



HAL
open science

Invasions biologiques : état de l'art et perspectives

Pierre Joly

► **To cite this version:**

Pierre Joly. Invasions biologiques : état de l'art et perspectives. Revue d'Écologie, 2000, Sup7, pp.21-36. hal-03533261

HAL Id: hal-03533261

<https://hal.science/hal-03533261>

Submitted on 18 Jan 2022

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

INVASIONS BIOLOGIQUES : ÉTAT DE L'ART ET PERSPECTIVES

Pierre JOLY*

SUMMARY

When faced with multiple introductions of allogenic species in all ecosystems of the earth and with the risk that these introduced species become pests, ecological theory still shows a limited predictive power. During the last years, significant advances have been performed, particularly on a conceptual ground. Modelling and accurate factorial experiments have produced results that do not always converge with intuitive insights. Species richness and disturbance rate are not always related to naturalization of an allogenic species. The role of demographic factors (propagule rains, repetition of introductions, boom-and-bust) has not been sufficiently considered. Establishing lists of species that risk to become invasive remains a goal that can benefit by new approaches crossing phylogenetic factors, life history strategies and functional roles of the allogenic species in their native biocenoses. Hybridization, genomic introgression and lateral transfers of genetic material that result from introductions of allogenic species arouse a great interest, and all the more so as the marketing of genetically engineered organisms sets the problem at a wide scale. With regard to ecosystems, the impacts of invasions on the services provided by the ecosystems to human societies has not always been objectively assessed. Improving such an assessment implies to take into account the need for preserving biodiversity when the introduction of an alien threaten the viability of a native population. All these topics open important research perspectives for the next years.

RÉSUMÉ

Devant la multiplication des introductions d'espèces allogènes dans tous les milieux de la planète, et les risques concomitants d'invasions biologiques calamiteuses, la capacité prédictive de la théorie écologique demeure encore relativement limitée. Des progrès significatifs ont été cependant réalisés au cours des dernières années, en particulier sur le plan conceptuel. La modélisation et les approches expérimentales rigoureuses ont produit des résultats qui bousculent parfois l'intuition. Il a été ainsi montré pourquoi richesse spécifique et régime de perturbation dans la communauté d'accueil ne sont pas toujours reliés au succès de l'installation d'un allogène dans cette communauté. L'influence des facteurs démographiques n'a pas toujours été suffisamment considérée (pluie de propagules, répétition des introductions, succession de proliférations et d'effondrements). Pour dresser le profil biologique des espèces qui présentent un risque de prolifération calamiteuse, toutes les voies n'ont pas été explorées. Les démarches qui croisent les facteurs phylogénétiques, les stratégies biodémographiques et la fonction de l'allogène dans sa biocénose d'origine doivent être privilégiées. De telles études permettraient d'établir des listes opérationnelles d'espèces

* ESA CNRS Écologie des Hydrosystèmes Fluviaux, Université Claude Bernard Lyon 1, 69622 Villeurbanne cedex. E-mail : pjoly@biomserv.univ-lyon1.fr

à risque. Les phénomènes d'hybridation, d'introgression génomique et de transferts horizontaux, consécutifs à l'installation d'espèces allogènes, suscitent un intérêt d'autant plus vif que la mise sur le marché d'organismes génétiquement modifiés va poser ce problème à grande échelle. Au plan des écosystèmes, des bilans de l'impact des invasions sur les services rendus par les milieux naturels à la société humaine n'ont pas toujours été réalisés avec objectivité. Parvenir à de tels bilans implique que soit considéré le statut patrimonial des espèces de la biocénose d'accueil, lorsqu'une introduction menace la viabilité de populations natives. Toutes ces questions représentent des perspectives importantes de recherche pour les années à venir.

INTRODUCTION

Alimenté par une abondante littérature, soutenu par de grands programmes nationaux et internationaux, le problème des invasions biologiques représente une préoccupation récurrente des sciences de l'environnement. Plusieurs catastrophes économiques et sociales consécutives à des invasions provoquées par l'homme (Phylloxéra et Doryphore en Europe, lapin en Australie, algue « tueuse » de Méditerranée, Moule zébrée en Amérique du Nord) ont cependant fait l'objet d'une intense médiatisation qui a souligné les carences de la science à prévoir le phénomène et à prédire ses conséquences (Williamson, 1999).

Le problème demeure en effet aujourd'hui un défi scientifique majeur. La multiplication des voies de communication et l'intensification des trafics routier, ferroviaire, aérien et maritime, augmentent inexorablement la fréquence des introductions d'espèces allogènes, qu'elles soient accidentelles ou délibérées. Si la fréquence des introductions s'accroît, le nombre d'individus introduits en un même lieu s'accroît, lui aussi, augmentant par là même la probabilité d'installation durable d'un allogène (Di Castri, 1989).

Les transferts d'individus se font sur des distances de plus en plus grandes, mettant en contact des entités biologiques sans aucune histoire commune, sans passé coévolutif. Il s'ensuit une difficulté particulière à prédire les conséquences de telles introductions sur les communautés autochtones.

D'un point de vue épistémologique, si la maturité d'une discipline scientifique se mesure à l'aune de sa capacité à prédire l'issue des phénomènes naturels, le problème des invasions biologiques représente bien pour l'écologie un défi important. Les ouvrages qui lui sont consacrés relatent pléthore d'études de cas, mais tous s'accordent à reconnaître les difficultés rencontrées pour établir les lois qui régissent le succès d'une introduction (Elton, 1958 ; Drake *et al.*, 1989 ; Williamson, 1996 ; Shigesada & Kawasaki, 1997). La plupart des propositions théoriques définissant le profil du parfait envahisseur ou la structure de la plus perméable des communautés biologiques ont été minées par une multitude d'exceptions. À tel point qu'un scepticisme orthodoxe peut conclure à la suprématie des contingences locales dans le déterminisme du succès des invasions (Lodge, 1993).

De nouvelles conceptions et de nouvelles méthodes ouvrent cependant des perspectives intéressantes (Kareiva, 1996). La théorie écologique admet en premier lieu que les phénomènes d'invasion ont de tout temps joué un rôle déterminant dans la structuration des communautés. Cette conception implique une distinction entre le caractère normal du phénomène et la responsabilité que l'homme prend dans la fréquence et dans les modalités de sa répétition. C'est dans l'augmentation de cette fréquence et dans la forme originale de ses modalités (mise

en contact d'entités biologiques appartenant à des biomes différents) que réside le caractère anthropique (certains préfèrent anormal) de la plupart des invasions biologiques contemporaines.

Nos connaissances se sont récemment enrichies de nouvelles approches telles que : 1) l'analyse de la symétrie des échanges lors de la soudaine mise en contact de deux biocénoses indépendantes (conséquences de la tectonique des plaques ou d'aménagements anthropiques) ; 2) le développement de plans expérimentaux factoriels rigoureux pour étudier les relations entre installation d'allogène, structure des communautés et régime de perturbation ; 3) les suivis des opérations de lutte biologique qui impliquent des lâchers massifs d'espèces allogènes prédatrices ou parasites.

Ces nouveaux champs d'investigation contribuent à faire progresser nos connaissances dans un domaine pour lequel la demande sociétale est remarquablement forte. Dans une certaine mesure, le problème de l'introduction d'organismes génétiquement modifiés relève aussi de cette problématique (Mooney & Bernardi, 1990 ; Williamson, 1994 ; Kareiva *et al.*, 1996).

La dispersion des envahisseurs est probablement le phénomène pour lequel les avancées théoriques sont les plus anciennes et les plus cohérentes (Fisher, 1937 ; Skellam, 1951 ; Holmes, 1993 ; Shaw 1995). Toutefois, les modèles de dispersion se heurtent aux spécificités des relations espèce-environnement, qui constituent l'essence d'autres problèmes de dynamique de population. Aussi ai-je choisi de focaliser le contenu de cet article sur ces dernières interactions qui représentent les meilleures perspectives de recherches.

L'exposé présentera : 1) l'état actuel de la formulation de règles et de lois dans le domaine des invasions biologiques ; 2) l'état de l'art dans l'étude de la perméabilité des communautés ; 3) l'état de l'art dans l'étude du profil écologique de l'envahisseur ; 4) les différents impacts de l'introduction d'espèces ; 5) les perspectives de recherche dans le domaine.

RÈGLES ET LOIS

Les invasions biologiques relèvent de plusieurs processus qui s'enchaînent. Toute invasion trouve son origine dans l'installation d'une population consécutive à un processus d'immigration ou d'introduction (pour les organismes végétaux, il est d'usage d'utiliser le terme de naturalisation pour rendre compte du processus d'installation). L'installation d'une population implique un taux d'accroissement démographique suffisant pour qu'un seuil de viabilité soit atteint. Au-delà de ce seuil, la dynamique de population peut s'emballer, et l'espèce allogène connaît une prolifération plus ou moins intense. On parle alors d'espèces envahissantes. L'impact de telles espèces sur les communautés résidentes et sur les écosystèmes peut alors devenir important en modifiant de façon significative les flux de matière et d'énergie. Du point de vue de l'économie humaine, la moitié des espèces envahissantes étudiées ont impliqué un coût significatif.

Si l'on fait exception de la dynamique de diffusion, les seules règles établies en matière d'invasions biologiques sont de nature probabiliste. Elles visent à préciser la probabilité d'une installation durable après introduction, et la probabilité pour qu'une espèce installée prolifère et ait un impact important sur les communautés et les écosystèmes (Holdgate, 1986 ; Williamson & Brown, 1986 ;

Di Castri, 1989). Les valeurs moyennes de ces deux probabilités sont estimées autour de 10 % (de 5 à 20 %) : il y a 10 chances sur 100 pour qu'une espèce introduite s'installe, et 10 chances sur 100 pour qu'une espèce installée présente des impacts importants sur les communautés et les écosystèmes. Pour Mark Williamson (1993), la probabilité qu'une espèce soit introduite après avoir été importée présente aussi une valeur proche de 10 %. A cause de la similarité de ces valeurs de probabilités, la règle a été baptisée règle des dizaines (*tens rule*) (Williamson, 1993).

L'intérêt majeur de la règle des dizaines réside dans l'analyse des situations où la probabilité d'invasion diffère fortement de 0,1, car de telles déviations représentent une première source intéressante d'informations sur les processus d'invasion (Williamson, 1996). Ces valeurs de probabilités varient en fait en fonction des groupes, mais surtout en fonction des communautés d'accueil et des modalités de l'introduction. L'installation est d'autant plus probable que les introductions sont répétées et massives, comme l'atteste la naturalisation de nombreuses plantes allogènes comestibles ou d'insectes auxiliaires de l'agriculture (Williamson & Fitter, 1996). Dans ces deux cas, la répétition d'introductions massives peut être assimilée à des pluies de propagules dont l'intensité détermine l'installation de populations viables, dès lors que survie et reproduction ne sont altérées par aucun facteur limitant (Gotelli, 1991).

La probabilité d'installation atteint des valeurs plus élevées lorsque l'introduction concerne des milieux insulaires plutôt qu'un continent (Elton, 1958 ; Robinson *et al.*, 1995 ; Simberloff, 1995). La faible résistance des communautés insulaires à l'invasion confirme le caractère insaturé et instable de ces communautés, prédit par la théorie de biogéographie insulaire (MacArthur & Wilson, 1967).

RÉSISTANCE DES COMMUNAUTÉS

Trois hypothèses alternatives ont été proposées pour définir les relations entre la structure des communautés et leur susceptibilité à être envahies par un allogène. La première s'inscrit dans la théorie de la niche formulée par Elton (1958). Elle suppose que les assemblages les moins saturés sont les plus perméables à une invasion car de tels assemblages déterminent la vacuité de certaines niches (Case, 1990 ; Law & Morton, 1996). Cette conception qui prévalait dans les années soixante est étayée par les succès répétés des invasions dans les milieux insulaires, mais aussi dans les milieux perturbés ou sujets à extinctions régulières (Tilman, 1997).

Cependant, cette conception a été progressivement remise en cause par de nombreuses exceptions. Dans un même paysage, les milieux les plus riches en espèces accueillent en effet de façon durable plus d'espèces allogènes que des milieux perturbés et moins riches en espèces (Robinson & Quinn, 1988 ; Robinson *et al.*, 1995 ; Planty-Tabacchi *et al.*, 1996 ; Stohlgren *et al.*, 1999).

Une seconde hypothèse s'inscrit dans la conception de l'équilibre dynamique des communautés, proposée par Robert May (1973). Selon cette conception, les hétérogénéités spatiales et temporelles déterminent des dynamiques locales d'extinction et de colonisation qui influencent la richesse spécifique d'ensemble. Dans ce contexte, les assemblages les plus riches en espèces sont aussi ceux qui

présentent les plus fortes dynamiques. Ce sont aussi les plus perméables aux invasions car une espèce introduite peut profiter de ces dynamiques pour s'installer durablement. Il est en effet plus facile de remplacer ou de déplacer localement une espèce dans un tel assemblage que dans un assemblage plus pauvre mais caractérisé par la forte dominance de quelques espèces accaparant la quasi totalité des ressources disponibles.

Dans le cadre de la théorie de structuration des communautés par la compétition, Jonathan Roughgarden (1983) a proposé un schéma théorique de remplacement d'une espèce par une autre qui contribue à cette conception d'équilibre dynamique (Fig. 1). Ce schéma implique que l'espèce introduite présente un avantage sur l'espèce résidante, par exemple une taille corporelle supérieure, qui donne accès à un spectre de ressources plus large. La compétition entre les deux espèces va entraîner chez chacune d'entre elles un déplacement de caractère, par exemple de la taille corporelle. Selon cet exemple, une diminution de la taille chez l'espèce résidante rendra possible l'évitement de la compétition avec l'espèce introduite par une plus grande spécialisation et par l'occupation de micro-habitats particuliers. Chez l'espèce introduite, la diminution de la taille corporelle sera la conséquence d'une adéquation avec la capacité biotique. Mais cette réduction de taille corporelle chez l'espèce allogène rendra possible un nouvel épisode d'introduction. Une telle conception de structure dynamique permet d'expliquer le succès d'espèces introduites dans des communautés en apparence riches et saturées.

Récemment Hutson & De Angelis (1994) ont complété ces conceptions en y ajoutant une condition de ressources non limitantes. Cette hypothèse a été confirmée par plusieurs études récentes, en particulier expérimentales (Robinson & Quinn, 1988 ; Robinson *et al.*, 1995 ; Stohlgren *et al.*, 1999). A cet égard, des communautés pauvres en espèces, mais fortement dominées par une ou deux espèces se montreront peu perméables aux invasions car on peut s'attendre à ce que l'essentiel des ressources soit monopolisé par ces espèces dominantes. Les activités humaines jouent à cet égard un rôle important en injectant dans certains écosystèmes des quantités importantes de nutriments, soit de façon directe (eutrophisation, engrais), soit indirecte par la culture ou l'introduction de plantes fixatrices d'azote dont l'excédent favorise l'installation d'espèces allogènes (Hobbs & Humphries, 1995). De la même manière, certaines perturbations, telles que le feu, peuvent rendre disponibles des nutriments qui seraient demeurés inaccessibles à des envahisseurs potentiels.

Une troisième hypothèse s'inscrit dans la conception selon laquelle les processus de coévolution ont forgé des communautés composées d'espèces coadaptées à leurs interrelations réciproques (Vermeij, 1991 ; Lodge, 1993). Plus le degré de coadaptation est élevé, plus l'assemblage est « sophistiqué » (*sophisticated, speciose*). Plus l'assemblage est sophistiqué et moins il est perméable aux invasions, car plus il est difficile pour une espèce allogène de s'intégrer au réseau trophique sans être éliminée par la prédation, le parasitisme ou la compétition. Cette hypothèse est supportée par les analyses d'invasions consécutives de la tectonique des plaques (revue dans Vermeij, 1991). Dans la plupart des cas, l'échange d'espèces entre les milieux ainsi mis en contact s'est montré dissymétrique. La communauté receveuse (la plus perméable aux invasions) est celle qui présentait la fréquence d'extinctions la plus élevée avant la mise en contact des biocénoses. D'une façon générale, ces extinctions ont été largement compensées par les invasions. Les ouvertures des canaux de Suez et de Panama donnent

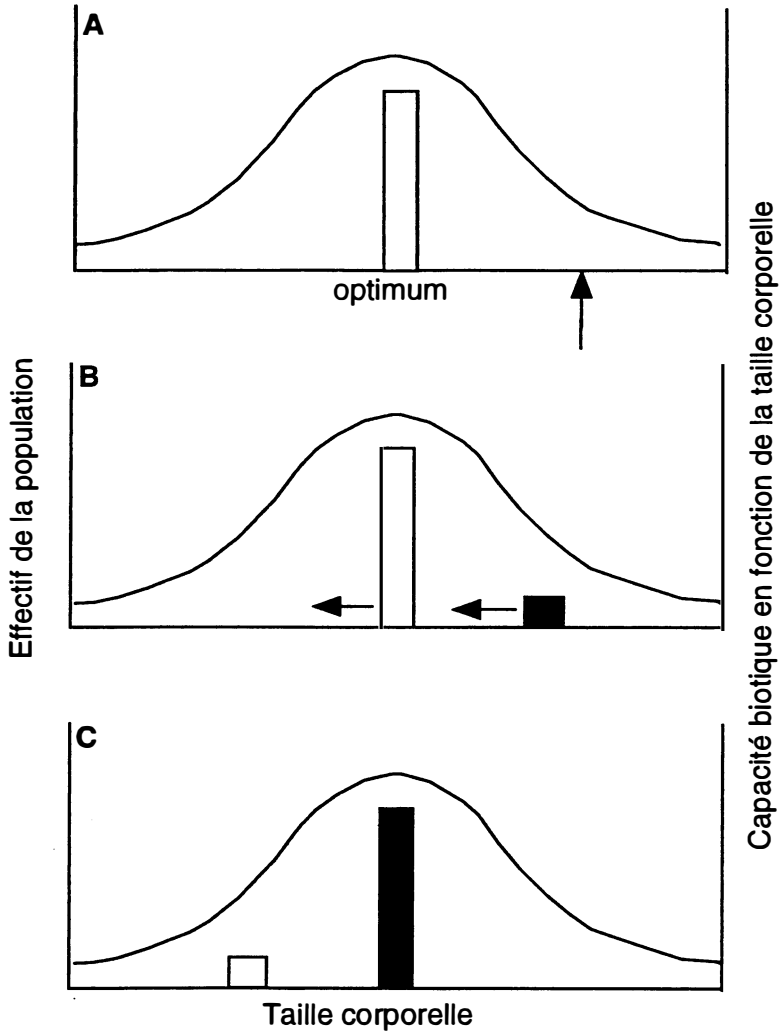


Figure 1. — Modèle de remplacement d'espèce dans une communauté en équilibre dynamique. La courbe en cloche indique la disponibilité des ressources par rapport à un trait biologique comme la taille corporelle dans la population considérée. En A, une population résidante présente une taille corporelle optimum (barre blanche). La flèche indique la taille corporelle d'une espèce introduite. En B, la dominance de l'espèce introduite entraîne par compétition une diminution de taille corporelle chez l'espèce résidante. L'espèce introduite évolue alors vers la taille optimale. En C, l'espèce résidante présente une taille corporelle spécialisée pour certains microhabitats. Le changement de taille corporelle de l'espèce introduite permet un nouveau cycle d'invasion par une espèce de taille supérieure (d'après Roughgarden 1983).

aujourd'hui l'opportunité de tester ces prédictions à de vastes échelles (Por, 1978). Si l'hypothèse de la communauté sophistiquée est séduisante, son pouvoir prédictif

se trouve cependant limité par notre faible aptitude à analyser le degré de coévolution et de coadaptation des espèces appartenant à un même assemblage.

LE PROFIL D'UN ENVAHISSEUR

Établir une liste d'espèces susceptibles de proliférations implique que soit préalablement défini le profil d'un envahisseur. Un tel projet considère quatre types de caractères : l'aptitude à la dispersion et à la colonisation, l'origine phylogénétique, les caractéristiques écologiques de la communauté d'origine, et la dynamique de la population d'origine.

Selon une conception intuitive, le succès d'une installation repose sur les qualités dispersives et colonisatrices de l'espèce introduite. En fait, les récents développements de l'analyse des stratégies biodémographiques démontrent qu'un bon colonisateur présente des traits qui lui permettent de s'installer rapidement dans des sites où la compétition se trouve relâchée, sous l'effet d'une perturbation par exemple. La persistance d'un colonisateur dépend donc du maintien de la perturbation. Si cette dernière n'est qu'occasionnelle, la présence du colonisateur sera fugitive (Lavorel *et al.*, 1994).

Si certains envahisseurs présentent bien de bonnes aptitudes à la colonisation et s'installent dans des milieux régulièrement perturbés comme les vallées alluviales ou les milieux ouverts (Crawley, 1986 ; Rejmanek & Richardson, 1996), la plupart s'installent durablement, comme nous l'avons vu, dans des communautés relativement peu perturbées au sein desquelles ils déplacent les flux de matière et d'énergie. Dans ce contexte, les traits biologiques qui permettent une telle installation déterminent des capacités plus compétitives que colonisatrices.

À l'appui de cette conception vient le fait que les espèces envahissantes ne présentent pas de grandes aptitudes à la dispersion, alors que cette qualité est nécessaire au succès d'une espèce colonisatrice. Chez les plantes, les espèces les plus envahissantes utilisent plus la voie végétative que les graines pour leur reproduction, ce qui est un trait caractéristique d'aptitude compétitive, en particulier en milieu terrestre (Thompson *et al.*, 1995 ; Barrat-Segretain, 1996). D'autre part, l'étude des introductions anthropiques intéresse par essence des espèces qui ont nécessité un agent de transport pour assurer leur transfert. Chez les fourmis, comme chez les mammifères, les espèces les plus envahissantes sont, à l'échelle de la planète, les plus anthropophiles (Passera, 1994).

Un autre facteur de succès réside dans le différentiel entre la stratégie biodémographique et/ou le mode d'acquisition de ressources de l'allogène par rapport aux espèces autochtones. Le succès de l'Écureuil gris aux dépens de l'Écureuil roux dans les forêts de feuillus des îles Britanniques repose, entre autres choses, sur un avantage dans la capacité à digérer les glands (Kenward & Holm, 1993).

L'origine de telles différences entre taxons peut avoir des bases phylogénétiques, les espèces envahissantes se recrutant souvent dans des familles originales comptant peu d'espèces. Cet avantage à la différence a été clairement illustré par l'analyse des origines phylétiques des plantes non natives des îles Britanniques qui y ont réussi une installation durable (Fig. 2). Le coefficient d'installation d'un allogène (qui exprime pour chaque famille de plante la probabilité d'installation d'une espèce) est inversement proportionnel au nombre d'espèces présenté par la famille à laquelle cet allogène appartient (Williamson & Brown, 1986).

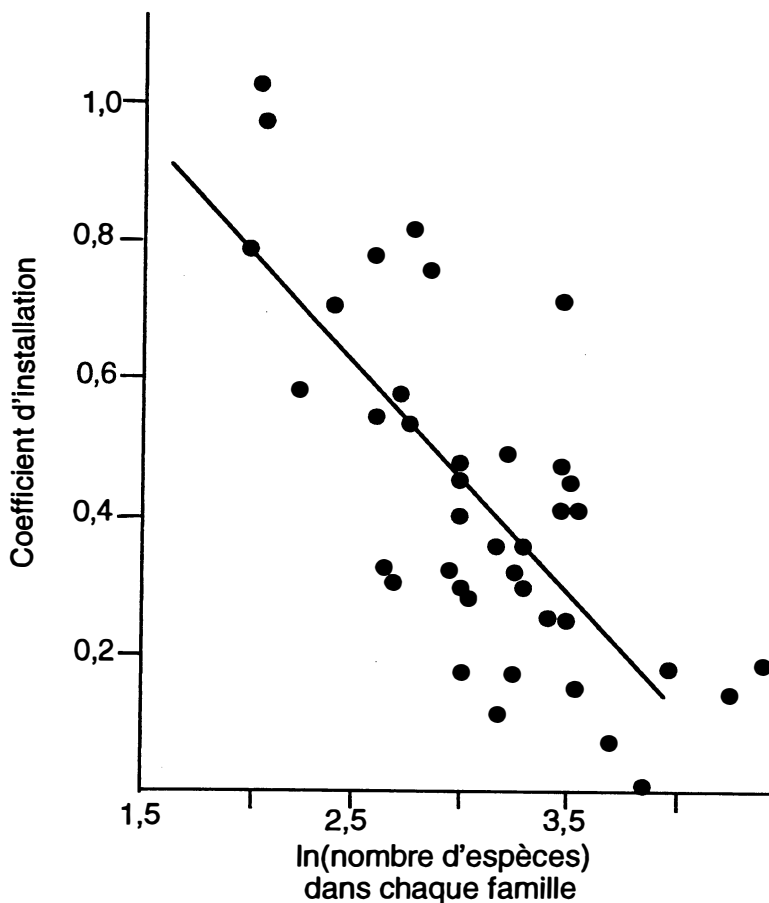


Figure 2. — Relation entre coefficient d'installation et nombre d'espèces dans chaque famille de plantes des îles Britanniques (d'après Williamson & Brown, 1986).

Certaines études laissent supposer d'autre part que l'aptitude à l'installation dans des communautés exotiques est partagée par des espèces phylogénétiquement proches (Rejmanek & Richardson, 1996 ; Reichard & Hamilton, 1997). Toutefois, cette thèse a été contestée (Ewel *et al.*, 1999), et la part des origines phylogénétiques dans la prédiction des aptitudes à l'invasion doit être réévaluée (Thompson *et al.*, 1995 ; Pysek 1998).

Enfin, les bons envahisseurs se recrutent parmi des espèces qui présentent des sources démographiques importantes. Leur aire de répartition originelle est étendue, et leur abondance au sein de cette aire élevée (O'Connor, 1986 ; Rejmanek, 1995 ; Goodwin *et al.*, 1999). Elles proviennent souvent de communautés « sophistiquées » dans lesquelles elles se trouvent adaptées aux relations biotiques (compétition, prédation, parasitisme) (Vermeij, 1991 ; Lodge, 1993).

En résumé, des progrès récents ont été accomplis dans la définition du profil de l'envahisseur potentiel. Un pays comme l'Australie a déjà établi une « liste

blanche » d'espèces dont l'introduction est subordonnée à un examen critique (Malakoff, 1999). Toutefois, les conjectures sont encore nombreuses qui nécessitent des études approfondies. Les propositions suivantes méritent de faire l'objet d'études dans la perspective de listes d'espèces à risque : i) un bon envahisseur se trouvera dans des groupes taxinomiques particuliers, caractérisés par des stratégies biodémographiques particulières et comptant peu d'espèces ; ii) ses caractéristiques biologiques seront différentes de celles des espèces présentes dans la communauté d'accueil ; iii) son aire de distribution originelle sera assez étendue et/ou son abondance élevée.

INTERACTION ENTRE DYNAMIQUE DES COMMUNAUTÉS D'ACCUEIL ET STRATÉGIES BIODÉMOGRAPHIQUES DES ALLOGÈNES

Comme nous venons de le voir, le succès de l'installation d'un allogène dépend des interactions dynamiques entre structure de la communauté d'accueil et stratégie biodémographique de l'espèce introduite. Pour la clarté de l'exposé, nous allons considérer trois niveaux d'analyse : le niveau local, le niveau régional, et un niveau historique.

Si l'on fait abstraction de l'impact de la prédation et du parasitisme, la disponibilité en ressources et le régime de perturbation représentent les facteurs déterminants du succès d'une introduction (Enserink, 1999). La disponibilité en ressources devrait être évaluée par la capacité pour une espèce donnée de détourner une partie des flux d'énergie et de matière de l'écosystème considéré. Une telle capacité suppose une meilleure efficacité que celle des membres de la communauté résidante en termes de vitesse de transformation. Identifier dans un écosystème les relations entre efficacité de transformation et susceptibilité à l'invasion constitue un projet intéressant. Dans ce contexte, l'originalité des modes d'acquisition de ressources de l'espèce introduite par rapport aux membres de sa propre guilda doit jouer un rôle important.

Les milieux régulièrement perturbés présentent des contraintes particulières. En limitant localement les pressions de compétition, les perturbations créent des conditions favorables à l'implantation temporaire de nouvelles espèces. Une nouvelle espèce ne peut toutefois s'installer durablement que si elle présente des adaptations biodémographiques au régime local de perturbations.

Au plan régional cependant, les milieux perturbés peuvent servir d'espaces de propagation pour les espèces envahissantes. Les réseaux arborescents des vallées alluviales jouent à cet égard un rôle important (Planty-Tabachi *et al.*, 1996). Les débroussaillages des abords de routes ou des emprises de lignes électriques peuvent être assimilés à des perturbations physiques régulières qui permettent l'implantation et le maintien d'espèces végétales herbacées et arbustives. Les réseaux routiers et électriques représentent aussi de ce fait des voies importantes de pénétration des paysages par des espèces allogènes (Bennet, 1991 ; Verheyden & Meunier, 1999 ; Baker, 1999).

Un degré élevé de connexité favorisera la propagation d'un allogène pourvu que la population source présente une forte dynamique. En multipliant les voies de communication entre toutes les parties du monde, l'homme crée pour certaines espèces des niveaux de connexité plus élevés qu'ils ne l'ont jamais été. Les

réseaux routiers, mais aussi les voies aériennes, fluviales et maritimes représentent des voies de dispersion d'une redoutable efficacité. Lorsqu'un bateau de commerce doit appareiller à vide, il compense son déficit inertiel en remplissant ses ballasts de centaines de m³ d'eau de mer non filtrée, contenant des milliers d'organismes. Ces derniers seront autant de candidats à l'installation dans les régions portuaires de destination. Aux Etats-Unis, on attribue à ce mode de dissémination l'installation d'une cinquantaine d'espèces allogènes dans la baie de San Francisco et d'une quarantaine dans la région des Grands Lacs (Baskin, 1996).

Nous trouvons là un paradoxe de l'aménagement du territoire : alors que de nombreuses activités, en particulier de transport, entraînent une fragmentation des habitats pour de nombreuses espèces résidentes, sans égale au cours de l'histoire de la biosphère, ces mêmes activités créent des conditions de dispersion et de pénétration pour d'autres espèces, elles aussi sans égales dans l'histoire de la biosphère. Or, le degré d'insularité d'un fragment d'habitat, qui se caractérise à la fois par la restriction de sa superficie et par son isolement par rapport à des fragments d'habitats de même type, augmente sa vulnérabilité à l'installation d'une espèce allogène.

Jamais les paysages n'ont été aussi favorables aux invasions biologiques. L'augmentation de la fréquence des transferts d'espèces entre les communautés implique de substituer à des assemblages « sophistiqués » de nouveaux assemblages dont on peut attendre qu'ils soient plus instables, car composés de partenaires n'ayant pas entretenu de relations coévolutives. Une telle augmentation de l'instabilité des assemblages devrait favoriser l'installation de nouvelles espèces, entraînant ainsi les communautés biologiques dans un cercle vicieux d'altération de leur structure et de leur dynamique.

Au plan historique, des phénomènes répétés d'extinction augmentent la vulnérabilité d'une communauté à l'installation d'une espèce introduite. Cette conception est soutenue par des analyses paléogéographiques d'événements de mise en contact de communautés isolées depuis de longues périodes. Les ouvertures des canaux de Suez et de Panama donnent l'opportunité d'étudier de tels phénomènes à l'échelle du siècle (Stehli & Webb, 1985 ; Vermeij, 1991).

Certains phénomènes d'invasions avec prolifération ont ensuite été suivis par un effondrement démographique (*boom-and-bust*) (Williamson, 1996). De tels phénomènes ne sont pas encore bien compris faute d'un recul temporel suffisant. Les causes peuvent être intrinsèques à l'espèce introduite dans le cas d'un fort effet fondateur (réduction de la diversité génétique si le nombre d'individus introduits est restreint). Mais elles peuvent aussi être écologiques par modification progressive des relations de l'espèce introduite avec la communauté d'accueil (épuisement des ressources disponibles, adaptation de prédateurs et de parasites au nouvel hôte).

Comme toute entité biologique, l'espèce introduite évolue aussi sous des pressions sélectives différentes de celles qu'elle subissait dans son milieu d'origine. De même, on peut attendre que les interactions de cette espèce avec les espèces natives entraînent des modifications évolutives chez ces dernières. L'impact d'une introduction sur l'écosystème pourrait ainsi se trouver progressivement atténué par de tels phénomènes évolutifs.

Toutefois, la génostasie est souvent considérée comme trop élevée pour que des phénomènes évolutifs soient perceptibles à l'échelle de la gestion des milieux (Bradshaw, 1991). De plus, les populations introduites sont souvent caractérisées par une faible diversité génétique car les effectifs de ces populations sont

restreints. Sur le front d'invasion, la diversité génétique se trouve encore altérée si la progression s'effectue par déplacements de petits groupes d'individus fondateurs. Par faute de diversité, la sélection naturelle ne peut effectuer de tri et l'évolution biologique se trouve alors considérablement ralentie. Cependant, plusieurs études suggèrent que les introductions peuvent entraîner des modifications phénotypiques ou comportementales. De telles modifications peuvent résulter de la dérive génétique, mais aussi de modifications de la relation gène-environnement au cours du développement (Ross *et al.*, 1996 ; Simberloff & Stilling, 1996 ; Ehler, 1998).

LA PRÉVISION DES IMPACTS : UNE PERSPECTIVE DE RECHERCHES

Comme nous l'avons vu, peu d'introductions se sont soldées par une profonde modification de la dynamique des communautés et du fonctionnement des écosystèmes. Dans la plupart des cas, les espèces introduites enrichissent les assemblages d'espèces sans provoquer ni extinction ni prolifération.

Prédire dans quelles conditions une introduction aura un fort impact sur les écosystèmes demeure une perspective de recherche. À la lumière des invasions calamiteuses, on peut supposer que les introductions à fort impact impliquent des allogènes qui diffèrent des espèces résidentes par leur position systématique et/ou par leur mode d'acquisition des ressources. Ces hypothèses doivent encore être validées autant par des démarches expérimentales rigoureuses en conditions contrôlées, que par des approches comparatives incluant des facteurs phylogénétiques. Pour chaque biome, des listes d'espèces à risque pourraient ensuite être établies. Cette démarche doit intégrer les perspectives de modifications climatiques qui peuvent aussi favoriser les phénomènes d'invasion (Petren & Case, 1998 ; Dukes & Mooney, 1999).

Parmi les introductions qui ont un fort impact sur les écosystèmes figurent celles qui impliquent des espèces *clés de voûte*. Ce terme s'attache aux espèces dont l'impact sur les flux de matière et d'énergie est disproportionné par rapport à leur propre biomasse. Un grand nombre d'agents pathogènes relèvent de cette définition, mais aussi des herbivores ou des organismes « ingénieurs » qui modifient le milieu physique comme le font le castor ou les plantes fixatrices d'azote (Vitousek, 1990). Une espèce ne joue pas un rôle clé de voûte par essence, car c'est plus l'interaction entre une espèce et un environnement qui définit cette fonction. Le castor ne construit de barrages que dans des conditions particulières de géomorphologie fluviale. Le caractère combustible, ou non combustible, ne confère à une plante des propriétés de clé de voûte que dans des milieux où les risques d'incendie sont forts (Mark & D'Antonio, 1998).

Estimer objectivement l'impact d'une introduction sur les services rendus par un écosystème demeure un important enjeu de recherche (Haury & Pattee, 1997). Un tel enjeu implique que les services rendus soient définis et mesurés objectivement. S'il est relativement facile d'estimer en termes économiques le tonnage de poissons pêchés dans un lac, il l'est moins d'estimer l'influence de la limpidité des eaux sur le bien-être des populations riveraines ou sur la fréquentation touristique. Dans ce lac hypothétique, l'introduction d'un animal filtreur, comme la moule zébrée, entraînera sans doute une diminution de la turbidité des eaux. En diminuant les ressources nutritives, cette diminution de turbidité aura eu un effet négatif sur

la quantité de poissons pêchés, mais en revanche un probable effet positif sur la fréquentation touristique. Etablir un tel bilan de façon objective est une démarche rarement mise en œuvre. Elle doit faire interagir des acteurs des sciences biologiques et des acteurs des sciences socio-économiques.

Au cours de la dernière décennie, la conservation de la biodiversité est devenue une préoccupation importante des gestionnaires du milieu naturel. L'influence de l'introduction d'un allogène se mesure ici en termes d'extinction, de raréfaction ou d'altération d'espèce(s) indigène(s). D'un point de vue sociétal, l'appréciation de cet impact doit être intégrée à l'évaluation de l'écosystème. Pour reprendre l'exemple de l'introduction de la Moule zébrée dans notre lac hypothétique, un problème de biologie de conservation se pose si l'introduction entraîne la disparition d'une espèce indigène de mollusque bivalve. Le « coût » de cette disparition doit être lui aussi estimé, éventuellement par le coût des mesures à prendre pour maintenir ou restaurer une population viable de l'espèce en danger.

Un effort particulier doit être fait dans le domaine de la biologie des populations. Les méthodes de la biologie de la conservation qui établissent les conditions de viabilité d'une population doivent être appliquées au traitement des invasions ou des proliférations (Legendre *et al.*, 1999). Ces méthodes doivent intégrer la fragmentation des habitats (fonctionnement en métapopulation). Les phénomènes de prolifération-effondrement (*boom-and-bust*) sont très mal connus. L'effondrement de la population envahissante dépend-elle de modifications des relations biotiques (prédation, parasitisme, compétition), d'un épuisement de ressources consécutif à la phase de prolifération, ou de phénomènes génétiques (dérive, manque de diversité) ? Les phénomènes d'hybridation ou d'introgession génomiques doivent faire l'objet d'une attention particulière (Rhymer & Simberloff, 1996 ; Huxel, 1999).

Si prédire les phénomènes d'invasion et leurs conséquences apparaît aujourd'hui encore comme un Graal, un tel défi impose à l'écologie de faire preuve de maturité. À cet égard, les avancées méthodologiques et théoriques des dernières années ont modifié, quelquefois radicalement, nos conceptions de la dynamique des invasions et des relations entre espèces. Ce mouvement devrait s'amplifier dans les années à venir pour réduire les incertitudes quant à la gestion des introductions d'espèces, délibérées ou involontaires. Les remarquables succès enregistrés dans le domaine de la lutte biologique en sont des manifestations patentes. Une évaluation objective des modifications de fonctionnement des écosystèmes en termes de coûts et de bénéfices pour les sociétés humaines devra aussi être conduite. Une telle évaluation pose cependant le problème aigu de la quantification objective de la valeur « patrimoniale » d'une espèce lorsque la persistance de cette dernière est menacée par l'introduction d'un allogène.

REMERCIEMENTS

Ce texte a bénéficié de la coopération bibliographique de Geneviève Barnaud et d'Antoine Cadi, et de l'examen critique de Eric Patte et Sandrine Plénet.

RÉFÉRENCES

BAKER, B. (1999). — The greening of utilities. *Bioscience*, 49 : 612-616.

- BARRAT-SEGRETAIN, M.H. (1996). — Strategies of reproduction, dispersion, and competition in river plants : a review. *Vegetatio*, 123 : 13-37.
- BASKIN, Y. (1996). — Curbing undesirable invaders. *Bioscience*, 46 : 732-736.
- BENNET, A.F. (1991). — Roads, roadsides and wildlife conservation : a review. Pp. 100-117, in : D.A. Saunders & R.J. Hobbs (Eds). *Nature conservation. 2 ; The role of corridors*. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton, Australia.
- BRADSHAW, A.D. (1991). — The Croonian lecture. Genostasis and the limits to evolution. *Phil. Trans. R. Soc.*, B, 333 : 241-255.
- CASE, T.J. (1990). — Invasion resistance arises in strongly interacting species-rich model competition communities. *Proc. Nat. Acad. Science*, 87 : 9610-9614.
- CRAWLEY, M.J. (1986). — The population biology of invaders. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, B, 314 : 711-731.
- DI CASTRI, F. (1989). — History of biological invasions with special emphasis on the old world. Pp. 1-30, in : J.A. Drake, H.A. Mooney, F. Di Castri, R.H. Groves, F.J. Kruger, M. Rejmanek & M. Williamson (Eds). *Biological invasions, a global perspective*. John Wiley & Sons, Chichester, UK.
- DRAKE, J.A., MOONEY, H.A., DI CASTRI, F., GROVES, R.H., KRUGER, F.J., REJMANEK M. & WILLIAMSON, M. (Eds), 1989. *Biological invasions, a global perspective*. John Wiley & Sons, Chichester, UK.
- DUKES, J.S. & MOONEY, H.A. (1999). — Does global change increase the success of biological invaders ? *TREE*, 14 : 135-139.
- EHLER, L.E., 1998. — Invasion biology and biological control. *Biological Control*, 13 : 127-133.
- ENSERINK, M. (1999). — Biological invaders sweep in. *Science*, 285 : 1834-1836.
- ELTON, C.S. (1958). — *The ecology of invasions by animals and plants*. Butler & Tanner Ltd, London, UK.
- EWEL, J.J., O'DOWD, D.J., BERGELSON, J., DAEHLER, C.C., D'ANTONIO, C.M., GOMEZ, L.D., GORDON, D.R., HOBBS, R.J., HOLT, A., HOPPER, K.R., HUGUES, C.E., LAHART, M., LEAKEY, R.R.B., LEE, W.G., LOOPE, L.L., LORENCE, D.H., LOUDA, S.M., LUGO, A.E., MCEVOY, P.B., RICHARDSON, D.M. & VITOUSEK, P.M. (1999). — Deliberate introductions of species : research needs. *Bioscience*, 49 : 619-630.
- FISHER, R.A. (1937). — The wave of advance of advantageous genes. *Annals of eugenics*, 7 : 355-369.
- GOODWIN, B.J., MCALLISTER, A.J. & FAHRIG, L. (1999). — Predicting invasiveness of plant species based on biological information. *Conserv. Biol.*, 13 : 422-426.
- GOTELLI, N.J. (1991). — Metapopulation models : the rescue effect, the propagule rain, and the core-satellite hypothesis. *Amer. Nat.*, 138 : 768-776.
- HAURY, J. & PATTEE, E. (1997). — Conséquences écologiques des introductions dans les hydrosystèmes : essai de synthèse. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 344-345 : 455-470.
- HOBBS, R.J. & HUMPHRIES, S.E. (1995). — An integrated approach to the ecology and management of plant invasion. *Conserv. Biol.*, 9 : 761-770.
- HOLDGATE, N.W. (1986). — Summary and conclusions : characteristics and consequences of biological invasions. *Phil. Trans. Roy. Soc.*, B, 314 : 733-742.
- HOLMES, E.E. (1993). — Are diffusion models too simple ? A comparison with telegraph models of invasion. *Amer. Nat.*, 142 : 779-795.
- HUSTON, M.A. & DEANGELIS, D.L. (1994). — Competition and coexistence : the effects of resource transport and supply rates. *Am. Nat.*, 144 : 954-977.
- HUXEL, G.R. (1999). — Rapid displacement of native species by invasive species : effects of hybridization. *Biol. Conserv.*, 89 : 143-152.
- KAREIVA, P. (1996). — Developing a predictive ecology for non-indigenous species and ecological invasions. *Ecology*, 77 : 1651-1652.
- KAREIVA, P., PARKER, I.M. & PASCUAL, M. (1996). — Can we use experiments and models in predicting the invasiveness of genetically engineered organisms ? *Ecology*, 77 : 1670-1675.
- KENWARD, R.E. & HOLM, J.L. (1993). — On the replacement of the red squirrel in Britain : a phytotoxic explanation. *Proc. R. Soc. Lond.*, B, 251 : 187-194.
- LAVOREL, S., LEPART, J., DEBUSCHE, M., LEBRETON, J.D. & BEFFY, J.L. (1994). — Small scale disturbances and the maintenance of species diversity in Mediterranean old fields. *Oikos*, 70 : 455-473.
- LAW, R. & MORTON, R.D. (1996). — Permanence and the assembly of ecological communities. *Ecology*, 77 : 762-775.
- LEGENDRE, S., CLOBERT, J., MØLLER, A.P. & SORCI, G. (1999). — Demographic stochasticity and social mating system in the process of extinction of small populations : the case of passerines introduced to New Zealand. *Amer. Nat.*, 153 : 449-463.
- LODGE, D.M. (1993). — Biological invasions : lessons for ecology. *TREE*, 8 : 133-137.

- MALAKOFF, D. (1999). — Fighting fire with fire. *Science*, 285 : 1837-1843.
- MARK, M.C. & D'ANTONIO, C.M. (1998). — Impacts of biological invasions on disturbance regimes. *TREE*, 13 : 195-198.
- MAY, R. (1973). — *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton UP, Princeton, USA.
- MOONEY, H.A. & BERNARDI, G. (Eds), (1990). — *Introduction of genetically modified organisms into the environment*. SCOPE 44, John Wiley & Sons, Chichester, UK.
- O'CONNOR, R.J. (1986). — Biological characteristics of invaders among bird species in Britain. *Philos. Trans. R. Soc. London*, B, 314 : 583-598.
- PASSERA, L. (1994). — Characteristics of tramp species. Pp. 23-43, in : D.F. Williams (Ed.), *Exotic ants : biology, impact, and control of introduced species*. Westview Press, Boulder, USA.
- PETREN, K. & CASE, T.J. (1998). — Habitat structure determines competition intensity and invasion success in gecko lizards. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 95 : 11739-11744.
- PLANTY-TABACCHI, A., TABACCHI, E., NAIMAN, R.J., DEFERRARI, C. & DÉCAMPS, H. (1996). — Invasibility of species-rich communities in riparian zones. *Conserv. Biol.*, 10 : 598-607.
- POR, F.D. (1978). — *Lesseptian migration : the influx of Red Sea biota into the Mediterranean*. Springer, Berlin, Germany.
- PYSEK, P. (1998). — Is there a taxonomic pattern to plant invasions ? *Oikos*, 82 : 282-294.
- REICHARD, S.H. & HAMILTON, C.W. (1997). — Predicting invasions of woody plants introduced into North America. *Conserv. Biol.*, 11 : 192-203.
- REJMANEK, M. (1995). — What makes a species invasive ? Pp. 3-13, in : P. Pysek, K. Prach, M., Rejmanek & P.M. Wade (Eds), *Plant invasions*. SPB Academic Publ., The Hague, Netherlands.
- REJMANEK, M. & RICHARDSON, D.M. (1996). — What attributes make some plant species more invasive ? *Ecology*, 77 : 1655-1661.
- RHYMER, J.M. & SIMBERLOFF, D. (1996). — Extinction by hybridization and introgression. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 27 : 83-109.
- ROBINSON, G.R. & QUINN, J.F. (1988). — Extinction, turnover, and species diversity in an experimentally fragmented California annual grassland. *Ecologia*, 76 : 71-82.
- ROBINSON, G.R., QUINN, J.F. & STANTON, M.L. (1995). — Invasibility of experimental habitat islands in a California winter annual grassland. *Ecology*, 76 : 786-794.
- ROSS, K.G., VARGO, E.L. & KELLER, L. (1996). — Social evolution in a new environment : the case of introduced fire ants. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 93 : 3021-3025.
- ROUGHGARDEN, J. (1983). — Competition and theory in community ecology. *Am. Nat.*, 122 : 583-601.
- SHAW, M.W. (1995). — Simulation of population expansion and spatial pattern when individual dispersal distributions do not decline exponentially with distance. *Proc. R. Soc. Lond.*, B, 259 : 243-248.
- SHIGESADA N. & KAWASAKI, K. (1997). — *Biological invasions : theory and practice*. Oxford University Press.
- SIMBERLOFF, D. (1995). — Why do introduced species appear to devastate islands more than mainland areas ? *Pacific Science*, 49 : 87-97.
- SIMBERLOFF, D. & STILING, P. (1996). — How risky is biological control ? *Ecology*, 77 : 1965-1974.
- SKELLAM, J.G. (1951). — Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika*, 38 : 196-218.
- STEHLI, F.G. & WEBB, S.D. (Eds), (1985). — *The great American biotic interchange*. Plenum, New York, USA.
- STOHLGREN, T.J., BINKLEY, D., CHONG, G.W., KALKHAN, M.A., SCHELL, L.D., BULL, K.A., OTSUKI, Y., NEWMAN, G., BASHKIN, M. & SON, Y. (1999). — Exotic plant species invade hot spots of native plant diversity. *Ecol. Monogr.*, 69 : 25-46.
- THOMPSON, K., HODGSON, J.G. & RICH, T.C.G. (1995). — Native and alien invasive plants : more or less the same ? *Ecography*, 18 : 390-402.
- TILMAN, D. (1997). — Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology*, 78 : 81-92.
- VERHEYDEG, C. & MEUNIER, F. (1999). — Dépendances vertes autoroutières et paysages traversés : comparaison en terme de biodiversité et de fonctionnement écologique. Pp. 89-106, in : *Actes des troisièmes rencontres « Routes et faune sauvage »*. Ministère de l'Équipement, des Transports et du Logement et Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement, 30 septembre au 2 octobre 1998.
- VERMEIJ, G.J. (1991). — When biotas meet : understanding biotic interchange. *Science*, 253 : 1099-1104.
- VITOUSEK, P.M. (1990). — Biological invasions and ecosystem processes : towards an integration of population biology and ecosystem studies. *Oikos*, 57 : 7-13.

- WILLIAMSON, M. (1993). — Invaders, weeds and the risk from genetically modified organisms. *Experientia*, 49 : 219-224.
- WILLIAMSON, M. (1994). — Community response to transgenic plant release : predictions from British experience of invasive plants and feral crop plants. *Molecular Ecol.*, 3 : 75-79.
- WILLIAMSON, M. (1996). — *Biological invasions*. Chapman & Hall, London, UK.
- WILLIAMSON, M. (1999). — Invasions. *Ecography*, 22 : 5-12.
- WILLIAMSON, M. & BROWN, K.C. (1986). — The analysis and modelling of British invasions. *Phil. Trans. Roy. Soc.*, B, 314 : 505-522.
- WILLIAMSON, M. & FITTER, A. (1996). — The characters of successful invaders. *Biol. Conserv.*, 78 : 163-170.