



# ESPÈCES INTRODUITES ET EXPANSION GÉOGRAPHIQUE DES POPULATIONS À L'ÈRE DU CHANGEMENT GLOBAL

*Auteurs : Anne Atlan, David Renault*

*Contributeurs : Nicolas Bierne, Didier Bouchon, Cécile Brun, Olivier Chabrierie, Matthieu Chauvat, Frédéric Darriet, Gilles Escarguel, Benoit Facon, Estelle Forey, Guillaume Fried, Patricia Gibert, Jacques Haury, Dominique Joly, Christophe Lejeusne, Eric Tabacchi, Gabrielle Thiebaut, Alexis Simon, Frédérique Viard*

## Contexte

Les introductions d'espèces, combinées aux changements climatiques, à la fragmentation et à la dégradation des habitats sont à l'origine d'une (r)évolution biogéographique majeure (Capinha *et al.* 2015), avec de nombreux effets sur la diversité et la fonctionnalité des communautés et des écosystèmes. Bien souvent, les populations introduites, et les invasions biologiques qui peuvent en découler, représentent des situations privilégiées, quasi expérimentales, autorisant des suivis dans les milieux naturels des changements induits. Par exemple, des observations en temps réel des changements phénologiques au sein d'écosystèmes envahis peuvent être menées (Alp *et al.* 2016), ou bien encore, des suivis *in natura* de l'évolution des individus introduits et de ceux des communautés envahies. La dynamique invasive s'appuie sur des mécanismes écologiques et évolutifs (compétition, facilitation, sélection naturelle, symbioses, etc.) semblables à ceux des populations natives en expansion (Simberloff *et al.* 2013). Les observations parallèles doivent permettre de dresser les (dis)similarités des patrons accompagnant ces deux processus. Enfin, les invasions biologiques posent également de nombreux défis pour la mise en place de mesures de gestion.

Les invasions biologiques sont le fruit, volontaire ou fortuit, d'un ou plusieurs organismes transportés vers une nouvelle aire géographique. Au cours de ce processus, les organismes sont confrontés à de nombreux filtres qu'ils doivent surmonter avant qu'un établissement durable puisse être atteint dans l'aire d'arrivée. Ces barrières, dont le nombre varie au cas par cas, participent à la pression de sélection sur les individus, affectant la démographie, et les diversités génétiques et phénotypiques introduites. Suite à l'établissement des individus, l'expansion géographique peut être précédée d'une phase de latence, dont les paramètres déterminants sa durée restent mal connus. L'expansion géographique, par dispersion naturelle ou bien assistée par l'Homme, définit l'invasion. Elle conduit à un accroissement de la répartition des individus introduits, et augmente mécaniquement le nombre de communautés et d'écosystèmes envahis. Dans certains cas, les populations d'espèces invasives peuvent entrer dans une phase de régression, dont les raisons restent inconnues, bien qu'elles soient fondamentales pour évaluer les risques et modes de gestion des populations introduites.

Par leurs effets écologiques et socio-économiques, les populations introduites interrogent également les relations entre scientifiques et société. D'une part, l'attention des chercheurs s'est longtemps focalisée sur les incidences des invasions sur la biodiversité *sensu stricto*, au détriment de leurs incidences sur le fonctionnement des communautés et des écosystèmes envahis. D'autre part, la cristallisation des investigations sur les processus écologiques, puis sur les seules conséquences économiques, a longtemps négligé le rôle des processus sociologiques (et parfois économiques) comme acteurs du processus d'invasion biologique, tant en amont (introduction de populations) qu'en aval (trajectoire écologique). En particulier, les rétroactions entre le phénomène et les mécanismes de perception sociétale et de gestion sont longtemps restés ignorés.

Dans ce contexte, notre conception des invasions biologiques doit être revisitée, en intégrant le panel de situations (écologiques, historiques, sociétales, etc.) rencontrées aux différentes échelles spatiotemporelles. Les enjeux présentés ci-dessous doivent être considérés de façon unifiée, *i.e.* en impliquant public, gestionnaires, décideurs et communauté scientifique, et doivent fédérer les communautés de

chercheurs sur les milieux terrestre et marin, métropolitains et d'outremer. Les questionnements proposés doivent permettre d'améliorer l'efficacité des efforts de gestion qui sont mis en place. En raison de leur caractère « expérimentalement naturel », les invasions biologiques constituent des objets de recherche privilégiés pour l'avancée des connaissances en écologie, en évolution et en sciences humaines et sociales. Des recherches transversales doivent être menées afin de répondre aux enjeux suivants :

- (1) des enjeux de biologie des populations, qui doivent aboutir à une meilleure compréhension des dynamiques écologique et évolutive des populations introduites,
- (2) des enjeux écosystémiques, avec pour objectif principal de caractériser les transformations et conséquences des invasions biologiques sur les écosystèmes,
- (3) des enjeux sociétaux, visant à mesurer les conséquences socio-économiques des invasions biologiques.
- (4) des enjeux de perception, pour mieux intégrer les interactions science – société,

## Enjeux populationnels

La diversité des cas et des facteurs explicatifs associés rend difficile la formulation d'une théorie générale expliquant le succès de certaines populations introduites (Facon *et al.* 2006). Une invasion biologique, et l'expansion géographique qui la suit, s'accompagne d'une réduction transitoire de la taille des populations, et donc d'une diminution de la variation génétique et de la capacité d'adaptation à un nouvel environnement (Estoup *et al.* 2016). Mieux comprendre cet apparent paradoxe nécessite une vision intégrative des différents processus en jeu à chacune des étapes conduisant au processus d'invasion biologique, afin de pouvoir les démêler et appréhender la contribution relative de chacun d'entre eux. Un effort particulier doit être mené sur les mécanismes associés à la période de latence, au déclenchement des

phases d'expansion géographique et de régression éventuelle des populations introduites.

### Plasticité phénotypique et succès invasif

La similarité des niches est souvent identifiée comme un élément clé facilitant l'établissement durable de nombreux taxons introduits. Néanmoins, les organismes doivent surmonter de nombreux filtres, depuis la phase de prélèvement jusqu'à l'introduction, avant qu'ils ne puissent s'établir dans une nouvelle aire géographique. La capacité de franchissement de ces barrières à l'introduction est en partie conditionnée par la plasticité phénotypique des organismes, car elle permet aux populations de réagir rapidement aux variations environnementales. La plasticité dépend de la diversité des phénotypes et génotypes

échantillonnés, ainsi que de l'habitat d'origine des individus prélevés. L'obtention des caractéristiques abiotiques et biotiques des habitats échantillonnés, en parallèle d'informations sur la diversité phénotypique des individus au sein de cet habitat, serait extrêmement informative.

Le goulot d'étranglement souvent associé aux phases de prélèvement puis de transport et d'introduction, devrait conduire à des différences importantes de plasticité phénotypique entre populations natives et introduites. Après un bénéfice initial de la plasticité phénotypique, la capacité d'expression de différents phénotypes peut être réduite, en faveur de l'expression d'un phénotype localement adapté et fixé par assimilation génétique (Pigliucci, Murren 2003, Lande 2015). Ce mécanisme pourrait ainsi permettre d'expliquer entre autre la phase de latence précédant l'explosion démographique de nombreuses espèces envahissantes (Lande 2015). Néanmoins, cet aspect a été très peu étudié pour le moment, bien qu'il constitue une piste de recherche déterminante.

### **Latence et expansion géographique**

Une période de latence est souvent observée entre le moment où les individus sont introduits et le début de leur expansion géographique. Cette phase de latence pourrait être en partie due au temps nécessaire à l'introduction de nouvelles lignées génétiques adaptées à l'environnement local ou à l'émergence de nouveautés évolutives du fait du croisement entre lignées introduites divergentes (Bock *et al.* 2015). La densité des populations, le degré de parenté (De Meester, Bonte 2010, Bitume *et al.* 2013), ou bien encore le contexte environnemental, tel que les conditions climatiques et la disponibilité des ressources trophiques (Kalarus *et al.* 2013, Bonte *et al.* 2008, Legrand *et al.* 2015), constitueraient des éléments initiant l'expansion géographique des individus introduits. Des suivis temporels et spatiaux, des populations fondatrices aux populations établies, sont nécessaires afin d'accroître notre compréhension des facteurs levant la phase de latence. De la même façon, il serait intéressant de disposer de données rétrospectives, en particulier dans le cas de populations ayant connu une phase d'invasion, puis de régression, d'intégration ou d'extinction. Lors de la phase d'expansion, les capacités de dispersion des individus constituent un élément déterminant la vitesse à laquelle les populations

introduites élargissent leur aire de répartition. Cette dispersion géographique conduit mécaniquement à un « tri spatial » qui favorise l'évolution des traits de dispersion (syndrome de dispersion) sur les fronts d'invasion. Ce tri spatial favorise l'émergence de populations localement adaptées, ou d'écotypes locaux. Ainsi, une conséquence des effets de fondation est l'émergence de populations phénotypiquement et génétiquement divergentes sur les fronts d'invasion. L'augmentation de l'hétérogénéité et la diversité fonctionnelle des populations invasives qui en résulte est à considérer, car elle permet ensuite d'accroître la potentialité d'évènements d'admixture (Ochoki, Miller 2017). Ces questions relatives à la période de latence et d'expansion géographique doivent être traitées en intégrant la stochasticité démographique, les effets *Allee*, et de la dépendance de ces effets aux capacités de dispersion et d'évolution des populations introduites.

### **Succès invasif et phénotype étendu (théorie de l'hologénome)**

La diversité des symbioses ou « interactions durables », qu'elles soient de nature conflictuelle ou mutualiste, joue un rôle majeur en tant que moteur de l'évolution. Les symbioses bactériennes, impliquant une large gamme d'eubactéries, sont particulièrement communes (Moran *et al.* 2008), et leur impact sur les traits d'histoire de vie et la capacité adaptative des hôtes est désormais reconnu. Ce n'est que très récemment que l'on a pris la mesure des effets des symbiotes sur leurs hôtes, selon un continuum allant du parasitisme au mutualisme : ils participent à des fonctions trophiques, manipulent la reproduction, ou protègent contre des ennemis naturels. Dans le contexte des invasions biologiques, les études reliant invasions biologiques et microbiome doivent être poursuivies (Amsellem *et al.* 2017). Chez les insectes, le succès invasif et le changement de régime trophique ne serait pas conditionné à un changement de composition du microbiome (Bansal *et al.* 2014, Hu *et al.* 2017). Nous manquons néanmoins de connaissances dans ce domaine, et le phénotype d'un individu doit désormais être compris comme la résultante de l'expression d'une communauté de génomes (*i.e.* hologénome). Récemment, Lu *et al.* (2017) ont proposé un cadre de travail visant à déterminer l'importance de la biologie de la symbiose au cours des différentes étapes d'une invasion biologique.

### Les effets de l'hybridation dans le processus d'invasion biologique

Lorsque l'isolement reproductif n'est pas encore totalement achevé entre l'espèce introduite et l'espèce native apparentée, des hybridations peuvent se produire avec des conséquences potentiellement importantes sur les trajectoires évolutives des deux espèces (Abott *et al.* 2013). L'hybridation a principalement été proposée comme un processus favorisant l'invasion pour des espèces sans isolement reproductif fort (Pfennig *et al.* 2016, Todesco *et al.* 2016). Néanmoins, l'hybridation pourrait favoriser l'invasion par :

- 1) Un avantage démographique : pour les nombreuses espèces à effet *Allee*, pour lesquelles la croissance démographique est négative en dessous d'une certaine densité, l'hybridation peut permettre aux individus de l'espèce introduite de réduire celui-ci en s'appuyant sur la dynamique démographique de l'espèce native (Mesgaran *et al.* 2016). Mais cet effet pourrait interagir avec des effets *Allee* génétique dans le cas d'espèces isolées reproductivement. Il n'existe pas à l'heure actuelle de théorie unifiée combinant effet *Allee* démographique et génétique pour prédire le succès d'invasion avec hybridation.
- 2) Le croisement et mélange entre lignées divergentes (« admixture ») qui peut jouer un rôle important dans le succès d'une colonisation par : (1) la vigueur hybride et (2) l'augmentation de la variance génétique. Il est nécessaire de déterminer la relation reliant la variance génétique entre lignées introduites

et natives et la valeur sélective des hybrides.

3) Une adaptation rapide des individus par introgression : les individus introduits pourraient s'adapter plus facilement à leur nouvel environnement en profitant des adaptations acquises par les individus natifs (Pfennig *et al.* 2016). Lors de l'introgression, les pressions sélectives et leur relation à l'environnement ne sont pas encore bien comprises, et mériteraient des recherches dédiées.

L'hybridation peut également être une menace pour les populations natives via des processus d'assimilation ou d'introgression, définis comme « extinction par hybridation » (Levin *et al.* 1996, Rhymer *et al.* 1996). Mais en considérant que le maintien du fond génétique natif au travers d'une zone hybride stable n'est pas une extinction, l'hybridation peut être considérée comme une protection contre l'extinction plutôt qu'une menace. En effet, une espèce compétitrice parfaitement isolée pourrait exclure de façon compétitive l'espèce native, menant à une extinction réelle, alors qu'une espèce partiellement isolée formera une zone hybride avec l'espèce native (Barton, Turelli 2011), laissant l'espèce introduite enclavée dans une aire géographique restreinte. Ces hypothèses doivent désormais être testées.

Le rôle de l'hybridation sur l'invasion, quand il existe à un niveau intermédiaire d'isolement reproductif entre espèces introduites et locales, doit donc être mieux analysé.

## Quelles conséquences et transformations des écosystèmes ?

### Importance de l'approche rétrospective pour la compréhension de l'expansion géographique des populations en contexte de changements globaux

**Importance de l'approche paléontologique :** Le caractère artificiel des bornes temporelles du cadre historique - post XV<sup>e</sup> siècle - dans lequel les invasions sont généralement analysées devrait être élargi au regard des capacités de transport

des espèces, volontaire ou non, par l'Homme dans les temps anciens. En effet, les débuts de l'agriculture et de l'élevage, il y a plus de 10 000 ans au Proche-Orient, ont assuré la diffusion d'organismes accompagnés de leur cortège d'adventices et de commensales. Afin de pouvoir caractériser de manière plus exacte le statut des populations, il est nécessaire de considérer la répartition et les déplacements d'espèces sur des temps longs. Cela autoriserait une meilleure

connaissance des invasions passées, avec ou sans l'intervention de l'Homme, et pourrait nous aider à comprendre et prévoir celles du présent et de l'avenir. La connaissance de la répartition historique des espèces et de leur expansion géographique peut être appréhendée par l'emploi du registre des espèces fossiles. Ainsi, les patrons observés sur le très long terme, bien avant toute intervention humaine, peuvent servir de référence pour comprendre les variations actuelles de la distribution des espèces. De telles approches pourraient également permettre d'évaluer dans quelle mesure certains mécanismes écologiques mis en évidence par l'approche paléontologique seraient communs ou divergents avec ceux des invasions modernes.

**Importance de l'approche historique :** Le temps de résidence des populations introduites permet de définir, pour les plantes, les archéophytes (introduites du début du Néolithique à la fin du XV<sup>e</sup> siècle) et les néophytes (introduites à partir du début du XVI<sup>e</sup> siècle). Les inventaires de la flore introduite d'un territoire doivent être renforcés pour pouvoir revisiter les invasions sous l'angle de l'histoire. Les approches historiques ont permis de montrer que les introductions délibérées (espèces ornementales ou utilisées en ingénierie écologique) se traduisent par une naturalisation et une invasion facilitées. Toutefois, les espèces introduites accidentellement peuvent devenir aussi largement distribuées que les espèces délibérément introduites, et envahissent un éventail plus vaste d'habitats semi-naturels (Pyšek *et al.* 2011). Ces exemples illustrent l'importance d'un état des lieux précis sur les trajectoires historiques des espèces envahissantes en lien avec les activités de l'homme et de la maintenance d'une base de données à jour des espèces introduites présentes sur un territoire.

### **Les invasions et les transformations des écosystèmes**

Les populations introduites contribuent à la transformation progressive des communautés, de leurs règles d'assemblage, et des écosystèmes. Les écosystèmes qui en résultent, qualifiés d'« hybrides », peuvent comporter des communautés originales sans analogues, dont les effets sur le fonctionnement de l'écosystème restent à étudier (Hobbs *et al.* 2009, Richardson, Gaertner 2013, Hobbs *et al.* 2014). Dans ce cadre, il serait pertinent d'étudier plus en détail si les modifica-

tions induites sont plus importantes, voire différentes, de celles induites par l'expansion géographique des individus de populations natives. Si tel est le cas, ces modifications sont-elles liées à l'invasion souvent massive des populations introduites (Bottolier-Curtet *et al.* 2012) ? De telles recherches permettraient de savoir si le caractère « invasif » génère des modifications plus importantes/différentes par rapport à l'incursion d'une espèce autochtone.

Au cours du temps, le cumul de populations d'espèces introduites sur un territoire peut conduire à leur rencontre. L'établissement d'espèces nouvellement introduites peut être facilité par la présence d'espèces déjà établies (*Invasional meltdown* de Simberloff et Von Holle 1999). Ainsi, par effet cascade, les populations aux temps de résidence les plus longs peuvent augmenter la probabilité de survie de celles nouvellement introduites. Ce cumul des invasions dans le temps produit des combinaisons inédites d'espèces (entre exotique-native ou exotique-exotique) qui ont connu des histoires biogéographiques et évolutives différentes, mais dont les traits se rencontrent et se complètent. Ceci donne lieu à l'émergence d'un nouvel écosystème, dont le concept *Novel ecosystem* est actuellement débattu dans la littérature (Hobbs *et al.* 2009, Mascaro *et al.* 2012), et qui comporte une structure et une composition inédites. Dans ce cadre, le concept de résilience des communautés et des écosystèmes a été peu étudié, et doit faire l'objet d'une plus grande attention afin que les conséquences des mécanismes d'invasion puissent être décryptées. Ces connaissances permettraient par ailleurs une meilleure planification de la restauration durable des écosystèmes envahis.

### **Approche fonctionnelle des invasions biologiques**

L'analyse des traits de réponses des organismes composant une communauté, avant et après invasion, permet de comprendre les effets d'individus introduits et les changements d'expression de traits permettant la coexistence des natives avec une invasive (Hejda, 2013 ; Chabrierie *et al.* 2010). Cette approche utilise les traits fonctionnels (*i.e.* les attributs morphologiques, physiologiques ou chimiques) des espèces comme révélateurs du fonctionnement des communautés et des écosystèmes. Ces traits sont catégorisés en traits de réponse (aux changements biotiques

ou abiotiques) et en traits d'effet (impactant directement les processus et fonctions écosystémiques) (Lavorel, Garnier 2002). Les individus des populations introduites peuvent apporter de nouveaux traits d'effet, qui vont modifier/altérer le fonctionnement de la communauté d'accueil. A l'heure actuelle, peu d'études ont relié les altérations du fonctionnement d'une communauté aux traits d'effets des individus des populations introduites. Il est urgent de revisiter les données de la littérature « invasions biologiques » à travers le prisme des traits fonctionnels et de mettre en place des expériences impliquant des invasions récentes et anciennes, pour mieux prédire les changements du fonctionnement des écosystèmes de demain.

#### **Invasions biologiques et services écosystémiques**

La mise en regard des invasions biologiques avec les services écosystémiques est récente (Vilà, Hulme 2017) et révèle une dualité complexe à concilier. En effet, de nombreuses invasions biologiques génèrent des problèmes, tout particulièrement en termes de conservation, de santé humaine et d'activités économiques. Pour ces dernières, des effets négatifs sur les infrastructures, l'hydrologie, l'agriculture (voir aussi la section 3), des dysfonctionnements écosystémiques, et sur les services esthétiques, récréatifs et culturels ont été soulignés. Parallèlement, un nombre significatif d'espèces introduites est élevé par et pour l'Homme (agriculture, sylviculture, horticulture, etc.). De par leur rôle essentiel aux populations humaines, le bienfondé de la présence de ces espèces n'est à l'heure actuelle pas questionné. Enfin, certaines populations d'espèces introduites peuvent avoir un effet positif sur des services écosystémiques de support (rétention du sol, pollinisation, effet nursery pour des espèces endémiques). Des travaux mesurant les effets des populations introduites sur des services écosystémiques doivent être conduits au cas par cas, afin de déterminer les situations où les invasions biologiques provoquent des pertes de diversité et de fonctionnalité au sein des écosystèmes, des pertes de production de biens (pêches, agriculture), des effets sur la santé humaine, mais aussi les situations où ces invasions ont peu d'effet, voire un effet positif. La prise en compte des effets des invasions biologiques sur les services écosystémiques doit également être associée aux approches de

gestion. En effet, la mise en place d'indicateurs permettant d'estimer la vulnérabilité des écosystèmes envahis pourrait permettre de prioriser les actions de gestion, voire de contrôler certaines populations introduites dans des habitats prioritaires et de les laisser se propager ailleurs.

#### **Prédictibilité des changements : scénarisation, modélisation**

Dans une première étape, les modèles doivent rendre compte de la vitesse d'avancée d'une invasion. L'expansion géographique des populations introduites peut être prédite de manière simple à l'aide de modèles dits « de niche ». Ces modèles décrivent la niche écologique de l'espèce considérée de façon statistique, tout en prenant en compte différents scénarios de changement de l'environnement. Ces modèles présentent néanmoins des limites qui devront être levées dans de prochains travaux, car ils ne prennent pas en compte les interactions entre les espèces, et ignorent l'évolution des individus de la population introduite.

Dans une seconde étape, l'écologie théorique, en s'appuyant sur les données expérimentales afin de pouvoir affiner les paramètres estimés des modèles construits, doit permettre de scénariser les changements opérant au sein des communautés et écosystèmes envahis. Par exemple, les efforts de recherche visant à prédire les effets d'une population introduite sur les propriétés des réseaux trophiques, comme leur topologie ou leur stabilité, doivent être poursuivis. L'obtention de prédictions quant aux effets des invasions sur la topologie, les flux d'énergie et de nutriments dans les réseaux trophiques, et leurs conséquences sur la biodiversité serait précieuse. En effet, cette vision à l'échelle des réseaux trophiques pourrait permettre de tester et comparer différents moyens de remédiation, tels que le lâcher d'individus stériles, la lutte biologique ou l'utilisation de pesticides.



## Conséquences socio-économiques des invasions biologiques

Les conséquences socio-économiques des invasions biologiques sont nombreuses. Leur estimation, qui varie suivant les acteurs, reste perfectible. Ces conséquences peuvent découler de plusieurs facteurs : les effets directs sur les systèmes productifs et les infrastructures, la santé humaine et les coûts liés aux moyens de contrôle engagés; les conséquences des controverses générées par les tentatives de contrôle des espèces introduites, les retombées (positives ou négatives) sur le commerce, le tourisme et l'emploi. En favorisant une étude intégrée de l'ensemble des effets liés aux populations d'espèces introduites, les recherches contribueraient à une meilleure estimation des coûts, une amélioration des analyses de risques, et donc une plus grande efficacité des actions engagées.

### Conséquences sur les systèmes productifs alimentaires

Dans les espaces agricoles, la faible richesse en espèces, les perturbations fréquentes et la forte disponibilité des ressources (fertilisation), favorisent les invasions biologiques (Bebber *et al.* 2014, Fried *et al.* 2017). Certaines espèces introduites ont été impliquées dans des invasions spectaculaires qui ont endommagé les cultures sur de grandes surfaces en quelques années et ont fortement affecté les populations humaines au XIX<sup>e</sup> siècle, comme *Phytophthora infestans* (le mildiou de la pomme de terre) en Irlande, ou le

phylloxera *Daktulosphaira vitifoliae* dans les vignobles européens, à la suite duquel furent écrits les premiers traités internationaux pour limiter l'introduction d'organismes nuisibles.

L'apiculture est également particulièrement sensible aux espèces introduites comme le Varoa (*Varroa jacobsoni*), puis le frelon Asiatique (*Vespa velutina*). Ces deux espèces, introduites accidentellement dans le Sud de la France, poursuivent leur expansion en Europe (Monceau *et al.* 2014), impactant considérablement les productions apicoles et les services de pollinisation rendus par les abeilles domestiques (Rome *et al.* 2011).

La pêche peut également être touchée, comme avec la crépidule (*Crepidula fornicata*), introduite lors de la seconde guerre mondiale, qui s'est répandue en Bretagne Nord, impactant durablement la pêche à la coquille St Jacques. Outre leurs conséquences sur la biodiversité, de très nombreuses espèces ont donc des impacts directs sur l'économie et les systèmes productifs. Mieux comprendre les impacts des populations introduites sur les systèmes productifs, leurs interactions avec les impacts écologiques, leurs conséquences sur les services écosystémiques, leur prise en compte dans les représentations et les moyens de gestion à mettre en place, constitue une voie à privilégier au sein d'études intégratives.



*Crepidula fornicata* ou crépidule © Yann FONTANA/CNRS Photothèque

### Conséquences sanitaires

De nombreuses populations d'espèces introduites présentent des risques très sérieux pour la santé publique (Mazza *et al.* 2014), en France métropolitaine et dans les territoires d'Outremer.

Les risques sanitaires des plantes à caractère allergisant comme l'Ambrosie (*Ambrosia artemisiifolia*) ou irritant comme la berce du Caucase (*Heracleum mantegazzianum*) (Jakubská-Busse *et al.* 2013) ne sont pas encore résolus et mobilisent toujours des moyens économiques importants pour leur contrôle. Les risques pour l'Homme peuvent aussi être indirects ; par exemple le mimosa (*Acacia dealbata*) dans le Sud de la France, ou l'ajonc (*Ulex europaeus*) à La Réunion, qui sont très inflammables et augmentent la fréquence des incendies (Muller 2004, Udo 2016).

Les populations d'espèces introduites vectrices de pathogènes à l'Homme sont essentiellement représentées en France et en Europe par des moustiques (famille des Culicidae). Leur expansion rapide constitue une menace grandissante pour les populations humaines, d'autant plus que ces moustiques développent rapidement des résistances aux insecticides et répulsifs utilisés pour les contrôler. Les Outremer français sont particulièrement touchés, avec la survenue d'épidémies de grande ampleur, comme la dengue ou le Chikungunya. Qualifiées d'émergentes, la plupart de ces maladies à transmission vectorielle sont favorisées par l'anthropisation des milieux naturels, les changements climatiques et les moyens de transport toujours plus denses et rapides. Les milieux agricoles sont également des moteurs de sélection puissants, favorisant l'augmentation de la résistance et de la virulence (Darriet *et al.* 2012).

Au regard de ces enjeux, les recherches apparaissent peu développées. De plus, les espèces retenues pour la liste des espèces invasives en Europe et dans l'Outremer européen sont celles ayant un impact sur la biodiversité, l'impact sanitaire n'ayant pas été pris en compte. La nécessité de contrôler ces espèces, qualifiées alors de « nuisibles à la santé humaine » apparaît par contre dans le code de la santé publique. Résoudre les problèmes liés à ces espèces nécessite de développer les travaux à leur sujet en intégrant les approches de la médecine, de la biologie évolutive et de l'écologie.

### Coût économique et social des efforts de prévention et contrôle

Au-delà des coûts directs engendrés par les populations introduites sur les écosystèmes, la santé humaine, les systèmes productifs et plus globalement les services écosystémiques, ces populations ont un coût socio-économique important du fait des moyens mis en œuvre dans les efforts de prévention et de contrôle (Frésard 2011). Les estimations de ces coûts sont variables: le coût global des invasions oscille entre 9 et 12,5 milliards d'Euro par an pour l'Europe continentale, d'après l'UICN. Ces coûts liés aux efforts de prévention et de contrôle incluent les moyens techniques (physique, chimique et biologiques) et humains, et plus rarement les conséquences sociales. Pourtant, de nombreuses actions de lutte génèrent des controverses, en particulier pour les populations introduites (1) sans effet visible, (2) dont l'effet est controversé, (3) ayant un caractère invasif avéré mais appréciées, en raison de leur esthétique par exemple, (iv) exploitées ou commercialisées par certains acteurs pour leur côté esthétique, gustatif, ou patrimonial. Certaines formes de contrôle peuvent également engendrer des bénéfices, par exemple en créant de l'emploi pour l'arrachage ou via la production de bois, ou d'un bien-être, d'un cadre de vie, en partie liés à l'acceptation sociale des populations introduites.

Les activités de recherche peuvent fortement contribuer à l'amélioration de l'efficacité de la gestion des invasions biologiques et à la réduction des controverses engendrées. Des études visant à acquérir et transférer aux différents acteurs concernés des connaissances sur la biologie et l'écologie des populations introduites, des communautés et des milieux receveurs, doivent être menées. Le développement des analyses sociologiques des représentations et des controverses, des approches interdisciplinaires avec les Sciences humaines et sociales doit être renforcé. Enfin, des stratégies de gestion expérimentées et des analyses économiques intégrant les services écosystémiques doivent être entreprises.



## Quelles relations sciences – société ?

L'appréhension complète et efficace des invasions biologiques nécessite d'intégrer leur dimension sociale à leur dimension écologique. En effet, l'invasion biologique est un phénomène complexe associant deux réalités imbriquées, l'une socio-culturelle, liée aux modes de représentation et de relation à la nature, l'autre écologique, fondée sur l'analyse de faits biophysiques. Il y a donc nécessité de fédérer, co-animer, et co-diriger des travaux de recherche transdisciplinaires, traditionnellement conduits de manière cloisonnée au sein de différentes disciplines (Atlan, Darrot 2012, Claeys, Thiann-Bo Morel 2015).

### Perceptions et enjeux

Les enjeux autour des invasions biologiques mobilisent des jeux d'acteurs multiples et sont souvent source de conflits d'intérêt activant ou révélant des controverses sociétales. La dimension socio-culturelle des invasions biologiques recèle des ambivalences liées à un différentiel de perception selon les sociétés, les catégories d'acteurs et les individus au sein de ces catégories (Simberloff 1987, Lévêque *et al.* 2012, Humair *et al.* 2014).

Pour les écologues, les gestionnaires de la nature ou d'infrastructures, la perception d'une espèce dépend de sa catégorisation comme endémique, native ou introduite, de ses impacts écologiques potentiels ou avérés, et des enjeux locaux de préservation de l'environnement et de maintien de production de biens et de services. Pour les autres acteurs, et notamment la population locale, la perception et la représentation d'une population introduite inclut d'autres éléments tels que la catégorisation comme domestiquée *versus* sauvage, utile *versus* nuisible, les aspects esthétiques, patrimoniaux, ou économiques (Larrère, Larrère 2010). Cette distinction dans les référentiels de valeurs implicites et dans les modes de représentation génère une confusion dans les discours et démarches entreprises. Ceci rend difficile l'acquisition d'une culture commune ou d'un langage commun (entre écologues, gestionnaires et les autres acteurs). Cette distinction complique également l'implication des populations locales, pourtant considérée comme un pré requis à une politique de gestion efficace.

L'étude et la prise en compte de la pluralité des valeurs et relations acteurs-territoires, des perceptions et des référentiels au sein des diverses catégories d'acteurs en jeu doivent être encouragées, et confrontées aux dimensions explicites ou non des choix stratégiques et réglementaires sur les invasions biologiques.

### Gestion et réglementation

En Europe et en France, l'actualité réglementaire sur les espèces invasives est particulièrement riche : le Règlement Européen sur les espèces exotiques envahissantes paru en 2014 a été suivi en 2016 de la publication d'une liste de 37 espèces concernées. En France, la Stratégie nationale relative aux espèces exotiques envahissantes est parue en mars 2017, avec des déclinaisons particulières et souvent plus anciennes pour les Outremer. Au CNRS, la création des GDR « Invasions Biologiques » et « Archéophytes et Néophytes de France » en 2014 et 2016 accompagne cette dynamique du point de vue de la recherche.

Basée sur trois piliers, limitation des introductions, détection précoce et intervention rapide, confinement et éradication la gestion des invasions biologiques devrait s'appuyer sur la recherche pour intégrer les connaissances écologiques sur les espèces et les habitats, les impacts générés, une évaluation du jeu d'acteurs présents sur le territoire, et une clarification des objectifs de gestion de ce territoire (Hauray, Pattée 1997). Certains modes de gestion peu mobilisés en France devraient être davantage étudiés, tels que la lutte biologique, ou la valorisation économique des espèces invasives. Il est nécessaire de fédérer les recherches autour de ces aspects, à la fois sur leur efficacité potentielle, mais aussi sur les raisons de leur mauvaise acceptation sociale et/ou leur interaction avec les réglementations. La recherche devrait aussi se mobiliser pour éclairer des facteurs écologiques et sociétaux conduisant à l'inscription des espèces sur des listes nationales ou internationales d'espèces exotiques envahissantes, contribuer à l'établissement de critères pertinents, tout comme à l'élaboration des obligations et interdictions liées à l'inscription sur ces listes. Il est important dans ces

études de prendre en compte la pluralité des territoires et des habitats, notamment les Outre-mers et le domaine maritime, et de veiller à ce que les communautés de chercheurs concernés puissent contribuer ensemble à l'avancée des connaissances.

Enfin, la problématique de l'éradication des populations d'espèces introduites est à l'origine de débats éthiques, sociaux et scientifiques complexes à la croisée entre sciences biologiques et sciences humaines et sociales. Ces débats pourraient s'accroître dans les prochaines années avec de nouvelles découvertes dans le domaine de la biologie de synthèse, et notamment du *gene editing* et du *gene drive*. Pour le moment proposées essentiellement dans le but de contrôler des populations de vecteurs de pathogènes, leur application à la gestion des espèces introduites/invasives émergent (Webber *et al.* 2015). Évaluer ces pratiques et anticiper leurs effets non voulus (ex. : effets sur les espèces non cibles) sur les espèces et les écosystèmes concernés devient un enjeu majeur qui nécessite un échange entre la communauté des scientifiques en écologie et biologie évolutive et ceux spécialisés en biologie synthétique (Piaggio *et al.* 2017).

### Communication scientifique

Les acteurs impactés par les invasions biologiques, comme ceux impliqués dans leur introduction et leur dissémination, sont aussi nombreux que divers. Des réseaux se constituent autour des besoins et enjeux liés à la gestion des populations d'espèces invasives dans le cadre de la mise en œuvre du règlement européen, de la stratégie nationale, et du développement d'un Réseau d'Expertise National sur les invasions biologiques.

La diffusion des connaissances et la communication sont particulièrement importantes dans le cas des invasions biologiques. D'une part, une gestion efficace passe par une limitation de l'introduction et la dispersion d'espèces potentiellement invasives, qui dépend fortement du degré de sensibilisation et d'éducation de la population, et de mobilisation des collectivités locales. D'autre part, les actions de gestion efficaces ne peuvent se faire qu'en articulant les savoirs et savoir-faire de la recherche et des acteurs concernés. Il est donc nécessaire

d'encourager le transfert direct d'informations et de savoir-faire scientifiques et techniques aux gestionnaires et plus généralement à tous les acteurs impliqués dans l'utilisation ou la gestion des espèces invasives (maîtres d'ouvrage, maîtres d'œuvre, pépiniéristes, agriculteurs, usagers et décideurs), au-delà des seules publications académiques.

Améliorer et harmoniser la manière de communiquer avec les médias et les politiques est aussi particulièrement important, certaines invasions se prêtant à une rhétorique catastrophiste. Une communication qui n'est pas adéquate peut faire perdre en crédibilité et générer des controverses, ou au contraire être ignorée ou minorée alors que des gestes de prévention simples mais efficaces pourraient parfois être mis en place. Enfin, une communication directe ou non, avec le grand public et les scolaires devrait être encouragée, voire systématisée, afin que la problématique des invasions biologiques fasse partie des connaissances générales, comme c'est déjà le cas dans de nombreux pays anglo-saxons. Une approche réflexive sur la manière d'optimiser ces formes de communication serait souhaitable.

## Recommandations

Pour pouvoir relever les défis que nous venons de proposer, l'atelier de prospective a identifié les besoins suivants :

- Intérêt des observatoires long terme / *monitoring*

La variabilité spatio-temporelle des paramètres environnementaux joue un rôle majeur dans la dynamique des peuplements du vivant. Les observatoires représentent ainsi des outils importants pour tenter de mieux comprendre les effets des individus introduits sur les peuplements natifs, en parallèle d'acquisitions de données environnementales au sein des zones envahies. Par exemple, il serait utile de soutenir / renforcer le processus d'acquisition de données biologiques, ainsi que le déploiement de capteurs intégrés qui communiquent en temps réel les données collectées. L'acquisition de données physico-chimiques des caractéristiques environnementales pourraient ainsi être standardisée (format des données, fréquence d'acquisition, etc.) sur les différents observatoires au niveau national. Dans certains cas, comme pour le milieu marin, il serait nécessaire de créer de tels observatoires pour répondre aux différents points soulevés ci-dessus.

- Développer l'acquisition et la mise à disposition de données coordonnées au niveau national.

Il est nécessaire de renforcer la mutualisation des données acquises pour permettre leur standardisation à l'échelle nationale (acquisition, référentiel, vocabulaire, correction, traitement...) avant de les rendre disponibles. La centralisation des données au sein de bases de données communes serait un plus indéniable et devrait permettre une meilleure utilisation, réutilisation et interopérabilité des données collectées.

- Créer de nouvelles synergies entre les réseaux, groupes de travail pour croiser nos données, nos expériences (inclure SHS, paléontologie, temps historiques).

- Développer les 'invasions expérimentales' et l'utilisation des dispositifs expérimentaux (mésocosmes, métatrons, etc.).

- Développer une approche « écosystème » en agrégeant dans une même étude plusieurs taxons, habitats (continentaux et marins), et plusieurs échelles (spatiales, temporelles, individus, populations, communautés).

## RÉFÉRENCES

- Abbott R, Albach D, Ansell S, Arntzen JW, Baird SJE, Bierne N, et al. 2013. Hybridization and speciation. *Journal of Evolutionary Biology* 26, 229-46.
- Alp M, Cucherousset J, Buoro M, Lecerf A. 2016. Phenological response of a key ecosystem function to biological invasion. *Ecology Letters* 19, 519-527.
- Amsellem L, Brouat C, Duron O, Porter SS, Vilcinskas A, Facon B. 2017. Chapter three – Importance of micro-organisms to macro-organisms invasions: is the essential invisible to the eye? (The little prince, A. de Saint-Exupéry, 1943). *Advances in Ecological Research* 57, 99-146.

- Atlan A, Darrot C. 2012. Les invasions biologiques entre écologie et sciences sociales : quelles spécificités pour l'outre-mer Français ? *Revue d'Ecologie (Terre Vie) supplément*, 11, 101-111.
- Bansal R, Mian MAR, Michel AP. 2014. Microbiome diversity of *Aphis glycines* with extensive superinfection in native and invasive populations: microbiome diversity in soybean aphid. *Environmental Microbiology Reports* 6, 57-69.
- Barton NH, Turelli M. 2011. Spatial waves of advance with bistable dynamics: cytoplasmic and genetic analogues of allee effects. *The American Naturalist* 178, E48-E75.

## RÉFÉRENCES (SUITE)

- Bebbler BP, Holmes T, Gurr SJ. 2014. The global spread of crop pests and pathogens. *Global Ecology and Biogeography* 23, 1398-1407.
- Bitume EV, Bonte D, Ronce O, Bach F, Flaven E, *et al.* 2013. Density and genetic relatedness increase dispersal distance in a subsocial organism. *Ecology Letters* 16, 430-437.
- Bonte D, Travis JM, De Clercq N, Zwertvaegher I, Lens L. 2008. Thermal conditions during juvenile development affect adult dispersal in a spider. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 105, 17000-17005.
- Bottollier-Curtet M, Charcosset JY, Poly F, Planty-Tabacchi AM, Tabacchi E. 2012. Light interception principally drives the understory response to boxelder invasion in riparian forests. *Biological Invasions*, 14(7), 1445-1458.
- Capinha, C., Essl, F., Seebens, H., Moser, D. & Pereira, H.M. 2015 The dispersal of alien species redefines biogeography in the Anthropocene. *Science* 348, 1248-1251.
- Chabrierie O, Loinard J, Perrin S, Saguez R, Decocq G. 2010. Impact of *Prunus serotina* invasion on understory functional diversity in a European temperate forest. *Biological Invasions* 12, 1891-1907.
- Claeys C, Thiann-Bo Morel M. 2015. The contribution of sociology to biological invasions analysis: feedback from experiences and perspectives of research in order to overcome methodological disappointments and epistemological irritations. *Revue d'Ecologie* 70, Supplément 12, 175-190.
- Darriet F, Rossignol M, Chandre F. 2012. The combination of NPK fertilizer and deltamethrin insecticide favors the proliferation of pyrethroid-resistant *Anopheles gambiae* (Diptera: Culicidae). *Parasite* 19, 159-164.
- De Meester N, Bonte D. 2010. Information use and density-dependent emigration in an agrobiont spider. *Behavioural Ecology* 21, 992-998.
- Estoup A, Ravigné V, Hufbauer R, Vitalis R, Gautier M, Facon B. 2016. Is there a genetic paradox of biological invasion? *Annual Review of Ecology and Systematics* 47, 51-72.
- Facon B, Genton BJ, Shykoff J, Jarne P, Estoup A, David P. 2006. A general eco-evolutionary framework for understanding bioinvasions. *Trends in Ecology and Evolution* 21, 130-135.
- Frésard M. 2011. L'analyse économique du contrôle des invasions biologiques : une revue de littérature. *Revue d'Economie Politique* 121, 489-525.
- Fried G, Chauvel B, Reynaud P, Sache I. 2017. Decreases in crop production by non-native weeds, pests, and pathogens. In: M. Vilà, P.E. Hulme (eds.), *Impact of Biological Invasions on Ecosystem Services, Invading Nature – Springer Series in Invasion Ecology* 12: 83-101.
- Haury J, Pattée E. 1997. Bilan écologique sur les introductions d'espèces : essai de synthèse. *Bulletin français de la Pêche et de la Pisciculture* 344-345 (1-2), 455-470.
- Hejda, M. 2013. Do species of invaded communities differ in their vulnerability to being eliminated by the dominant alien plants? *Biological Invasions*, 15, 1989-1999.
- Hobbs RJ, Higgs E, Harris JA. 2009. Novel ecosystems: implications for conservation and restoration. *Trends in Ecology & Evolution* 24, 599-605.
- Hobbs RJ, Higgs E, Hall CM, Bridgewater P, Chapin FS, *et al.* 2014. Managing the whole landscape: historical, hybrid, and novel ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment* 12, 557-564.
- Hu Y, Holway DA, Łukasik P, Chau L, Kay AD, *et al.* 2017. By their own devices: invasive Argentine ants have shifted diet without clear aid from symbiotic microbes. *Molecular Ecology* 26, 1608-1630.
- Humair F, Edwards PJ, Siegrist M, Kueffer C. 2014. Understanding misunderstandings in invasion science: why experts don't agree on common concepts and risk assessments. *Netbiota* 20, 1-30.
- Jakubská-Busse A, Sliwinski M, Kobyłka M. 2013. Identification of bioactive components of essential oils in *Heracleum sosnowskyi* and *Heracleum mantegazzianum* (Apiaceae). *Archives of Biological Sciences* 65, 877-883.
- Kalarus K, Skórka P, Halecki W, Jirak A, Kajzer-Bonk J, Nowicki P. 2013. Within-patch mobility and flight morphology reflect resource use and dispersal potential in the dryad butterfly *Minois dryas*. *Journal of Insect Conservation* 17, 1221-1228.
- Kumschick S, Gaertner M, Vilà M, Essl F, Jeschke JM, Pyšek, P *et al.* 2015. Ecological impacts of alien species: quantification, scope, caveats, and recommendations. *BioScience*, 65(1), 55-63.
- Lande R. 2015. Evolution of phenotypic plasticity in colonizing species. *Molecular Ecology* 24, 2038-2045.
- Larrère R, Larrère C. 2010. Quelques réflexions sur la notion de biodiversité. *Sciences, eaux & territoires* 3, 6-8.
- Lavorel S, Garnier E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16, 545-556.
- Legrand D, Trochet A, Moulherat S, Calvez O, Stevens VM, *et al.* 2015. Ranking the ecological causes of dispersal in a butterfly. *Ecography* 38, 822-831.
- Lévêque C, Tabacchi E, Menozzi M-J. 2012. Les espèces exotiques envahissantes, pour une remise en cause des paradigmes écologiques. *Sciences Eaux et Territoires* 6, 2-9.
- Levin DA, Francisco-Ortega J, Jansen RK. 1996. Hybridization and the extinction of rare plant species. *Conservation Biology* 10, 10-6.
- Lu M, Hulcr J, Sun J. 2016. The role of symbiotic microbes in insect invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 47, 487-505.
- Mascaro J, Hughes RF, Schnitzer SA. 2012. Novel forests maintain ecosystem processes after the decline of native tree species. *Ecological Monographs* 82, 221-238.
- Mazza G, Tricarico E, Genovesi P, Gherardi F. 2014. Biological invaders are threats to human health: an overview. *Ethology, Ecology and Evolution* 26, 112-129.
- Mesgaran MB, Lewis MA, Ades PK, Donohue K, Ohadi S, Li C, *et al.* 2016. Hybridization can facilitate species invasions, even without enhancing local adaptation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113, 10210-4.
- Monceau K, Bonnard O, Moreau J, Thiéry D. 2014. Spatial distribution of *Vespa velutina* individuals hunting at domestic honeybee hives: heterogeneity at a local scale. *Insect Science* 21, 765-774.
- Moran NA, McCutcheon JP, Nakabachi A. 2008. Genomics and Evolution of Heritable Bacterial Symbionts. *Annual Review of Genetics* 42, 165-190.
- Muller S. 2004. *Plantes invasives en France*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 176 p. (Patrimoines naturels ; 62).
- Ochocki BM, Miller TEX. 2017. Rapid evolution of dispersal ability makes biological invasions faster and more variable. *Nature Communications* 8, 14315.
- Pfennig KS, Kelly AL, Pierce AA. 2016. Hybridization as a facilitator of species range expansion. *Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences*, 283.
- Piaggio, A.J., Segelbacher, G., Seddon, R.J., Alphey, L., Bennett, E.L., Carlson, R.H., Friedman, R.M., Kanavy, D., Phelan, R., Redford, K.H., Rosales, M., Slobodian, L. & Wheeler, K. 2017 Is It Time for Synthetic Biodiversity Conservation? *Trends Ecol Evol* 32, 97-107.
- Pigliucci M, Murren CJ. 2003. Genetic assimilation and a possible evolutionary paradox: can macroevolution sometimes be so fast as to pass us by? *Evolution* 57, 1455-1464.
- Pyšek P, Jarošík V, Pergl J. 2011. Alien plants introduced by different pathways differ in invasion success: unintentional introductions as a threat to natural areas. *PLoS ONE* 6(9), e24890. doi:10.1371/journal.pone.0024890.
- Rhymer JM, Simberloff D. 1996. Extinction by hybridization and introgression. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27, 1-23.
- Richardson DM, Gaertner M. 2013. Plant invasions as builders and shapers of novel ecosystems. *Novel Ecosystems* 102-113, John Wiley & Sons, Ltd.
- Rome Q, Perrard A, Muller F, Villeman C. 2011. Monitoring and control modalities of a honeybee predator, the yellow-legged hornet *Vespa velutina nigrithorax* (Hymenoptera: Vespidae). In *Aliens: the invasive species bulletin*, issue number 31.
- Simberloff D. 1987. Simplification, danger, and ethics in conservation biology. *Bulletin of the Ecological Society of America* 68, 156-157.
- Simberloff D, Von Holle B. 1999. Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biological Invasions* 1, 21-32.

- Simberloff D, Martin J-L, Genovesi P, Maris V, Wardle DA, et al. 2013. Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends in Ecology & Evolution* 28, 58-66.
- Todesco M, Pascual MA, Owens GL, Ostevik KL, Moyers BT, Hübner S, et al. 2016. Hybridization and extinction. *Evolutionary Applications* 9, 892-908.
- Udo N. 2016. Quels sont les facteurs naturels et humains conduisant au statut public d'espèce invasive ? Le cas de l'ajonc d'Europe (*Ulex europaeus*) sur l'île de La Réunion. Thèse de l'Université de Rennes 1, 376p.
- Vilà M, Hulme PE. 2017. Impact of biological invasions on ecosystem services. *Springer Series in Invasion Ecology*, 354p.
- Webber, B.L., Raghu, S., & Edwards, O.R. 2015. Opinion: Is CRISPR-based gene drive a biocontrol silver bullet or global conservation threat? *Proc Natl Acad Sci USA* 112, 10565-10567. (doi:10.1073/pnas.1514258112).