

Définir une espèce envahissante

F. Moutou⁽¹⁾ & P.-P. Pastoret⁽²⁾

(1) Agence française de sécurité sanitaire des aliments (AFSSA), Laboratoire d'études et de recherches en pathologie animale et zoonoses (LERPAZ), 23 avenue du Général-de-Gaulle, 94706 Maisons-Alfort, France

(2) Organisation mondiale de la santé animale (OIE), 12 rue de Prony, 75017 Paris, France

Résumé

La définition d'une espèce envahissante peut dépendre du point de vue de l'observateur, parfois acteur lui-même. L'histoire apprend néanmoins que l'espèce qui a le plus envahi la surface de la Terre est l'espèce humaine. Aussi, avant de proposer quelques définitions, cet article décline trois exemples ou types d'exemples dans lesquels des espèces animales domestiques, des espèces animales sauvages et un micro-organisme (lutte biologique) ont été volontairement déplacés. Ceci permet d'appuyer les définitions sur des cas de figure assez différents les uns des autres. Une discussion contemporaine oppose une définition strictement biogéographique à une définition plus écologique du phénomène. Les deux sont probablement complémentaires. Dans tous les cas, ces définitions devraient rester pratiques. Les conséquences de ces déplacements d'espèces sont de divers ordres. Les impacts sanitaires ne sont pas à sous-estimer.

Mots-clés

Espèce accidentelle – Espèce envahissante – Espèce étrangère – Espèce naturalisée – Processus invasif.

Introduction

La description et l'analyse de la répartition naturelle des espèces sur la planète, dans les océans comme sur les terres émergées, représentent une discipline ancienne de la biologie. C'est la biogéographie. La compréhension des peuplements des continents et l'histoire de leur mise en place illustrent de façon souvent très démonstrative les capacités d'adaptation et d'évolution de la vie (6). Chaque région du monde est habitée par des cortèges d'espèces propres et caractéristiques. À l'échelle du temps d'une ou même de quelques vies humaines, ces répartitions apparaissent assez stables. Dans ce contexte on ne peut que remarquer la présence aujourd'hui universelle, sur pratiquement l'ensemble des terres émergées de la planète, de l'espèce humaine, partie à la découverte de tous les habitats et de tous les écosystèmes terrestres voilà quelques centaines de millénaires depuis son berceau africain (7). Après les premières vagues de peuplement qui avançaient sur des terres vierges, les mouvements humains se sont poursuivis. Certains peuples envahissaient alors les territoires voisins déjà habités, les uns remplaçant les autres et les brassages se succédant avec plus ou moins

de heurts ou de bonheur. Au début tout se faisait à pied. Les moyens de transport se sont développés avec le début de la navigation et ses diverses améliorations successives jusqu'aux « grandes découvertes » et encore un peu au-delà. La domestication du cheval est une autre étape importante. Bien plus récemment la révolution industrielle a permis une accélération de la vitesse et une intensification très importante de ces mouvements, phénomènes qui n'ont pas cessé depuis. En ce début de XXI^e siècle on estime que les transports aériens déplacent 2 milliards de passagers par an. À l'échelle de la planète, l'homme est le meilleur exemple d'espèce envahissante !

Or, il est de plus en plus évident que dès le début l'homme n'a pas voyagé seul. Il est parti avec ses parasites et ses commensaux, ses plantes vivrières ou d'ornement, ses animaux favoris, la liste s'allongeant et se diversifiant au cours des millénaires. Depuis la révolution néolithique, il y a environ 11 000 ans et la domestication de quelques espèces végétales et animales, le phénomène a pris une autre dimension (35). Certaines espèces sont peu à peu devenues universellement cataloguées comme « utiles », à développer partout où les conditions environnementales le permettaient, alors que d'autres devenaient « nuisibles »,

quelle que soit leur réalité biologique. Cela a culminé au XIX^e siècle avec, par exemple en France une démarche comme celle d'Isidore Geoffroy Saint-Hilaire (16) et la notion d'acclimatation. Le phénomène n'est sans doute pas nouveau, mais il a réellement commencé à prendre une grande échelle à cette époque.

Certaines de ces tentatives étaient soutenues par des États ou par des structures puissantes et bien organisées. Elles n'ont jamais empêché d'autres déplacements beaucoup moins importants en quantité mais dont les conséquences se font parfois sentir de manière non proportionnelle aux volumes ou aux quantités déplacés. Il s'agit du transport d'espèces extrêmement diverses, volontairement ou accidentellement, pour des motifs innombrables, mais le plus souvent personnels, donc sans volonté structurée, sans stratégie préétablie (9). Certaines de ces espèces sont qualifiées aujourd'hui d'envahissantes. Ces déplacements existent depuis toujours. Ils peuvent être le fait de seulement quelques-uns, mais les conséquences touchent parfois des communautés entières. Il est sans doute impossible de proposer une typologie unique et cohérente à tous ces déplacements tant les motifs sont variés dans le temps et dans l'espace. En schématisant, on pourrait néanmoins distinguer le déplacement volontaire d'espèces à vocation utilitaire, le plus souvent les animaux domestiques mais aussi quelques cas d'espèces sauvages dans des contextes de lutte biologique, celui des espèces dites de loisirs dont les espèces gibier et enfin les déplacements accidentels. La seule certitude est que ces voyages accompagnés sont aussi anciens que les voyages humains eux-mêmes et qu'ils se poursuivent de nos jours.

Une autre difficulté rencontrée pour définir ce phénomène est le regard bien différent que l'on peut lui porter selon le côté où l'on se place. L'acteur responsable du déplacement peut penser sincèrement enrichir le milieu de destination, tandis que son voisin peut n'y voir que l'arrivée d'une espèce exogène menaçante pour l'écosystème d'accueil. Le devenir de cette introduction est tout autant délicat à anticiper. Il peut ne rien se passer ou, au contraire, le nouvel arrivé peut se développer de manière explosive dans son environnement d'adoption, immédiatement, un peu plus tard ou beaucoup plus tard. Il peut aussi disparaître plus ou moins rapidement.

Le déplacement des espèces domestiques, végétales ou animales, est rarement considéré comme un type potentiel d'invasion biologique alors que d'un certain point de vue, c'en est un. Au niveau botanique, on peut par exemple citer la présence presque systématique de l'arbre du voyageur (*Ravenala madagascariensis*) et du flamboyant (*Delonix regia*) malgaches, du frangipanier (*Plumeria rubra*) et du cocotier (*Cocos nucifera*) probablement américains tous les deux, du filao (*Casuarina equisetifolia*) africain, du jacaranda (*Jacaranda mimosifolia*) brésilien et du badamier (*Terminalia catappa*) indien sur l'ensemble des rivages

tropicaux de tous les continents (18, 22). Ces espèces ne sont pas nécessairement envahissantes mais juste un peu banales pour un botaniste qui y voit une uniformisation et une globalisation de paysages autrefois bien plus typés. La diversité végétale naturelle de ces terres s'en trouve parfois réduite, les plantes importées étant souvent favorisées au détriment des essences locales moins considérées. Il est d'ailleurs parfois délicat de retrouver l'origine géographique précise de certaines plantes cultivées ou d'ornement tant elles ont circulé depuis des millénaires.

Une espèce végétale ornementale devenue presque cosmopolite est la corbeille d'or (*Lantana camara*), originaire d'Amérique tropicale. Elle est pourtant capable d'envahir massivement de nombreux terrains défrichés au détriment de la flore indigène. C'est une plante potentiellement toxique pour le bétail. Parmi beaucoup d'exemples possibles, on peut citer le cas d'un voyageur qui visite aujourd'hui Hong Kong (Région administrative spéciale de la République populaire de Chine). Il peut admirer des cacatoès soufrés (*Cacatua sulphurea*) volant librement dans Victoria Park (Fig. 1). Ces beaux perroquets, originaires de Sulawesi, Indonésie, s'y nourrissent des graines du fruit du jacaranda, arbre brésilien.

Si les peuplements végétaux et animaux s'uniformisent, c'est aussi le cas de leurs cortèges de micro-organismes. En effet, une catégorie particulière d'espèces envahissantes correspond aux agents potentiellement pathogènes, même si dans ce dernier cas les règles de déplacements sont comparables. Il arrive que l'on déplace volontairement un agent pathogène en tant que tel. Cependant, le plus souvent ces micro-organismes voyagent avec leurs hôtes, porteurs sains, malades ou simplement infectés. Il s'agit de vrais voyageurs « clandestins ». Les impacts sanitaires font



Fig. 1
Cacatoès de Sulawesi (*Cacatua sulphurea*), dans un jacaranda (*Jacaranda mimosifolia*), Hong Kong, Chine, espèce indonésienne échappée de captivité

© V. Besnard & F. Moutou

alors partie des conséquences possibles du déplacement, lequel peut avoir, en plus, des retombées économiques et écologiques.

Dans tous les cas de figure, la définition d'une espèce envahissante est plus facile à donner a posteriori qu'a priori. Des quantités de tentatives d'acclimatation sont restées sans suite et, probablement, seule une minorité a réussi à faire souche, mais parfois de manière spectaculaire. Cette question des invasions biologiques a émergé du champ des préoccupations des écologues depuis le milieu du xx^e siècle. Un programme international consacré à ce thème, intitulé SCOPE (Scientific Committee on Problems of the Environment) a débuté en 1982 et a duré une dizaine d'années. Plusieurs ouvrages complets ont été publiés à la suite de ces études (voir la liste dans 14 et 37). On peut distinguer quelques étapes dans le processus d'invasion en suivant le cadre conceptuel proposé par Williamson (37). Il y a d'abord l'arrivée et l'établissement d'une espèce exotique, puis la diffusion ou l'invasion proprement dite, l'équilibre et les effets, enfin il y a les implications. Ce dernier auteur précise bien que presque toutes les invasions sont liées à des importations humaines, certains auteurs associant d'ailleurs toujours les invasions biologiques à des déplacements humains. Inversement, deux exemples animaux a priori naturels et assez bien suivis, correspondent à l'arrivée, depuis les Balkans, de la tourterelle turque (*Streptopelia decaocto*) vers l'Europe de l'Ouest et la venue du pétrel fulmar (*Fulmarus glacialis*) depuis l'Islande également vers l'Europe de l'Ouest au-dessus de l'Atlantique Nord (26, 37). Dans les deux cas, les ornithologues ont été surpris. Les explications ne manquent pas, mais les responsables sanitaires n'ont pas eu à ce jour à s'en inquiéter, ce qui n'est pas le cas de toutes les invasions biologiques.

Quelques autres cas de figure un peu plus récents sont représentés par l'extension du héron garde-bœufs (*Bubulcus ibis*) qui a traversé seul l'Atlantique d'est en ouest, du grand cormoran (*Phalacrocorax carbo*) qui est bien revenu en Europe après des baisses importantes d'effectifs au début du xx^e siècle (26) ou du chacal doré (*Canis aureus*), toujours en Europe, à partir du noyau historique de présence dans les Balkans. Il est maintenant tout près d'arriver en Suisse ou en Italie (2). Dans tous les cas, connaître les processus sous-jacents à ces envahissements naturels serait évidemment extrêmement intéressant. Pourtant, c'est bien des introductions et des invasions à la suite de déplacements liés à l'homme dont il va être question ici.

Avant de proposer quelques définitions, une première partie va développer des exemples d'invasions biologiques. Il sera peut-être plus simple d'en déduire ces définitions dans un deuxième temps. Dans la discussion il sera ainsi possible de séparer les invasions biologiques d'autres

phénomènes qui peuvent y ressembler et prêter à confusion comme la migration, la fluctuation, le cycle de population et l'expansion naturelle.

Exemples

On peut décliner les exemples selon les trois grands cas de figure déjà évoqués, c'est-à-dire espèces domestiques, espèces dites de loisirs et espèces « accidentelles », souvent sauvages, et chercher des situations assez démonstratives et plutôt « universelles ». Si le plus souvent la notion d'espèce envahissante est réservée à des espèces non domestiques ou alors domestiquées mais retournées à l'état sauvage (on parle parfois de populations marronnes ou « férales »), il a semblé intéressant ici de ne pas exclure de la réflexion les animaux domestiques et toujours élevés, ceux sous contrôle. Certains épisodes invasifs peuvent en effet leur être directement attribués ou alors combiner différentes situations associant espèces sauvages et espèces domestiques. Il s'y ajoute le fait que le déplacement d'animaux domestiques est souvent encouragé alors que les conséquences sanitaires, économiques et écologiques de ces mouvements peuvent être bien plus importantes que celles associées à une espèce sauvage exotique dont quelques individus se sont échappés de captivité.

Le cas de l'espèce bovine (*Bos taurus*), l'une des plus anciennes domestiquées, permet d'illustrer l'échelle et l'importance des impacts sanitaires. Un autre exemple concerne un mammifère domestique, le porc, et l'espèce sauvage dont il est issu, le sanglier (*Sus scrofa*). Enfin, un schéma classique associe un animal domestique, le lapin, sa forme sauvage, le lapin de garenne (*Oryctolagus cuniculus*) et un virus exotique utilisé dans la lutte biologique contre cet animal, le virus de la myxomatose. Il s'agit d'exemples riches au point de vue démonstratif quant à leurs implications et que l'on espère suffisamment complémentaires de ceux qui seront présentés dans les autres chapitres de ce volume.

L'espèce bovine

Les bovins domestiques et leurs déplacements liés aux mouvements des populations humaines illustrent déjà le fait qu'un même phénomène peut faire l'objet de perceptions bien différentes selon le point de vue représenté, celui des pasteurs ou des agriculteurs par exemple. Cela permet aussi de parler de leur domestication à partir de l'espèce sauvage souche, l'aurochs (*Bos primigenius*), aujourd'hui disparue (8, 29). La répartition initiale estimée de l'aurochs devait recouvrir une partie de la zone paléarctique mais il n'est jamais arrivé en Amérique via la Béringie lors des glaciations et de l'abaissement du niveau des océans au cours de l'ère

quaternaire (34). Le Kamtchatka et l'Alaska étaient alors reliés par un isthme émergé. Les premiers hommes sont arrivés en Amérique sans bovins car ils sont passés avant sa domestication. La remontée du niveau des eaux n'a pas permis leur arrivée ultérieure. L'aurochs n'était pas non plus présent en Afrique au sud du Sahara. On pense que la domestication des bovins s'est faite à deux endroits différents, la Mésopotamie et la vallée de l'Indus, à peu près en même temps il y a au moins environ 8 000 ans. En Mésopotamie, au Proche-Orient, cela a donné les bovins sans bosse, au Moyen-Orient les bovins à bosse ou zébus (20, 21). Ensuite, les pasteurs et leurs troupeaux se sont déplacés, et, en particulier, ont envahi l'Afrique en deux vagues, d'abord avec les bovins sans bosse, puis plus récemment avec les zébus. Le remplacement des races bovines locales par des zébus se poursuit encore de nos jours avec une conséquence sanitaire et zootechnique particulière, la perte probable et prochaine de certaines races anciennes sélectionnées empiriquement sur place au cours des premiers millénaires et devenues relativement résistantes aux trypanosomiasés, ce qui n'est pas le cas des zébus.

Plus récemment, à la fin du XIX^e siècle, le mouvement de bovins domestiques entre l'Asie et l'Afrique explique l'arrivée sur ce dernier continent du virus de la peste bovine (*Morbillivirus*). Pour l'étude historique de ce phénomène on peut se rapporter aux travaux de Barrett et coll. (4) et de Blancou (5). L'introduction du virus à la suite du simple déplacement de bovins accompagnant un corps expéditionnaire a eu des conséquences écologiques, économiques, sanitaires et politiques considérables. L'éradication de la peste bovine en Afrique, et peut-être dans le monde, semble proche en ce début de XXI^e siècle (23). On peut rappeler dans ce contexte que le développement d'une épizootie de peste bovine à partir de zébus introduits en Europe via le port d'Anvers, Belgique, au début du XX^e siècle est à l'origine de la création de l'Organisation mondiale de la santé animale (OIE) en 1924. Avant cela, en Europe même, cette maladie semble toujours avoir progressé par invasions, par vagues successives, en provenance des steppes orientales mais sans jamais devenir endémique (32).

Le dernier exemple mettant en jeu des bovins domestiques est celui de la Nouvelle-Zélande où ces animaux sont arrivés avec les Européens, les premiers apparemment en 1814. Manifestement, cela explique l'arrivée concomitante de la tuberculose bovine à *Mycobacterium bovis* à une époque où la biosécurité n'existait pas réellement. Il se trouve que tout à fait indépendamment, les Européens ont aussi introduit en Nouvelle-Zélande une espèce de marsupial australien, le phalanger renard (*Trichosurus vulpecula*) pour des raisons cynégétiques et pour « enrichir » un milieu considéré comme pauvre. Les seuls mammifères présents sur l'archipel avant l'arrivée des hommes étaient deux espèces de chauves-souris (19).

Les premiers phalangers dont on ait gardé trace sont arrivés dès l'année 1868 (19). Il n'y a pas de donnée antérieure connue sur une quelconque relation entre le marsupial et la bactérie bovine. On sait aujourd'hui que le phalanger est un réservoir particulièrement efficace de la mycobactérie dans un ensemble de milieux où il s'est lui-même parfaitement installé, causant de réels soucis économiques aux élevages bovins locaux.

L'histoire de la domestication est complexe. Les détails du début de chaque tentative, du choix des espèces retenues, des lieux, du pourquoi, sont autant de questions encore en suspens. Chaque étape dans l'accroissement des connaissances permet à la fois de mieux comprendre mais aussi de réaliser la complexité du phénomène. Le bilan de la seule histoire des bovins domestiques aux côtés des pasteurs et des populations humaines concernées met en avant tous les paradoxes que l'on peut associer aux envahissements d'espèces. Il y a les introductions souhaitées, celles involontaires, parfois totalement indépendantes les unes des autres mais pouvant se retrouver sur un même territoire pour se combiner et développer des conséquences sanitaires qui peuvent être très sévères, plus ou moins rapidement, parfois longtemps plus tard. La tuberculose bovine et la peste bovine ont circulé à travers la planète avec les bovins. On peut sans doute parler d'invasion. Le virus de la peste bovine est probablement l'ancêtre de celui de la rougeole et la tuberculose bovine est une zoonose. Les impacts sanitaires de la domestication ne sont pas les moindres.

Le cas du sanglier et du porc

Le porc et le sanglier illustrent à nouveau les contours imprécis et fluctuants des introductions et des invasions biologiques. C'est aussi un domaine où les connaissances évoluent rapidement. Une récente publication sur l'histoire ancienne du porc dans l'Est de la Méditerranée fait reculer les dates connues du début du processus (36). Or le porc est un animal intéressant car on peut le trouver sous diverses formes, libre, sauvage, en élevage ; en outre, l'espèce sauvage d'origine existe toujours, contrairement au cas précédent des bovins et de l'aurochs. C'est le sanglier (*Sus scrofa*). Dans le même temps, la forme sauvage est élevée pour diverses raisons, cynégétiques, repeuplement, mais aussi production de viande. La terminologie associée n'est pas si simple. Des expressions comme « sanglier domestique », « porc sauvage », « porc retourné à l'état sauvage », « porc marron », « sanglier libre » peuvent être source de confusion, quelle que soit la langue. En français on parle parfois de « sanglochon » voire de « cochonglier » pour désigner le résultat de croisements entre les formes domestiques et sauvages ! Naturellement le sanglier occupait une grande partie de l'Eurasie tempérée, en fait la zone paléarctique des biogéographes. Il a disparu assez récemment des îles britanniques et récemment

de Cyrénaïque et du delta du Nil mais il existe toujours au Maghreb. Inversement, il est absent naturellement des îles méditerranéennes, d'Afrique au sud du Sahara, d'Amérique du Nord et d'Australie. Les « sangliers » des îles méditerranéennes représentaient des témoins intéressants du stade de domestication lors de l'arrivée des premiers humains il y a plusieurs millénaires, alors qu'en Amérique du Nord ou en Australie, les porcs marrons, c'est à dire retournés à l'état sauvage, sont les descendants des animaux introduits depuis le XVI^e siècle par les Européens. Ils sont certainement arrivés avec leurs cortèges de micro-organismes associés. La situation est encore plus complexe en Asie du Sud-Est où coexistent plusieurs espèces du genre *Sus*, déplacées depuis longtemps entre les îles de l'archipel de la Sonde. Certaines populations endémiques ont disparu, d'autres se sont hybridées entre elles ou avec des porcs domestiques, souvent libres de leurs mouvements. Les animaux de la même espèce biologique *Sus scrofa*, selon leur histoire, mais aussi selon la perception des acteurs sociaux, sont considérés comme partie intégrante du patrimoine biologique local, comme un gibier apprécié, ou comme une espèce envahissante à contrôler. Tous les points de vue ne sont d'ailleurs pas nécessairement exclusifs. Sur les îles méditerranéennes, les populations anciennes ont été peu à peu remplacées par des populations de sangliers continentaux et par des porcs domestiques de races sélectionnées. La réintroduction contemporaine du sanglier sur les îles britanniques est un phénomène intéressant à suivre (17). Dans ce contexte il devient délicat de comprendre dans quel sens des virus comme ceux de la peste porcine classique ou de la maladie d'Aujeszky circulent. L'histoire de l'arrivée du virus de la peste porcine africaine en Europe et aux Antilles est mieux connue. La présence d'une population libre de porcs sauvages ou ensauvagés sur l'île de Sardaigne rend délicate toute tentative de maîtrise. L'introduction récente du virus dans le Caucase et le sud de la Russie est une nouvelle source de préoccupation.

Les populations sauvages de sangliers peuvent représenter des réservoirs naturels pour certains agents potentiellement pathogènes porcins, voire zoonotiques, mais les populations de porcs marrons peuvent être considérées comme des réservoirs introduits, le résultat d'une invasion biologique réussie.

Espèces envahissantes et lutte biologique

Un autre cas de figure correspond à un couple assez connu maintenant, celui du lapin de garenne (*Oryctolagus cuniculus*) et du virus de la myxomatose. Leur histoire est originale. Le lapin, si commun aujourd'hui dans de nombreux pays, en nature ou en élevage, voire comme animal de compagnie, avait pourtant une répartition naturelle des plus modestes au début des temps historiques (10). La conquête d'une bonne partie des

continents par le lapin de garenne illustre la notion d'acclimatation, déjà évoquée. Il faut y ajouter la notion de gibier, qui ne se limite pas à seulement assurer des ressources en protéines, que l'on retrouve aussi pour le sanglier. L'impact du lapin en Australie a été spectaculaire (voir l'article de F. Fenner dans ce numéro). Quand à la fin du XIX^e siècle on découvre un virus sud-américain propre aux léporidés du genre *Sylvilagus* et endémique de ce continent, certains y voient rapidement l'arme idéale pour venir à bout des populations envahissantes de lapins. Autant les *Sylvilagus* sont réceptifs mais non sensibles, autant *Oryctolagus cuniculus* est sensible avec un taux de létalité qui peut être très élevé. Deux tentatives vont suivre au début du XX^e siècle, l'une officielle en Australie et l'autre privée, en France en 1952. Pour lutter contre une espèce qualifiée d'envahissante, un virus exotique est volontairement disséminé afin d'espérer une seconde invasion biologique pour éliminer ou tout du moins maîtriser la première (15). Le résultat est connu, avec tout d'abord la surprise de constater qu'il a fallu plusieurs tentatives en Australie avant d'arriver à un résultat alors qu'une seule introduction a suffi en France pour répandre le virus à travers toute l'Europe. La découverte du rôle épidémiologique des puces et des moustiques date de cette époque. La seconde constatation c'est que dans aucun des deux cas le virus ou l'hôte n'ont disparu. En termes d'invasion biologique, il s'agit donc d'un double succès ! Depuis, des études génétiques ont mis en évidence la présence simultanée de plusieurs souches virales et de plusieurs profils de sensibilité chez le lapin. À l'échelle des pays où le virus circule et où les lapins sont présents, cette double diversité génétique se maintient.

Au-delà de cet exemple, c'est peut-être la notion de lutte biologique avec introduction d'espèces exotiques qu'il faudrait reconsidérer.

Discussion

Définir une espèce envahissante

On peut maintenant essayer de proposer quelques définitions à cette notion d'espèce envahissante ainsi qu'aux étapes du processus associé. Le programme SCOPE, lancé en 1982 et déjà évoqué (37) cherchait à répondre à trois questions :

1. « Quels facteurs déterminent si une espèce peut devenir envahissante ou non ? »
2. « Quelles caractéristiques locales déterminent si un écosystème donné sera sensible ou résistant aux invasions ? »
3. « Comment développer les meilleurs systèmes de gestion en tenant compte des connaissances acquises en cherchant à répondre aux questions 1 et 2 ? »

Répondre à ces questions conduit à quelques premières tentatives de réponses. C'est ainsi qu'une définition simple serait la suivante, proposée par le projet DAISIE (Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe) (13). Une espèce est qualifiée d'envahissante quand elle colonise un écosystème dans lequel elle n'avait jamais été présente. L'échelle de temps considérée est écologique, correspond aux cycles biologiques et aux rythmes de renouvellement de générations des espèces présentes, et n'est pas évolutive. Le succès de l'invasion est augmenté si les prédateurs ou les compétiteurs de l'espèce introduite n'existent pas ou ont été éliminés. Les introductions dans des écosystèmes naturellement ou secondairement pauvres en espèces n'ont des impacts plus grands que si la diversité naturelle est élevée. L'introduction d'animaux herbivores généralistes aura probablement un impact marqué, surtout si les prédateurs ont été éliminés.

Plus récemment, une série de définitions a été proposée par Pysek et coll. (24), proches de celles que l'on retrouve dans le glossaire du projet DAISIE, qui vient d'être publié (13, voir en particulier le chapitre 14). Des informations complémentaires sur le projet DAISIE sont disponibles à l'adresse : www.europe-aliens.org.

Espèce étrangère (*alien species*)

Synonymes : exotique, introduite, non indigène, allochtone (*exotic, introduced, non-indigenous, non-native, allochthonous*). Une espèce qui n'est pas native d'une région et qui a été introduite dans cette région par des activités humaines.

Espèce accidentelle (*casual species*)

Une espèce étrangère dont la présence pérenne dans une région repose sur sa réintroduction répétée liée à des activités humaines, par exemple par culture et fuite ultérieure, lâchage dans la nature ou introduction accidentelle régulière de graines.

Processus d'invasion (*invasion process*)

Une séquence d'événements et de processus durant laquelle une espèce étrangère fait face à, et potentiellement surmonte, un certain nombre d'épreuves opposées à son installation, à sa prolifération et à sa diffusion dans une nouvelle région. La première étape est le passage de la barrière géographique entre la région source et la nouvelle localisation. L'espèce est alors appelée accidentelle. Si l'espèce arrivée réussit ensuite à se reproduire sur place elle devient naturalisée. Les espèces envahissantes sont celles capables de diffuser largement au-delà de leur point d'arrivée, dans des milieux naturels, semi-naturels ou anthropisés.

Espèce envahissante (*invasive species*)

Espèce étrangère qui atteint le stade final du processus d'invasion et qui possède la capacité de diffuser. On y associe un fort impact négatif sur la biodiversité locale, le fonctionnement des écosystèmes concernés, les paramètres socio-économiques dont l'élevage et donc la santé animale et enfin la santé publique dans les régions concernées. Le Groupe des spécialistes des espèces invasives (www.issg.org) de l'Union internationale pour la conservation de la nature (UICN/IUCN, Commission de sauvegarde des espèces) parle d'espèce étrangère envahissante (IAS, pour *invasive alien species*). Des informations sur les autres groupes de spécialistes sont disponibles à l'adresse : www.iucn.org/about/work/programmes/species/about_ssc/specialist_groups (voir aussi www.invasivespeciesinfo.gov/ pour des informations complémentaires sur les espèces envahissantes).

Espèce naturalisée (*naturalised species*)

Une espèce étrangère est considérée comme naturalisée si elle forme des populations pérennes, se reproduisant en nature et capables de se maintenir sans intervention ultérieure humaine. Elle n'est pas nécessairement invasive.

L'ensemble de ces termes illustre la difficulté de trouver une définition simple pour un processus qui peut se développer sur une certaine durée. Cela ne retire rien aux risques de conséquences négatives pour les environnements concernés par ces processus. Pour certains, il n'est d'ailleurs pas toujours simple de savoir si ces perturbations sont les causes ou les conséquences des invasions d'espèces (28).

Une discussion récente (31, 39) à la suite de deux premiers articles (30, 38) revient sur le fait qu'une espèce envahissante est nécessairement, ou non, exotique au territoire envahi. Le même exemple est utilisé par les deux parties, celui de l'étourneau européen (*Sturnus vulgaris*), en Europe, d'où il est originaire, et en Amérique du Nord où il a été introduit. Certains défendent en fait une conception biogéographique stricte du phénomène d'invasion biologique alors que d'autres ont une approche plus écologique. Le débat n'est pas clos. Quant à savoir si le phénomène d'invasion est régulé, et comment, c'est encore un autre point. En fait, c'est bien la question du comment qui est étudiée (33). L'invasion biologique n'échappe pas aux règles connues de la biologie et de l'écologie.

Les autres mouvements d'espèces animales

Pour aider à renforcer le concept d'espèces invasives on peut présenter brièvement d'autres cas de figure où des espèces animales se déplacent sans que l'on puisse parler d'invasion biologique pour autant. Il n'est pas question

d'être exhaustif ni de chercher à tout expliquer mais en voici quelques exemples.

Le schéma le plus classique est celui des migrations, bien connues chez les oiseaux (Fig. 2) et chez quelques poissons, mais il existe des espèces migratrices dans d'autres groupes zoologiques. Il s'agit de déplacements réguliers, deux fois par an chez les oiseaux, reliant des zones de reproduction aux zones d'hivernage. Les chemins du printemps et de l'automne, aller et retour, peuvent ne pas être les mêmes, mais ils se retrouvent d'une année sur l'autre.

Chez les oiseaux, mais pas seulement, on assiste de manière plus ou moins prévisible et régulière à des fluctuations de population se traduisant par des expansions passagères de l'aire de répartition, mais sans installation pérenne ultérieure. C'est le cas du jaseur boréal (*Bombycilla garrulus*), un oiseau de la taïga russe qui arrive parfois loin vers l'ouest et le sud-ouest en Europe certains hivers. Le phénomène peut être très spectaculaire (26). Il faut distinguer de ce cas de figure toutes les observations accidentelles et apparemment aléatoires d'espèces lointaines, parfois arrivées à l'occasion de phénomènes météorologiques ou apparemment égarées. Les oiseaux, capables de se déplacer vite et sur de longues distances, régulièrement suivis par des ornithologues professionnels et amateurs, représentent le groupe zoologique chez lequel ces données sont les plus fréquentes (26).

Il y a enfin les cycles de population qui se traduisent essentiellement par des variations fortes de densité d'animaux, ce qui peut les rendre visibles là où on ne les voyait pas, mais pratiquement sans augmentation de la zone de présence. C'est assez classique chez certains

campagnols (*Arvicola* spp., *Microtus* spp.) de plusieurs régions tempérées de l'hémisphère Nord (2).

Rappelons que selon les auteurs, les expansions spontanées d'aire ou les envahissements naturels seront, ou non, considérés comme des invasions.

Conclusion

La difficulté de définir de manière satisfaisante une espèce envahissante vient aussi du fait que selon le lieu, le moment, la personne, un même animal, une même plante, un même micro-organisme, sera perçu différemment. L'arrivée des espèces domestiques peut être considérée comme un progrès dans de nombreuses régions du monde mais ce n'est pas toujours le cas. La circulation associée des agents pathogènes liés à ces mêmes espèces a été, et reste encore, un très lourd tribut à payer. Il faut y associer l'impact dans les écosystèmes encore naturels ou peu modifiés des populations marronnes issues de ces troupeaux domestiques ou de ces champs cultivés. Il faut également prendre en compte le résultat d'introductions volontaires dans le cas d'opérations de lutte biologique. Dans ce dernier cas de figure, le bilan écologique, économique, voire sanitaire, peut finir par être lourd. Un exemple classique en termes de biodiversité, dans un domaine moins spectaculaire que celui des vertébrés, concerne les opérations de tentatives de contrôle d'un mollusque gastéropode terrestre par un autre. Le premier, herbivore et africain, *Achatina fulica* (Fig. 3), a été largement introduit, par exemple à Madagascar avant 1800, en Chine dans les années 1930 et aux Samoa américaines vers 1975 (1). Les motivations associent des



Fig. 2
Pigeon ramier (*Columba palumbus*), France, espèce d'oiseau dont certaines populations sont migratrices et d'autres sédentaires

© V. Besnard & F. Moutou



Fig. 3
Achatine africaine (*Achatina fulica*), Zanzibar, Tanzanie, espèce largement introduite sur les îles des océans Indien et Pacifique

© V. Besnard & F. Moutou

raisons alimentaires, des traditions liées aux pharmacopées traditionnelles et des introductions accidentelles. Il a été ensuite combattu à cause des dégâts dans les cultures à l'aide d'une espèce carnivore américaine, *Euglandina rosea*. En Polynésie le bilan a été l'extinction de toute une série d'espèces endémiques de petits escargots du genre *Partula*. A Hawaï, se sont les espèces du genre *Achatinella* qui ont disparu. Dans les deux cas il s'agissait de modèles d'études de l'évolution (37). Une étude récente recense environ 400 espèces de mollusques terrestres éteints sur des îles océaniques. Sur ce total, 234 vivaient sur des îles où *E. rosea* a été introduit et on attribue directement à cette seule espèce la disparition de 134 d'entre elles (25). L'histoire ne s'arrête pas là car l'achatine géante (*giant African snail*) joue également le rôle d'hôte intermédiaire dans le cycle d'un helminthe parasite des rats et parfois de l'homme, *Angiostrongylus cantonensis*. Or, sur les nombreuses îles où *A. fulica* a été introduit, les rats (*Rattus* spp.) l'ont également été, dans le Pacifique comme dans les îles de l'Océan indien (1, 11). Un réel problème sanitaire est donc également associé à cette introduction (1, 3).

L'accélération récente en volume, en vitesse et en intensité des échanges internationaux de toutes sortes s'accompagne d'un rythme encore jamais atteint de déplacements d'espèces. La synthèse toute récente de DAISIE (13) pour la seule Europe recense environ 11 000 espèces introduites sur ce continent. Leur niveau d'agressivité peut être variable mais certaines posent de réels problèmes.

Depuis une trentaine d'années, la communauté scientifique internationale a commencé à se préoccuper de l'impact des

espèces qualifiées d'envahissantes. Les écologues ont sans doute été parmi les premiers, avec les biogéographes, à se mobiliser. Les spécialistes de la conservation des espaces et des espèces les ont rapidement suivis. Une structure comme l'UICN affiche une position très concernée par ce phénomène, en particulier en pensant à la dégradation de la biodiversité, accélérée par l'impact de certaines espèces invasives dans des écosystèmes fragilisés, en particulier de nombreuses îles et archipels. La capacité de résilience des écosystèmes envahis semble d'autant meilleure que l'état de leur biodiversité a été conservé. Un autre aspect des invasions biologiques à ne pas sous-estimer concerne leurs impacts sanitaires. Il peut s'agir d'un effet instantané ou d'une réponse à retardement, mais dans tous les cas les conséquences peuvent être vraiment sérieuses. Là aussi, la biodiversité des écosystèmes peut s'avérer un gage de résistance à l'invasion d'un micro-organisme. Cela semble être le cas en Amérique quand on compare la richesse de l'avifaune et l'incidence de l'infection humaine par le virus de West Nile (27). Un argument indirect associe des fluctuations de densité de population d'une espèce chassée à des risques accrus d'épizootie et de transmission de micro-organismes vers une espèce domestique élevée sur les mêmes parcours (12).

Au-delà des définitions, les exemples des chapitres suivants vont illustrer le champ des exemples les plus marquants d'invasions biologiques et l'ampleur des conséquences qui leur sont associées.

Références

1. Alicata J.E. (1991). – The discovery of *Angiostrongylus cantonensis* as a cause of human eosinophilic meningitis. *Parasitol. Today*, 7 (6), 151-153.
2. Aulagnier S. Haffner P., Mitchell-Jones A.J., Moutou F. & Zima J. (2009). – Mammals of Europe, North Africa and the Middle East. A&C Black, Londres, 272 pp.
3. Barré N. & Moutou F. (1982). – Helminthes des animaux domestiques et sauvages de la Réunion. Inventaire et rôle pathogène. I. Mammifères. *Rev. Elev. Méd., vét. Pays trop.*, 35 (1), 43-55.
4. Barrett T., Pastoret P.-P. & Taylor W.P. (coord.) (2006). – Rinderpest and peste des petits ruminants. Virus plagues of large and small ruminants. Elsevier, Academic Press, Amsterdam.
5. Blancou J. (2000). – Histoire de la surveillance et du contrôle des maladies animales transmissibles. OIE, Paris, 366 pp.
6. Blondel J. (1995). – Biogéographie. Approche écologique et évolutive. Masson, Paris, 297 pp.
7. Bocquet-Appel J.-P. (2008). – La paléodémographie. Editions Errance, Paris, 192 pp.
8. Bradley D.G., MacHugh D.E., Cunningham P. & Loftus R.T. (1996). – Mitochondrial diversity and the origins of African and European cattle. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, 93, 5131-5135.
9. Bright C. (1998). – Life out of bounds. W.W. Norton & Co., New York, Londres, 288 pp.
10. Callou C. (2003). – De la garenne au clapier – étude archéozoologique du Lapin en Europe occidentale. Mémoires du Muséum national d'histoire naturelle, Tome 189, Publications scientifiques du Muséum, Paris, 360 pp.
11. Cheke A. & Hume L. (2008). – Lost land of the dodo. T & AD Poyser, Londres, 464 pp.

12. Choisy M. & Rohani P. (2006). – Harvesting can increase severity of wildlife diseases epidemics. *Proc. R. Soc. Biol. Sci.*, **273**, 2025-2034.
13. DAISIE (Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe) (2009). – Handbook of alien species in Europe. Invading nature: Springer Series in Invasion Ecology, 3. Springer, 399 pp.
14. Drake J.A., Mooney H.A., di Castri F., Groves R.H., Kruger F.J., Rejmanek M. & Williamson M. (coord.) (1989). – Biological invasions. A global perspective. SCOPE 37, John Wiley & Sons, Chichester, 525 pp.
15. Fenner F & Fantini B. (1999). – Biological control of vertebrate pests. CABI Publishing, Wallingford, Oxon, Royaume-Uni, 339 pp.
16. Geoffroy Saint-Hilaire I. (1861). – Acclimatation et domestication des animaux utiles. La Maison rustique, Paris. Réédition La Maison rustique-Flammarion, Paris, 1986, 537 pp.
17. Goulding M., Kitchener A.C. & Yalden D.W. (2008). – Wild boar. In *Mammals of the British Isles: handbook*, 4^e édit. (S. Harris & D.W. Yalden, coord.). The Mammal Society, Southampton, 561-564.
18. Heywood V.H. (1985). – Flowering plants of the world. Croom Helm, Londres, 336 pp.
19. King C.M. (coord.) (1990). – The handbook of New Zealand mammals. Oxford University Press, Auckland, 600 pp.
20. Loftus R.T., MacHugh D.E., Bradley D.G., Sharp P.M. & Cunningham P. (1994). – Evidence for two independent domestications of cattle. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, **91**, 2757-2761.
21. MacHugh D.E., Shriver M.D., Loftus R.T., Cunningham P. & Bradley D.G. (1997). – Microsatellite DNA variation and the evolution, domestication and phylogeography of taurine and zebu cattle (*Bos taurus* and *Bos indicus*). *Genetics*, **146**, 1071-1086.
22. Mathon Cl.-Ch. (1981). – Phytogéographie appliquée. L'origine des plantes cultivées. Masson, Paris, 182 pp.
23. Normile D. (2008). – Driven to extinction. *Nature*, **319**, 1606-1609.
24. Pysek P., Richardson D.M., Pergl J., Jarosik V., Sixtova Z. & Weber E. (2008). – Geographical and taxonomic biases in invasion ecology. *TREE*, **23** (5), 237-244.
25. Régnier C., Fontaine B. & Bouchet P. (2009). – Not knowing, not recording, not listing: numerous unnoticed mollusk extinctions. *Conserv. Biol.*, **23** (5), 1214-1221.
26. Svensson L., Mullarney K., Zetterström D. & Grant P.J. (2000). – L'album ornitho. Delachaux & Niestlé, Paris, 399 pp.
27. Swaddle J.P. & Calos S.E. (2008). – Increased avian diversity is associated with lower incidence of human West Nile infection: observation of the dilution effect. *PLOS One*, **3** (6), e2488, 1-8.
28. Teyssèdre A. & Barbault R. (2009). – Invasions d'espèces : cause ou conséquence de la perturbation des écosystèmes ? *Pour la Science*, **376**, 22-25.
29. Troy C.S., MacHugh D.E., Balley J.F., Magee D.A., Loftus R.T., Cunningham P., Chamberlain A.T., Sykes B.C. & Bradley D.G. (2001). – Genetic evidence for Near-Eastern origins of European cattle. *Nature*, **410**, 1088-1091.
30. Valéry L., Fritz H., Lefeuvre J.-C. & Simberloff D. (2008). – In search of a real definition of the biological invasion phenomenon itself. *Biol. Invasion*, **10**, 1345-1351.
31. Valéry L., Fritz H., Lefeuvre J.-C. & Simberloff D. (2009). – Invasive species can also be native... *Trends Ecol. Evol.*, **24** (11), 585.
32. Vallat F. (2009). – Les bœufs malades de la peste. La peste bovine en France et en Europe, XVIII^e-XIX^e siècles. Presses universitaires de Rennes, Rennes, 360 pp.
33. Valpine P. de, Cuddington K., Hoopes M.F. & Lockwood J.L. (2008). – Is spread of invasive species regulated? Using ecological theory to interpret statistical analysis. *Ecology*, **89** (9), 2377-2383.
34. Van Vuure C. (2005). – Retracing the aurochs. Pensoft, Sofia, Moscou, 431 pp.
35. Vigne J.-D. (2004). – Les origines de la culture. Les débuts de l'élevage. Le Pommier/Cité des sciences et de l'industrie, Paris, 191 pp.
36. Vigne J.-D., Zazzo A., Saliège J.-F., Poplin F., Guilaine J. & Simmons A. (2009). – Pre-Neolithic wild boar management and introduction to Cyprus more than 11,400 years ago. *Proc Natl Acad Sci. USA*, **106** (38), 16135-16138. E-pub : 18 août 2009.
37. Williamson M. (1996). – Biological invasions. Chapman & Hall, Londres, 244 pp.
38. Wilson J.R.U., Dormontt E.E., Prentis P.J., Lowe A.J. & Richardson D. (2009). – Something in the way you move: dispersal pathways affect invasion success. *Trends Ecol. Evol.*, **24** (3), 136-144.
39. Wilson J.R.U., Dormontt E.E., Prentis P.J., Lowe A.J. & Richardson D. (2009). – Biogeographic concepts define invasion biology. *Trends Ecol. Evol.*, **24** (11), 586.

