

Les invasions biologiques, une question de natures et de sociétés

R. Barbault, M. Atramentowicz, coordinateurs



Les invasions biologiques,
une question de natures
et de sociétés

Les invasions biologiques, une question de natures et de sociétés

R. Barbault,
M. Atramentowicz,

coordinateurs

Éditions Quæ
c/o Inra, RD 10, 78026 Versailles Cedex

Collection Synthèses

Hétérosis et variétés hybrides en amélioration des plantes

André Gallais

2009, 376 p.

Éthologie appliquée.

Comportements animaux et humains, questions de société

Alain Boissy, Minh-Hà Pham-Delègue, Claude Baudoin, coord.

2009, 264 p.

La forêt face aux tempêtes

Yves Birot, Guy Landmann et Ingrid Bonhême

2009, 470 p.

Génétique moléculaire des plantes

Frank Samouelian, Valérie Gaudin et Martine Boccara

2009, 224 p.

La multifonctionnalité de l'agriculture.

Une dialectique entre marché et identité

Groupe Polanyi

2008, 360 p.

Table des matières

Préface	1
<i>Éric VINDIMIAN</i>	
Introduction. L'écologie des invasions : vieille question, grande actualité .	3
<i>Robert BARBAULT et Martine ATRAMENTOWICZ</i>	
Éléments d'histoire	4
Le programme Invabio	6
Quelques leçons	8
Pour conclure	10
1. Les leçons de l'évolution biologique : entre bien et mal	13
<i>Pierre JOLY et Michel PASCAL</i>	
Invasions biologiques : de quoi est-il question ?	13
Construction de niche	17
<i>Le profil de l'envahisseur et l'analyse des traits biologiques</i>	18
<i>Mécanismes d'évolution biologique</i>	19
Comment se construit la niche d'un envahisseur ?	20
<i>Différenciation – spéciation</i>	20
<i>Analyse de traits biologiques</i>	29
<i>Sélection</i>	31
<i>Facilitations versus antagonismes</i>	36
Problèmes liés à l'insularité	39
Discussion	40
<i>Trois questionnements sur l'évolution des espèces non natives</i>	40
<i>Des envahisseurs avec ou sans parasites ?</i>	41
<i>Insularité</i>	42
Conclusion	43

2. Incidences sur les communautés et les écosystèmes	45
<i>Éric TABACCHI, Anne-Marie PLANTY-TABACCHI et Serge MULLER</i>	
Introduction	45
Les approches « communauté » et « écosystème »	45
<i>Des communautés écologiques envahies...</i>	46
<i>Les invasions à l'échelle de l'écosystème</i>	47
<i>Vers une approche intégrée ?</i>	48
Et le maintien de la biodiversité ?	49
<i>Le positionnement écologique de l'envahisseur</i>	49
<i>Perte ou ajout de diversité biologique ?</i>	54
Invasions et fonctionnement des écosystèmes	59
<i>Le rôle des contraintes : stress versus perturbation</i>	59
<i>Le rôle des ressources</i>	60
Invasions et services écologiques	61
<i>Doser l'utile à l'écosystème et l'utile à l'homme</i>	62
<i>Utiliser les invasions</i>	62
<i>Conclusion : faut-il se résigner face aux invasions non maîtrisables ? ...</i>	62
 3. Les invasions biologiques sous le regard des sciences de l'homme	65
<i>Sergio DALLA BERNARDINA</i>	
Introduction	65
La pertinence des sciences humaines et sociales	66
<i>Nouveaux envahisseurs et vieux scénarios</i>	67
<i>Réactions inconscientes</i>	68
<i>Questions de perception</i>	70
<i>Les raisons et les actions des acteurs sociaux</i>	75
<i>Entre propagande et « fonction mythique » : l'analyse du discours</i>	76
<i>La pluralité des regards dans les sciences humaines</i>	77
Convergences	81
<i>Le facteur esthétique</i>	81
<i>Savoirs (et ignorances) naturalistes</i>	86
<i>Des représentations à géométrie variable</i>	87
<i>La logique des réseaux</i>	89
<i>Variations perceptives</i>	90
<i>Le temps passe : que font les chercheurs ?</i>	91
<i>La controverse autour des savoirs</i>	94
<i>L'envahisseur qui fédère</i>	95
<i>Le complot écologique</i>	98
<i>Le réflexe de Midas</i>	100

Décrire ou prescrire ?	102
<i>Le centre et la périphérie</i>	104
Happy end <i>mitigé</i>	106
4. Peut-on gérer les invasions biologiques ?	109
<i>Alain DUTARTRE</i>	
Introduction	109
Gérer	110
<i>Définir les concepts</i>	110
<i>S'approprier la gestion</i>	112
<i>Une démarche générale</i>	114
Connaître	114
<i>Biologie et écologie des espèces envahissantes</i>	115
<i>Les causes des introductions</i>	117
<i>L'état de la colonisation</i>	120
<i>Les impacts sur les écosystèmes et les usages des milieux</i>	122
<i>Les possibilités d'intervention concrètes</i>	126
Surveiller	126
<i>Principales caractéristiques de surveillance souhaitables</i>	126
<i>Le bilan français</i>	127
Prévenir	128
<i>Des propositions</i>	128
<i>La situation en France</i>	130
Intervenir	131
<i>Des solutions à trouver</i>	131
<i>Définir la problématique d'intervention</i>	132
<i>Faut-il intervenir ?</i>	133
<i>Définir des objectifs d'intervention</i>	133
<i>Comment intervenir ?</i>	135
<i>Les analyses économiques restent à développer</i>	144
Relations gestion-recherche	148
Conclusions et perspectives	149
Conclusion. Science des invasions biologiques... ou redécouverte de l'écologie ?	155
Un bilan en sept leçons tirées d'Invabio	155
Quelques questions à approfondir	156
Conclusions	158

Références bibliographiques	159
Glossaire	169
Liste des rapports de recherche du programme Invabio	173
Liste des auteurs	177

Préface

Éric VINDIMIAN

Notre propension à l'anthropomorphisme conditionne notre imaginaire. Ainsi, avons-nous tous en tête l'image de l'instituteur de notre enfance racontant les grandes invasions : les Normands, ces marins si courageux et si cruels, les Huns et leur façon particulière de cuire la viande, sans oublier les différentes espèces de Goths, tous aussi effrayants les uns que les autres. Aussi, dès lors qu'on évoque les invasions biologiques, la peur ancestrale de l'ennemi ravageant tout sur son passage, celui sous le cheval duquel l'herbe ne repousse point, envahit nos pensées.

Cette peur n'est pas sans lien avec la réalité. Les écosystèmes sont fragiles. Les communautés se sont construites sur la durée et les barrières naturelles conditionnent leur évolution différentielle. Ainsi, les milieux insulaires, plus isolés par définition mais aussi plus instables du fait de leur taille, sont-ils particulièrement vulnérables. Cela est d'autant plus inquiétant que de nombreuses espèces endémiques inféodées aux milieux isolés peuvent disparaître dans une compétition à laquelle rien ne les avait préparées.

Mais tout n'est pas si sombre dans ce monde complexe. La peste qui avait ravagé les populations humaines entre le XII^e et le XVIII^e siècle a dû en partie son éradication à la compétition entre le rat noir *Rattus rattus* et le surmulot *Rattus norvegicus* arrivé en Europe au XVIII^e siècle. Plus costaud et plus prolifique, celui-ci a quasiment exterminé le rat noir vecteur de l'infection. Au sein même du programme Invabio, on montre que l'envahissement de la Martinique par les gastéropodes thiaridés a permis l'éradication de la bilharziose, redoutable maladie tropicale, le gastéropode *Biomphalaria glabrata* n'étant plus présent pour porter le terrible parasite *Schistosoma mansoni*.

Le ministère chargé de l'Écologie a voulu en savoir plus. Dans sa tradition, maintenant bien établie, il sollicite les chercheurs dès lors qu'il s'interroge. Comment prévenir les invasions biologiques ? Comment évaluer le risque qu'elles représentent ? Que peut-on faire pour lutter contre les invasions en cours ? Le ministère en

charge de la gestion et de la protection des écosystèmes se devait de trouver des réponses à ces questions.

Comme toujours, en ce qui nous concerne, l'approche était agnostique. Il ne s'agissait pas de construire des dogmes, de chercher à retourner à tout prix à une nature vierge et sauvage. Les recherches visaient une meilleure compréhension des phénomènes à l'œuvre et la proposition de pistes pour construire les outils de gestion de la nature adaptés.

Bien entendu, sans surprise pour le service de la Recherche du ministère, tout s'est révélé très complexe. Le programme n'a pas inventé de recette universelle contre les invasions. Il semble cependant acquis qu'il faut agir vite, si on doit agir ! Car beaucoup d'espèces allochtones s'installent sans proliférer, certaines invasions s'effondrent spontanément, d'autres apportent des services nouveaux ou bien permettent de restaurer des services écosystémiques dégradés.

La dimension humaine reste fortement présente dans la gestion des invasions biologiques. Une invasion n'est pas forcément perçue comme telle selon les personnes concernées. Le *Prunus serotina* par exemple qui a envahi la forêt de Compiègne a pour certains l'image d'un bel arbre dont les fruits sont comestibles. Certains ne le voient même pas ! Beaucoup d'espèces invasives sont également des plantes ornementales recherchées pour les jardins. Les sciences humaines nous aident à comprendre ces enjeux dont les stratégies de gestion ne peuvent s'abstraire.

Le programme Invabio a donné lieu au regroupement d'une communauté scientifique de qualité, interdisciplinaire et motivée, habitée par le double souci de la qualité scientifique et de l'appui aux politiques publiques. L'évaluation du programme montre que la dimension nationale est encore peu présente en termes de diffusion des résultats pour les gestionnaires. Ce grand écart entre la recherche qui évolue à une échelle mondiale et les différents niveaux de la gestion est un enjeu fort pour l'avenir des programmes du service de la Recherche.

Ce programme n'aurait pas existé sans ses nombreux acteurs. L'engagement du conseil scientifique¹ et de son président Robert Barbault, le travail important de valorisation d'Éric Tabacchi et de son équipe, les auteurs des différents rapports et des synthèses de cet ouvrage, le pilotage efficace de Martine Atramentowicz au sein du service de la Recherche et l'enthousiasme des chercheurs et des gestionnaires réunis par le programme sont à souligner. Je ne voudrais pas terminer cette préface sans les remercier sincèrement, d'autant qu'ils m'ont donné l'occasion de vivre des moments privilégiés de dialogue et de réflexion scientifique lors du colloque de Moliets (17-19 octobre 2006) au cours duquel les résultats ont été présentés et discutés.

1. Les membres du conseil scientifique : Robert Barbault (président du CS), Philippe Boët, Jean Boucher, Jean-Louis Chapuis, Jean Clobert, Sergio Dalla Bernardina, Alain Dutartre, Michel Echaubard, Pierre Joly, Jean-Noël Labat, Doyle McKey, Jacques Maillet, Yannis Michalakis, Serge Muller, Pierre Noël, Isabelle Olivieri, Michel Pascal, Bernard Picon, Jean-Sébastien Pierre, Jacques Roy, François Sarrazin.

Introduction

L'écologie des invasions : vieille question, grande actualité

Robert BARBAULT et Martine ATRAMENTOWICZ

Depuis l'ouvrage pionnier de Charles Elton paru en 1958, *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*, on ne compte plus les livres consacrés aux problèmes que nous posent les invasions biologiques et aux questions qu'elles soulèvent. Quant au phénomène lui-même, il n'est pas né d'hier puisqu'en germe dès l'apparition du vivant.

Certes, il est un peu abusif de confondre la propension de tout être vivant à se répandre, qui fait de toute espèce une envahissante potentielle, avec ce qui « définit » les espèces invasives au sens où on l'entend aujourd'hui. On s'alignera ici sur la définition donnée par Williamson (1996) et reprise par Pascal, Lorvelec et Vigne (2006) : « Une invasion biologique survient quand un organisme, de quelque sorte que ce soit, parvient quelque part en dehors de son aire de répartition initiale ». Qu'est-ce que la répartition initiale ? N'insistons pas trop là-dessus ! C'est du mauvais esprit qui, à le suivre, nous renverrait à la définition ci-dessus, que nous avons qualifiée d'abusive. Retenons de la définition de Williamson qu'il y a deux points décisifs à considérer : le statut d'espèce ou de variété exotique (nous ne dirons pas étrangère !) et le fait d'accroître durablement l'aire de répartition du taxon considéré.

Faut-il adjoindre un troisième élément, mis en avant par divers auteurs et prôné par l'*Invasive Species Specialist Group* de l'Union internationale pour la conservation de la nature (UICN), et considérer qu'il n'y a véritablement invasion que lorsque l'espèce introduite est un facteur de dommage et nuit à la diversité biologique ? Alors *Homo sapiens* est certainement le paradigme de l'espèce invasive ! Faut-il inclure le paramètre « dommage » dans la définition ? Adoptant un point de vue strictement scientifique, nous opterons pour la réponse négative. Et, même si l'on se place du point de vue du gestionnaire, nous n'avons nulle raison de changer d'avis : il ne serait pas raisonnable en effet, pour un gestionnaire d'espace protégé, d'attendre le constat des dommages pour donner l'alerte.

► Éléments d'histoire

Que de chemin parcouru, laissons-nous entendre, depuis la parution de l'ouvrage de Charles Elton. Un petit rappel historique ne nuira pas (Davis, 2005). En 1964 l'International Union of Biological Sciences (IUBS) tient son premier symposium à Asilomar (Californie). L'objectif ? Réunir généticiens, écologues, systématiciens et spécialistes de lutte biologique pour débattre « *about the kinds of evolutionary change which take place when organisms are introduced into new territories*¹ ». Le bilan en fut publié l'année suivante sous la direction de Baker et Stebbins (1965). Et sous le titre : *The Evolution of Colonizing Species*. Espèces colonisantes et non pas espèces invasives, notons-le. On venait de sortir de l'époque coloniale et l'ère du contrôle des étrangers aux frontières était encore éloignée — un thème de recherche, en passant, pour les collègues des sciences sociales qui se penchent sur les phénomènes des espèces invasives et ceux qui s'y intéressent ! Oui, le vocabulaire a changé et Davis (2005) s'y attarde un moment fort à propos. Il souligne qu'il faut bien chercher, dans l'ouvrage de Baker et Stebbins, pour trouver des termes tels que « *alien* », « *exotic* », « *invader* » et « *invasion* ». On y parle plutôt de « *colonizers* », « *founding populations* », « *introduced* », « *non-native* », « *new arrivals* », « *migration* ». Le style exubérant d'Elton, remarque Davis, marqué par le fréquent usage de l'analogie et de la métaphore, voire de références militaires explicites, est quasi absent du discours des experts réunis à Asilomar — à l'exception de Harper, proche d'Elton, quoique botaniste.

Il faut toutefois préciser que l'ouvrage d'Elton était marqué par un souci de conservation (Davis *et al.*, 2001) tandis qu'à Asilomar, c'est la dynamique évolutive qui était au centre, non « engagée ». Il reste que la dynamique lancée par Elton mobilise petit à petit de plus en plus d'écologues, en même temps que montent en puissance les préoccupations de conservation. En 1980 — date de parution de *Conservation Biology: An Evolutionary-Ecological Perspective* de Soulé et Wilcox, qui marque la « prise de pouvoir » de la biologie de la conservation —, la troisième conférence internationale sur les écosystèmes méditerranéens qui se tient à Stellenbosch, en Afrique du Sud, manifeste un large intérêt pour les invasions biologiques — problème qui affecte notamment la province du Cap, foyer d'une riche flore endémique (Wicht, 1945 ; Taylor, 1969). Cela aboutit à une proposition adressée au SCOPE (Scientific Committee on Problems of the Environment) lors de son assemblée générale d'Ottawa (1982) de constituer un comité scientifique consacré aux invasions biologiques et à leurs impacts sur les écosystèmes. Ce comité souleva trois questions au cœur du programme du SCOPE qui en résulta :

- quels facteurs font qu'une espèce est invasive ou non ?
- quelles caractéristiques des écosystèmes les rendent vulnérables ou résistants aux invasions ?
- comment les connaissances obtenues sur ces deux points peuvent-elles être mises à profit pour développer des stratégies de gestion efficaces ?

1. « à propos des modifications au niveau évolutif qui peuvent apparaître lorsque des organismes vivants sont introduits dans un nouveau territoire ».

Ce sont ces trois mêmes questions qui orientèrent le programme Invabio. Ainsi, que l'on en ait eu conscience ou non, celui-ci s'inscrivait donc dans le courant marqué par la biologie de la conservation, dans le droit fil d'Elton. Effets du programme du SCOPE ou simple conséquence de l'évolution des idées (à la fin de la décennie 1980, s'affirmera le concept de biodiversité) les recherches se développent et les ouvrages dévolus aux invasions biologiques s'accumulent, notamment ce que l'on peut appeler des synthèses régionales. À la pointe du « combat », et ce n'est pas pour surprendre, leurs pays étant parmi les plus affectés, on trouve des chercheurs des États-Unis, de Nouvelle-Zélande, d'Australie et d'Afrique du Sud. Lancé à Stellenbosch, en Afrique du Sud, le programme SCOPE accouche dès 1984 de son premier rapport consacré au fynbos d'Afrique du Sud (MacDonald et Jarman). Puis paraissent à peu près simultanément les bilans consacrés à l'Australie (Groves et Burdon, 1986), à l'Afrique du Sud (MacDonald et Jarman, 1984) et aux États-Unis (Mooney et Drake, 1986). Quatre ans plus tard sort un état de la question pour l'aire méditerranéenne (Di Castri *et al.*, 1990). Sans oublier l'ouvrage de synthèse qui clôt cette succession de rapports régionaux, *Biological Invasions: a Global Perspective* (Drake *et al.*, 1989). Il faut saluer l'action du SCOPE. Grâce à Di Castri, nous ne fûmes pas — nous voulons dire la France — totalement exclus de cette dynamique (Di Castri *et al.*, 1990). Cette très riche moisson préparait le terrain à une nouvelle génération d'ouvrages faisant de l'écologie des invasions une réalité — sinon une science à part entière, point discutable : on y reviendra. La revue internationale *Biological Invasions* paraît en 1999.

Enfin, après l'essai très cité de Williamson (1996) et l'ouvrage « grand public » de Bright (1999), on soulignera (encadré 1) les plus récentes synthèses où apparaissent deux titres français (Muller, 2004 ; Pascal *et al.*, 2006).

Encadré 1 – Sept synthèses récentes.

Cadotte M.W., McMahon S.M., Fukami T., 2005. *Conceptual Ecology & Invasions Biology. Reciprocal Approaches to Nature*. Dordrecht, The Netherlands, Springer, 505 p.

Cox G.W., 2004. *Alien Species and Evolution. The Evolutionary Ecology of Exotic Plants, Animals, Microbes and Interacting Native Species*. Washington, Island Press, 378 p.

Lockwood J.L., Hoopes M.F., Marchetti M.P., 2006. *Invasion Ecology*. Chichester (UK), Blackwell Publishing, 312 p.

Mooney H.A., Mack R.N., McNelly J.A., Neville L.E., Schei P.J., Waage J.K., 2005. *Invasive Alien Species. A New Synthesis*. Washington, Island Press, 368 p.

Muller S. (coord.), 2004. *Plantes invasives en France*. Paris, MNHN, 168 p.

Pascal M., Lorvelec O., Vigne J.D., 2006. *Invasions biologiques et extinctions. 11 000 ans d'histoire des vertébrés en France*. Paris, Belin/Quae, 350 p.

Sax D.F., Stachowicz J.J., Gaines S.D., 2005. *Species Invasions? Insights into Ecology, Evolution and Biogeography*. Sunderland (MA), Sinauer Associates Inc., 496 p.

►► Le programme Invabio

En réponse à l'inquiétude suscitée par l'expansion extrêmement rapide de la caulerpe dans le bassin occidental de la Méditerranée, le ministère chargé de l'Environnement met en place en 1997 un plan d'action spécifique.

Un programme de recherche sur l'invasion des algues du genre *Caulerpa* a constitué l'un des volets de ce plan d'action, en complément des volets « observatoire », « prévention » et « moyens de lutte ». Son objectif était d'initier des recherches sur l'impact de l'expansion sur les écosystèmes envahis et sur les activités socio-économiques qui en dépendent.

Comprendre l'évolution de la biodiversité dans les espaces envahis, les variations dans le temps et dans l'espace, cerner l'impact de l'expansion auprès des populations et analyser les représentations sociales de cette algue invasive auprès des différents groupes sociaux concernés, telles étaient les questions de recherches pour lesquelles des recommandations de gestion étaient attendues (encadré 2).

Très vite, il s'est avéré nécessaire d'élargir les champs de recherche aux différents milieux et espèces envahissantes qui posaient problèmes sur le territoire national. Très médiatisées, les questions soulevées par l'expansion de la caulerpe n'en restaient pas moins limitées à quelques espèces, dans un écosystème défini. Les milieux confrontés aux espèces envahissantes, animales ou végétales, sont nombreux et variés, soulevant une grande diversité de questions en lien avec leur gestion. Dès 2000, le ministère chargé de l'Environnement a donc lancé un nouveau programme qui interrogeait la recherche sur les mécanismes qui sous-tendent les phénomènes invasifs, les perceptions socio-anthropologiques ainsi que les modes de contrôle et de gestion.

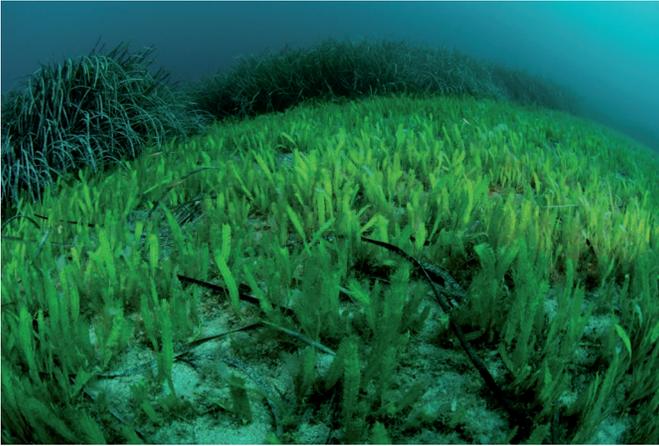
L'objectif principal de ce programme visait à accroître aussi bien les connaissances conceptuelles et théoriques relatives aux invasions biologiques, que les connaissances concrètes sur les invasions animales et végétales auxquelles le territoire français est confronté, en vue de constituer des outils d'aide à la décision pour les gestionnaires. Il s'agissait du premier programme de recherche spécifiquement dédié aux invasions, au niveau national, et en liens étroits avec les gestionnaires de l'environnement.

La très grande diversité des résultats issus des projets de recherche financés dans le cadre de ces programmes ont alimenté les analyses et recommandations présentées dans cet ouvrage.

Encadré 2 – Les projets financés dans le cadre du programme de recherche relatif à l'expansion de l'algue *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée (1998-2002).

Les projets ci-dessous ont été sélectionnés et financés pour leur apport dans la compréhension des mécanismes liés à la prolifération spectaculaire de la *Caulerpa taxifolia* :

– **Le statut génétique** : une origine australienne de l'algue a été privilégiée, réfutant l'hypothèse d'une introduction *via* le canal de Suez (Myriam Valero, CNRS).



Extension des prairies de l'algue *Caulerpa taxifolia* sur les fonds marins méditerranéens, à Villefranche-sur-mer. Cette espèce d'origine australienne introduite en 1984 à Monaco a envahi les fonds marins de six pays méditerranéens. Ce sont des zones de compétition avec l'herbier à *Posidonia oceanica*, plantes à fleurs de la famille des Posidoniaceae qui constituent un des écosystèmes majeurs de la Méditerranée (© CNRS Photothèque, R. Graille).

– **Modéliser l'expansion de la caulerpe** : la modélisation de son expansion présente des cycles annuels, avec une forte croissance en été et une période de stagnation en hiver (Patrick Coquillard, Université d'Auvergne/Université de Nice-Sophia Antipolis).

– **L'impact sur les populations de poissons** : une plus grande mortalité chez les jeunes modifie le recrutement de poissons dans les prairies de caulerpe, réduisant les micro-habitats dans lesquels ils se protègent des prédateurs (Patrice Francour, Université de Nice-Sophia Antipolis).

– **La flore bactérienne associée** : la spécificité de la composition de la flore bactérienne associée aux caulerpes de Méditerranée augmente leur résistance aux basses températures, ajoutant à leurs propriétés de prolifération (Yannick Le Parco, CNRS).

– **La compétition avec la posidonie** : en situation de compétition dans un même biotope, posidonies et caulerpes adoptent des stratégies distinctes. Les posidonies réduisent la longueur moyenne des feuilles et leur longévité, un *turn-over* plus rapide des feuilles augmente le nombre de cellules à tannin. Les caulerpes augmentent la longueur de leurs frondes et réduisent leur teneur en caulerpényne (Gérard Pergent, Université de Corse).

– **La qualité physico-chimique de l'eau** : les colonies de caulerpes se développent indifféremment dans les zones peu ou très polluées, résistant mieux aux variations climatiques dans les zones portuaires avec des teneurs en métaux les plus élevées (Pierre Rebouillon, Faculté de pharmacie de Marseille).

– **La perception socio-anthropologique de l'invasion** : le traitement symbolique de l'invasion des caulerpes dans le Bassin méditerranéen a été appréhendé par rapport au traitement symbolique d'autres phénomènes invasifs concernant les côtes atlantiques (Sergio Dalla Bernardina, Université de Bretagne occidentale).

— ... —
— *L'incidence socio-économique de l'invasion* : les effets marchands et non marchands ont été étudiés et mis en perspective avec les difficultés des usagers de la mer (Stéphane Lucchini et Ghislain Géniaux, CNRS-EHESS-Université Aix-Marseille).

► Quelques leçons

D'une manière générale, on peut dégager de la riche littérature accumulée un certain nombre d'acquis essentiels.

Le premier concerne les impacts des invasions biologiques. Du point de vue écologique, la majeure partie des extinctions imputées aux phénomènes d'invasion biologique se localise en milieu insulaire (Steadman, 1995). Les choses sont bien moins évidentes quand on se tourne vers les faunes et les flores continentales ou de multiples autres facteurs paraissent davantage impliqués — le cas bien étudié des amphibiens en constituant un exemple des plus éclairants (Stuart *et al.*, 2004). Du point de vue économique, les dégâts provoqués par les espèces envahissantes sont bien documentés et réels (Pimentel, 2002). Cependant, c'est loin d'être toujours le cas. Ainsi, à propos des vertébrés et de notre pays, Pascal *et al.* (2006) notent que « l'impact écologique et socio-économique des populations allochtones de 115 espèces, soit 75 % de l'ensemble, n'est pas documenté. Quant à l'impact écologique *stricto sensu*, il n'est documenté, la plupart du temps de façon fragmentaire, que pour les populations de 24 espèces, soit 16 % des 153 espèces actuellement représentées en France par une ou des populations allochtones ». Ces auteurs imputent cette carence à la désaffection de la science académique pour les travaux d'histoire naturelle tout autant qu'au faible intérêt des naturalistes pour les espèces allochtones.

Le second, moins régulièrement souligné mais qui paraît d'une importance majeure, peut se résumer en reprenant l'intitulé de deux articles qui le mettent en relief : « *Are Invasive Species the Drivers or Passengers of Change in Degraded Ecosystems?* » (Mac Dougall et Turkington, 2005 ; Didham *et al.*, 2005). On sait bien que la plupart des écosystèmes sont soumis à divers régimes de perturbation voire de dégradation (Millennium Ecosystem Assessment, 2005) et il n'est donc pas facile de trancher entre l'hypothèse de « l'invasion biologique moteur du changement » et l'alternative, à savoir « l'espèce invasive comme passagère du train des changements environnementaux ». À force de répéter que les espèces invasives sont l'une des causes majeures de l'érosion actuelle de la biodiversité — ce qui est vrai —, on finit par oublier qu'une bonne part de ce constat ne repose que sur de simples corrélations entre la domination d'une espèce exotique et le déclin d'une ou plusieurs espèces autochtones dans des écosystèmes dégradés. Comme le soulignent Didham *et al.* (2005), l'hypothèse d'une causalité directe, quoique attractive, dans ce cas de figure, n'est pas la seule possible. Une hypothèse alternative plausible est que le succès de l'espèce exotique pourrait être la conséquence indirecte d'une modification du milieu conduisant à

l'effacement de l'espèce indigène. Et MacDougall et Turkington (2005) en apportent une preuve directe² (encadré 3).

Encadré 3 – Les espèces invasives, « conductrices » ou « passagères » des changements écologiques ?

Pour répondre à cette importante question, Didham *et al.* (2005) reprennent l'expérience réalisée par MacDougall et Turkington (2005) dans les prairies à chênes *Quercus garryana* du Sud-Ouest du Canada et Nord-Ouest des États-Unis pour disjoindre les impacts respectifs des perturbations que subit cet écosystème et de l'invasion par deux graminées exotiques, *Poa pratensis* et *Dactylis glomerata*, sur le déclin des espèces natives.

MacDougall et Turkington partent de l'hypothèse que, si les processus interactifs imposés par les invasives sont bien responsables du déclin des plantes autochtones (qui ne représentent plus que 10 à 20 % de la biomasse), alors l'élimination des premières devrait se traduire par un accroissement direct de la richesse et de l'abondance relative des espèces natives. Si ce n'est pas le cas, c'est-à-dire si les perturbations anthropiques sont prédominantes, alors l'éradication des exotiques aura un impact mineur.

Après trois ans d'exclusion des deux graminées exotiques principales, *Poa pratensis* et *Dactylis glomerata* (qui représentaient de 50 à 80 % de la couverture totale), on observe une diminution rapide et persistante de la production totale et un glissement graduel de dominance des herbes pérennes vers les « forbs » pérennes. L'essentiel de la compensation fut assuré par des « forbs » natives déjà établies avant les traitements expérimentaux. Il y eut peu de recrutement de pérennes natives ou exotiques durant les 3 années. La reconquête de la dominance par des espèces natives prédites par le modèle « driver » ne s'est pas produite et l'ensemble des résultats suggère que la cause probable de la dominance des exotiques dans cet écosystème est à rechercher du côté du modèle « passager », c'est-à-dire des perturbations anthropogéniques (suppression des feux) qui lui sont imposées.

Selon Mac Dougall et Turkington (2005), le premier modèle prédit que les communautés envahies sont hautement interactives, avec des espèces indigènes limitées ou exclues par la compétition avec les espèces exotiques dominantes. Le second envisage les communautés envahies comme principalement structurées par des facteurs non interactifs (changements environnementaux, limitations dans la dispersion), qui seraient moins contraignants pour les espèces exotiques qui, de ce fait, l'emporteraient. Par une approche expérimentale développée dans une sorte de savane à chênes en Colombie britannique (Canada) et concernant le tapis herbacé, ces deux auteurs montrent que l'abondance relative des espèces, indigènes et exotiques (deux herbacés pérennes) est déterminée davantage par des *trade-offs* liés aux conditions environnementales (suppression durable du feu) plutôt que par des traits liés à la capture de ressources (qui devraient avoir un impact sévère sur des espèces fonctionnellement similaires). Bref, ceci conforterait le modèle de l'exotique « passagère »

2. Mais il existe aussi d'autres exemples qui montrent l'impact indirect, à travers le réseau trophique de certaines espèces, notamment de prédateurs, sur le milieu lui-même (Croll *et al.*, 2005).

et non « cause » du changement (encadré 2). Plus généralement, on peut en déduire qu'il est dangereux, en matière d'invasions biologiques, de ne considérer *que* l'espèce exotique en expansion en ignorant à peu près complètement l'état et la dynamique du système écologique où elle se développe. Cet effet pervers de la focalisation sur les espèces invasives ne doit pas être sous-estimé (Teysède et Barbault, 2009).

Cela dit, conséquence à la fois des invasions d'espèces exotiques devenant ubiquistes et de la raréfaction ou l'extinction d'espèces endémiques, on assiste à une homogénéisation des faunes et des flores (McKinney et Lockwood, 1999).

Le troisième acquis assez largement repris est l'intérêt des invasions biologiques et de leur contrôle pour étudier expérimentalement la dynamique des interactions entre espèces (Cadotte *et al.*, 2005 ; Sax *et al.*, 2005). Ainsi, Courchamp et Caut (2005) écrivent : « Une des difficultés de la biologie de la conservation est l'absence générale d'approches expérimentales ». Et ils ajoutent : « Il y a cependant un ensemble énorme d'événements écologiques qui peuvent être vus comme des expériences naturelles à grande échelle : les invasions biologiques ». Mais cet acquis est de peu d'intérêt... pour le gestionnaire, sauf à valoriser ses observations et interventions dans une collaboration fructueuse avec des chercheurs.

Le quatrième acquis (celui-là d'un grand intérêt pour les gestionnaires, mais qui le savent tous, et pour cause), c'est qu'en matière d'éradication ou de contrôle d'espèces exotiques, plus on se manifeste tard dans l'histoire du phénomène plus il est difficile, voire impossible et dangereux, d'intervenir. Dangereux, écologiquement s'entend (mais ça veut dire également économiquement), car une espèce, fut-elle exotique, bien implantée dans un paysage terrestre ou aquatique y assure des fonctions, voire des équilibres qu'il peut être risqué de remettre en cause. Bref, il vaut mieux parfois la « naturaliser » que tenter de la reconduire aux frontières ! D'ailleurs, bien des espèces devenues familières, furent autrefois des étrangères. Se pose ici d'ailleurs la question du référentiel permettant de statuer sur le caractère allochtone ou autochtone de telle ou telle espèce comme celle de l'action de l'homme dans la constitution des faunes et des flores (Pascal *et al.*, 2006). Muller (2004) nous rappelle que 9,4 % de la flore vasculaire française (hors outre-mer !), soit 440 espèces, sont des espèces naturalisées non natives (mais c'est 46,7 % en Nouvelle-Zélande.)

Ces quatre leçons générales que l'on peut tirer de la littérature scientifique, et qui peuvent être de quelque utilité pour libérer le jugement propre du gestionnaire face à une situation précise qui demande des réponses rapides sans détour possible par la recherche, permettent d'esquisser quelques conclusions générales qu'ont confirmé les résultats du programme Invabio.

►► Pour conclure

La première est que, en dépit d'un développement considérable des travaux consacrés à ce domaine de l'écologie depuis une vingtaine d'années, les connaissances restent fragiles et difficilement généralisables. Au point que d'éminents écologues parlent, à propos des invasions biologiques, de *pseudoscience* (Slobodkin, 2001 ; Simberloff, 2004) tout en déplorant les tonalités « bioxénophobes » de certaines