

Invasions biologiques et préservation de la biodiversité

M. Pascal⁽¹⁾, H. Le Guyader⁽²⁾ & D. Simberloff⁽³⁾

(1) Écologie des Invasions Biologiques, UMR 0985 Écologie et Santé des Écosystèmes, Institut national de la recherche agronomique (INRA), Campus de Beaulieu, bâtiment 16, 35000 Rennes, France

(2) Université Pierre et Marie Curie, UMR 7138 Systématique, Adaptation, Évolution, Case 5, 7, quai Saint-Bernard, 75252 Paris Cedex 05, France

(3) Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Tennessee, Knoxville, TN 37996, États-Unis d'Amérique

Résumé

Une discussion portant sur la définition de l'invasion biologique et de la biodiversité (concept flou ou réalité scientifique ?) permet de préciser les raisons et mobiles qui sous-tendent le récent intérêt pour les invasions biologiques. Est ensuite synthétisé un ensemble de résultats qui convergent pour indiquer que le nombre de ces dernières s'est accru de façon considérable au cours des cinq derniers siècles, que cette dynamique exponentielle ne manifeste aucun fléchissement, et que l'activité humaine est seule à l'origine du phénomène. Divers mécanismes à l'œuvre et leurs conséquences en termes de biodiversité sont évoqués dans une perspective évolutive aux trois échelles du vivant : l'écosystème, l'espèce et le gène. Le cas des îles est spécifiquement documenté pour conclure que leurs écosystèmes ont été particulièrement perturbés par les invasions biologiques et qu'elles constituent des sites privilégiés pour mettre en évidence divers mécanismes induits par ces invasions. Est également abordé l'intérêt d'une mesure particulière de gestion, l'éradication, pour identifier et quantifier l'impact d'une espèce allochtone sur des espèces autochtones, sur les mécanismes à l'œuvre et, plus généralement, sur le fonctionnement de l'écosystème. Enfin, est abordée l'étude des invasions biologiques, envisagées comme des « expériences », et constituant de rares opportunités permettant de jeter un regard nouveau sur certaines questions scientifiques fondamentales d'écologie évolutive.

Mots-clés

Biodiversité – Biologie de la conservation – Éradication – Espèce envahissante – Espèce envahissante allochtone – Évolution – Îles modèles – Invasion biologique – Science et société.

L'invasion biologique : un fait qui peut être réfuté

« Invasions biologiques » et « préservation de la biodiversité » : aborder une telle relation nécessite au préalable de fixer le contour que les auteurs accordent à chacun de ces termes, voire d'apprécier et de discuter de leur nature : concepts flous ou réalités scientifiques (74) ?

Pour les besoins d'une récente synthèse portant sur l'évolution holocène de la faune de France (97), la définition générale de l'invasion biologique livrée par Williamson (131) : « Une invasion biologique survient quand un organisme, quel qu'il soit, parvient dans un lieu situé en dehors de son aire de répartition initiale », a été restreinte en ces termes : « Une invasion biologique survient quand une espèce constitue hors de son aire de répartition initiale une ou des populations pérennes et autonomes dans les milieux naturels investis ». Si les

dimensions spatiale et temporelle de la définition de Williamson perdurent, les restrictions qui y sont apportées touchent ici le niveau taxonomique, qui est limité à l'espèce, et l'obligation de constitution de population(s) pérenne(s) dans des milieux naturels, ce qui exclut les taxons uniquement représentés par des individus maintenus en captivité. Un exemple récent permet d'illustrer cette distinction : tant que l'ibis sacré (*Threskiornis aethiopicus*), introduit en France dans des parcs zoologiques au cours de la seconde moitié du ^{xx} siècle, n'avait réalisé sa reproduction que dans ces parcs, il n'a pas été considéré comme ayant réalisé une invasion biologique sur le territoire français. En revanche, il l'a été dès qu'il s'est reproduit avec succès à l'extérieur de ces parcs, sans apport obligatoire d'individus, qu'ils proviennent des parcs ou d'ailleurs (26, 97).

C'est cette définition qui a été également retenue à l'occasion du programme européen DAISIE (Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe) qui s'est attaché à recenser la totalité des espèces animales et végétales ayant réalisé des invasions biologiques sur l'ensemble de l'Europe au cours des cinq derniers siècles (www.europe-aliens.org/). Selon cette définition, conclure à l'allochtonie ou à l'autochtonie locale d'une espèce consiste en la confrontation et l'analyse critique d'un ensemble d'informations issues de la paléontologie, de l'archéozoologie, de l'histoire, de la biogéographie et de l'écologie. Il s'agit donc d'établir un fait réfutable au sens de Popper (103), à partir d'observations.

Biodiversité : un concept flou ou une réalité scientifique ?

Thomas E. Lovejoy semble avoir été le premier à utiliser, en 1980, le terme de « diversité biologique », devenu « biodiversité » par un raccourci forgé par Walter G. Rosen en 1985, lors de la préparation du National Forum on Biological Diversity qui s'est tenu à Washington en 1986 (120). En 1988, lors de sa 17^e assemblée générale, l'Union internationale pour la conservation de la nature (UICN) en donne la définition suivante : « La diversité biologique, ou biodiversité, est la variété et la variabilité de tous les organismes vivants. Ceci inclut la variabilité génétique à l'intérieur des espèces et de leurs populations, la variabilité des espèces et de leurs formes de vie, la diversité des complexes d'espèces associées et de leurs interactions, et celle des processus écologiques qu'ils influencent ou dont ils sont les acteurs [dite diversité écosystémique]. »

Si Edward O. Wilson (132) utilise pour la première fois en 1988 le terme dans une publication scientifique en faisant le compte rendu de cette assemblée, il laisse entrevoir les difficultés de ce concept dans les nuances qui

accompagnent la définition qu'il en donne en 2000 (133) : « La biodiversité est la diversité de toutes les formes du vivant. Pour un scientifique, c'est toute la variété du vivant étudiée à trois niveaux : les écosystèmes, les espèces qui composent les écosystèmes et, enfin, les gènes que l'on trouve dans chaque espèce. »

Le niveau des espèces

Objet central de l'activité du naturaliste, la description des espèces a débuté de façon intense et rationnelle dans la seconde moitié du ^{xviii} siècle avec les voyageurs naturalistes. Elle se poursuit actuellement et met au jour régulièrement un grand nombre d'espèces nouvelles dont une très large majorité demeure inconnue du grand public. Cependant, au début des années 1980, de manière contemporaine à l'émergence du concept de biodiversité, un événement important va bouleverser les perspectives du naturaliste. En 1982, Terry Erwin (45, 46) tue de manière instantanée tous les arthropodes d'un arbre isolé de la forêt amazonienne au moyen d'un brouillard contenant un insecticide violent : le nombre d'espèces d'insectes issus de ce seul arbre est du même ordre de grandeur que celui des espèces d'insectes connues pour l'ensemble du continent nord-américain. L'estimation réalisée à partir du nombre d'espèces actuellement décrites (1,8 million) vole alors en éclats et les chiffres de 10, 50, voire 100 millions d'espèces sont avancés. Le désaccord sur l'ordre de grandeur de cette estimation témoigne de l'incapacité à la cerner (85, 86). En conséquence, le rêve des naturalistes – décrire exhaustivement l'ensemble des espèces, les répertorier et les classer – s'éloigne et nécessite une tout autre force de frappe que celle de quelques naturalistes isolés réalisant, sans trop de moyens, des missions de courte durée. En outre, on perçoit de façon aiguë que la majorité des espèces vivent dans les régions tropicales et équatoriales, régions du globe économiquement les plus pauvres et qui voient leur environnement le plus menacé. Cela signifie qu'au moment où s'élargit de façon considérable la perception de l'étendue de la biodiversité spécifique, il faut s'interroger activement sur l'intérêt que revêt sa protection et sur les modalités à mettre en place.

Le niveau des écosystèmes

Le niveau écosystémique, abordé plus récemment que le précédent, fait l'objet des travaux des écologistes qui cherchent à identifier, comprendre et quantifier les relations que les organismes vivants d'un écosystème entretiennent entre eux et avec les composantes physico-chimiques des milieux. La connaissance de ces relations fonctionnelles est indispensable, car, dans l'état actuel des connaissances, la seule liste des espèces hébergées par

un écosystème ne permet pas d'en « reconstruire » la structuration et l'organisation. Les deux niveaux de description, espèce et écosystème, sont donc nécessaires. En termes de conservation, il est en général plus judicieux de protéger l'écosystème auquel appartient une espèce menacée que de se focaliser sur l'espèce elle-même. C'est surtout la biologie de la conservation qui a fait émerger ces considérations (75).

Le niveau des gènes

Sur les traces de Charles Darwin (37), la génétique des populations enseigne que la variabilité intra-spécifique est une donnée importante pour quantifier la « santé » d'une espèce car c'est cette variabilité qui donne prise à la sélection naturelle. À une forte variabilité intra-spécifique sera donc associée une grande probabilité de faire face avec succès aux fluctuations de l'environnement. En d'autres termes, il ne peut y avoir évolution s'il n'y a pas de variabilité. C'est ainsi qu'en 1966, Hubby et Lewontin (58) écrivaient :

« Une pierre angulaire de la théorie de l'évolution par changement graduel est que le taux d'évolution est absolument limité par le degré de variation génétique dans la population en évolution. [...] il est clair que le changement génétique causé par la sélection naturelle présuppose des différences génétiques déjà existantes, sur lesquelles la sélection naturelle opère. En un sens, la description de la variation génétique dans une population est une donnée fondamentale des études de biologie évolutive et elle est nécessaire pour expliquer l'origine et le maintien de cette variation et pour en prédire les conséquences évolutives. »

L'environnement dans lequel évolue une espèce est non seulement physico-chimique, mais également biologique, et toute variation au sein de l'un ou l'autre de ces compartiments constitue une pression de sélection plus ou moins forte à son égard. Par le jeu de leurs interactions réciproques, les espèces coévoluent.

C'est par ce mécanisme que l'objet des travaux des généticiens, les gènes, est relié à celui des écologistes, qui souhaitent comprendre et quantifier les relations qu'entretiennent entre elles les espèces d'un écosystème. Pour une espèce donnée, cet ensemble de relations constitue la partie « biologique » de l'hyperespace de sa niche écologique. Le fonctionnement « biologique » d'un écosystème est régi par le réseau de relations qu'entretiennent les niches écologiques de l'ensemble de ses espèces. Comme toute espèce interagit avec d'autres au sein d'un écosystème, le concept de « niche écologique vide » souvent évoqué relève de l'absurde, et la venue d'une espèce nouvelle redistribuera inmanquablement les cartes au sein de ce réseau,

car elle interagira obligatoirement avec diverses composantes biologiques et physico-chimiques de son milieu d'accueil. Chaque ressource est toujours utilisée, ne fût-ce que par des décomposeurs, telles les bactéries en phase ultime.

Deux espèces en interaction exercent donc des pressions de sélection l'une sur l'autre. À titre d'exemple, une coévolution entre une espèce hôte et son parasite entraînera une meilleure adaptation de la première (par ex., défense immunitaire), qui sera compensée par une meilleure adaptation du parasite (augmentation de ses capacités d'inhibition des défenses immunitaires de l'hôte, par ex.). En dépit de l'évolution de l'un et l'autre partenaires du couple, leur niveau de « relation » reste inchangé. C'est en 1973 que le nom de « Reine Rouge » a été donné par Leigh Van Valen (123) à ce phénomène, en se référant à la situation d'Alice, le célèbre personnage de *La Traversée du miroir* de Lewis Carroll : devant subitement courir aux côtés de la Reine Rouge, Alice l'interroge sur les raisons de cet ordre et reçoit la réponse suivante : « Ici, vois-tu, tu dois courir de toutes tes forces, juste pour rester à la même place. » Si cette « place » correspond à la situation de l'espèce dans l'écosystème, et la course au processus évolutif, l'analogie se tient (28, 29). Mais pour qu'il y ait course, que l'« espèce » perde au gré de son évolution, il faut qu'il y ait variabilité génétique. La connaissance et la protection de cette variabilité sont donc essentielles pour la conservation de la biodiversité.

Par ailleurs, cette variabilité est utilisée par l'homme depuis la révolution néolithique qui a vu l'avènement de l'agriculture et de l'élevage. Actuellement, les agronomes recherchent toujours, au sein de souches sauvages, des gènes à même d'améliorer les capacités de variétés cultivées à résister à des pathogènes ou à des conditions particulières de culture (par ex., 8, 12, 44). Des gènes peuvent être introduits par génie génétique dans des espèces très différentes à des fins qui peuvent être sans rapport avec l'agronomie, comme la synthèse de molécules à usage médical ou l'extraction de métaux à partir de minerai. La biodiversité est alors considérée comme un gigantesque réservoir de gènes d'intérêt agronomique (23), zootechnique, médical ou industriel.

Si le terme de biodiversité demeure le même, les raisons qui sous-tendraient une éventuelle politique de sa conservation sont alors économiques et bien éloignées de celles évoquées par les biologistes systématiciens, écologistes et généticiens. Au vu des objectifs et des résultats du Sommet « Planète Terre » de Rio de 1992 (92), on peut avancer que c'est le mobile économique – et donc politique – qui est devenu majeur, prenant le pas sur le scientifique. La préservation de ressources prime sur la conservation de patrimoines.

Les difficultés majeures pour un scientifique

Écosystèmes, espèces, gènes : des niveaux différents, mais loin d'être indépendants. Que dire d'un objet scientifique que l'on ne sait pas quantifier ? Décrire la biodiversité dans son ensemble signifie connaître à la fois les écosystèmes, les espèces et les gènes, ces deux derniers posant depuis longtemps de graves problèmes quant à leurs définitions (72, 73). Autant dire un objet dont il est certain que la totalité de ses composants est inaccessible. Et, d'ailleurs, cela a-t-il un réel intérêt ?

De telles lacunes dans les connaissances générales entraînent, en corollaire, l'incapacité à répondre à nombre de questions essentielles en rapport avec la préservation de la biodiversité : peut-on établir le nombre minimal d'espèces nécessaire pour avoir un écosystème fonctionnel ? Peut-on établir un seuil de polymorphisme au-dessous duquel une population n'est plus viable ? Rien n'est moins certain et, si quelques cas sont bien étudiés, il est bien difficile de généraliser.

Par ailleurs, le travail du biologiste se fait à chacun de ces trois niveaux avec des approches et des outils particuliers. Autant de sous-disciplines biologiques, autant de spécialités, pour beaucoup à la pointe de la science. Au flou du concept, s'ajoute donc une multiplicité d'approches et de techniques.

Si les trois niveaux de la biodiversité ont été choisis en fonction des connaissances de la biologie, c'est également en fonction de finalités affichées, à savoir la biologie de la conservation d'une part et la préservation des ressources génétiques d'autre part. Ces finalités d'ordres politique et économique ont pris le pas sur les difficultés conceptuelles. Pourra-t-on les surmonter ?

À défaut de les surmonter, tout du moins dans l'immédiat, le scientifique interrogé et sollicité sur diverses facettes d'un domaine que l'on pourrait qualifier de « pré-scientifique » se trouve dans la situation de l'expert, situation à laquelle la science académique ne l'a guère préparé. Sans entrer dans le détail, si la qualité d'expert est attribuée à un scientifique par l'entité qui le sollicite, ce dernier a tout loisir de la décliner. S'il l'accepte, cela signifie qu'il considère qu'il est à même d'émettre des avis fondés sur un argumentaire documenté et cohérent et qu'il accepte également un éventuel débat contradictoire. Quoi qu'il en soit, les décisions prises au terme d'une expertise reviennent à ses commanditaires et l'expert ne peut être tenu responsable de leurs conséquences, qu'elles soient jugées positives ou non, à la condition de n'être pas intervenu directement ou indirectement dans la prise de décision, après avoir émis son avis, et ceci, quelles que soient ses convictions profondes. C'est cette démarche qui, par exemple, prévaut au sein des agences sanitaires françaises, lesquelles dissocient l'expertise qui relève de

leur domaine, de la décision, qui revient aux gestionnaires. S'il ne s'agit pas ici de réaliser une expertise, c'est pourtant dans cet esprit que vont être exposés, structurés dans le temps et l'espace, un ensemble de faits jugés majeurs en rapport avec les invasions biologiques.

Invasion biologique : un processus ancien, récemment accéléré par l'homme

La vie n'a pas attendu l'homme pour voyager et le processus de l'invasion biologique tel que défini plus haut est intervenu dès son apparition, il y a plus de trois milliards d'années (16, 53). Toutefois, si Charles Darwin (37) évoque l'invasion biologique dans *De l'Origine des espèces*, son ouvrage fondateur de 1859, il faudra attendre un siècle pour que l'accélération du rythme de ces invasions et la publication par Charles Elton du premier ouvrage spécifiquement dédié à cette question, *The ecology of invasions by animals and plants* (43) attirent l'attention sur le problème des invasions. Ce siècle de latence témoigne de l'évolution rapide de la dynamique du processus dont ce siècle a été témoin.

En effet, si les invasions biologiques ont toujours existé, l'homme joue un rôle indéniable et majeur de propagateur d'espèces et fait franchir à certaines d'entre elles des barrières qui leur étaient totalement étanches par le passé. Le cas particulier des vertébrés est très instructif à ce propos. S'il s'agit d'un taxon modeste en termes de nombre d'espèces, comparé à celui des insectes par exemple, il fait depuis longtemps l'objet d'une attention particulière de la part de nombreuses disciplines scientifiques, dont l'archéozoologie ; l'histoire de son peuplement français, par exemple, est bien étudiée et solidement documentée. L'une des conclusions d'un ouvrage récent déjà évoqué (97) est que la fréquence des invasions biologiques est demeurée en France inférieure à une invasion par siècle pendant les onze premiers millénaires de l'Holocène (-9200 à 1600), pour s'élever à 136 pour ces cinquante dernières années. Cette remarquable tendance a été récemment confirmée à l'échelle de l'Europe, son caractère exponentiel ne montrant aucun fléchissement (51).

Quittant le cas particulier des vertébrés, le projet européen DAISIE a rendu ses conclusions en janvier 2009. La plus « synthétique » de ces conclusions fait état de l'introduction en Europe d'au moins 11 000 espèces végétales et animales au cours des cinq derniers siècles (59). Pendant la même période, 6 000 espèces au moins ont été introduites sur la partie continentale des États-Unis d'Amérique (William Gregg, Jr, communication personnelle). Abordant par un seul exemple le cas

particulier des îles, en 1995, Morat *et al.* recensaient 3 322 espèces végétales indigènes en Nouvelle-Calédonie (88), dont 77 % endémiques de l'île (60, 61). En 2006, Meyer *et al.* (87), actualisant les synthèses de MacKee (82) et de Gargominy *et al.* (50), estimaient compris entre 1 410 et 1 570 le nombre d'espèces végétales allochtones naturalisées sur cette île, au sens des botanistes. Le tiers de l'actuel peuplement végétal de la Nouvelle-Calédonie est donc constitué par des espèces introduites au cours des deux derniers siècles, à de très rares exceptions près.

Le nombre des exemples pourrait être multiplié, mais quelles conclusions générales peut-on tirer des seuls cités ici ?

- Ces synthèses sont récentes et s'appuient sur un ensemble de travaux entrepris au cours des vingt dernières années. Elles sont la conséquence d'un programme dévolu aux invasions biologiques qui a été initié pendant les années 1980 sous les auspices du Comité scientifique sur les problèmes environnementaux de l'*International Council of Scientific Unions*. Il déclencha une prise de conscience globale du phénomène (117) et aboutit à une déclaration forte sur la nécessité de combattre les invasions biologiques lors de la Convention sur la biodiversité qui a été ouverte à la signature lors du Sommet « Planète Terre » de Rio en 1992 ;

- toutes ces synthèses font état d'un nombre important d'invasions ;

- ces invasions sont réalisées par une grande variété de taxons végétaux et animaux ;

- la fréquence des invasions au cours des 500 dernières années présente un caractère exponentiel sans aucun signe de fléchissement ;

- l'activité humaine est à l'origine de la quasi-totalité de ces invasions récentes.

Invasions biologiques : l'action de l'homme prend depuis peu une dimension planétaire

Si l'activité humaine est à l'origine de la quasi-totalité des invasions biologiques récentes, il est curieux de noter qu'*Homo sapiens* ne figure jamais sur les listes d'espèces ayant réalisé une invasion biologique. C'est ainsi qu'il aurait dû figurer au nombre des espèces partiellement allochtones de la faune holocène de vertébrés de France dans l'ouvrage de Pascal *et al.* consacré à ce sujet (97), dans la mesure où il s'est installé en Corse après le début de cette période (125). Au cours des quinze derniers millénaires, une durée extrêmement brève à l'échelle des temps géologiques, il a considérablement augmenté son aire de

répartition. Il y a 14 000 ans, il s'implantait dans les Amériques (52) ; il y a 10 000 ans, il débutait la colonisation des grandes îles méditerranéennes (125) ; il y a 5 000 ans, des communautés humaines d'Indonésie débutaient une migration orientale, colonisant tous les archipels du Pacifique jusqu'à Hawaï, l'île de Pâques et la Nouvelle-Zélande (84), mais également occidentale, s'implantant à Madagascar et aux Comores (121). Plus récemment, dans les cinq derniers siècles, les Européens s'installèrent, il est vrai pas toujours de façon définitive, sur une large proportion des îles subantarctiques (30).

À ces diverses occasions, l'homme introduisit délibérément sur les nouveaux sites colonisés nombre d'espèces ressources, et ceci tout particulièrement après l'avènement de l'agriculture et de l'élevage, ainsi que de nombreuses espèces introduites de manière involontaire, dont des commensales. L'exemple des espèces de rongeurs commensaux, par ordre chronologique d'entrée en scène, le rat noir (*Rattus rattus*) et la souris grise (*Mus musculus*), le rat du Pacifique (*R. exulans*) et enfin, le rat surmulot (*R. norvegicus*), toutes originaires d'Asie, est exemplaire à cet égard. En moins de trois millénaires, les Polynésiens introduisirent le rat du Pacifique sur tous les archipels du Pacifique où ils se sont installés (84). D'après certains auteurs, ce rongeur aurait constitué une ressource alimentaire, au moins dans la phase initiale de la colonisation (83). La synthèse pionnière d'Atkinson (2) qui mériterait une réactualisation, enseigne que le rat noir et le rat surmulot ont été introduits fortuitement dans 82 % des archipels du monde au cours des cinq derniers siècles. S'il s'agit là d'événements intervenus dans les îles, les continents n'ont pas été à l'écart du phénomène.

Il y a 12 000 ans, la souris grise s'installait en Palestine, au moment de la sédentarisation de l'homme, de la systématisation de l'usage et du stockage de céréales de cueillette et de la construction des premiers villages (7). Elle parvient à Chypre dès la fin du IX^e millénaire (35), mais ne colonisa l'Europe de l'Ouest qu'à l'Âge du Fer, vers le milieu du I^{er} millénaire av. J.-C. (34). Les témoignages avérés les plus anciens de la présence du rat noir hors d'Asie proviennent à ce jour d'Égypte et remontent au milieu du II^e millénaire av. J.-C. (5). Par la suite, c'est à une date relativement récente et, semble-t-il partout postérieure à la fin du Néolithique, qu'il colonisa le pourtour de la Méditerranée en commensal de l'homme. En effet, si un reste de l'Âge du Bronze trouvé dans le lac de Neuchâtel (108) témoignerait d'incursions précoces, probablement sans lendemain, c'est seulement à la fin du I^{er} millénaire av. J.-C. qu'on enregistre la présence de populations stables dans le Bassin occidental de la Méditerranée. Son arrivée en Corse est datée avec précision et se situe entre le IV^e et le II^e siècle av. J.-C. (126), époque contemporaine de son arrivée à Pompéi. Dès le I^{er} siècle après J.-C., le rat noir fait son apparition en Europe occidentale non méditerranéenne où il reste cantonné dans

des foyers urbains portuaires, et ce n'est qu'à partir du bas Moyen Âge que sa fréquence d'apparition dans le produit des fouilles archéologiques augmente pour atteindre 100 % à partir du XIV^e siècle (5, 6). Quant au rat surmulot, dernier venu, originaire de Chine septentrionale ou de Mongolie, il n'est pas exclu qu'il soit parvenu en Occident un peu avant le XVIII^e siècle (24, 25). Cependant, les données des naturalistes de cette époque donnent suffisamment de précisions sur les dates d'arrivée de l'espèce dans les grands ports d'Europe du Nord pour qu'on puisse affirmer qu'une phase d'invasion décisive est intervenue au XVIII^e siècle (127). Voici donc pour l'Europe et partiellement l'Afrique, mais, dès la moitié du XVI^e siècle, le rat noir et la souris grise, puis le rat surmulot ont été introduits par les navigateurs européens en Amérique du Nord et du Sud, puis en Australie.

Ces quelques exemples témoignent donc du rôle récent de l'homme dans l'invasion par diverses espèces de milieux terrestres et dulçaquicoles d'îles et de continents. Mais qu'en est-il des milieux marins ? Les inventaires et la biogéographie des espèces peuplant les divers milieux marins du globe sont beaucoup moins aboutis que ceux des milieux terrestres et dulçaquicoles. Quelques cas particuliers sont cependant bien documentés comme, à titre d'exemple, l'introduction involontaire de l'huître « portugaise », *Crassostrea angulata*, entre les XVI^e et XVIII^e siècles au Portugal (15, 91). Cependant, le chapitre consacré à ce sujet par le programme européen DAISIE fait état de 737 introductions d'espèces marines dans les eaux européennes au cours des cinq derniers siècles, la plus ancienne, celle de *Mya arenaria*, pouvant remonter à la période 1245-1295, mais n'étant avérée de façon fondée qu'au XVI^e siècle (49).

À nouveau, le nombre des exemples pourrait être multiplié, mais quelques conclusions générales peuvent d'ores et déjà être tirées des exemples examinés :

- en 15 000 ans, l'espèce humaine a considérablement augmenté son aire de répartition ;
- elle a introduit dans son sillage, volontairement ou non, des individus de nombreuses espèces ;
- ces individus ont fondé des populations pérennes dans la quasi-totalité des écosystèmes du globe, qu'ils soient continentaux, insulaires ou marins.

Conséquences des invasions biologiques sur la biodiversité

Les étapes d'une invasion biologique

Percevoir les conséquences des invasions biologiques sur la biodiversité nécessite d'évoquer les processus généraux qui

président à la réalisation d'une invasion. Richardson *et al.* en 2000 (105), et plus récemment Lockwood *et al.* en 2007 (77) identifient quatre étapes principales qui conduisent à une invasion, chacune associée au franchissement d'un obstacle. Tout d'abord, il s'agit pour l'espèce candidate de voir parvenir ses fondateurs sur le nouveau site : le succès de l'opération, quand elle s'opère par la médiation de l'homme, sera d'autant plus grand que la durée du voyage sera courte. La forte augmentation récente de la rapidité des transports maritimes et aériens favorise donc l'arrivée à bon port d'éventuels fondateurs. La seconde étape consiste en l'établissement des fondateurs. Pour ce faire, ils doivent découvrir les ressources locales indispensables à leur survie et trouver le moyen de les exploiter. La troisième étape, la « naturalisation » des botanistes, implique le franchissement des différentes barrières susceptibles d'interdire la reproduction locale des fondateurs. Enfin, la quatrième étape est la conquête d'espaces nouveaux par dispersion à partir du site d'introduction.

Ce découpage du processus d'invasion laisse entrevoir quelques difficultés majeures quant à la perception globale que l'on peut avoir de son ampleur et de ses conséquences. En effet, les informations disponibles portent pour l'essentiel sur les succès d'invasion, la plupart des échecs passant inaperçus (112). Parmi les nombreuses espèces parvenues hors de leur aire de répartition initiale, certaines disparaissent avant d'avoir établi des populations et, parmi celles qui y sont parvenues, certaines disparaissent avant d'entamer la phase de dispersion. Dans ces conditions, comment peut-on déterminer la probabilité qu'une introduction récente aboutisse à une invasion ? Par ailleurs, le temps écoulé entre la naturalisation et la dispersion peut être long : les conséquences de l'introduction d'une espèce peuvent donc n'apparaître que très tardivement. Beaucoup d'interrogations d'importance comme celles qui viennent d'être évoquées ne peuvent actuellement recevoir de réponse satisfaisante. C'est pourquoi la fameuse règle des 10 % émise par le botaniste Williamson (131) fait actuellement l'objet de vifs débats. Cette règle, fondée sur l'examen d'un ensemble de tentatives d'introductions végétales en Grande-Bretagne, énonce que seules dix tentatives d'introduction sur cent environ sont couronnées de succès et que parmi cent de ces dernières, seules dix environ posent « problème ». En effet, pour plusieurs taxons cette règle ne se vérifie pas, et, à titre d'exemple, Jeschke (62) met en évidence un pourcentage plus important que prévu d'établissement de populations pérennes d'oiseaux et de mammifères suite à des introductions.

Invasions biologiques et diversité spécifique

Dans la remarquable synthèse de ses plus de trente années de travaux d'archéologie dans les îles d'Océanie, Steadman

(119) estime de façon convaincante que l'homme, en colonisant ces îles et en y introduisant le porc, le chien, le rat du Pacifique et le coq de Bankiva a provoqué en moins de cinq millénaires l'extinction de 641 à 1778 espèces d'oiseaux. Ce nombre, comparé à celui des espèces actuelles estimé à près de 9 000 par De Juana (39), fait dire à Steadman qu'il s'agit de la plus vaste extinction de vertébrés provoquée par l'homme. Par ailleurs, il a été établi que, depuis 1600, les invasions biologiques ont été à l'origine de 90 % des 30 espèces de reptiles et amphibiens dont l'extinction est documentée (56), de 93 % des 176 espèces ou sous-espèces d'oiseaux (66) et de 81 % des 65 espèces de mammifères (21). Si le cas des vertébrés est particulièrement documenté, ce qui a permis la production de synthèses, le phénomène a également été mis en évidence pour d'autres taxons comme celui des gastéropodes terrestres dont le riche cortège d'espèces endémiques des îles du Pacifique a été réduit de façon drastique dès l'apparition des Polynésiens.

Robert Barbault rapporte que, se promenant en compagnie du parasitologue Claude Combes, ce dernier avisant un pigeon lui a dit « Pour toi, c'est un pigeon ; pour moi, c'est d'abord une communauté de parasites ! » (10). Ceci traduit le fait que tout animal et toute plante héberge un cortège de parasites, bactéries et virus. En conséquence, son introduction s'accompagne de celle de ce cortège. Par le passé, quand les transports étaient lents, les individus porteurs d'agents pathogènes avaient peu de chance de parvenir sains et saufs à bon port à moins d'être porteurs sains, ce dernier phénomène expliquant probablement les spectaculaires épidémies de peste à *Yersinia pestis* du Moyen Âge en Europe suite à l'arrivée du rat noir, son réservoir, et de la puce du rongeur, son vecteur (4). L'augmentation de la vitesse des transports modernes accroît la probabilité d'arrivée d'individus infectés. Ceci contribue à expliquer que 37 % et 27 % des maladies émergentes sévissant chez les animaux sauvages résultent d'introductions, avérées ou probables respectivement, d'agents pathogènes (41). Au-delà du rôle de « passeur », une espèce nouvelle pour un écosystème peut également accueillir des pathogènes de cet écosystème (par ex., 101) et, en constituant un nouveau réservoir, augmenter l'effectif de leurs populations, mais également accroître leur dispersion et leur aire de répartition, ce qui n'est pas sans conséquences pour des espèces locales (27, 29). Enfin, la coévolution des nouveaux couples hôte-agent pathogène peut s'accompagner d'une évolution de la pathogénicité à l'égard des diverses espèces locales (63).

Le rôle des invasions biologiques dans un nombre très important d'extinctions récentes ne fait donc pas de doute. Faut-il pour autant parler de « 6^e extinction » comme l'évoque le titre de l'ouvrage de Richard Leakey et Roger Lewin (71) qui fait référence aux cinq extinctions majeures mises en évidence par les paléontologues (38) ? Appeler « 6^e extinction » la crise actuelle n'est acceptable

que si celle-ci est comparable par sa nature et son ampleur à celles décrites par les paléontologues. Ces derniers, ne pouvant recenser les extinctions et apparitions au niveau systématique de l'espèce pour des raisons méthodologiques, l'ont fait au niveau de la famille. Or, combien de familles ont disparu au cours des quinze derniers millénaires ? Poser la question, c'est y répondre, et associer à l'érosion actuelle de la biodiversité spécifique la dénomination de « 6^e extinction » est quelque peu abusif. La catastrophe est tout autre et il conviendrait plutôt de s'en réjouir tout en gardant à l'esprit que les recensements réalisés par l'UICN sont inquiétants et que la Liste rouge des espèces menacées (122) prête à réfléchir, car au-delà des extinctions « consommées » se profilent celles à venir. Il est instructif à cet égard d'enrichir le propos relatif à l'avifaune des archipels de Polynésie en mentionnant que parmi les 28 espèces d'oiseaux terrestres endémiques de Polynésie française encore présentes, sept ont le statut d'espèce vulnérable, sept sont considérées en danger d'extinction et cinq en danger critique d'extinction. Cela signifie que 68 % des espèces de cette avifaune « relique » sont de nos jours menacées (54). Enfin, s'il est vrai qu'à chacune des cinq extinctions majeures des paléontologues a succédé, à l'échelle des temps géologiques, une explosion de vie avec apparition de nouveautés, doit-on considérer ces extinctions comme « bénéfiques » ou non ? Nos sociétés sont-elles prêtes à accepter un pari sur un tel terme quand on sait qu'à ce jour, l'espérance de vie des sociétés humaines n'a guère excédé quelques millénaires ?

Invasions biologiques et gestion : le cas des îles

C'est sur les îles, entités dotées d'écosystèmes simples, que les conséquences des invasions biologiques sont les plus nettement perceptibles.

Les îles « vraies » ou îles océaniques n'ont jamais été en contact avec un continent. Biogéographes et écologistes intègrent souvent dans cette catégorie, les îles qui l'ont été par le passé, à l'échelle des temps géologiques, comme la Nouvelle-Calédonie, la Corse ou la Sardaigne. Cet isolement total ou très ancien a pour conséquence que la diversité spécifique des communautés animales et végétales insulaires est réduite au regard de celle des zones continentales proches de superficie comparable. Certains groupes systématiques et/ou fonctionnels y sont absents, phénomène baptisé *disharmony* par Carlquist (20). Les chaînes trophiques insulaires s'en trouvent simplifiées. Enfin, les îles hébergent un nombre important d'espèces endémiques (90, 130). Ces dernières ayant longtemps évolué sans subir les pressions de sélection induites par les espèces continentales, elles sont dépourvues ou ont perdu une bonne part des défenses morphologiques, chimiques et comportementales à l'égard, entre autres, des mammifères introduits, qu'ils soient carnivores ou

herbivores (3, 13, 17, 69). En conséquence, l'important nombre d'extinctions d'espèces évoqué précédemment s'est produit en majorité sur les îles (11, 14, 32) et souvent en relation avec des invasions biologiques. C'est ainsi que l'extinction de 55 % des espèces d'oiseaux insulaires intervenue depuis 1600 a eu pour cause des invasions biologiques (124).

Les introductions d'espèces ont donc eu un impact beaucoup plus important sur les diversités spécifiques insulaires que sur celles des continents. C'est pour enrayer le risque de voir encore disparaître de nombreuses espèces endémiques, qu'un grand nombre d'opérations de gestion à but environnemental menées au cours du dernier demi-siècle à l'encontre d'espèces introduites se sont déroulées sur des îles. C'est en particulier le cas d'une mesure de gestion drastique, l'éradication. Deux autres raisons, l'une technique, l'autre relevant de la recherche, ont convergé pour que les îles soient le site privilégié de telles opérations. Tout d'abord, la surface limitée de beaucoup d'entre elles a laissé penser, à juste titre, qu'il y serait plus facile d'obtenir l'élimination d'une espèce que sur le continent, et leur isolement permettait d'espérer une forte réduction du risque de recolonisation par l'espèce éliminée. Par ailleurs, une éradication constitue une expérience à l'échelle d'un écosystème, ce qui n'est guère envisageable sur les continents, sauf cas particulier. Enfin, le suivi post-éradication qui permet d'identifier et de quantifier l'impact de l'espèce éliminée sur les espèces autochtones et, plus globalement, sur le fonctionnement de l'écosystème, est plus facile à réaliser avec succès sur des îles aux écosystèmes caractérisés par un réseau trophique simplifié que sur les continents. Il est à noter également que, si les écosystèmes insulaires réagissent rapidement à l'agression provoquée par l'introduction d'une espèce, on peut s'attendre à ce qu'ils réagissent tout aussi rapidement à son élimination. Enfin, les îles sont souvent regroupées en archipel et un tel ensemble offre autant de témoins et de réplicats potentiels à l'expérience (22, 31, 94).

C'est ainsi que 48 îles pour le moins ont été libérées de leur population de chats marrons, la plus vaste étant l'île subantarctique Marion (Afrique du Sud, 290 km²) (89), tandis que 120 îles ont été libérées de leur population de chèvres, la plus vaste étant l'île Flinders (Australie, 1 329 km²) (19). C'est ainsi également que parmi les 344 tentatives d'éradication des populations de *Rattus* commensaux, 318 ont été couronnées de succès. Le rat surmulot a été éliminé de 104 îles, le rat noir de 159 et le rat du Pacifique de 55, la plus vaste de ces îles étant respectivement dans chaque cas Campbell (Nouvelle-Zélande, 113 km²), L'Hermitte (Chili, 10 km²) et Hauturu (Nouvelle-Zélande, 31 km²) (57).

La littérature dévolue aux conséquences des éradications est abondante. Nous n'en évoquerons que quelques

exemples démonstratifs, issus pour beaucoup d'une récente synthèse (80). En 1958, K.E. Stager (118) éradiqua la population de porcs de l'atoll de Clipperton, situé à 1 000 km des côtes mexicaines. Les populations de fous masqués (*Sula dactylatra*) et de fous bruns (*S. leucogaster*) de cette île, qui comptaient respectivement moins de 150 et moins de 500 individus à l'époque de l'éradication, se sont accrues pour atteindre, en 2003, les effectifs de 112 000 et de 25 000 oiseaux respectivement, faisant de ce très modeste atoll le site hébergeant la plus vaste colonie mondiale de fous masqués et la seconde de fous bruns (102). Dans les cinq années qui ont suivi l'éradication du rat surmulot de l'île de Trielen dans l'Archipel de Molène (Finistère), le nombre de couples nicheurs de pipit maritime (*Anthus petrosus*), de troglodyte mignon (*Troglodytes troglodytes*) et d'accenteur mouchet (*Prunella modularis*) a été multiplié par six, trois et deux respectivement, alors que celui des 13 autres espèces d'oiseaux terrestres de l'île demeurait remarquablement stable (65). Suite à l'éradication de la population de rats noirs de l'île Lavezzi et de ses îlots périphériques (Corse), le succès de reproduction du puffin cendré (*Calonectris diomedea*) passa de 47 % à 87 % (96) et un résultat comparable a été obtenu pour le puffin d'Audubon (*Puffinus lherminieri*) sur la réserve naturelle des îlets de Sainte-Anne en Martinique, après élimination du même rongeur (93). La totale destruction des nids de tortues imbriquées (*Eretmochelys imbricata*) de l'îlet Fajou en Guadeloupe fut interrompue dès l'année qui suivit l'éradication de la population de mangoustes de Java (*Herpestes auropunctatus*) (79). Ces diverses expériences ont permis de préciser l'ampleur de l'impact d'une espèce allochtone sur des espèces autochtones.

Une éradication peut également révéler un niveau d'interaction insoupçonné entre une espèce introduite et des espèces locales. C'est ce qui s'est produit à l'issue d'éradications de populations insulaires de rats surmulots en Bretagne. En effet, l'indice d'abondance de la musaraigne des jardins (*Crocidura suaveolens*) a été plusieurs fois décuplé sur l'île Bono (Archipel des Sept-Îles) et sur l'île de Trielen (Archipel de Molène) comme celui de la musaraigne musette (*Crocidura russula*) sur l'île Tomé, voisine de l'Archipel des Sept-Îles (98). Par ailleurs, un dispositif de piégeage reconduit à l'identique pendant 12 années consécutives sur une île voisine dépourvue de rats surmulots (Béniguet, Archipel de Molène) a montré que l'indice d'abondance de la musaraigne des jardins n'y variait que dans un rapport de un à cinq sur cette période de temps (95).

Ces quelques exemples montrent que :

– l'éradication de populations insulaires d'espèces introduites est du domaine du possible ;

- la superficie des îles traitées est en constante augmentation ;
- les résultats attendus peuvent parfois dépasser les prévisions.

Ceci n'a pas échappé aux gestionnaires et un engouement certain pour les éradications voit le jour actuellement. Cependant, chaque opération doit être pensée et maîtrisée, et il ne faut pas mésestimer l'indispensable et importante préparation en amont. En effet, il est non seulement nécessaire d'établir que les conditions logistiques, techniques, humaines (y compris sociologiques) et financières sont réunies pour en garantir le succès, mais également que l'élimination de l'espèce n'aura pas un effet plus désastreux que son maintien. Cela pourrait être le cas si l'espèce visée assure au sein de l'écosystème une fonction essentielle que remplissait par le passé une espèce autochtone disparue, ou si elle limite une autre espèce introduite dont l'impact peut être important. Quelques échecs retentissants sont évoqués, entre autres, par Loope *et al.* (78). Apprécier ce risque nécessite de disposer d'inventaires préalables détaillés des espèces autochtones et allochtones et d'une bonne perception de leurs rôles respectifs dans le fonctionnement de l'écosystème. Enfin, il faut que les raisons à l'origine de l'éradication soient clairement établies et que soit prévue la vérification des conséquences attendues de l'éradication afin de bénéficier du retour de l'expérience (31). En d'autres termes, dans l'état actuel des connaissances, chaque opération d'éradication représente un cas particulier.

Les écosystèmes insulaires sont donc réputés sensibles aux agressions car dotés d'un équilibre « fragile » (81, 111, 114). C'est au demeurant plutôt d'instabilité que de fragilité qu'il faudrait parler, et la différence entre une île et son proche continent relèverait plutôt d'une différence de dynamique de l'instabilité que d'une stabilité dans un cas et d'une instabilité dans l'autre. L'effectif des populations continentales étant important, leur inertie est grande et leur évolution lente. C'est le cas contraire pour les îles, ce qui expliquerait le fort taux d'endémisme qui y règne, mais laisse entendre qu'il s'y produit un fort taux d'extinction et parallèlement un fort taux d'apparition, ce dernier étant, au demeurant, difficile à mettre en évidence.

Invasions biologiques et préservation de la biodiversité

Des finalités d'ordre politique et économique ont présidé à l'émergence du concept de biodiversité et le cadre contraignant de la seule science, bien limitée en la matière,

invite à s'en évader. Deux points de vue complémentaires peuvent contribuer à cette évasion. Il s'agit de celui de Pierre Hadot (55), philosophe et historien de l'Antiquité qui a publié en 2004 un ouvrage sur le concept de « dévoilement de la Nature » et d'Heinrich Rickert (1863-1936), un logicien et épistémologue néo-kantien de la charnière des XIX^e et XX^e siècles (106, 107).

Hadot a structuré son ouvrage en deux parties, chacune associée à une attitude qui pilote une méthode d'étude de la nature résumée comme suit dans la conclusion de son ouvrage :

« Tout au long de notre récit, nous avons pu observer deux attitudes fondamentales à l'égard des secrets de la nature : l'une volontariste, l'autre contemplative. Nous avons mis la première sous le patronage de Prométhée, qui, en se consacrant au service des hommes, dérobe, par la ruse ou la violence, les secrets divins... Magie, mécanique et technique se situent dans cette tradition, et, par ailleurs, elles ont pour fin, chacune à sa manière, de défendre les intérêts vitaux de l'homme... Quant à l'autre attitude, nous l'avons mise sous le patronage d'Orphée. Cette fois, si la nature veut se cacher, c'est notamment parce que la découverte de ses secrets est un danger pour l'homme. En intervenant techniquement dans les processus naturels, l'homme risque de les troubler, et pire encore, de déclencher des conséquences imprévisibles. Dans cette perspective, c'est l'approche philosophique ou esthétique, le discours rationnel et l'art, deux démarches qui ont leur fin en elles-mêmes et qui supposent une attitude désintéressée, qui seront les meilleurs moyens de connaître la nature. À côté de la vérité scientifique, il faudra ainsi admettre une vérité esthétique qui procure une authentique connaissance de la nature. »

La combinaison de ces deux attitudes, à priori fortement antinomiques (le fait que l'attitude orphique soit possible en recherche fondamentale, en économie et en politique est souvent passé sous silence) ne serait-elle pas une solution à la difficulté intrinsèque de la définition de la biodiversité qui n'appartient pas exclusivement au cercle de la science ? L'attitude prométhéenne correspondrait à l'étude du fonctionnement des écosystèmes, à l'analyse de la biodiversité spécifique, à la protection des ressources génétiques, à la vision économique des choses... L'attitude orphique renverrait à la conservation d'espèces phares, de paysages, de lieux mythiques, mais également à celle de la biodiversité des villes et des agroécosystèmes. Réconcilier les deux approches, les mener en parallèle sans les séparer devrait aboutir à une harmonie de l'esthétique et du scientifique.

Rickert, s'opposant à la classification, classique et non pertinente, qui distingue les sciences dites de la nature (physique, chimie, biologie) des sciences dites de l'esprit (psychologie, histoire...), établit une distinction entre

celles qui recherchent des lois générales et celles qui se focalisent sur des cas particuliers, des singularités :

« Afin d'obtenir deux concepts purement logiques, et ainsi purement formels,... j'ai [Rickert] moi-même cherché à formuler ainsi le problème logique fondamental que constitue une classification des sciences à partir de deux méthodes : la réalité devient nature quand nous l'envisageons sous l'aspect de l'universel, elle devient histoire quand nous l'envisageons sous l'aspect du particulier et de l'individuel ; et je tiens par conséquent à mettre en opposition le procédé généralisant de la science de la nature et le procédé individualisant de l'histoire. »

C'est sur cette base que Rickert propose une classification en sciences de la nature et sciences de la culture, tout en reconnaissant que certaines se situent au carrefour des deux.

Ces deux points de vue, l'un portant sur la facette « biologique », l'autre, sur l'épistémologie, montrent la confusion qu'engendre un concept trop englobant comme celui de biodiversité.

La biodiversité et sa préservation, science de la nature, ou science de la culture ? Paraphraser Rickert revient à dire que la biodiversité et sa préservation relèvent des sciences de la nature quand envisagées sous l'aspect de l'universel, et de l'histoire, science de la culture, quand envisagées sous l'aspect du particulier et de l'individuel. À titre d'exemple, quand les politiques et les gestionnaires posent aux scientifiques les deux questions fondamentales relevant de la biologie des invasions : « quelles sont les caractéristiques d'une espèce candidate à une invasion biologique à effets pervers ? » et « quelles sont les caractéristiques des écosystèmes particulièrement permissifs et sensibles aux invasions biologiques ? », on attend une loi générale permettant d'y répondre sans ambiguïté. Quand les mêmes acteurs interrogent sur les modalités à mettre en œuvre pour sauver le martin chasseur (*Todiramphus gambieri*) de l'atoll de Niau aux Tuamotu, espèce endémique réduite à une soixantaine d'individus et soumise à la prédation du chat et de deux espèces de *Rattus*, on s'intéresse à la particularité de cette espèce. Répondre à cette question nécessitera d'intégrer non seulement des connaissances d'ordre écologique, mais également l'histoire de la venue sur cette île des prédateurs mammaliens.

Évoquer l'histoire, c'est faire ressurgir la grande oubliée qui sous-tend le concept de biodiversité, la théorie de l'évolution, qui enseigne que chaque espèce, chaque gène, chaque écosystème est le résultat d'une histoire, histoire qui explique leur singularité. Ceci met en lumière la difficulté à parler de biodiversité ; que dire de général si ce n'est des éléments d'écologie, de génétique des

populations ou de structure du génome ? Et n'est-ce pas plutôt le singulier qui est fascinant, en biodiversité ? Ce singulier, qui ne prend son sens qu'à la lumière de l'évolution, pour paraphraser Theodosius Dobzhansky (42).

Les invasions biologiques : un renouveau conceptuel

Les invasions biologiques constituent des expériences en soi, même si les « artisans » ou leurs « descendants » ont souvent omis de nous léguer des éléments essentiels du « protocole expérimental » (94, 99). Penser les invasions en termes d'expériences qui se doivent d'être interprétées dans le cadre de la biologie évolutive a fait l'objet d'un article de Sax *et al.* (109), qui identifie une série de questions auxquelles les biologistes sont susceptibles d'apporter une réponse, réponse qui ne serait pas sans intérêt pour les politiques et gestionnaires.

La saturation en espèces des écosystèmes

Une interprétation de l'équilibre entre apparition et disparition d'espèces dans la théorie de MacArthur et Wilson sur la colonisation des îles (81) repose sur l'hypothèse que les écosystèmes se «aturent» en espèces. Les seuls cas de saturation bien démontrés concernent des surfaces inférieures au mètre carré, ce qui met en question la généralisation des observations (9, 129). Par ailleurs, de nombreuses données sur l'évolution des faunes et des flores insulaires, comme, à titre d'exemple, l'évolution récente de la composition de la flore de Nouvelle-Calédonie évoquée plus haut, autorisent à s'interroger sur la validité de cette hypothèse.

La compétition est rarement cause d'extinctions à court terme

Ce fait bien démontré, tant pour des espèces végétales que pour des invertébrés marins, doit sans doute trouver son explication dans la durée. En effet, l'extinction d'une espèce largement représentée, du fait d'une espèce compétitrice introduite prend probablement des centaines, voire des milliers d'années. Cependant, la compétition peut engendrer de rapides disparitions locales de populations et le phénomène est probablement beaucoup plus fréquent que l'extinction. *A contrario*, de multiples extinctions rapides d'espèces endémiques, conséquences de l'introduction de prédateurs ou de pathogènes, sont bien documentées, tout particulièrement sur les îles. Il est donc important de conserver à l'esprit que tous ces

mécanismes, y compris la compétition, sont à l'œuvre et importants dans la sélection naturelle qui pilote l'évolution.

Des communautés apparaissent souvent par tri écologique (*fitting*)

Des études récentes semblent montrer que des assemblages d'espèces à l'histoire évolutive hétérogène se constituent par tri écologique, au gré de variables biotiques et abiotiques, et que, quand l'adéquation apparaît (*fitting*), peu importe leur passé, la communauté écologique fonctionne. Ceci signifie que des espèces allochtones peuvent trouver leur place dans une communauté sans entraîner une catastrophe. Les écosystèmes insulaires sont pour beaucoup formés d'espèces qui n'ont pas obligatoirement un long passé évolutif commun, comme l'ont montré, par exemple, Schoener *et al.* (110). Cependant, toute communauté « fonctionne », même au sein d'un écosystème dévasté. Des chaînes trophiques fonctionnent et l'énergie circule, mais aucun effort systématique n'a été entrepris pour déterminer si de telles communautés rapidement constituées présentent des caractéristiques différentes de celles qui, établies depuis longtemps, résultent de coévolutions (115).

Un changement génétique adaptatif peut se produire rapidement

Si des changements génétiques se produisent en quelques années au laboratoire ou en réponse à des pressions d'origine anthropique, comme l'apparition de résistances aux agents phytosanitaires et antiparasitaires, il a été démontré que des changements aussi rapides peuvent également se produire dans la nature en réponse à des pressions de sélection, qu'il s'agisse d'espèces introduites ou d'espèces autochtones confrontées à des allochtones. Comprendre et apprécier la vitesse de ces évolutions permettraient de répondre et de faire évoluer, sans doute, les questions des gestionnaires relatives aux tentatives de maintien artificiel de la diversité génétique au sein de populations gérées.

De sévères goulots d'étranglement ne s'opposent pas à une adaptation rapide

Un goulot d'étranglement se produit lors d'une diminution sévère de l'effectif d'une population. En particulier, il se produit quand le nombre de fondateurs d'une population introduite est faible et a pour conséquence, en théorie, une réduction de la diversité génétique de la population sous l'effet de la dérive, du moins si son effectif demeure réduit. Cette réduction de la diversité spécifique est à même d'amenuiser les capacités d'adaptation de l'espèce à ses

nouvelles contraintes environnementales. Si de tels goulots d'étranglement ont été mis en évidence dans des populations introduites (par ex., 1), il y a également des cas où des populations issues d'un très petit nombre de fondateurs ne manifestent pas (par ex., 64) ou peu le phénomène. De telles populations y auraient échappé en raison d'un rapide accroissement de leur effectif. Par ailleurs, des populations peuvent résulter de multiples introductions d'origine géographique variée, ce qui leur permet d'extérioriser une forte variabilité génétique et il n'est pas rare que cette variabilité soit supérieure à celle observée dans l'aire de répartition initiale de l'espèce (par ex., 68). Dans de telles situations, la population introduite devrait voir augmenter sa capacité d'évoluer en réponse à des changements environnementaux.

« L'enveloppe climatique » ne peut prédire l'aire qu'occupera une espèce suite à son introduction

La distribution géographique initiale d'une espèce est sous la dépendance combinée de pressions environnementales physiques et biologiques et des capacités de dispersion de l'espèce. Comme il est très difficile d'apprécier la valeur et le niveau d'interaction des variables biologiques, ainsi que d'en établir la hiérarchie, c'est une « enveloppe climatique » établie sur la base des valeurs des seules variables physiques qui sert à prédire l'aire de répartition qu'une espèce introduite est susceptible d'occuper (par ex., 100), ou de prédire l'évolution de cette aire de répartition en réponse aux changements climatiques (36). L'observation de la dispersion de plusieurs espèces introduites montre que de telles prédictions peuvent se révéler totalement erronées (48). En effet, les modèles de niches écologiques fondés sur l'enveloppe climatique ne tiennent compte ni des interactions de l'espèce introduite avec les espèces de son aire d'origine ou de la zone d'introduction, ni des possibilités qu'offre l'évolution et peuvent donc se révéler totalement inadaptés pour prédire le succès ou l'échec d'une introduction, ou les proportions dans lesquelles les aires de distribution seront affectées par l'évolution climatique.

Le temps qui sépare l'introduction de l'invasion est souvent considérable

Dans de nombreux cas, le temps qui sépare l'introduction de l'invasion est considérable et les raisons à l'origine du phénomène demeurent le plus souvent mystérieuses ; Sax *et al.* (109) ne font pas mention de ce phénomène, qui peut couvrir plusieurs dizaines d'années et constitue une caractéristique de bien des invasions. Bien que le phénomène ait été remarqué de longue date (33), aucune explication donnée à ce jour n'a de portée générale. Des travaux ont montré que de tels délais, dont la cause est longtemps demeurée mystérieuse, étaient dus à de subtils

changements environnementaux, à la lenteur de la montée de pression de propagules, à la venue de nouveaux propagules porteurs de nouveaux gènes ou à l'arrivée d'espèces mutualistes initialement absentes (116). Quoi qu'il en soit, de nombreux cas n'ont pas reçu d'explication et la fréquence du phénomène complique les stratégies de gestion parce que son existence implique qu'une espèce introduite ne peut être ignorée, même si elle ne semble pas entraîner de conséquences nécessitant sa gestion.

Une nouvelle hypothèse : le patron de spécialisation au sein d'une communauté influence sa résistance à l'implantation d'une espèce allochtone

Sax *et al.* (109) mettent l'accent sur la récente hypothèse émise par Callaway *et al.* (18), qui suggère que les invasions biologiques seront favorisées si prédateurs et pathogènes autochtones ont tendance à être spécialistes et, en conséquence, ne s'attaqueront pas aux nouveaux venus, et si les espèces mutualistes locales sont généralistes, ce dont pourront tirer profit les nouveaux venus. Callaway et ses co-auteurs ont fourni des éléments convaincants couvrant divers aspects de cette hypothèse à partir de plusieurs exemples d'invasions de prairies par des espèces particulières. Cependant, il sera difficile de rassembler des données quantitatives sur de multiples systèmes afin de tester rigoureusement cette hypothèse. Sa généralisation, passage obligé pour une importante hypothèse scientifique, et son intégration dans le cadre de l'élaboration des textes régissant les introductions d'espèces et la gestion des populations introduites, apparaissent lointains.

Que conclure en termes de biodiversité des diverses facettes de ce renouveau conceptuel ? Les écosystèmes n'étant pas saturés, ils sont susceptibles d'accueillir des nouveaux venus et par ce jeu de s'enrichir. Dans certains cas, les nouveaux venus s'intégreront dans l'écosystème sans générer de perturbations majeures, en particulier des disparitions d'espèces, à la condition de n'être ni prédateur, ni pathogène (ni vecteur ou réservoir de pathogènes) d'espèces autochtones dominantes ou clés de voûte de l'écosystème d'accueil (voir également 113). Malheureusement, un grand nombre d'invasions de par le monde ont été le fait de tels prédateurs, pathogènes, vecteurs, réservoirs et, pire encore, ceux-ci ont été majoritairement des généralistes. Par ailleurs, les écosystèmes les plus riches présentent une forte proportion d'espèces spécialistes, ce qui, d'après l'hypothèse, tend à favoriser le succès d'invasions biologiques et à accroître leurs impacts. Ces invasions étant surtout le fait d'espèces généralistes, leur proportion augmente dans l'écosystème pendant que celle des spécialistes décline et cette tendance est accentuée par l'introduction de prédateurs et de pathogènes. À terme, les écosystèmes s'enrichissent en

espèces généralistes, s'appauvrissent en spécialistes et se banalisent. Quammen (104) imagine un monde dominé partout par les mêmes « mauvaises graines », le terme s'appliquant dans ce cas aussi bien aux végétaux qu'aux animaux.

En guise de conclusion

Nul doute que le nombre d'invasions biologiques se soit considérablement accru au cours des dix derniers millénaires et particulièrement au cours des cinquante années qui viennent de s'écouler ; nul doute que leur fréquence ne montre aucun ralentissement et qu'elles se sont produites dans tout type d'écosystème, qu'il soit terrestre, dulçaquicole, marin, continental ou insulaire ; nul doute que nombre d'entre elles a eu des conséquences importantes sur le fonctionnement des écosystèmes d'accueil, sur les peuplements animaux et végétaux provoquant des raréfactions d'espèces allant à l'extinction locale, voire totale, et induisant des modifications génétiques ; nul doute enfin que l'homme est depuis peu le seul acteur à leur origine, à de rares exceptions près.

Voici plus de 50 ans que des scientifiques ont une intuition profonde de ces faits (voir notamment 43) ; mais ce n'est que depuis 25 ans que les invasions biologiques constituent réellement un thème de recherche (117), ce qui en fait un domaine de la science tout récent et le développement des concepts, méthodes et outils nécessaires à la gestion de ces invasions l'est encore plus. De nos jours encore, l'effort consenti à ces sujets est sans commune mesure avec l'importance du phénomène et les équipes de recherche impliquées demeurent réduites et souvent peu soutenues quand elles œuvrent sur des invasions biologiques sans conséquences majeures immédiates pour l'économie et la santé publique. Néanmoins, l'importance des conséquences des invasions biologiques est maintenant largement perçue internationalement, en particulier dans le domaine sanitaire, les processus à l'œuvre dans beaucoup d'invasions sont bien connus et leur gestion et les conditions de succès des mesures de gestion sont de mieux en mieux cernées.

Nul doute que l'espèce humaine ait usé et tiré bénéfice du processus de l'invasion biologique en introduisant volontairement des espèces végétales et animales dès l'apparition de l'agriculture et de l'élevage, ce qui lui a permis de disposer de ressources trophiques importantes et disponibles tout au long de l'année. Ceci a eu pour conséquence l'augmentation de ses effectifs, dont est résulté un accroissement substantiel de son aire de répartition.

Pourquoi donc ce revirement de perception qui, du plébiscite des jardins d'acclimatation au XIX^e siècle (76), est passée à une méfiance confinant parfois au refus total d'envisager l'introduction d'espèces, qu'elle soit volontaire ou non ? Sans doute en raison de la perception acquise par un nombre croissant de personnes de l'ampleur récente prise par le phénomène et de certaines de ses conséquences. Sans doute aussi parce qu'à cette récente perception est associée celle, vécue, d'une croissance de la vitesse d'évolution de milieux familiers ou emblématiques, témoin d'une instabilité de la « nature » inconfortable, car perçue à l'échelle du temps de l'individu.

Or, l'instabilité est une caractéristique du vivant, des gènes, des individus de leur naissance à leur mort, des populations, des écosystèmes, bref, de la biodiversité. Peut-on définir une instabilité optimale ? Cette question a-t-elle un sens, pour le moins dans le cadre de l'évolution ? Rien n'est moins certain et, si la paléontologie nous enseigne qu'elle a pu grandement varier à l'échelle des temps géologiques, la science est pour l'heure bien démunie pour répondre à cette question.

Si la différence entre une île et son proche continent relève d'une différence de dynamique de l'instabilité, le fort impact des agressions anthropiques qui y est observé ne préfigure-t-il pas ce qui va se passer sur les continents ? La multiplication des introductions d'espèces, l'une des trois causes majeures de perte de biodiversité à l'échelle mondiale (40, 128), ne va-t-elle pas atteindre un seuil au-delà duquel se mettra en place sur les continents une dynamique similaire à celle observée sur les îles ? Cette spéculation est purement quantitative, mais le parallèle entre île et continent peut se poursuivre en évoquant une seconde cause majeure de perte de biodiversité évoquée par Diamond (40) et Vitousek *et al.* (128), la fragmentation des habitats. Cette fragmentation confère à des espaces continentaux des caractéristiques qui ne sont pas sans rappeler celles des îles. En isolant des populations, ce processus en réduit les effectifs locaux, fait chuter leur inertie et augmente leur instabilité. En quoi cette instabilité accrue augmenterait-elle le nombre d'extinctions et, si c'est le cas, selon quels processus, est loin d'être clair (47, 70). Au-delà de l'effet propre à chacune des deux causes de perte de biodiversité évoquées, c'est donc leur synergie qui rapproche de façon déterminante la situation des continents face aux invasions biologiques de celle des îles. Cette démarche conduit à conclure que le modèle insulaire est probablement le plus pertinent pour aborder les mécanismes induits par les invasions biologiques aux trois niveaux de complexité du vivant. ■

Par ailleurs, si la génétique prédit que l'espèce humaine a fortement réduit sa probabilité d'extinction immédiate en augmentant de façon spectaculaire son aire de répartition, d'une part, et ses effectifs, d'autre part, que penser de la nature et de l'importance des pressions qu'exercent sur elle les composantes de l'écosystème urbain qu'elle a généré et qui tend à héberger l'essentiel de ses populations ? En effet, ce type d'écosystème présente quelques caractéristiques communes avec les écosystèmes insulaires, faible diversité spécifique et dysharmonie, par exemple. En leur sein, les interactions qu'entretient l'espèce humaine avec le vivant s'en trouvent fortement raréfiées. Quelles seront les conséquences de cette réduction d'interaction ?

Outre leurs conséquences environnementales, les invasions biologiques peuvent avoir des conséquences économiques et en santé publique et vétérinaire. L'homme serait donc sans doute avisé de réduire, dans toute la mesure du possible, les introductions involontaires liées à ses activités et de n'envisager des introductions volontaires qu'à la lumière de solides expertises scientifiques fondées sur les expériences passées en l'absence de règles générales. Cette même expertise serait nécessaire pour établir les stratégies de restaurations écologiques impliquant la gestion d'espèces allochtones. La pertinence de ces expertises sera d'autant meilleure que s'accroîtront les connaissances issues de l'étude des nombreuses « expériences » que constituent les invasions biologiques, « expériences » que l'éthique réprouverait d'entreprendre dans l'état actuel de nos connaissances.

Coda

Quand Rudyard Kipling, prix Nobel de littérature 1907, prête au « Chat qui s'en va tout seul » dans *Les histoires comme ça* (67) les paroles suivantes « Je suis le chat qui s'en va tout seul, et tous lieux se valent pour moi » n'avait-il pas l'intuition de la formidable capacité d'adaptation du félin qui a investi à la suite de l'homme un nombre considérable d'îles ? Par ailleurs, dans le contexte de l'histoire, Kipling ne fait pas mystère que, de son point de vue, c'est le chat qui a « domestiqué » l'homme et non le contraire. Liberté poétique ou paradoxe fertile que l'anthropocentrisme régnant considère inconsciemment absurdes et se refuse en conséquence d'envisager ?

Invasiones biológicas y conservación de la diversidad biológica

M. Pascal, H. Le Guyader & D. Simberloff

Resumen

Al reflexionar sobre la definición de 'invasión biológica' y de 'diversidad biológica', queda claro por qué la cuestión de las invasiones suscita últimamente gran interés en los círculos ecologistas. Muchos estudios demuestran que en los últimos cinco siglos ha aumentado radicalmente el número de invasiones, que este crecimiento exponencial no está próximo a estabilizarse y que la única razón que explica este fenómeno es la actividad humana. Los autores exponen un gran número de mecanismos desde una óptica evolutiva y describen sus repercusiones sobre la diversidad biológica en los tres niveles de la vida: los genes, las especies y los ecosistemas. El caso de ciertas islas demuestra que los ecosistemas insulares son especialmente vulnerables a los daños derivados de una invasión. Asimismo, las islas constituyen 'laboratorios' para dilucidar el tipo de consecuencias de una invasión. Los autores reflexionan sobre uno de los métodos importantes para enfrentarse al fenómeno: la erradicación. El hecho de erradicar a los invasores ayuda a entender su repercusión sobre las especies autóctonas y sobre el funcionamiento del ecosistema. De hecho, cabe entender las invasiones biológicas como 'experimentos' que ofrecen la rara oportunidad de ayudar a responder a ciertos interrogantes científicos fundamentales.

Palabras clave

Ciencia y sociedad – Conservación de la diversidad biológica – Erradicación – Especie foránea invasora – Especie invasora – Evolución – Invasión biológica – Islas.



Bibliographie

1. Abdelkrim J., Pascal M. & Samadi S. (2005). – Island colonization and founder effects: the invasion of Guadeloupe islands by ship rats (*Rattus rattus*). *Molec. Ecol.*, **14**, 2923-2931.
2. Atkinson I.A.E. (1985). – The spread of commensal species of *Rattus* to oceanic islands and their effect on island avifaunas. In *Conservation of island birds* (P.J. Moors, édit.). International Council for Bird Preservation, Technical Publication, Cambridge, 35-81.
3. Atkinson I.A.E. (2001). – Introduced mammals and models for restoration. *Biol. Conserv.*, **99**, 81-96.
4. Audouin-Rouzeau F. (2003). – Les chemins de la peste. Le rat, la puce et l'homme. Presses Universitaires de Rennes, Rennes, France, 371 pp.
5. Audouin-Rouzeau F. & Vigne J.-D. (1994). – La colonisation de l'Europe par le rat noir (*Rattus rattus*). *Revue de Paléobiol.*, **13** (1), 125-145.
6. Audouin-Rouzeau F. & Vigne J.-D. (1997). – Le rat noir (*Rattus rattus*) en Europe antique et médiévale : les voies du commerce et l'expansion de la peste. *Anthropozoologica*, **25-26**, 399-404.
7. Auffray J.-C., Tchernov E. & Nevo E. (1988). – Origine du commensalisme chez la souris domestique (*Mus musculus domesticus*) vis-à-vis de l'homme. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **307**, 517-522.
8. Bai Y. & Lindhout P. (2007). – Domestication and breeding of tomatoes: what have we gained and what can we gain in the future? *Ann. Bot.*, **100** (5), 1085-1094. E-pub. : 23 août 2007.
9. Baldi A. & MacCollin D. (2003). – Island ecology and contingent theory: the role of spatial scale and taxonomic bias. *Global Ecol. Biogeogr.*, **12**, 1-3.
10. Barbault R. (1994). – Des baleines, des bactéries et des hommes. Éditions Odile Jacob, Paris, p. 155.

11. Bell B.D. (1978). – The Big South Cape Island rat irruption. *In* The ecology and control of rodents in New Zealand nature reserves (P.R. Dingwall, I.A.E. Atkinson & C. Hay, édit.). Department of Lands and Survey, Wellington, Nouvelle-Zélande, 33-46.
12. Benz B.F. (2001). – Archaeological evidence of teosinte domestication from Guilá Naquitz, Oaxaca. *Proc. natl Acad. Sci. USA*, **98** (4), 2104-2106.
13. Billing J. (2000). – Control of introduced *Rattus rattus* L. on Lord Howe Island. II: The status of warfarin resistance in rats and mice. *Wildl. Res.*, **27**, 655-658.
14. BirdLife International (2000). – Threatened birds of the world. Lynx Edicions and BirdLife International, Barcelone & Cambridge.
15. Boudry P., Heurtebise S., Collet B., Comette F. & Gérard A. (1998). – Differentiation between populations of the Portuguese oyster, *Crassostrea angulata* (Lamarck) and the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* (Thunberg), revealed by mtDNA RFLP analysis. *J. experim. mar. Biol. Ecol.*, **226**, 279-291.
16. Briggs D. & Crowther P. (édit.) (1997). – Paleobiology. Blackwell Science, Oxford.
17. Brown K.P. (1997). – Predation at nests of two New Zealand endemic passerines; implications for bird community restoration. *Pacific Conserv. Biol.*, **3**, 91-98.
18. Callaway R.M., Thelen G.C., Alex Rodriguez A. & Holben W.E. (2004). – Soil biota and exotic plant invasion. *Nature*, **427**, 731-733.
19. Campbell K.J. & Donlan C.J. (2005). – A review of feral goat eradication on islands. *Conserv. Biol.*, **19**, 1362-1374.
20. Carlquist S. (1966). – The biota of long-distance dispersal. I. Principles of dispersal and evolution. *Q. Rev. Biol.*, **41**, 247-270.
21. Ceballos G. & Brown J.H. (1995). – Global patterns of mammalian diversity, endemism and endangerment. *Conserv. Biol.*, **9**, 559-568.
22. Chapuis J.-L., Barnaud G., Bioret F., Lebouvier M. & Pascal M. (1995). – L'éradication des espèces introduites, un préalable à la restauration des milieux insulaires. Cas des îles françaises. *Nature Sciences et Sociétés*, **3** (Hors série), 51-65.
23. Chauvet M. & Olivier L. (1993). – La biodiversité, enjeu planétaire ; préserver notre patrimoine génétique. Éditions Sang de la terre, Paris, 413 pp.
24. Cheylan G. (1984). – Le rat surmulot, *Rattus norvegicus*. *In* Atlas des mammifères sauvage de France. S.F.E.P.M. et S.F.F. Muséum national d'histoire naturelle, Paris, 188-189.
25. Clark G., Costantini L., Finetti A., Giorgi J., Jones A., Reese D., Sutherland S. & Whitehouse D. (1989). – Food refuse from Tarquinia. *Pap. Br. School Rome*, **57**, 201-321.
26. Clergeau P. & Yésou P. (2006). – Behavioural flexibility and numerous potential sources of introduction for the sacred ibis: causes of concern in western Europe? *Biol. Invasions*, **8**, 1381-1388.
27. Combes C. (1995). – Interactions durables. Écologie et évolution du parasitisme. Masson, Paris, 524 pp.
28. Combes C. (1998). – Leigh Van Valen et l'hypothèse de la Reine Rouge. *In* L'évolution (H. Le Guyader, édit.). Belin (Bibliothèque Pour la Science), Paris, 128 pp.
29. Combes C. (2001). – L'art d'être parasite. Flammarion (Champs, n° 545), Paris, 348 pp.
30. Convey P. & Lebouvier M. (2009). – Environmental change and human impacts on terrestrial ecosystems of the sub-antarctic islands between their discovery and the mid-twentieth century. *Pap. Proc. Roy. Soc. Tasmania.*, **143** (1), 1-12.
31. Courchamp F., Chapuis J.-L. & Pascal M. (2003). – Mammal invaders on islands: impact, control and control impact. *Biol. Rev.*, **78**, 347-383.
32. Cox G.W. (1999). – Alien species in North America and Hawaii. Impacts on natural ecosystems. Island Press, Washington, DC, 387 pp.
33. Crooks J.A. (2005). – Lag times and exotic species: The ecology and management of biological invasions in slow-motion. *Écoscience*, **12**, 316-329.
34. Cucchi T., Vigne J.-D. & Auffray J.-C. (2005). – First occurrence of the house mouse (*Mus musculus domesticus* Schwartz & Schwartz, 1943) in the Western Mediterranean: a zooarchaeological revision of subfossil occurrences. *Biol. J. Linnean Soc.*, **84**, 429-445.
35. Cucchi T., Vigne J.-D., Auffray J.-C., Croft P. & Pertenbourg E. (2002). – Introduction involontaire de la souris domestique (*Mus musculus domesticus*) à Chypre dès le Néolithique précéramique ancien (fin IX^e et VIII^e millénaires av. J.-C.). *C.R. Acad. Sci. Paris, Palevol*, **1**, 235-241.
36. Cumming G.S. & Van Vuuren D. (2006). – Will climate change affect ectoparasite species ranges? *Global Ecol. Biogeogr.*, **15**, 486-497.
37. Darwin C. (1859). – On the origin of species by means of natural selection. Édition française : De l'origine des espèces (traduction E. Barbier). Jean de Bonnot, 1982, Paris, 2 tomes, 465 pp. & 472 pp.
38. De Bonis L. (1991). – Évolution et extinction dans le règne animal. Masson, Paris, 192 pp.
39. De Juana E. (1992). – Class Aves (Birds). *In* Handbook of the birds of the world (J. del Hoyo, J. Elliott & J. Sargatal, édit.). Vol. 1, Lynx Edicions, Barcelone, 36-73.
40. Diamond J. (1989). – Overview of recent extinctions. *In* Conservation for the twenty-first century (D. Western & M.C. Pearl, édit.). Oxford University Press, Oxford, 37-41.

41. Dobson A. & Foufopoulos J. (2001). – Emerging infectious pathogens of wildlife. *Philos. Trans. roy. Soc. Lond., B, biol. Sci.*, **356**, 1001-1012.
42. Dobzhansky T. (1973). – Nothing in biology makes sense except in the light of evolution. *Amer. Biol. Teacher*, **35**, 125-129.
43. Elton C.S. (1958). – The ecology of invasions by animals and plants. Methuen, Londres.
44. Erdin N., Tartarini S., Brogini G.A.L., Gennari F., Sansavini S., Gessler C. & Patocchi A. (2006). – Mapping of the apple scab-resistance gene Vb. *Genome*, **49** (10), 1238-1245.
45. Erwin T.L. (1982). – Tropical forests: their richness in Coleoptera and other arthropod species. *Coleopterists Bull.*, **36**, 74-75.
46. Erwin T.L. (1983). – Beetles and other arthropods of the tropical forest canopies at Manaus, Brazil, samples with insecticidal fogging techniques. In *Tropical rain forests: ecology and management* (S.L. Sutton, T.C. Whitmore & A.C. Chadwick, édit.). Blackwell Scientific Publications, Oxford, 59-75.
47. Fahrig L. (2003). – Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Systematics*, **34**, 487-515.
48. Fitzpatrick M.C., Weltzin J.F., Sanders N.J. & Dunn R.R. (2007). – The biogeography of prediction error: why does the introduced range of the fire ant over-predict its native range? *Global Ecol. Biogeogr.*, **16**, 24-33.
49. Galil B.S., Gollasch S., Minchin D. & Olenin S. (2009). – Alien marine biota in Europe. In *Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe (DAISIE) Handbook of alien species in Europe* (P.E. Hulme, W. Nentwig, P. Pysek & M. Vila, édit.). Springer, Dordrecht, Pays-Bas, 93-104.
50. Gargominy O., Bouchet P., Pascal M., Jaffré T. & Tourneur J.-C. (1996). – Conséquences des introductions d'espèces végétales et animales sur la biodiversité en Nouvelle-Calédonie. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, **51** (4), 375-402.
51. Genovesi P., Bacher S., Kobelt M., Pascal M. & Scalera R. (2009). – Alien mammals in Europe: patterns of invasion, trends and major impacts. In *Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe (DAISIE) Handbook of alien species in Europe* (P.E. Hulme, W. Nentwig, P. Pysek & M. Vila, édit.). Springer, Dordrecht, Pays-Bas, 119-128.
52. Goebel T., Waters M.R. & O'Rourke D.H. (2008). – The Late Pleistocene dispersal of modern humans in the Americas. *Science*, **319**, 1497-1502.
53. Gould S.J. (édit.) (1993). – *Le livre de la vie*. Seuil, Paris.
54. Gouni A. & Zysman T. (2007). – *Oiseaux du Fenua*. Théthys Éditions, Taravao, Tahiti, Polynésie française, 239 pp.
55. Hadot P. (2004). – *Le voile d'Isis, essai sur l'histoire de l'idée de Nature*. Gallimard, Paris, 394 pp.
56. Honnegger R.E. (1981). – List of amphibians and reptiles either known or thought to have become extinct since 1600. *Biol. Conserv.*, **19**, 141-158.
57. Howald G., Donlan C.J., Galván J.P., Russell J.C., Parkes J., Samaniego A., Wang Y., Veitch D., Genovesi P., Pascal M., Saunders A. & Tershy B. (2007). – Invasive rodent eradication on islands. *Conserv. Biol.*, **21**, 1258-1268.
58. Hubby J.L. & Lewontin R.C. (1966). – A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. I. The number of alleles at different loci in *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics*, **54**, 577-594.
59. Hulme P.E., Nentwig W., Pysek P. & Vila M. (édit.) (2009). – *Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe (DAISIE) Handbook of alien species in Europe*. Springer, Dordrecht, Pays-Bas, 119-128.
60. Jaffré T. (1992). – Floristic and ecological diversity of the vegetation on ultramafic rocks in New Caledonia. In *The vegetation of ultramafic (serpentine) soils* (A.J.M. Backer, J. Proctor & R.D. Reeves, édit.). Intercept, Andover, Royaume-Uni, 101-107.
61. Jaffré T., Morat P., Veillon J.-M., Rigault F. & Dagostini G. (2004). – Composition et caractérisation de la flore indigène de Nouvelle-Calédonie/Composition and characterisation of the native flora of New Caledonia. IRD Éditions, Nouméa, Documents scientifiques et techniques II 4 (Vol. spécial), 121 pp.
62. Jeschke J.M. (2008). – Across islands and continents, mammals are more successful invaders than birds. *Diversity & Distributions*, **14**, 913-916.
63. Joly P. & Pascal M. (2010). – Invasions biologiques et processus évolutifs. In *Les invasions biologiques, question de natures et de sociétés* (R. Barbault & M. Atramentowicz, édit.). Quae Édition (collection Synthèses), Paris (sous presse).
64. Kaeuffer R., Coltman D.W., Chapuis J.-L., Pontier D. & Réale D. (2006). – Unexpected heterozygosity in an island mouflon population founded by a single pair of individuals. *Proc. roy. Soc. Lond., B, biol. Sci.*, **274** (1609), 527-533.
65. Kerbiriou C., Pascal M., Le Viol I. & Garoche J. (2004). – Conséquences sur l'avifaune terrestre de l'île de Trielen (réserve naturelle d'Iroise, Bretagne) de l'éradication du rat surmulot (*Rattus norvegicus*). *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, **59**, 319-329.
66. King C.M. (édit.) (1995). – *The handbook of New Zealand mammals*. Oxford University Press, Auckland, Nouvelle-Zélande, 600 pp.
67. Kipling R. (1902). – The Cat that Walked by Itself. In *Just so stories*. Édition française : Le chat qui s'en va tout seul. In *Histoires comme ça* (traduction R. d'Humières & L. Fabulet). Gallimard, 2008, Paris, 173 pp.
68. Kolbe J.J., Glor R.E., Schettino L.R., Lara A.C., Larson A. & Losos J.B. (2004). – Genetic variation increases during biological invasion by a Cuban lizard. *Nature*, **431** (7005), 177-181.

69. Kress S.W. (1998). – Applying research for effective management: case studies in seabird restoration. *In Avian conservation: research and management* (J.M. Marduff & R. Sallabanks, édit.). Island Press, Washington DC, 141-154.
70. Laurance W.F. (2009). – Beyond island biogeography theory. Understanding habitat fragmentation in the real world. *In The theory of island biogeography revisited* (J.B. Losos & R.E. Ricklefs, édit.). Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 214-236.
71. Leakey R. & Lewin R. (1995). – La 6^e extinction, évolution et catastrophes. Traduction française 1997, Flammarion, Paris, 344 pp.
72. Le Guyader H. (2001). – Qu'est-ce qu'un gène ? *Courrier Environnement INRA*, **44**, 53-63.
73. Le Guyader H. (2002). – Doit-on abandonner le concept d'espèce ? *Courrier Environnement INRA*, **46**, 51-64.
74. Le Guyader H. (2008). – La biodiversité : un concept flou ou une réalité scientifique ? *Courrier Environnement INRA*, **55**, 7-26.
75. Lévêque C. & Mounolou J.C. (2001). – Biodiversité : dynamique biologique et conservation. Dunod, Paris, 248 pp.
76. Lever C. (1992). – They dined on eland. The story of acclimatisation societies. Quiller, Londres.
77. Lockwood J.L., Hoopes M.F. & Marchetti M.P. (2007). – Invasion ecology. Blackwell, Oxford, 304 pp.
78. Loope L., Sheppard A., Pascal M. & Jourdan H. (2006). – L'éradication : une mesure de gestion des populations allochtones. *In Les espèces envahissantes dans l'archipel néo-calédonien* (M.-L. Beauvais, A. Coléno & A. Jourdan, édit.). IRD Éditions, Paris, 396-412.
79. Lorvelec O., Delloue X., Pascal M. & Mège S. (2004). – Impacts des mammifères allochtones sur quelques espèces autochtones de l'Îlet Fajou (Réserve naturelle du Grand Cul-de-Sac Marin, Guadeloupe), établis à l'issue d'une tentative d'éradication. *Revue Ecol. (Terre & Vie)*, **59** (1/2), 293-307.
80. Lorvelec O. & Pascal M. (2005). – French alien mammal eradication attempts and their consequences on the native fauna and flora. *Biol. Invasions*, **7**, 135-140.
81. MacArthur R.H. & Wilson E.O. (1967). – The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 203 pp.
82. MacKee H.S. (1994). – Catalogue des plantes introduites et cultivées en Nouvelle-Calédonie, supplément à la Flore de Nouvelle-Calédonie et Dépendances, 2^e éd. Muséum national d'histoire naturelle, Paris, 164 pp.
83. Matisoo-Smith E., Roberts R.M., Irwin G.J., Allen J.S., Penny D. & Lambert D.M. (1998). – Patterns of prehistoric human mobility in Polynesia indicated by mtDNA from the Pacific rat. *Proc. natl Acad. Sci. USA*, **95**, 15145-15150.
84. Matisoo-Smith E. & Robins J.H. (2004). – Origin and dispersal of Pacific peoples: Evidence from mtDNA phylogenies of the Pacific rat. *Proc. natl Acad. Sci. USA*, **101** (24), 9167-9172. E-pub. : 7 juin 2004.
85. May R.M. (1988). – How many species are there on Earth? *Science*, **241**, 1441-1449.
86. May R.M. (1990). – How many species? *Philos. Trans. roy. Soc. Lond., B, biol. Sci.*, **330**, 293-304.
87. Meyer J.-Y., Loope L.L., Sheppard A., Munzinger J. & Jaffré T. (2006). – Les plantes envahissantes et potentiellement envahissantes dans l'archipel néo-calédonien : première évaluation et recommandations de gestion. *In Les espèces envahissantes dans l'archipel néo-calédonien* (M.-L. Beauvais, A. Coléno & A. Jourdan, édit.). IRD Editions, Paris, 115-150.
88. Morat P., Jaffré T. & Veillon J.-M. (1995). – Grande Terre. *In Centres of plant diversity* (S.D. Davis, V.H. Heywood & A.C. Hamilton, édit.). Vol. 2, Asia, Australasia and the Pacific. WWF & IUCN, Gland, Suisse, 529-537.
89. Nogales M., Martin A., Tershy B.R., Donlan C.J., Veitch D., Puerta N., Wood B. & Alonso J. (2004). – A review of feral cat eradication on islands. *Conserv. Biol.*, **18**, 310-319.
90. Nunn P.D. (1994). – Oceanic islands. The Natural Environment Series, Blackwell, Oxford.
91. O'Foighil D., Gaffney P.M., Wilbur A.E. & Hilbish T.J. (1998). – Mitochondrial cytochrome oxidase I gene sequences support an Asian origin for the Portuguese oyster, *Crassostrea angulata*. *Mar. Biol.*, **131**, 497-503.
92. Organisation des Nations Unies (1992). – Sommet « Planète Terre » de Rio. Conférence des Nations Unies sur l'environnement et le développement. Rio de Janeiro, 3-14 juin. Disponible en ligne : <http://www.un.org/french/events/rio92/rio-fp.htm> (page consultée le 23 juin 2010).
93. Pascal M., Brithmer R., Lorvelec O. & Vénunnière N. (2004). – Conséquences sur l'avifaune nicheuse de la réserve naturelle des îlets de Sainte-Anne (Martinique) de la récente invasion du rat noir (*Rattus rattus*), établies à l'issue d'une tentative d'éradication. *Rev. Ecol. (Terre & Vie)*, **59**, 309-318.
94. Pascal M. & Chapuis J.-L. (2000). – Éradication de mammifères introduits en milieux insulaires : questions préalables et mise en application. *Rev. Ecol. (Terre & Vie)*, **7** (Suppl.), 85-104.
95. Pascal M., Lorvelec O., Bioret F., Yésou P. & Simberloff D. (2009). – Habitat use and potential interactions between the house mouse and lesser white-toothed shrew on an island undergoing habitat restoration. *Acta theriologica*, **54** (1), 39-49.
96. Pascal M., Lorvelec O., Bretagnolle V. & Culioli J.-M. (2008). – Improving the breeding success of a colonial seabird: a cost-benefit comparison of the eradication and control of its rat predator. *Endangered Species Res.*, **4**, 267-277.

97. Pascal M., Lorvelec O. & Vigne J.-D. (2006). – Invasions biologiques et extinctions : 11 000 ans d'histoire des Vertébrés en France. Coédition Belin – Quae, Paris, 350 pp.
98. Pascal M., Siorat F., Lorvelec O., Yésou P. & Simberloff D. (2005). – A pleasing Norway rat eradication consequence: two shrew species recover. *Diversity & Distributions*, **11**, 193-198.
99. Pascal M., Vigne J.-D. & Tresset A. (2009). – L'homme, maître d'œuvre des invasions biologiques. In *La conquête des espèces. Dossiers Pour la Science*, **65**, 8-13.
100. Peterson A.T. (2003). – Predicting the geography of species invasions via ecological niche modeling. *Q. Rev. Biol.*, **78**, 419-433.
101. Pisanu B. (1999). – Diversité, variabilité morphologique et rôle des Helminthes chez des Mammifères introduits en milieu insulaire. Thèse de l'Université Rennes I, Biologie, 89 pp.
102. Pitman R.L., Ballance L.T. & Bost C. (2005). – Clipperton Island: pig sty, rat hole and booby prize. *Marine Ornithol.*, **33**, 193-194.
103. Popper K.R. (1985). – Conjectures et réfutations. Payot, Paris, 610 pp.
104. Quammen D. (1998). – Planet of weeds. Tallying the loss of earth's animals and plants. *Harper's*, **297** (1781), 57-69.
105. Richardson D.M., Pysek P., Rejmánek M., Barbour M.G., Panetta F.D. & West C.J. (2000). – Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity & Distributions*, **6**, 93-107.
106. Rickert H. (1997). – Sciences de la culture, sciences de la nature. Gallimard, Paris, 294 pp.
107. Rickert H. (1998). – Les problèmes de la philosophie de l'histoire, une introduction. Presses universitaires du Mirail, Toulouse, 180 pp.
108. Roguin L. de & Studer J. (1991). – Le rat noir à l'Âge du Bronze final. *Revue Paléobiol.*, **10** (1), 79-83.
109. Sax D.F., Stachowicz J.J., Brown J.H., Bruno J.F., Dawson M.N., Gaines S.D., Grosberg R.K., Hastings A., Holt R.D., Mayfield M.M., O'Connor M.I. & Rice W.R. (2007). – Ecological and evolutionary insights from species invasions. *Trends Ecol. Evol.*, **22** (9), 465-471. E-pub. : 20 juillet 2007.
110. Schoener T.W., Losos J.B. & Spiller D.A. (2005). – Island biogeography of populations: an introduced species transforms survival patterns. *Science*, **310** (5755), 1807-1809.
111. Schoenherr A.A., Feldmeth C.R. & Emerson M.S. (2003). – Natural history of the islands of California. University of California Press, Berkeley, 491 pp.
112. Simberloff D. (1986). – Introduced insects: A biogeographic and systematic perspective. In *Ecology of biological invasions of North America and Hawaii* (H. Mooney & J. Drake, édit.). Springer, New York, 3-26.
113. Simberloff D. (1991). – Keystone species and community effects of biological introductions. In *Assessing ecological risks of biotechnology* (L.R. Ginzburg, édit.). Butterworth-Heinemann, Boston, 1-19.
114. Simberloff D. (1995). – Why do introduced species appear to devastate islands more than mainland? *Pacific Sci.*, **49**, 87-97.
115. Simberloff D. (2009). – Invasions of plant communities – More of the same, or something very different? *Am. Midland Naturalist*, **163**, 219-232.
116. Simberloff D. (2009). – The role of propagule pressure in biological invasions. *Annu. Rev. Ecol., Evol. & Systematics*, **40**, 81-102.
117. Simberloff D. (2010). – Charles Elton – Neither founder nor siren, but prophet. In *Fifty years of invasion ecology* (D.M. Richardson, édit.). Wiley, New York (sous presse).
118. Stager K.E. (1964). – The birds of Clipperton Island, Eastern Pacific. *Condor*, **66**, 357-371.
119. Steadman D.W. (2006). – Extinction and biogeography of tropical Pacific birds. University of Chicago Press, Chicago, p. 409.
120. Takacs D. (1996). – The idea of biodiversity. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
121. Tollenare C., Brouat C., Duplantier J.-M., Rahalison L., Rahelinirina S., Pascal M., Moné H., Mouahid G., Leirs H. & Cosson J.-F. (2009). – Phylogeography of the introduced species *Rattus rattus* in the western Indian Ocean, with special emphasis on the colonization history of Madagascar. *J. Biogeogr.*, **37**, 398-410.
122. Union internationale pour la conservation de la nature (UICN) (2010). – The IUCN red list of threatened species. Version 2010.1. Disponible en ligne : www.iucnredlist.org/ (site consulté le 23 juin 2010).
123. Van Valen L. (1973). – A new evolutionary law. *Evolution. Theory*, **1**, 1-30.
124. Veitch C.R. & Clout M.N. (édit.) (2002). – Turning the tide: The eradication of invasive species, World Conservation Union, Gland, Suisse.
125. Vigne J.-D. (1999). – The large 'true' Mediterranean islands as a model for the Holocene human impact on the European vertebrate fauna? Recent data and new reflections. In *The Holocene history of the European vertebrate fauna. Modern aspects of research* (N. Benecke, édit.). Deutsches Archeologisches Institut, Eurasien-Abteilung, Berlin, 295-322.

126. Vigne J.-D. & Valladas H. (1996). – Small mammal fossil assemblages as indicators of environmental change in northern Corsica during the last 2500 years. *J. archaeol. Sci.*, **23**, 199-215.
127. Vigne J.-D. & Villié P. (1995). – Une preuve archéologique du transport d'animaux par bateau : le crâne de rat surmulot (*Rattus norvegicus*) de l'épave du « Ça ira » (Saint-Florent, Haute Corse – fin du XVIII^e siècle). In *L'Homme méditerranéen. Mélanges offerts à Gabriel Camp* (R. Chenorkian, édit.). Publication de l'Université d'Aix-en-Provence, 411-416.
128. Vitousek P.M., Mooney H.A., Lubchenco J. & Melillo J.M. (1997). – Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, **277**, 494-499.
129. Walter H.S. (2004). – The mismeasure of islands: implications for biogeographical theory and the conservation of nature. *J. Biogeogr.*, **31** (2), 177-197.
130. Whittaker R.J. & Fernández-Palacios J.M. (2007). – Island biogeography. Ecology, evolution, and conservation, 2^e éd. Oxford University Press, Oxford.
131. Williamson M. (1996). – Biological invasions, Chapman & Hall, Londres, 244 pp.
132. Wilson E.O. (édit.) (1988). – Biodiversity. National Academy Press, Washington, DC, 521 pp.
133. Wilson E.O. (2000). – L'enjeu écologique n° 1. Entretien avec Olivier Postel-Vinay. *La Recherche*, **333**, 14-17.
-

