des espèces qui ont conquis partie ou totalité de ce territoire – sujet peu abordé à ce jour. Le lecteur ne devra donc pas s'étonner de constater que si les disparitions et extinctions d'espèces sont largement évoquées, les invasions biologiques prédominent dans cet ouvrage. Celles-ci constituent l'une des principales causes de perte de biodiversité sur Terre; elles engagent la responsabilité de l'homme qui joue un rôle déterminant dans les processus d'invasions.

## De la conférence de Rio à nos jours : discours et réalité

Les invasions biologiques figurent parmi les thèmes abordés au Sommet de la Terre à Rio en 1992, puis lors de sessions de travail de la Convention sur la diversité biologique créée à la suite de cette conférence (C.B.D. 2001)<sup>1</sup>. Pourtant, peu d'Européens, à l'exception des Britanniques, ont participé, pendant les années quatre-vingt-dix, à l'animation des groupes de travail internationaux consacrés à cette question. Celle-ci a d'ailleurs été largement absente des débats publics et scientifiques en Europe, tout particulièrement en France. Pourquoi une telle situation, alors que les invasions biologiques ont souvent fait la « une » des médias à cette époque?

Parmi les multiples raisons qui peuvent être évoquées, figurent, en ce qui concerne la France : – L'absence de synthèses des informations disponibles pour le pays, permettant une mise en perspective, dans le temps et dans l'espace, du phénomène d'invasion biologique, ce qui interdit

une appréciation de son évolution récente fondée sur la comparaison avec des situations antérieures.

– L'absence de synthèses consacrées à la nature et à l'évaluation des impacts de ces invasions.

– Un défaut d'informations sur les concepts et les outils récents produits par la recherche, susceptibles de contribuer à l'élaboration de stratégies préventives et curatives dont l'efficacité commence à être éprouvée.

– L'absence de synthèses consacrées aux opérations de gestion des espèces allochtones en France, qui démontreraient que de tels objectifs ne sont pas hors de portée.

## Une démarche collective et interdisciplinaire

En 2000, le ministère de l'Aménagement du territoire et de l'environnement a commandé plusieurs rapports ayant pour objet l'inventaire des « espèces invasives » en France, hors départements, pays et territoires d'Outre-Mer. Celui dévolu aux vertébrés a été confié à l'équipe « Gestion des populations invasives » du centre INRA de Rennes (Pascal *et al.*, 2003). Nous l'avons élaboré dans la perspective de combler les lacunes évoquées ci-dessus. L'objet du présent ouvrage est de mettre à la disposition du public, sous une forme didactique, l'ensemble réactualisé et réorganisé des informations contenues dans ce volumineux rapport technique.

Il constitue la synthèse d'analyses critiques portant sur plus de 1 300 documents, dont une large partie, en passe d'être égarée, était inconnue de la littérature académique. Ces analyses ont été menées par un collectif d'une soixantaine de paléontologues, archéozoologues, historiens, écologues, épidémiologistes, naturalistes et gestionnaires d'espaces naturels. Tous ont non seulement contribué à l'ouvrage en apportant leur expertise et nombre d'informations inédites, mais ont également accepté de se plier au jeu contraignant qui a consisté à réaliser ce travail en respectant un cadre imposé de concepts et de définitions. Que tous ces précieux collaborateurs soient remerciés ici des échanges

libres et riches réalisés à cette occasion, échanges qui, au demeurant, ont permis d'initier nombre de travaux nouveaux.

Ces collaborations directes ne doivent pas en masquer d'autres, indirectes. En effet, l'élaboration de cet ouvrage a bénéficié de la mise à disposition de banques de données originales qui ont été constituées par des groupes numériquement importants de chercheurs. C'est en particulier le cas de la base de données consacrée aux mammifères non-volants et intitulés « Processus Tardiglaciaires et Holocènes de mise en place des faunes actuelles » (*Diversistas* France), gérée au Muséum national d'histoire naturelle, et de la base de donnée « Hommes et Animaux en Europe », créée et gérée par F. Audoin-Rouzeau (CNRS), et à laquelle nous avons eu recours pour les oiseaux. Même si nous avons dû vérifier et compléter (notamment pour les oiseaux, reptiles, amphibiens et poissons), à la lumière des résultats de travaux récents, un certain nombre de données issues de ces bases, celles-ci ont constitué une source d'informations qui nous a permis d'initier une première synthèse de l'histoire ancienne des peuplements de mammifères et d'oiseaux de France. C'est l'occasion de rendre ici hommage à tous ceux qui ont contribué au nécessaire travail de collecte et d'organisation des données, travail obscur et ingrat qui s'inscrit obligatoirement sur le long terme, exige beaucoup de rigueur, demeure trop rarement reconnu, et demande à être considérablement renforcé et encouragé par les institutions dans les années à venir.

### Deux cent vingt espèces concernées

Le corps de cet ouvrage est constitué de 224 histoires, associées à 220 espèces, regroupées en six catégories dans la partie de cet ouvrage intitulée « Histoire de la faune des vertébrés durant l'Holocène en France » (p. 51). Chaque histoire est présentée sous la forme d'une « note » (ou fiche), dont l'organisation est décrite (p. 52). Le lecteur y retrouvera, outre les arguments qui nous ont conduits à ranger chaque espèce dans l'une ou l'autre des catégories retenues, les connaissances relatives à sa présence sur le territoire français, les principales informations concernant son histoire au cours de l'Holocène et son éventuelle gestion actuelle ou passée.

Précisons-le, ces notes ne sont pas des monographies au sens d'études détaillées de la biologie des espèces. Les éléments de démographie, les données sur l'histoire naturelle ou le comportement qui figurent dans certaines d'entre elles ne sont

mentionnées que succinctement et seulement si elles ont un rapport avec le phénomène d'invasion ou de disparition. Par ailleurs, si la systématique – ou classification – est un élément d'organisation clé de ce livre, elle n'en est pas l'objet. Notons également que les discussions sur la position systématique des taxons n'apparaîtront qu'exceptionnellement, lorsqu'elles seront nécessaires à la compréhension du propos.

Les divers choix qui ont conduit à sélectionner et organiser les informations collectées pour chaque note ont été dictés par la volonté non pas de réaliser une simple compilation de données, mais de documenter une question première : quelles ont été la nature et l'importance de l'action de l'homme dans la constitution actuelle de la faune des vertébrés en France ? Et plus particulièrement, quel a été son rôle dans les invasions biologiques qu'a connues le territoire, sachant que la forte augmentation du nombre d'invasions biologiques observées récemment est directement attribuée au développement des activités humaines (Mack *et al.*, 2000 ; Mooney et Cleland, 2001) ?

La cohérence de cet ensemble repose sur l'application à chacune de ces histoires d'une même règle d'unité « d'action », de lieu et de temps.

L'unité « d'action », tout d'abord. Il s'agit du rôle des sociétés humaines dans la constitution actuelle de la faune des vertébrés de France. L'intervention humaine peut influencer sur la composition des faunes en engendrant des extinctions d'espèces à l'échelle du globe, la disparition de certaines d'entre elles du seul territoire français ou en provoquant l'invasion du même territoire par des espèces initialement absentes. Si les deux premiers termes de cette trilogie sont faciles à percevoir, il n'en va pas forcément de même des invasions biologiques. Sur quels critères se fonder pour conclure qu'une espèce est autochtone ou allochtone d'une entité géographique donnée ? Quels critères utiliser pour distinguer les invasions « naturelles » de celles qui ont été induites par l'homme ?

L'unité de lieu ensuite. La France héberge une grande variété d'écosystèmes appartenant à des zones biogéographiques différentes. L'homme a pu transférer des espèces d'une entité à une autre. Quel découpage géographique pertinent retenir ?

L'unité de temps enfin. Pour apprécier l'évolution de l'importance de l'action de l'homme sur la faune, notamment durant ces derniers siècles, voire décennies, il est nécessaire de prendre en considération une vaste période temporelle. Quelle durée choisir et comment la subdiviser de façon pertinente ?

Dans la partie introductive qui suit, intitulée « Invasions biologiques et extinctions : concepts et méthodes », nous exposons la démarche conceptuelle et la démarche méthodologique qui nous ont conduits à formuler des réponses à ces questions (voir p. 11). Elles constituent le cadre qui nous a permis de ranger les 220 espèces retenues pour l'une des six catégories que nous avons définies. Une première analyse des informations collectées est présentée dans la partie suivante intitulée « Évolution de la faune des vertébrés durant l'Holocène en France » (voir p. 31). Elle livre un bilan provisoire de l'évolution au cours de l'Holocène de la faune des vertébrés de France en termes d'extinctions, de disparitions et d'invasions.

Enfin, certaines espèces allochtones engendrent de profonds dysfonctionnements dans les écosystèmes d'accueil. Que sait-on de leurs impacts socio-économiques et écologiques ? Comment prévenir leur introduction, leur établissement, leur dispersion et gérer les populations installées ? Ces questions sont abordées dans la partie de l'ouvrage intitulée « Gestion des invasions biologiques de vertébrés en France » (voir p. 43).

### **Lacunes dans les connaissances et perspectives de recherche**

Si cet ouvrage est donc une première synthèse des connaissances disponibles sur l'évolution de la faune des vertébrés en France métropolitaine au cours de l'Holocène, nous la savons imparfaite et certainement pas exhaustive. Nous en voulons pour preuve l'afflux constant d'informations qui nous a conduits à modifier de nombreux textes de cet ouvrage au cours de la dernière année écoulée, et qui, depuis 2004, crée une nouvelle dynamique nationale de mise en place de bases de données archéozoologiques<sup>2</sup>. Ces nouvelles données sont susceptibles, dans un proche avenir, de bousculer la perception que nous avons des activités passées de l'homme et de son rapport à la nature. En outre, nous sommes loin d'avoir épuisé les ressources que les textes et l'iconographie des périodes historiques

sont susceptibles de fournir. Enfin, la mise en perspective des faits que nous avons collectés avec les données de l'anthropologie préhistorique et historique reste en grande partie à réaliser.

Lecteur, considère donc cette « somme » comme un ensemble d'histoires individuelles inachevées qui ne demandent qu'à être complétées et révisées ! Comme toutes les histoires, elles appartiennent au patrimoine collectif et ne sont pas la propriété d'initiés. L'un des souhaits les plus chers des auteurs de ce livre, au-delà de faire partager la riche somme des connaissances disponibles sur l'histoire de la faune des vertébrés de France, est de susciter l'intérêt pour l'Histoire au sens large, une Histoire qui ne se borne pas à la période qui a suivi l'invention de l'écriture, mais qui prend également en compte toutes les périodes, y compris la préhistoire ; une Histoire qui s'intéresse aux systèmes complexes que forment ces sociétés avec leur environnement, une Histoire enfin qui cherche à percevoir le rôle joué par les contraintes historiques, qu'elles soient naturelles ou culturelles, dans la constitution des écosystèmes actuels. Puisse cet ouvrage susciter des vocations !

Cette synthèse des connaissances soulève, au moins pour les vertébrés, deux questions centrales qui restent posées aux scientifiques investis dans l'étude des invasions biologiques :

- Les taxons<sup>3</sup> qui réalisent des invasions biologiques manifestent-ils des caractéristiques particulières, biologiques ou comportementales, qui les rendent plus aptes que d'autres à envahir de nouveaux milieux ou écosystèmes ?
- Certains écosystèmes sont-ils plus sensibles aux invasions biologiques que d'autres et, si c'est le cas, présentent-ils des caractéristiques particulières ?!

Le travail réalisé nous a, par ailleurs, permis d'identifier des domaines inexplorés, de pointer les incertitudes et les lacunes des connaissances actuelles. Cette autre facette du travail constitue notre contribution à l'élaboration de futures stratégies de recherche qui s'avèrent essentielles pour parvenir à préserver notre patrimoine naturel.

1. Les informations datées, placées entre parenthèses, renvoient à la bibliographie p. 319 de cet ouvrage.

2. Voir les rubriques « Histoire et archéologie » sur le site de l'INPN : <http://inpn.mnhn.fr/>.

3. Voir la définition donnée dans le glossaire proposé p. 332 de cet ouvrage.

# A

# Invasions biologiques et extinctions : concepts et méthodes

|   |    |
|---|----|
| <b>Quelques définitions</b>   | 12 |
| Qu'est-ce qu'une invasion biologique?   | 12 |
| Qu'est-ce qu'une espèce autochtone, allochtone, endémique?                        | 13 |
| <b>Pourquoi s'intéresser aux invasions biologiques ?</b>                          | 14 |
| Invasions biologiques et économie   | 14 |
| Invasions biologiques et santé humaine ou vétérinaire                             | 14 |
| Invasions biologiques et biodiversité   | 16 |
| Accélération récente du processus   | 18 |
| <b>Délimitations et critères retenus</b>  | 19 |
| Sur quels critères fonder le statut d'allochtone<br>ou d'autochtone d'une espèce? | 19 |
| Élaboration d'une typologie des invasions biologiques                             | 19 |
| Niveau taxonomique et classification adoptés                                      | 22 |
| Pourquoi l'Holocène ?   | 23 |
| Tenir compte de l'hétérogénéité des écosystèmes français                          | 28 |
| <b>Conduite des enquêtes</b>  | 29 |
| Démarche générale   | 29 |
| Arguments retenus pour chaque espèce  | 30 |
| Quelques exceptions parmi les espèces candidates examinées et retenues            | 30 |

# Quelques définitions

## Qu'est-ce qu'une invasion biologique ?

De nombreuses définitions de l'invasion biologique ont été proposées depuis la publication, en 1958, de l'ouvrage pionnier de Charles Elton qui fut à l'origine du développement des travaux en écologie des invasions. Ce domaine de recherche a été récemment élevé au rang de discipline par Richardson *et al.* (2000)<sup>1</sup>. Cependant, Davis *et al.* (2001) ont contesté cette proposition en faisant valoir qu'elle renforçait l'actuelle barrière, préjudiciable et sans objet à leur avis, qui isole l'écologie des invasions de l'écologie générale. Ils soulignent par ailleurs tout l'intérêt que tirerait l'écologie des invasions à intégrer les avancées récentes de l'écologie des successions qui analyse les mécanismes à l'origine de l'évolution temporelle des écosystèmes.

Elton n'a pas donné de définition spécifique aux mots « invasion » et « invader ». Cependant, le contenu de son ouvrage enseigne qu'il dissociait le phénomène « d'invasion » de ses conséquences. En d'autres termes, pour lui, mettre en évidence une invasion ne nécessite pas que l'on perçoive obligatoirement sa nature ou l'importance de son impact. Ce point de vue apparaît clairement quand il discute le cas d'invasions entraînées par l'homme mais sans conséquences perceptibles. Par ailleurs, il ne limite pas l'emploi du terme « invasion » aux seules invasions d'origine anthropiques. Il en use à propos des brassages de faunes qui sont intervenus au cours du Pliocène et à la fin de l'ère Tertiaire (Richardson *et al.*, 2000).

La définition proposée par Williamson (1996) procède de la même démarche : « Une invasion biologique survient quand un organisme, de quelque sorte que ce soit, parvient quelque part en dehors de son aire de répartition initiale ». Cette définition ne mentionne pas les conséquences des invasions et ne les restreint pas à celles qui résultent de l'activité de l'homme. Au nombre des invasions, figurent donc les immigrations naturelles, d'ailleurs réputées participer à l'évolution des espèces à l'échelle des temps géologiques (Darwin, 1859; Mac Arthur & Wilson, 1967; Wilson, 1969 *i.a.*). Cette définition, adoptée depuis par de nombreux écologues (*cf.* la revue de Richardson *et al.*, 2000), autorise, par sa généralité, une approche globale du phénomène de l'invasion et ouvre la porte à une

démarche comparative qui, en écologie, prévaut souvent sur la démarche expérimentale, plus lourde à mettre en œuvre.

C'est cette définition que nous avons retenue pour les besoins de cet ouvrage, en la limitant toutefois aux invasions qui aboutissent à l'établissement effectif des espèces dans la région considérée. L'établissement d'une population implique la levée des barrières écologiques qui empêchent la reproduction, la croissance démographique et la survie de l'espèce. Il s'agit là d'une des barrières successives définies par Richardson *et al.* (2000) et que doit franchir une espèce pour envahir un écosystème. Nous reviendrons en détail sur ce sujet.

Dans le cadre de cet ouvrage, une invasion biologique est donc caractérisée par l'accroissement durable de l'aire de répartition d'un taxon. Cette définition repose implicitement sur la prise en compte de critères taxonomiques, géographiques (aire de répartition) et temporels (accroissement). Ces points seront également détaillés plus loin.

Quant aux conséquences des invasions biologiques, l'impact d'une espèce sur l'écosystème qui l'héberge peut se définir simplement comme l'ensemble des effets induits par sa présence sur la faune, la flore et le milieu physique et chimique qui l'environne. Il s'agit là d'un terme de gestion qui se réfère au concept de niche écologique développé par Elton (1927), qui englobe l'ensemble des relations qu'une espèce entretient avec la flore, la faune et le milieu physico-chimique qui l'héberge. Notons à ce propos qu'en toute rigueur, il est erroné de parler de niche écologique vide car un être vivant et, par extension évidente, une espèce doit, pour perdurer, entretenir obligatoirement des relations avec le monde vivant qu'elle côtoie et le milieu physique qui l'abrite. Toute espèce, qu'elle soit autochtone ou allochtone, a donc un impact sur l'écosystème qui l'accueille. Dire qu'une espèce allochtone n'influe pas sur son environnement parce qu'elle occuperait une « niche écologique vide » n'a pas de sens. En réalité, cette expression est, dans bien des cas, utilisée pour masquer l'insuffisance des données, les moyens mis en œuvre n'ayant pas permis d'identifier les relations que l'espèce entretient avec les composantes de l'écosystème. Dans d'autre cas, elle signifie que les conséquences de ces relations sont jugées peu perturbatrices pour celui-ci. Il s'agit alors d'un jugement d'expert, d'une appréciation formulée à partir d'un ensemble de critères qui peut être très différent d'une situation à l'autre. Dans ce dernier cas, la question n'est donc pas tant de savoir si

1. Les informations datées, placées entre parenthèses, renvoient à la bibliographie p. 319.

l'espèce allochtone influe ou non sur son environnement (elle influe toujours), mais plutôt d'évaluer la nature et l'intensité de son impact.

À ce propos, les botanistes Williamson & Fitter (1996a, b) et Williamson (1996) ont énoncé la règle empirique dite des 10 %, actuellement admise par la communauté scientifique. Cette règle, qui ne concerne que les espèces végétales importées, stipule que 10 % d'entre elles se retrouvent dans la nature, 10 % de ces dernières s'établissent, 10 % de ces dernières engendrent des perturbations majeures aux écosystèmes d'accueil. D'après cette appréciation empirique, une introduction réussie engendrant des perturbations constitue donc un événement rare en regard du nombre d'introductions et, à plus forte raison, du nombre total d'invasions biologiques. Nombre de spécialistes admettent pourtant que le recul manque pour apprécier la pérennité de l'installation d'une espèce introduite (Wilson, 1993). Le fait qu'il peut s'écouler un laps de temps substantiel entre l'installation d'une espèce et la perception de la nature et de l'importance des perturbations qu'elle engendre (cf. l'exemple de la grenouille tau-reau p. 202) est souvent invoqué. À l'inverse, il est des cas où les effets pervers d'une invasion biologique s'estompent avec le temps (cf. le cas du lapin de garenne p. 175). La nature de l'impact peut changer selon les localités et évoluer dans le temps, notamment au hasard des successions d'événements entrant en synergie ou en antagonisme tels, par exemple, les effets cumulés de l'introduction du rat noir et de la mise en culture des zones de moyenne altitude en Corse (Vigne & Valladas, 1996 et l'exemple du rat noir p. 265).

Il a souvent été proposé de restreindre l'ensemble des invasions biologiques à celles provoquant des perturbations majeures. C'est ainsi que l'*Invasive Species Specialist Group* (ISSG) de l'Union mondiale pour la nature (UICN) qualifie d'invasive une espèce qui, s'étant établie dans un nouveau domaine géographique (écosystème ou habitats naturels ou semi-naturels), y est un agent de perturbation et nuit à la diversité biologique (Anonyme, 1999). Par ailleurs, l'emploi du qualificatif « invasif » est souvent restreint aux invasions biologiques d'origine anthropique (Shine *et al.*, 2000). Ces restrictions sont cohérentes avec l'objectif poursuivi par les spécialistes de l'ISSG, qui visent l'élaboration de stratégies destinées à limiter le nombre d'invasions biologiques d'origine anthropique et la gestion des populations introduites qui engendrent de graves perturbations dans leurs écosystèmes d'accueil. Outre que les données ou les critères manquent sou-

vent pour trancher entre le caractère naturel ou anthropogène des processus, cette conception restrictive n'est cependant pas opérationnelle pour une approche de recherche fondamentale qui s'intéresse en premier lieu à la diversité des processus associés aux invasions. Les invasions biologiques au sens de l'ISSG constituent donc un sous-ensemble des invasions telles que nous les avons définies dans cet ouvrage.

Sur la forme, enfin, les termes relatifs aux invasions biologiques conduisent à plusieurs remarques d'ordre lexical.

– En français, le qualificatif « invasif » et son substantif associé (une « invasive ») sont des néologismes d'origine anglo-saxonne. Ils sont utilisés dans des textes français depuis la fin des années 1970, initialement dans le domaine médical (examen fondé sur l'usage de méthodes dites invasives ou non) et pour l'essentiel par la seule littérature scientifique. Ce n'est que récemment qu'ils ont fait leur apparition dans le vocabulaire français de l'écologie et voient leur usage répandu par les médias.

– Le néologisme « invasif » n'est cependant pas un équivalent du terme français « envahissant ». Ce dernier s'applique en effet aussi bien à certaines espèces autochtones dont les populations manifestent des processus d'explosion démographique, qu'aux populations d'espèces allochtones.

– Enfin, l'expression « espèce invasive » est impropre si elle ne fait pas référence à une entité géographique, car l'espèce est par définition « non invasive » dans son aire de répartition initiale. En l'absence de référence à une entité géographique, il faut donc parler de « population invasive » d'une espèce plutôt que d'« espèce invasive ».

## Qu'est-ce qu'une espèce autochtone, allochtone, endémique ?

Apprécier l'importance des invasions biologiques dans la constitution actuelle des faunes nécessite de disposer d'un référentiel permettant de statuer sur le caractère allochtone ou autochtone de chaque espèce.

D'après l'ISSG (Anonyme, 1999), le qualificatif d'autochtone est associé à une espèce, une sous-espèce ou une entité d'un niveau taxonomique inférieur qui se trouve à l'intérieur de son aire de répartition naturelle ou dans son aire de dispersion potentielle (c'est-à-dire, dans le domaine géographique qu'elle occupe naturellement ou peut occuper sans interventions humaines). Ce qualificatif

s'oppose à celui d'allochtone (à peu de chose près synonyme d'exotique, d'exogène ou d'étrangère) qui qualifie une espèce, une sous-espèce ou une entité d'un niveau taxonomique inférieur se trouvant à l'extérieur de son aire de répartition naturelle ou de son aire de dispersion potentielle. Ces qualificatifs sont également applicables à toute partie d'un individu (œuf fécondé, fruit, organe végétatif d'une plante, etc.) susceptible de survivre et de pérenniser l'espèce.

Par ces définitions, les spécialistes de l'ISSG circonscrivent strictement l'objet de leurs travaux aux invasions biologiques d'origine anthropique. En particulier, en élargissant l'aire de répartition d'une espèce autochtone à une aire de répartition potentielle, au demeurant hypothétique, ils éliminent de leur champ d'investigation les invasions biologiques naturelles. En outre, en omettant de préciser « à un moment donné » dans leurs définitions, ils adoptent une perspective fixiste qui ignore la dynamique du phénomène d'invasion.

Ces diverses considérations nous ont conduits à retenir les définitions suivantes :

- Une **espèce autochtone** de France est une espèce qui était présente sur le territoire au début de la période prise en considération ici (définie plus loin).
- Une **espèce allochtone** de France est une espèce qui était absente du territoire au début de la période prise en considération ici.

Par ailleurs, une **espèce endémique** est une espèce dont l'aire de répartition est confinée à une entité géographique bien définie et de dimension réduite, par exemple à un massif montagneux ou forestier, ou encore à une île ou un archipel.

## Pourquoi s'intéresser aux invasions biologiques ?

### Invasions biologiques et économie

Certaines invasions biologiques ont un fort impact économique. Pour l'illustrer, citons deux exemples historiques et bien documentés : l'introduction depuis l'Amérique du Nord du champignon *Phytophthora infestans*, un pathogène de la pomme de terre qui provoqua en Irlande, entre 1845 et 1847, l'une des dernières famines européennes intervenue en temps de paix (McMichael & Bouma, 2000) ; et l'introduction du phylloxéra, un puceron également d'origine nord-américaine, qui fut

signalée pour la première fois en France dans le Gard en 1863 et contribua largement à faire chuter la production française de vin de 84 millions d'hectolitres en 1875 à 23 millions d'hectolitres en 1889 (Désert, 1976a, b).

Plus récemment et de façon plus globale, une enquête, réalisée à la demande du Congrès des États-Unis (USG, 1993), a évalué à un milliard de dollars US le coût annuel de l'impact des invasions biologiques sur l'économie américaine en 1993. Le coût « écologique » ou environnemental n'a pas été pris en compte dans cette estimation, en raison des difficultés à en réaliser l'évaluation marchande. En effet, les économistes peinent à s'accorder sur une méthode d'évaluation du coût de certaines perturbations majeures induites par les invasions biologiques, la disparition d'une espèce par exemple. Depuis, cette évaluation a été affinée et actualisée et la dernière en date fixe ce montant à plus de 100 milliards de dollars US par an (Pimentel *et al.*, 2000, 2005). Au-delà des chiffres cités, la permanence de l'intérêt porté à ce type d'évaluation et l'évolution croissante des valeurs avancées au fil du temps témoignent de la réalité et de l'importance d'un tel impact. À noter que ce type d'estimation pour l'Europe, notamment la France, fait actuellement défaut.

### Invasions biologiques et santé humaine ou vétérinaire

Certaines invasions biologiques d'agents pathogènes ou de leurs réservoirs et vecteurs ont un fort impact sanitaire. De nombreuses épidémies et épizooties parmi les plus sévères ont en effet pour origine des invasions.

À titre d'exemples peut être citée l'apparition du bacille pesteux qui, associé au développement des populations allochtones de rats noirs et de leurs puces, réduisit de façon considérable l'effectif des populations humaines de l'Europe de l'ouest au Moyen Âge (Beaucournu, 1995 ; Audouin Rouzeau & Vigne, 1997 ; Audouin-Rouzeau, 2003) ; ou, plus récemment, l'introduction de l'agent de la variole aux Amériques qui fit disparaître nombre de tribus nord et sud américaines au XVIII<sup>e</sup> siècle (Lapeyssonnie, 1988) ; ou bien, plus récemment encore, à la fin du XIX<sup>e</sup> siècle, l'introduction sur l'île Principe, au large des côtes d'Afrique, de la glossine ou mouche tsé-tsé, vecteur du parasite responsable de la maladie du sommeil, qui réduisit pratiquement à néant la population humaine de cette île en moins d'une

vingtaine d'années (Lapessonie, 1988). De nombreux autres exemples encore plus récents pourraient être cités, comme celui de l'introduction sur les côtes pacifiques sud-américaines d'une forme asiatique du vibrion cholérique par des eaux de ballast (Ruys *et al.*, 1997, 2000).

Il s'agit là d'introductions directes de pathogènes ou d'hôtes contaminés. Plus subtils sont les scénarios qui mettent en jeu des invasions biologiques aboutissant à l'émergence de nouveaux couples hôte-pathogènes (voir l'histoire du rat surmulot p. 263). Au début du XX<sup>e</sup> siècle, à la suite d'un naufrage, le rat surmulot débarqua et s'installa sur l'île de Trielen, dans l'archipel de Molène, à la pointe de la Bretagne. En 1996, l'examen de la quasi-totalité des individus de la population de rats surmulots, collectée à l'occasion d'une opération d'éradication, a permis de découvrir qu'elle hébergeait neuf espèces d'endoparasites. Aucune d'elles n'était auparavant réputée parasiter le rongeur, mais toutes étaient connues pour infester diverses espèces autochtones de l'île, dont certaines marines. Ce phénomène, bien connu des parasitologues sous le vocable de « capture parasitaire » (Combes, 1995), est réputé sans lendemain. Cependant, dans ce cas particulier, cinq espèces de parasites étaient représentées par des adultes et, parmi celles-ci, quatre par des adultes fertiles. De nouveaux couples hôte-parasite s'étaient donc constitués en moins d'un siècle sur cette île (Pisanu, 1999). Quelles conséquences peuvent avoir l'émergence d'un nouveau réservoir parasitaire sur la faune autochtone, voire sur la santé humaine ou vétérinaire ? Cette question, sans réponse claire à l'heure actuelle, mériterait la plus grande attention.

Plus subtils encore sont les scénarios qui mettent en jeu des invasions biologiques aboutissant à l'émergence de nouvelles pathologies. Dans la note consacrée au lapin de garenne (p. 175), on lira comment le leporipoxvirus – l'agent de la myxomatose qui était initialement inféodé à des lagomorphes américains – a franchi la barrière d'espèce en infectant des lapins de garennes introduits depuis l'Europe en Amérique du Sud, puis a réduit de près de 95 % les populations françaises de lapins en moins de 3 ans, à la suite de son introduction sur le territoire en 1955.

Plus complexes enfin sont les scénarios qui associent introduction d'espèce, pratiques d'élevage et modalités de gestion de populations en milieu naturel. Dans les années 1950, le développement de l'élevage industriel de la truite arc-en-ciel, introduite en Europe à la fin du XIX<sup>e</sup> siècle,

s'accompagna de l'apparition d'une pathologie inconnue, la septicémie hémorragique virale (SHV). Au terme d'une enquête d'une quarantaine d'années, le scénario retenu pour expliquer l'émergence de cette pathologie est celui de la transmission du virus Egtved aux poissons d'élevage par le biais d'une alimentation constituée de farine de poissons marins de l'Atlantique, porteurs sains du virus. Par la suite, les lâchés de truites arc-en-ciel d'élevage dans des cours d'eau européens à des fins de « repeuplement » ont induit la transmission du virus à deux espèces autochtones, la truite commune et le brochet.

Quelle que soit la complexité des mécanismes en cause, les exemples cités ci-dessus sont, pour l'essentiel, récents et documentés à la lumière des travaux de la biologie moderne. Dans leur synthèse dédiée à l'impact des invasions biologiques sur la santé humaine, réalisée dans le cadre du programme international « *Global Change* », McMichael & Bouma (2000) établissent une forte corrélation entre l'avènement de la « révolution » néolithique et l'apparition de la rougeole, de la varicelle, de la tuberculose, de la lèpre, de la diphtérie, de la grippe et de bien d'autres pathologies au centre des préoccupations des épidémiologistes modernes. L'avènement de l'agriculture et de l'élevage, en entraînant des transferts d'espèces domestiques loin de leur aire d'origine, en autorisant une augmentation des effectifs des populations humaines et des espèces élevées, en les concentrant géographiquement et en favorisant les échanges, a modifié radicalement l'environnement microbien de l'homme, et a sans doute permis à des souches virales et bactériennes de franchir des barrières d'espèces plus fréquemment que par le passé.

La paléoparasitologie, discipline naissante qui analyse les restes de parasites (notamment les œufs de vers parasites) conservés dans des sites archéologiques (Bouchet, 1997), commence à en apporter les preuves matérielles. Une augmentation significative de la diversité des affections parasitaires touchant les villageois néolithiques du piémont nord des Alpes suite à l'immigration d'une culture porteuse de nouvelles pratiques techniques et économiques a été récemment mise en évidence (Le Bailly, 2005).

Des données historiques vont également dans ce sens (McMichael & Bouma, 2000). Le paludisme est une pathologie dont les agents, *Plasmodium* sp., sont des parasites qui réalisent leur cycle sur deux types d'hôtes, un moustique et un vertébré. Il affecte des espèces d'oiseaux, de

singes et bien d'autres taxons. Il semble que les souches de *Plasmodium* qui affectent l'homme soient apparues en Afrique du Nord et de l'Ouest, il y a 5000 ans, et en Méditerranée orientale, il y a 3000 ans. L'importante déforestation qu'ont connue les rivages de la Méditerranée orientale entre le III<sup>e</sup> siècle avant J.-C. et le début de notre ère aurait provoqué une forte érosion à l'origine de l'augmentation des surfaces des plaines alluviales, habitat de prédilection des moustiques *Anopheles*. D'après les textes, c'est aux I<sup>er</sup> et II<sup>e</sup> siècles après J.-C. que le paludisme devint un sérieux problème de santé publique dans cette région. C'est également à cette époque qu'y apparut l'agent de la plus sévère forme du paludisme, le *P. falciparum*, probablement introduit d'Asie du Sud-Ouest et du Nord de l'Afrique. Il s'est alors adapté aux espèces locales de moustiques qui, par le passé, avaient été les vecteurs de *P. malariae* et de *P. vivax*.

## Invasions biologiques et biodiversité

Quelques exemples pris à travers le monde permettent de démontrer à quel point les invasions biologiques peuvent avoir un impact considérable sur la biodiversité.

En Afrique, entre 1954 et 1957, la perche du Nil (*Lates niloticus*) fut introduite dans le Lac Victoria (68 000 km<sup>2</sup>) afin d'y développer la pêche. Dès 1970, cette espèce fit disparaître 200 des 300 espèces de poissons cichlidés (*Haplochromis* sp.), dont 99% étaient endémiques de ce lac (Witte *et al.*, 1992 & 1995), y provoquant une simplification drastique de la chaîne trophique et une cascade de modifications dans le fonctionnement de l'écosystème lacustre (Lévêque, 1997).

La Nouvelle-Calédonie fut abordée par Cook en 1774, près de quatre millénaires après qu'elle ait été peuplée par les Mélanésiens. Cette île figure au nombre des dix « points chauds » (*hot spots*) mondiaux de la biodiversité (Myers, 1988), mais également au nombre des 18 « zones rouges » du globe où la biodiversité est la plus menacée (Wilson, 1992). En effet, sa très riche flore vasculaire autochtone, qui comprend quelque 3322 espèces dont 77% endémiques, est actuellement « enrichie » de quelque 1324 espèces allochtones. Soixante pour cent de ces dernières ont été introduites entre 1950 et 1990. Par ailleurs, en 1995, la faune des vertébrés de cette île comptait 216 espèces autochtones, dont 81 endémiques, et

56 espèces allochtones (Gargominy *et al.*, 1996). Cinquante-sept pour cent de ces dernières furent introduites entre 1950 et 1990. Parmi les conséquences les plus spectaculaires de ces introductions, on peut citer l'extinction, constatée en 1995, de *Pittosporum tanianum*, un arbre endémique de la forêt sclérophylle, sous l'action combinée du lapin de garenne et du cerf russa, *Cervus timorensis* (Bouchet *et al.*, 1995). On peut également citer la récente et considérable raréfaction du cagou (*Rhynchoctes jubatus*), oiseau endémique de Nouvelle-Calédonie et seul représentant actuel de la famille des rhynchoctidés. Cette espèce, qui n'était plus représentée en 1988 que par neuf spécimens (Hannecart, 1988), doit son déclin à la prédation exercée par le chien, le rat noir et le rat surmulot, trois espèces introduites au cours des XVIII<sup>e</sup> et XIX<sup>e</sup> siècles.

Toujours selon Gargominy *et al.* (1996), si le nombre d'introductions s'est considérablement accru en Nouvelle-Calédonie au lendemain de la Seconde Guerre mondiale, leurs causes ont également évolué. Essentiellement accidentelles ou réalisées dans un but utilitaire jusqu'au second conflit mondial, les introductions à vocation ludique (chasse, pêche, oisellerie, aquariophilie, etc.) représentent 75% des introductions de vertébrés réalisées entre 1950 et 1990 en Nouvelle-Calédonie, soit 54% du total connu.

Un aspect souvent ignoré du public est l'impact sur l'environnement que peuvent avoir certaines espèces d'animaux de compagnie. Nous l'évoquerons, entre autres, avec l'exemple du chat (p. 158), espèce dont l'homme a domestiqué la forme sauvage orientale, il y a plus de 9000 ans (Vigne *et al.*, 2004). En 1986, Legay estimait l'effectif de la population mondiale de chats domestiques à 400 millions d'individus. En 2000, une enquête FACCO-SOFRES évaluait celle de la France à neuf millions d'individus, effectif en progression d'environ 300 000 sujets par an entre 1998 et 2000. Suite à un minutieux travail d'enquête, Churcher & Lawton (1987) avaient auparavant estimé que la prédation exercée par les six millions de chats domestiques de Grande-Bretagne engendrait un prélèvement annuel de 100 millions de passereaux et de micromammifères sauvages. Le développement sans précédent du marché des animaux de compagnie à partir de la fin du XX<sup>e</sup> siècle, tant par l'importance des effectifs que par le nombre croissant d'espèces offertes à la vente, ne sera sans doute pas sans conséquences pour l'environnement dans un proche avenir.