

Connaissances sur les espèces exotiques envahissantes

1

Ce chapitre a été rédigé par :
Emmanuelle Sarat (Comité français de l'UICN)
Alain Dutartre (Expert indépendant, ex-Irstea)
Emilie Mazaubert (Irstea)

Avec la contribution de :
Jacques Haury (AgroCampusOuest)
Isabelle Mandon-Dalger (Fédération des conservatoires botaniques nationaux)
Nicolas Poulet (Onema)
Yohann Soubeyran (Comité français de l'UICN)
Eric Tabacchi (Université de Toulouse III)



- 10 ■ Notions fondamentales
- 17 ■ Introductions d'espèces
- 32 ■ Conséquences des espèces exotiques envahissantes
- 43 ■ Développement de la recherche



Notions fondamentales

Des définitions

Les définitions relatives aux invasions biologiques sont nombreuses et recensées dans un grand nombre de références bibliographiques. La grande variabilité d'expressions qui en résulte est en partie due aux différents acteurs concernés et à la multitude de perceptions qui en découle (Menozzi, 2010 ; Lévêque *et al.*, 2012). Néanmoins, certaines définitions font consensus à l'échelle internationale, telles que celles proposées par l'UICN (2001), notamment reprises par la convention sur la biodiversité biologique (Nations Unies, 2002) et dans le règlement du Parlement européen et du Conseil relatif à la prévention et à la gestion de l'introduction et de la propagation des espèces exotiques envahissantes (Parlement européen et Conseil de l'Europe, 2013)¹.

Les définitions² proposées ici correspondent à une compilation de certaines définitions déjà existantes et tiennent généralement compte de deux critères jugés essentiels par la communauté scientifique, les gestionnaires et les profanes : la provenance et les impacts engendrés par ces espèces (Menozzi, 2010).

■ Espèce exotique envahissante

Dans cet ouvrage, nous retiendrons qu'une espèce exotique envahissante (EEE), ou espèce invasive, (les deux termes sont souvent considérés comme synonyme mais voir encadré 1, p.12) est : une espèce exotique (allochtone, non indigène) dont l'introduction (volontaire ou fortuite) par l'Homme, l'implantation et la propagation menacent les écosystèmes, les habitats ou les espèces indigènes avec des conséquences négatives sur les services écosystémiques et/ou socio-économiques et/ou sanitaires (UICN, 2000 ; Pyšek *et al.*, 2009 ; Genovesi et Shine, 2011 ; Parlement européen et Conseil de l'Europe, 2013).

En toute rigueur, il conviendrait de parler de populations exotiques envahissantes et non d'espèces exotiques envahissantes, le terme espèce rassemblant toutes les populations, celles de l'aire d'origine comme celles de l'aire d'introduction (Pascal *et al.*, 2006). C'est pourquoi la définition à utiliser pourrait comporter le terme « population » en remplacement du terme « espèce ». Par ailleurs, toutes les populations introduites d'une même espèce ne sont pas susceptibles de devenir invasives.

■ Espèce autochtone ou indigène

Une espèce est dite autochtone d'une entité géographique donnée et pour une période donnée quand elle est représentée sur cette entité par des populations considérées comme pérennes au début de la période considérée. Cette espèce croît et vit naturellement dans la région sans y avoir été importée par l'Homme et ses activités. Elle peut également être caractérisée par le fait d'avoir une aire de répartition qui ne dépend apparemment pas d'une dispersion par l'Homme.

1- Définition du règlement européen pour les « espèce exotique envahissante » : une espèce exotique dont l'introduction ou la propagation s'est révélée constituer une menace pour la biodiversité et les services écosystémiques associés, ou avoir des effets néfastes sur eux.

2- Une synthèse de l'ensemble des définitions liées à la thématique des espèces exotiques envahissantes a été réalisée par le Muséum national d'Histoire naturelle (Thévenot, 2013). Ce document est consultable sur le site internet du Service du patrimoine naturel du MNHN : <http://sfn.mnhn.fr/servicepatrimoinenaturel/rapports.html>

■ Espèce allochtone, exotique ou exogène

Espèce (individu ou population) introduite volontairement ou accidentellement par l'Homme et ses activités en dehors de son aire de répartition d'origine. Une espèce allochtone d'une entité biogéographique donnée et pour une période de temps donnée est une espèce qui, absente de cette entité au début de la période considérée, l'a par la suite colonisée en y constituant des populations durables. Autrement dit, cette espèce vit dans une entité extérieure à son aire de répartition naturelle.

■ Espèce introduite

Espèce non indigène introduite intentionnellement ou accidentellement dans un territoire ou une partie du territoire où elle était jusqu'alors absente.

■ Espèce naturalisée

Espèce introduite rencontrant des conditions écologiques favorables à une implantation durable à l'échelle des décennies sur le territoire d'accueil. Elle se multiplie régulièrement dans sa nouvelle aire géographique et se maintient à long terme (par exemple, *Hibiscus palustris*, figure 1). Concernant spécifiquement les plantes, Richardson *et al.* (2000) proposent une définition assez proche en précisant que ces espèces peuvent se maintenir sans intervention directe de l'Homme ou en dépit de l'intervention humaine dans des écosystèmes naturels, semi-naturels ou d'origine humaine.

Figure 1



© A. Dutartre, Irtsea

Hibiscus ou *Ketmie des marais* (*Hibiscus palustris*) : originaire d'Amérique du Nord, cette plante du bord des eaux à grandes fleurs bien visibles en été est installée depuis plusieurs décennies dans quelques sites des départements des Landes et des Pyrénées-Atlantiques. Elle figure dans l'arrêté interministériel du 20 janvier 1982 dressant la « liste des espèces végétales protégées sur l'ensemble du territoire national ».

■ Espèce envahissante ou proliférante

En écologie, une espèce envahissante est une espèce autochtone ou allochtone sur un territoire donné, présentant des développements locaux très abondants et une aire de distribution s'accroissant rapidement. Aboucaya (1999) indiquait comme critère complémentaire la colonisation d'habitats naturels ou semi-naturels.

La définition d'une espèce proliférante est similaire à celle d'une espèce envahissante : multiplication rapide du nombre d'individus jusqu'à ce que l'espèce devienne dominante sur un territoire donné. Bien que cette notion n'en soit pas exclue, cette définition ne mentionne pas les dommages causés par cette espèce.

Les causes de ces envahissements ou proliférations sont très différentes selon l'origine des espèces : les espèces autochtones peuvent devenir envahissantes ou proliférer à la suite de modifications environnementales des biotopes qu'elles occupent (aménagement anthropiques, eutrophisation, changement climatique) alors que les modifications du milieu peuvent aussi contribuer au déclenchement du processus d'invasion par des espèces allochtones.

Invasif ou envahissant ?

Les termes « invasif » - un néologisme d'origine anglo-saxonne- et « envahissant » n'ont pas exactement le même sens. S'ils se rapportent tous deux à des phénomènes d'explosion démographique et d'expansion géographique, le qualificatif « invasif » est plutôt réservé à une population étrangère à l'endroit considéré, tandis que le terme « envahissant » peut désigner aussi bien une espèce introduite qu'une espèce locale qui soudain se multiplie. En outre, certains spécialistes ne parlent de population invasive que si elle entraîne des dégâts perceptibles. En pratique, ces deux termes sont très souvent utilisés comme synonymes. Il n'est d'ailleurs pas toujours possible de déterminer si une population est autochtone ou issue de fondateurs introduits. (Pascal *et al.*, 2009).

Invasion biologique

Phénomène correspondant à l'expansion d'une espèce hors de son aire de répartition naturelle, y constituant, une ou des populations pérennes et autonomes, généralement sans aide humaine dans les milieux colonisés. Trois phases, l'arrivée, l'établissement, l'expansion, y sont généralement discriminées (Kolar et Lodge, 2001).

Espèce maronne

Espèce captive ou domestique retournée à l'état sauvage. Cette définition est particulièrement employée pour les mammifères (par exemple : Cochon marron, Chèvre maronne, Bœuf marron, etc.).

Le tableau 1 rassemble les correspondances des termes utilisés et permet de comparer ces derniers entre eux. Par exemple, une espèce autochtone ou native ne peut pas être allochtone ou exotique, ni introduite, ni naturalisée. Il est possible qu'elle soit envahissante ou proliférante mais elle ne peut pas être exotique envahissante.

Tableau 1 Correspondance des termes. D'après Thévenot, 2013.

Une espèce	Autochtone ou Native	Allochtone ou Exotique	Introduite	Naturalisée	Envahissante ou Proliférante	Exotique envahissante ou Invasive
Est-elle ?						
Autochtone ou Native		Non	Non	Non	Possible	Non
Allochtone ou Exotique	Non		Possible	Possible	Possible	Possible
Introduite	Non	Oui		Possible	Possible	Possible
Naturalisée	Non	Oui	Oui		Possible	Possible
Envahissante ou Proliférante	Possible	Possible	Possible	Possible		Possible
Exotique envahissante ou Invasive	Non	Oui	Oui	Oui	Oui	



Des difficultés autour de la sémantique

■ L'interprétation

L'étude des invasions biologiques a entraîné la production d'une diversité de concepts qui font toujours débat au sein de la communauté scientifique mais aussi parmi les usagers (Lévêque et al., 2012). La multiplication des termes et des concepts a été identifiée comme l'un des facteurs ralentissant l'amélioration des connaissances sur l'écologie des invasions biologiques (Falk-Petersen et al., 2006) et constitue également un frein dans l'intégration de la problématique dans les politiques publiques et la mise en place des stratégies d'action. De plus, certains termes ont été définis en se référant seulement à des groupes taxonomiques particuliers en lien direct avec la relative faiblesse des recherches interdisciplinaires et les spécialisations des chercheurs et des naturalistes, ce qui peut éventuellement engendrer des difficultés d'interprétation. C'est quelquefois le cas entre le monde animal et le monde végétal (Falk-Petersen et al., 2006) ou encore avec les micro-organismes.

Des amalgames sont souvent faits entre prolifération et le caractère exotique d'une espèce (Lévêque et al., 2012). Ainsi, certaines espèces autochtones, qui peuvent proliférer localement, sont parfois assimilées à des espèces exotiques. Ce peut être le cas de la Renoncule flottante (*Ranunculus fluitans*, figure 2), pouvant former de denses herbiers comme ceux de la jussie ou de la Laitue d'eau (*Pistia stratiotes*, figure 3) et gêner la navigation, ou encore du Grand cormoran (*Phalacrocorax carbo*), qui cause des dommages aux piscicultures en eau douce mais qui est une espèce autochtone protégée.

Figure 2



Les renoncules aquatiques indigènes, comme la Renoncule flottante (*Ranunculus fluitans*), peuvent coloniser de grandes superficies de biotopes favorables en cours d'eau, y modifiant les écoulements et pouvant y gêner la navigation.

Figure 3



La Laitue d'eau (*Pistia stratiotes*), plante exotique flottante très appréciée pour l'ornementation des bassins, est capable de proliférations très rapides, comme ce fut le cas en 2003 dans ce cours d'eau périurbain en Gironde.

a © Hochgeladen von Siebrand
b © A. Dutartre, Irstea

© A. Dutartre - Irstea

Il est cependant important de faire cette distinction. Au-delà des questions de réglementation sous-jacentes qui se posent lors de la mise en place d'interventions de gestion, il existe de nombreuses interactions entre espèces indigènes résultant d'un long processus de coévolution et les communautés présentes peuvent être perturbées par l'arrivée de nouvelles espèces (Strauss *et al.*, 2006a et 2006b ; Ricciardi et Atkinson, 2004). L'absence de coévolution entre une espèce exotique et les communautés d'accueil peut constituer l'explication de l'invasion (absence de possibilité de compétition) aussi bien que celle de son échec. Toutefois, de récentes recherches montrent que des processus évolutifs rapides peuvent se produire au sein des populations introduites, ce qui illustre très bien la complexité et les possibilités d'évolution des relations entre les communautés indigènes et exotiques.

Dans les milieux aquatiques, Ricciardi et Atkinson (2004) ont émis l'hypothèse que les impacts d'une espèce introduite sur l'écosystème d'accueil pouvaient être déterminés par l'histoire évolutive et phylogénétique de l'écosystème envahi. Ainsi, une espèce introduite d'un genre absent ou peu représenté dans l'écosystème d'accueil, et qui par conséquent a eu une histoire évolutive différente, pourrait avoir des impacts jugés négatifs potentiellement plus importants qu'une espèce introduite dont le genre est déjà représenté dans ce même écosystème.

■ Des aires de référence

Des confusions entre espèce exotique et espèce indigène peuvent également être la conséquence de la délimitation des aires géographiques. Une espèce devrait être considérée comme introduite uniquement dans des zones hors de son aire de répartition naturelle passée ou présente. Une espèce indigène se retrouve donc considérée comme « exotique » lorsqu'elle est transportée hors de son aire d'origine, voire « invasive » si elle prolifère dans son milieu d'introduction (Beisel et Lévêque, 2010). Les introductions peuvent se produire d'un pays à un autre ou à l'intérieur d'un même pays entre deux régions biogéographiques distinctes. Dans ces deux cas, la population est considérée comme exotique dans le territoire d'accueil. Ainsi, en fonction de la référence utilisée (région biogéographique, territoire national), une même espèce peut être définie comme indigène ou exotique (Poulet, 2010).

C'est le cas, par exemple, de la Grenouille rieuse (*Pelophylax ridibundus*), dont l'aire de répartition naturelle englobe une vaste zone eurasiatique. Dans la partie occidentale de cette aire de répartition, en France, l'espèce est considérée comme autochtone dans l'est du pays sur le pourtour du Lac Léman et le long de la Vallée du Rhône (Neveu, 1989). L'espèce a aussi été introduite dans de nombreuses régions françaises, dont la Bretagne. Ainsi, le statut de la Grenouille rieuse pourrait-il changer en fonction de l'échelle territoriale considérée : elle est autochtone en Europe et sur une grande partie de la métropole mais exotique en Bretagne.

Un autre exemple est celui du Hotu (*Chondrotoma nasus*), espèce de poisson indigène d'Europe centrale, présente sur le bassin du Rhin. Dès 1860, via les canaux de navigation, l'espèce a pu se disperser dans les bassins versants du Rhône, de la Seine et de la Loire où elle est considérée comme exotique (Keith *et al.*, 2011). C'est aussi le cas du Grand pétasite (*Petasites hybridus*, figure 4), présent en bord de cours d'eau dans le Massif Central et l'est du Pays, considéré comme invasif potentiel en Bretagne (Haury *et al.*, 2010 ; Quéré *et al.*, 2011).

Figure 4



© Teun Spaans

Grand pétasite (*Petasites hybridus*).

■ Des dates d'introduction

À cette notion d'échelle géographique s'ajoutent les critères de dates ou de périodes de référence retenus pour considérer si une espèce est autochtone ou allochtone sur un territoire donné. La répartition des espèces à ces dates ou périodes est la référence à partir de laquelle les déplacements d'espèces commencent à être analysés pour préciser leurs statuts. Dans la partie continentale de l'Europe, les processus de déplacements délibérés ou non d'espèces par l'Homme ont débuté voici quelques millénaires, ce qui peut créer des difficultés de définition du caractère autochtone ou allochtone d'une espèce pour une région donnée (Simberloff *in* Pascal *et al.*, 2006).

En France métropolitaine, pour la faune, de nombreuses études archéozoologiques ont permis de savoir si certaines espèces étaient présentes avant l'Holocène (– 10 000 ans), fin des temps glaciaires et début des premières introductions connues (Pascal *et al.*, 2006). Le choix de cette période intègre de fait certaines espèces tenues pour faire partie de la faune locale, des espèces exotiques comme la Souris grise (*Mus musculus*) par exemple, ou encore le Fuligule milouin (*Aythya ferina*, figure 5).

Figure 5



© N. Phillips

Le Fuligule milouin (Aythya ferina) est une espèce introduite si bien intégrée à la faune locale que beaucoup la pense indigène.

Pour la flore, il est généralement admis que les plantes introduites volontairement ou non du fait des activités humaines après 1500, période d'introduction des premières espèces américaines, sont considérées comme exotiques (Lacroix *et al.*, 2007, Pyšek *et al.*, 2009). Cette limite temporelle est plus difficile à appliquer aux espèces eurasiatiques, méditerranéennes et asiatiques, dont la date d'introduction en France est souvent inconnue (Toussaint *et al.*, 2007). Dans ce cas, certaines espèces sont considérées comme indigènes si l'analyse de la bibliographie régionale et nationale montre qu'elles étaient considérées comme spontanées et largement répandues dans un territoire donné à la fin du XIX^e siècle (Lacroix *et al.*, 2007). Par contre, les espèces rares et dispersées à la fin du XIX^e siècle, pourraient être considérées comme exotiques (Lacroix *et al.*, 2007).

■ La notion d'impacts

La prise en compte de la notion d'impacts pour définir une espèce comme invasive est toujours sujette à débat. En effet, tous les acteurs n'ont pas la même représentation des espèces invasives et des modifications qu'elles induisent dans les écosystèmes d'accueil ou encore de leurs nuisances réelles ou supposées (Lévêque *et al.*, 2012). Pour certains auteurs, cette caractéristique est indispensable pour considérer une espèce comme invasive (Davis et Thompson, 2001). Il est souvent nécessaire de définir précisément les impacts écologiques des espèces pour rendre ce critère moins subjectif (Daehler, 2001). C'est pourquoi une espèce exotique envahissante est parfois considérée comme telle dès lors qu'elle colonise rapidement et en nombre un nouvel écosystème sans attendre que l'on démontre un quelconque impact.

De même, pour les gestionnaires, la notion d'impacts et l'évaluation de leur importance peut justifier les interventions de gestion d'une espèce. Les définitions intégrant deux critères, le statut d'exotique et les impacts écologiques et/ou socio-économiques classant l'espèce comme invasive, constituent une catégorie plus opérationnelle pour la gestion. Des échanges avec les acteurs de la filière horticole ont montré que le partage d'une définition intégrant la notion de gestion, ainsi que la clarification des objectifs des listes d'espèces à construire ensemble, apparaissent comme des préalables indispensables à une gestion préventive efficace (Mandon-Dalger *et al.* 2013).

Cependant, attendre que l'espèce engendre des impacts négatifs significatifs pour intervenir va à l'encontre du principe de précaution visant à la mise en œuvre des interventions dès la détection de l'espèce et une évaluation des risques induits par son arrivée (Menozzi, 2010), éléments majeurs des différentes stratégies mises en œuvre (par exemple Matrat *et al.*, 2012).

L'application d'un principe de précaution qui consisterait à intervenir immédiatement après la détection nécessite une bonne prédiction du comportement futur possible de l'espèce nouvellement détectée. Cette application devrait notamment utiliser comme base d'analyse les impacts déjà connus de cette espèce dans d'autres zones biogéographiques proches afin de pouvoir envisager les risques de son introduction sur le nouveau territoire mais aussi une analyse des traits biologiques pour des espèces pour lesquelles on manque de références (encadré 2, p.27).

Dans tous les cas, il est nécessaire d'intégrer cette notion de dommage à la définition d'une espèce exotique envahissante, au moins de façon nuancée, comme espèce « susceptible » de causer des dommages, dont la nature pourrait être précisée, en fonction des caractéristiques écologiques de l'espèce, vis-à-vis des communautés vivantes des habitats colonisés par cette espèce et des usages humains des milieux (figure 6). Ainsi, dès que cette espèce est susceptible d'engendrer des dommages clairement évalués, des interventions de gestion peuvent être envisagées selon les enjeux définis pour le site considéré.

Figure 6



© A. Dutartre, Istea

Les impacts les plus facilement perceptibles concernent les usages des milieux : un herbier dense de Myriophylle du Brésil (Myriophyllum aquaticum) empêche le déplacement des pêcheurs (Étang de Léon, Landes, 1993).



Introductions d'espèces

Motifs et vecteurs d'introduction

L'introduction d'une espèce, intentionnelle ou accidentelle, peut être réalisée via un grand nombre de voies (lieux permettant le transport) ou de vecteurs (moyen permettant le transport) (tableau 2 et figure 7). La majorité de ces introductions résulte d'activités humaines.

Tableau 2 Exemples de voies et vecteurs d'introductions volontaires et accidentelles. D'après Soubeyran, 2008.

Introductions volontaires		Introductions involontaires
Introductions directes dans l'environnement	Évasions après culture ou captivité	
<ul style="list-style-type: none"> Agriculture Foresterie Horticulture Élevage d'animaux Repeuplement/alevinage Lâcher de mammifères Chasse Contrôle biologique Amélioration des sols Développement agricole 	<ul style="list-style-type: none"> Évasions de jardins botaniques Jardins privés Jardinerie / Animaleries Zoos Élevages d'animaux Apiculture Aquaculture Aquariums Nouveaux animaux de compagnie Centres de recherche Repeuplement/alevinage 	<ul style="list-style-type: none"> Frets maritime et aérien Eaux de ballast Fouling (coques des navires) Engins de transport et de construction Transports de terre et remblais Déblais, remblais routiers Denrées agricoles Semences Matériaux de construction Bois Matériaux d'emballage Courrier postal Déchets Canaux (navigation)

Figure 7

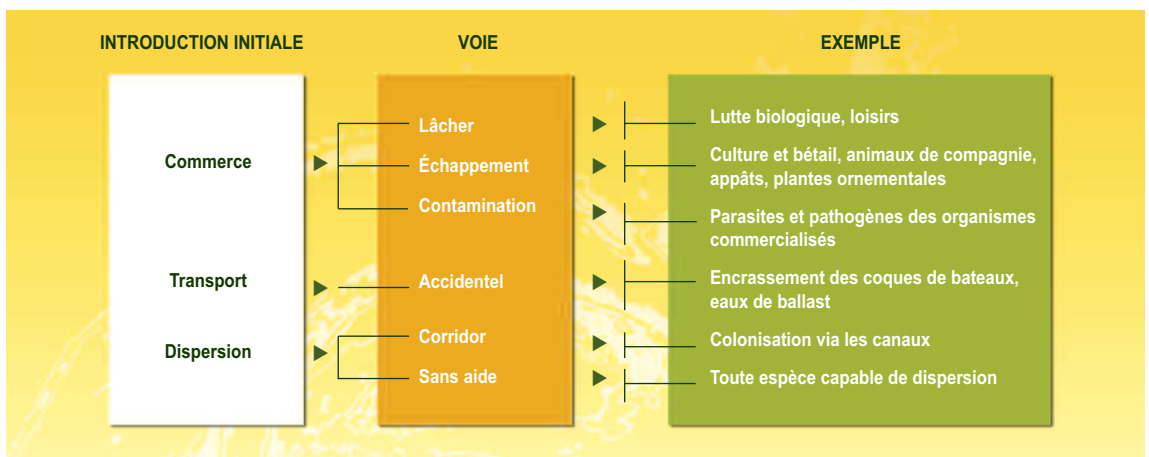


Schéma de synthèse des différentes voies d'introduction. D'après Hulme et al., 2007, dans Poulet, 2010.

Voies d'introductions volontaires

Certaines espèces ont été introduites pour le contrôle biologique d'une autre espèce comme par exemple la Gambusie (*Gambusia holbrooki*), petit poisson introduit pour lutter contre les moustiques. Les données sur son régime alimentaire tendent d'ailleurs à montrer que l'espèce ne se nourrit pas spécifiquement de larves de moustiques mais d'autres proies (insectes aquatiques et crustacés) (Pascal et al. 2006).

Des plantes ont été introduites à des fins de restauration écologiques (protection des sols et des dunes, lutte contre l'érosion des berges, etc.) (Boudouresque, 2005). C'est par exemple le cas de la Griffes de sorcière (*Carpobrotus edulis*, figure 8) ou du Sénéçon en arbre (*Baccharis halimifolia*). Ces deux espèces sont maintenant considérées comme très invasives sur une grande partie des côtes maritimes de métropole.

Figure 8



© E. Mazaubert

Griffes de sorcière.

L'élevage est à l'origine de l'introduction volontaire ou accidentelle de nombreuses espèces. Par exemple, de nombreux mammifères ont été introduits au début du XX^e siècle pour l'industrie de la pelleterie en Europe comme le Ragondin (*Myocastor coypus*, figure 9), le Rat musqué (*Ondatra zibethicus*) ou encore le Vison d'Amérique (*Neovison vison*), (Léger 1999 ; Léger et Ruettes, 2005). Il en est de même pour l'Écrevisse de Louisiane (*Procambarus clarkii*) introduite pour des élevages commerciaux (Vigneux, 1993 ; Laurent, 1983).

Figure 9



a © Maurice, 1931
b © Le pêcheur français, 1984

Publicités pour : a) un élevage de Ragondin en demi-liberté dans le département de l'Eure, en 1931 et b) un élevage d'Écrevisse du Pacifique en 1984.

La pêche et la chasse de loisir sont aussi des sources d'introductions volontaires directes d'espèces dans le milieu naturel : c'est le cas du Black-bass (*Micropterus salmoides*), poisson carnassier introduit pour la pêche ou encore du Cerf sika (*Cervus nippon*) introduit comme gibier (Saint-Andrieux, 2006). À noter que les actions dites de « repeuplement » pour la pêche de loisir (alevinage) peuvent être à l'origine d'introductions accidentelles lorsque les individus proviennent d'élevages en étang ; ainsi s'expliquent probablement les arrivées en France du Pseudorasbora (*Pseudorasbora parva*) et de l'Épirine lippue (*Pachychilon pictum*) (Pascal et al. 2006, Keith et Allardi, 1997).

Les espèces introduites pour l'ornementation et commercialisées par les jardinerie, animaleries ou pépinières ont également été introduites dans les milieux naturels. Les jussies (*Ludwigia* spp.) et le Myriophylle du Brésil (*Myriophyllum aquaticum*) ont été dispersés pour l'ornementation de bassins d'agrément (Dutartre, 1995). De nombreux oiseaux (comme la Bernache du Canada (*Branta canadensis*) et le Cygne noir (*Cygnus atratus*) Fouque 2011a et 2011b), de même que certains poissons comme par exemple le Poisson rouge (*Carassius auratus*) ont également été introduits pour l'ornement de parcs et jardins. La Tortue de Floride (*Trachemys scripta elegans*, figure 10), a été importée comme animal de compagnie (Dupré et al., 2006).

Figure 10



© A. Dutartre, Istea

La Tortue de Floride (*Trachemys scripta elegans*), assez facilement identifiable à l'aide de sa tâche rouge sur le côté de la tête, a rapidement colonisé de nombreux milieux aquatiques (fleuve Vistre (Gard)).

Des introductions indirectes peuvent également se produire. C'est le cas d'espèces détenues en captivité (élevages, aquariums, zoos, particuliers) pouvant se retrouver dans le milieu naturel après s'être échappées ou avoir été relâchées dans l'environnement sans conscience des conséquences. C'est le cas de l'Ibis sacré (*Threskiornis aethiopicus*) (Clergeau et al., 2005) ou encore du Wallaby de Bennet (*Macropus rufogriseus*) (Tillon et Lorvelec, 2004). De même, des individus échappés d'élevage ont permis au Vison d'Amérique (*Neovison vison*) ou encore au Raton laveur (*Procyon lotor*, figure 11) de s'implanter de façon durable dans une grande partie de la métropole (Léger et Ruetta, 2005). Les nouveaux animaux de compagnie, comme la Trachémyde à tempes rouges (*Trachemys scripta elegans*) ou le Tamia de Sibérie (*Tamias sibiricus*) ont été fréquemment relâchés dans le milieu naturel par des propriétaires désireux de s'en débarrasser (Dupré et al., 2004 ; Chapuis, 2005).

Figure 11



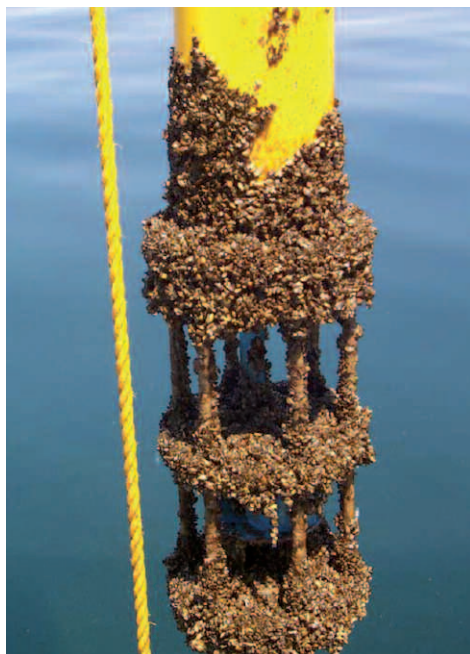
© C. Lemarchand

Échappé d'élevage, le Raton laveur a fondé des populations marronnes en France.

■ Voies d'introductions accidentelles

Le transport involontaire de certaines espèces peut se faire par voie aquatique, par le biais d'individus fixés sur la coque des bateaux. Ces organismes qui se fixent ainsi sont appelés *biofouling* (biosalissures). La Moule zébrée (*Dreissena polymorpha*), originaire de la Mer noire, a été introduite en Europe de l'Ouest et du Nord via les canaux européens puis en Amérique du Nord par les navires transatlantiques (figure 12). Le transport transcontinental de marchandises et le biofouling associé serait la voie d'introduction pour plus de 60 % des espèces exotiques envahissantes en milieu marin (Molnar et al., 2008).

Figure 12

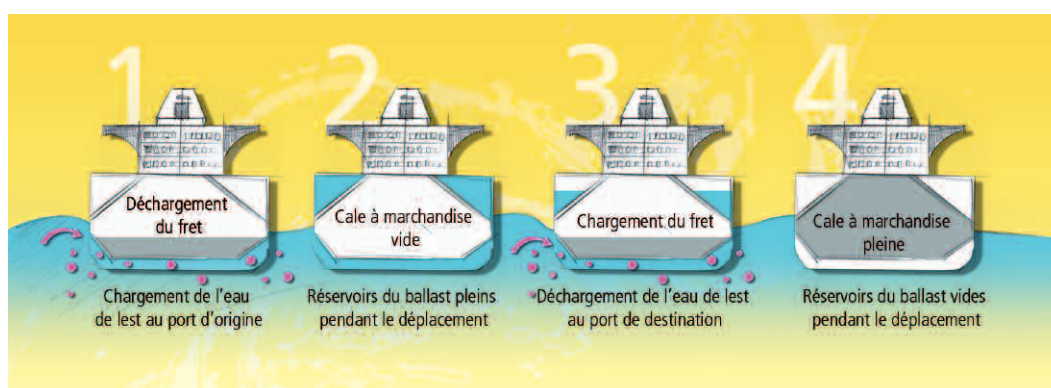


© « Zebra mussel GLERL 4 »
Licensed under Public domain via Wikimedia Commons

Moules zébrées (*Dreissena polymorpha*) fixées sur des instruments de navigation d'un bateau.

Les eaux de ballast faisant fonction de lest pour les bateaux lors d'un voyage à vide, sont déchargées sur le lieu de chargement des marchandises (déballastage). Ainsi, d'énormes quantités d'eau de mer abritant faune et flore associées sont transportées d'un océan à un autre par des bateaux transformés en « aquariums géants » (figure 13). De ce fait, les eaux de ballast constituent le plus efficace vecteur d'introduction d'espèces marines mais aussi d'eau douce dans le cas des transports de et vers les grands lacs américains. À l'échelle planétaire, Carlton et Geller (1993) ont estimé qu'entre 8 et 10 milliards de tonnes d'eau de ballast sont annuellement transférés au niveau mondial, et qu'un minimum de 3 000 à 4 000 espèces voyageraient journellement par ce biais. Le Crabe chinois (*Eriocheir sinensis*) a ainsi été introduit aux États-Unis, en Californie, par des eaux de ballast de navires en provenance d'Extrême-Orient (Cohen et Carlton, 1997).

Figure 13



Vue transversale d'un navire montrant les réservoirs de ballast et le cycle suivi par l'eau de lest. Adapté du Fonds mondial privé pour l'environnement, Programme des Nations Unies pour l'environnement, Organisation maritime internationale, Programme mondial de gestion de l'eau de lest (programme GloBallast), 2007.

Des importations involontaires peuvent également avoir lieu lors du transport de marchandises (fret maritime ou aérien), lorsque des espèces se retrouvent accidentellement enfermées dans des containers. C'est le cas du Frelon asiatique (*Vespa velutina*), introduit en Aquitaine dans les années 2000 par le biais de marchandises originaires d'Asie (Villemant *et al.*, 2006), ou du Sénéçon du Cap (*Senecio inaequidens*) dont des graines étaient accrochées dans de la laine de mouton importée (Muller, 2004).

Le déplacement de matériaux et d'instruments contaminés par des espèces exotiques envahissantes, à l'occasion de travaux d'aménagement du territoire (construction de routes, réseaux d'assainissement, entretien des cours d'eau, transports et réutilisation de remblais) est également une source d'introduction involontaire, tout comme les déchets de plantes invasives (Muller, 2004). Les renouées (*Reynoutria* spp.) ont ainsi largement été dispersées lors de déplacement de remblais et de matériel d'excavation contenant des fragments de tiges et/ou de rhizomes de la plante. Les roues des engins de coupe, les engins de coupe eux-mêmes (godets, dents, bennes), sont également à l'origine d'introductions involontaires d'un site à un autre s'ils ne sont pas nettoyés après des interventions de gestion : divers exemples de transport de fragments de tiges de jussies par les engins de travaux en milieux aquatiques sont assez bien identifiés. Cela serait le cas, par exemple, de l'introduction de la Jussie à grandes fleurs en Brière (Haury et Damien, 2012).

Les déplacements de certains usagers comme pêcheurs ou plaisanciers d'un milieu aquatique à un autre peuvent également être la cause de transports d'espèces sur des distances généralement courtes, fragments de plantes restés accrochés aux embarcations ou aux remorques, animaux fixés sur la coque, etc. (Anderson *et al.*, 2014) (figure 14).

Figure 14



© CAISIE - IFI.

Désinfection de bateaux de plaisance pour éviter le transport d'espèces invasives en Irlande.

Enfin, des transports de propagules végétales par des animaux, notamment l'avifaune sont possibles : il semble acquis que la colonisation de nombreux plans d'eau isolés par *Lemna minuta* est due à la sauvagine³, de même la colonisation de plans d'eau isolés par les jussies est probablement due au même phénomène.

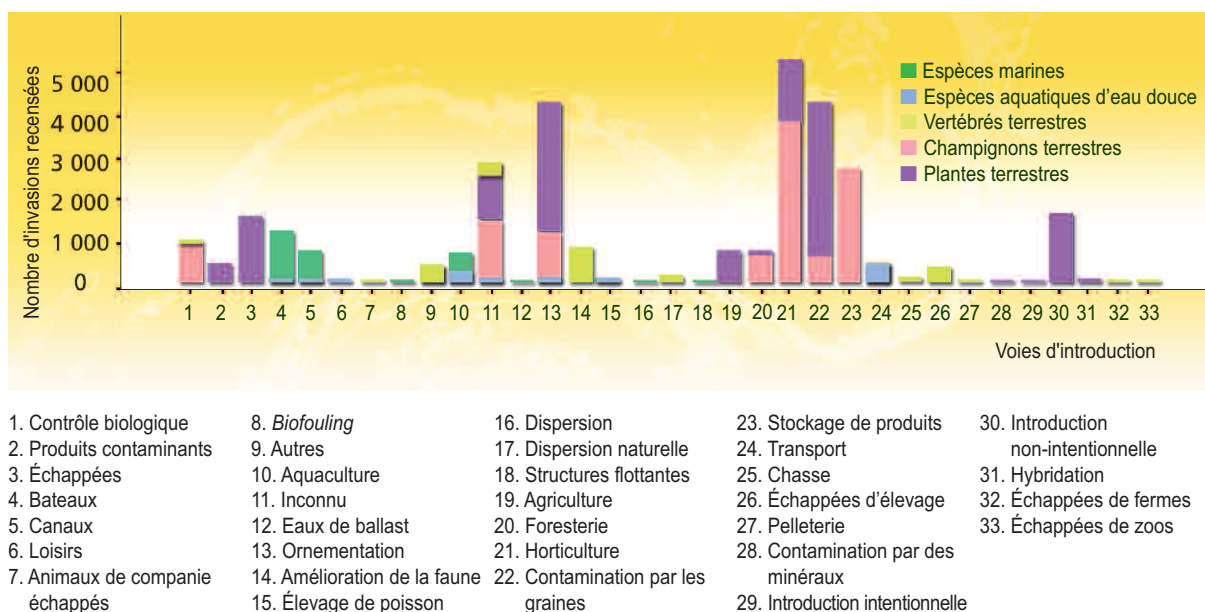
En France, 38 % des espèces végétales d'eau douce introduites l'ont été pour des raisons ornementales et 29 % d'entre elles sont des plantes utilisées en aquariophilie (Muller, 2004). En Métropole, 44 % des 43 espèces de poissons d'eau douce introduites sont naturalisées et, parmi celles-ci, près de la moitié ont été introduites pour la pêche de loisir (Keith et Allardi, 1997). En Europe, les deux principaux vecteurs d'introduction de poissons sont l'aquaculture et la pêche de loisir (Gozlan, 2008).

Une étude conduite sur les milieux aquatiques continentaux en Italie (Gherardi *et al.*, 2008) a montré que les introductions d'espèces animales d'eau douce originaires d'autres continents sont principalement dues à la pêche sportive et à l'élevage extensif de poissons (30 %), à l'aquaculture intensive (27 %), aux eaux de ballast (25 %). Les usages ornementaux (aquariums et bassins) seraient responsables de 9 % des introductions. Les organismes ainsi transportés ont alors la possibilité de coloniser une nouvelle aire géographique parfois très éloignée de leur zone de répartition d'origine (tableau 3 et figure 15 page suivante).

Tableau 3 Synthèse des voies d'introduction des espèces exotiques envahissantes abordées dans le second volume du présent ouvrage.

Espèce	Voie d'introduction
FLORE	
Grand Lagarosiphon - <i>Lagarosiphon major</i> , (Ridl.) Moss, 1928	Aquariophilie
Égérie dense - <i>Egeria densa</i> , Planch., 1849	Aquariophilie
Hydrocotyle fausse renoncule - <i>Hydrocotyle ranunculoides</i> , L.f., 1782	Horticulture ornementale
Myriophylle du Brésil - <i>Myriophyllum aquaticum</i> , Verdcourt, 1973	Horticulture ornementale
Jussies - <i>Ludwigia</i> spp.	Horticulture ornementale
Crassule de Helms - <i>Crassula helmsii</i> , (Kirk) Cockayne, 1907	Horticulture ornementale
Baccharis à feuilles d'arrose - <i>Baccharis halimifolia</i> , Linnaeus, 1753	Horticulture ornementale
Berce du Caucase - <i>Heracleum mantegazzianum</i> , Sommier et Levier, 1895	Horticulture ornementale
Erable négundo - <i>Acer negundo</i> , Linnaeus, 1753	Horticulture ornementale
Renouées - <i>Reynoutria</i> spp.	Horticulture ornementale, agriculture (fourrage)
Solidages - <i>Solidago</i> spp.	Horticulture ornementale
Balsamines - <i>Impatiens</i> spp.	Horticulture ornementale
Paspale à deux épis - <i>Paspalum distichum</i> , Linnaeus, 1759	Agriculture (fourrage)
FAUNE	
Écrevisse de Californie - <i>Pacifastacus leniusculus</i> , Dana, 1852	Aquaculture
Écrevisse de Louisiane - <i>Procambrus clarkii</i> , Girard, 1852	Aquaculture
Perche soleil - <i>Lepomis gibbosus</i> , Linnaeus, 1758	Pêche et aquariophilie
Trachémide à tempes rouges - <i>Trachémys scripta elegans</i> , Wied, 1839	Animal de compagnie
Xénope lisse - <i>Xenopus laevis</i> , Daudin, 1803	Élevage pour la recherche scientifique
Grenouille taureau - <i>Lithobates catesbeianus</i> , Shaw, 1802	Élevage, Ornementation
Bernache du Canada - <i>Branta canadensis</i> , Linnaeus, 1758	Ornementation
Ouette d'Égypte - <i>Alopochen aegyptiacus</i> , Linnaeus, 1766	Ornementation
Érismature rousse - <i>Oxyura jamaicensis</i> , Gmelin, 1789	Présentation dans les zoos
Ibis sacré - <i>Threskiornis aethiopicus</i> , Latham, 1790	Présentation dans les zoos
Vison d'Amérique - <i>Neovison vison</i> , Schreber, 1777	Élevage pour la pelleterie
Ragondin - <i>Myocastor Coypu</i> , Molina, 1782	Élevage pour la pelleterie
Rat musqué - <i>Ondatra zibethicus</i> , Linnaeus, 1766	Élevage pour la pelleterie

Figure 15 Principales voies d'introduction d'espèces exotiques en Europe. Source : DAISIE, 2009.



Des invasions spontanées et subspontanées

■ Invasions spontanées

Certaines espèces peuvent s'établir dans une nouvelle aire géographique sans que les activités humaines n'aient eu d'action facilitatrice sur cet établissement. On ne peut ainsi pas à proprement parler d'espèces exotiques envahissantes (voir définitions p. 10). Leurs invasions peuvent être qualifiées de spontanées ou de naturelles. Elles peuvent se produire lorsqu'une barrière physique ou environnementale entre deux aires disparaît, permettant alors le déplacement de l'espèce vers l'aire d'accueil par un mécanisme de transport biotique (animal) ou abiotique (courant, vent, etc.) (Ashton et Mitchell, 1989).

Ces invasions spontanées restent rares et peu connues. La distance géographique entre la zone d'origine de l'espèce et le site d'introduction représente probablement la barrière la plus difficile à franchir, notamment pour les plantes aquatiques des eaux douces. Les possibilités de changement d'aires sont très faibles chez ces espèces, car elles ne peuvent pas survivre hors de l'eau pendant de longues périodes et tolèrent mal une période prolongée dans l'eau de mer (Haller et al., 1974).

Les plus grandes capacités de dispersion de certaines espèces animales leur permettent de franchir plus facilement ces barrières. C'est le cas la Tourterelle turque (*Streptopelia decaocto*) originaire d'Asie mineure, du proche et du Moyen-Orient, qui aurait atteint spontanément Constantinople pour y constituer d'importantes populations dès le XVI^e siècle et se retrouve largement dispersée en métropole (Pascal et al., 2006). Un autre exemple est celui de la Libellule purpurine (*Trithemis annulata*) qui aurait naturellement migré de l'Afrique du Nord vers le Sud de l'Europe depuis la fin du XX^e siècle et s'installe progressivement en France (Deliry, 2010), peut-être à cause du changement climatique.

■ Invasions subspontanées

L'ouverture de nouvelles voies de circulation facilite le transport d'espèces d'une aire géographique à une autre. On parle alors d'invasion subspontanée lorsque les actions de l'Homme mettant en contact des milieux jusqu'alors étrangers permettent de façon indirecte l'arrivée d'une espèce dans un nouveau territoire. La construction de canaux de navigation mettant en contact des bassins initialement isolés a permis à de nombreuses espèces aquatiques d'étendre leur aire de répartition soit en empruntant certains moyens humains de locomotion soit par leurs propres moyens. Par exemple, le percement du Canal de Suez (figure 16) conduit à l'introduction de 200 à 300 espèces provenant de la Mer Rouge dans la Méditerranée (*migrations lessepsiennes*) (Ramade, 1993). De même, le Silure glane (*Silurus glanis*) ou le Sandre (*Sander lucioperca*) ont bénéficié du réseau de canaux de métropole, en complément de vecteurs directs tels que l'aquaculture et la pêche de loisir. Ouvert en 1992, le canal Danube-Main-Rhin a offert un passage facile vers l'Europe de l'Ouest (*migrations Ponto-Caspiennes*) pour la Faune Ponto-Caspienne comme différentes espèces de gobies (*Neogobius melanostomus*, *Ponticola kessleri*, *Proterorhinus semilunaris*, etc.) (Manné et al., 2013) et à diverses espèces d'invertébrés aquatiques (Devin et al., 2005), maintenant bien présentes dans le bassin du Rhin.

Figure 16



© NASA MISR images

Vue satellite du canal de Suez et de ses environs.

Des phénomènes de dispersion subspontanée peuvent également être des conséquences de changements environnementaux (déforestation, par exemple) ou des changements climatiques : l'augmentation de la température, les variations du régime hydrique ou encore la montée du niveau océanique auront de fortes conséquences sur la qualité de l'eau et le fonctionnement des milieux touchés, ce qui pourrait entraîner des modifications de la dynamique des espèces indigènes et des espèces allochtones (Dutartre et Suffran, 2011). Notons sur ce point que la réglementation européenne récemment votée n'inclut pas dans les espèces invasives « les espèces dont l'aire de répartition naturelle évolue sans intervention humaine, en raison de la modification des conditions écologiques et du changement climatique ».

Dynamique de colonisation et chronologie

■ Des barrières naturelles multiples

Toutes les espèces importées par l'Homme ne deviennent pas invasives. D'après Richardson *et al.*, (2000), pour qu'une espèce exotique devienne envahissante, elle doit franchir différentes barrières d'ordres géographique ou environnemental (figure 17). À chaque barrière franchie, les termes employés pour préciser le statut de l'espèce changent et l'invasion se fait plus probable.

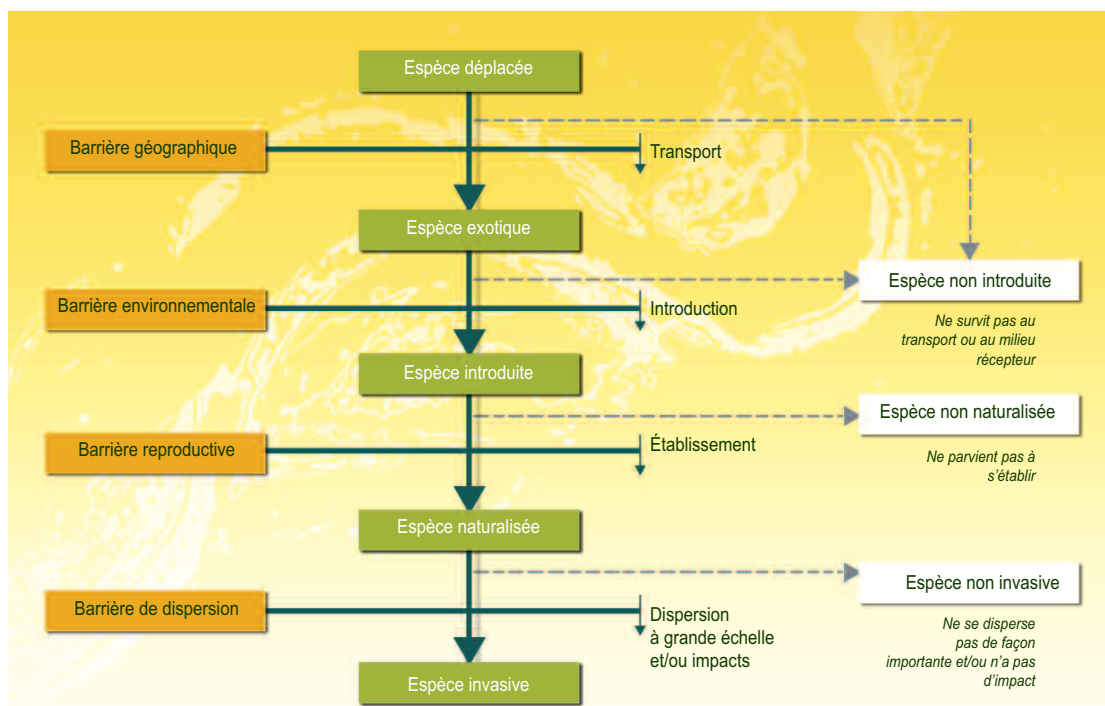
Le franchissement de la première barrière géographique se fait généralement grâce à l'intervention de l'Homme, par des transports et des introductions volontaires ou accidentelles. C'est la phase d'introduction.

Les barrières environnementales contraignent ensuite l'espèce à vivre dans les conditions environnementales du site d'accueil, conditions abiotiques (climat, ressources alimentaires, habitats) et biotiques (prédateurs, pathogènes, ressources trophique). C'est la phase d'acclimatation.

Le troisième type de barrière est lié à la reproduction de l'espèce : elle doit être capable de se reproduire pour développer une population viable à long terme. C'est la phase de naturalisation.

Vient enfin la phase d'expansion où l'espèce franchit la barrière de dispersion, se dispersant dans le territoire en colonisant de nouveaux habitats. C'est la phase d'expansion.

Figure 17



Barrières à franchir pour qu'une espèce exotique devienne envahissante. D'après Richardson et al., 2000. Ce schéma théorique de la dynamique d'espèces conduisant à des invasions biologiques est à utiliser avec précaution car les processus de survie et de dispersion sont fonctionnels durant l'ensemble du déroulement de cette dynamique. D'après Richardson et al., 2000. Schéma adapté par Mazaubert, 2013.

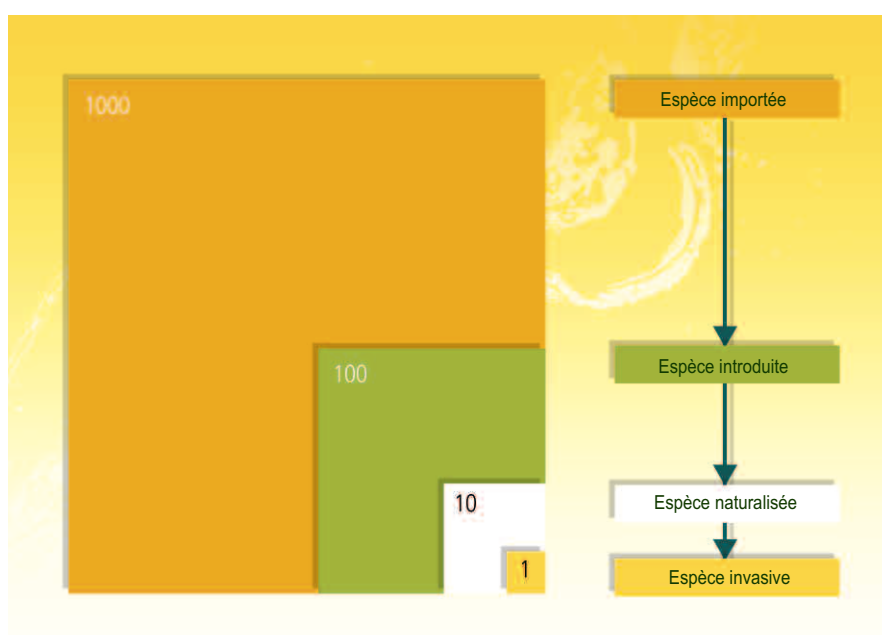
■ Le succès des invasions biologiques

Nombre d'espèces sont incapables de franchir successivement ces différentes barrières. Au final, seule une faible proportion des espèces devenues introduites après le franchissement d'une barrière géographique devient effectivement envahissante et susceptible de présenter des impacts négatifs sur l'environnement et les usages humains.

En 1996, Williamson a proposé la règle des « *Three tens rule* » (règle des trois fois dix). Cette règle correspond à une réduction d'un facteur de 10 entre le nombre des espèces importées dans un territoire donné, celui des espèces introduites, celui des espèces naturalisées et celui des espèces exotiques envahissantes sur ce même territoire.

Ainsi, selon cette règle, sur 1 000 espèces importées par l'Homme, 100 seraient introduites dans un territoire, 10 parviendraient à se reproduire et une seule deviendrait envahissante (figure 18). Ces valeurs correspondent à des probabilités et varient en fonction des groupes d'espèces, de la nature des sites et des communautés d'accueil, et des modalités d'introduction.

Figure 18



Schématisme de la règle des trois dix de Williamson. D'après Mazaubert, 2008.

Cette règle empirique se vérifie assez bien pour les espèces végétales mais la probabilité de succès d'une invasion est beaucoup plus importante pour les vertébrés et peut varier entre 15 et 50 % (Jeschke et Strayer, 2005). Dans le cas des espèces aquatiques introduites en Europe, le taux de naturalisation est estimé à 63 % (García - Berthou *et al.*, 2005).

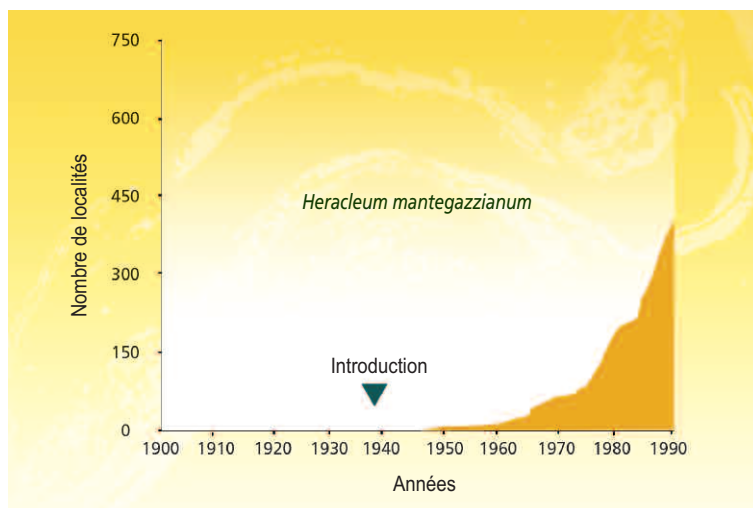
■ Une phase de latence

Le franchissement des barrières environnementales et reproductives est très variable selon les espèces. Il peut s'étaler sur plusieurs dizaines d'années voire atteindre un siècle et demi dans certains cas (Kowarik, 1995) et une espèce exotique peut se maintenir pendant de longues périodes en phase de latence dans son écosystème d'accueil sans pour autant devenir envahissante.

L'invasion proprement dite pourra être déclenchée à la suite de modifications écologiques du milieu causées ou non par les activités humaines, de modifications biologiques de l'espèce (adaptations au milieu d'accueil), ou encore lors du franchissement d'un seuil démographique par la population fondatrice permettant à celle-ci de croître plus rapidement, devenant ainsi envahissante (Soubeyran, 2008).

Par exemple, Pyšek et Prach, dans leur étude de la dynamique d'invasion de la Berce du Caucase (*Heracleum mantegazzianum*) en République tchèque, ont identifié une phase de latence depuis l'introduction de cette espèce au XIX^e siècle jusqu'au début des années 1940, durant laquelle ses populations sont restées très réduites (figure 19). Une phase de forte multiplication du nombre de localités a suivi ; les auteurs l'ont attribuée aux modifications des habitats de cette espèce (Pyšek et Prach, 1993 in Muller, 2004).

Figure 19

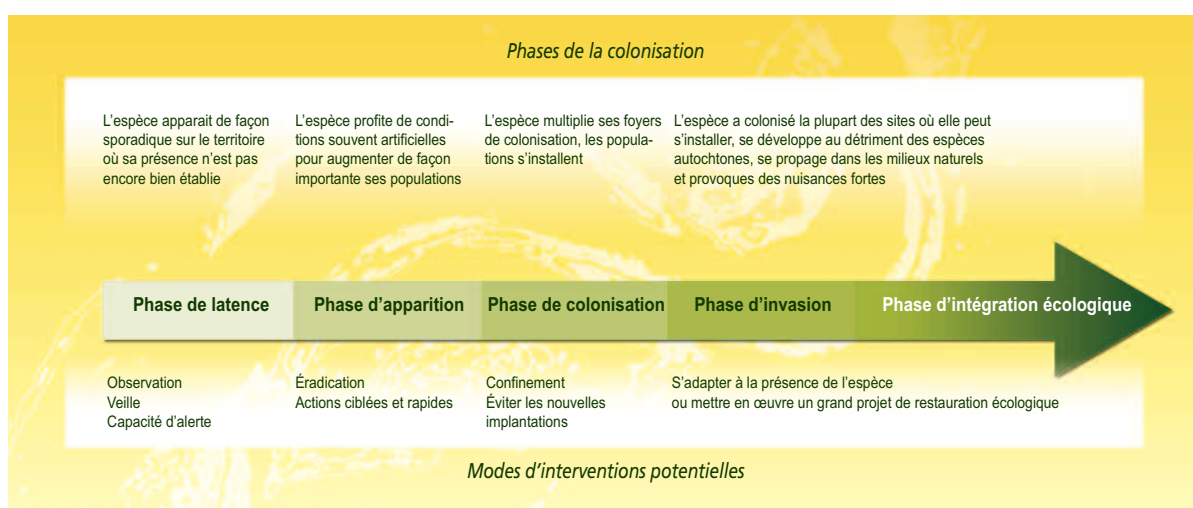


Courbe d'invasion de la Berce du Caucase (*Heracleum mantegazzianum*) en République tchèque, au cours du XX^e siècle. D'après Pyšek et Prach, 1993.

■ Les phases de colonisation

Correspondant au franchissement des barrières précédemment citées, le processus d'invasion induit des phases successives de colonisation d'un territoire donné, depuis l'arrivée de l'espèce exotique jusqu'à l'apparition de difficultés de gestion en lien avec la prolifération de cette espèce. Selon les espèces, les modes d'intervention de gestion potentiellement applicables peuvent varier en fonction de ces différentes phases et, plus la colonisation progresse, plus la mise en œuvre de ces interventions peut être coûteuse (figure 20).

Figure 20



Les différentes phases de la colonisation d'une espèce exotique et les modes d'intervention correspondants. D'après Mazaubert, 2008.

Avant que l'espèce n'arrive sur un territoire, la prévention est sans conteste la meilleure des solutions. L'évaluation des risques d'introduction, la réduction ou l'annulation des flux d'espèces par des améliorations de la réglementation du commerce mondial des espèces, entre autres moyens, permettraient sans aucun doute de limiter les impacts des invasions biologiques.

Une fois l'espèce arrivée sur un territoire, pour que la gestion de l'espèce exotique soit la plus efficace et la plus rentable possible, il est évidemment préférable d'intervenir dans les premières phases du processus (intervention rapide). Pendant la phase de latence, il est difficile de déterminer si l'espèce peut devenir invasive, mais des analyses de risques peuvent être réalisées en s'appuyant sur les informations disponibles sur ses capacités de colonisation dans d'autres régions d'introduction et permettre de décider d'une stratégie de gestion préventive comportant par exemple, des mesures pour limiter la dispersion anthropique de l'espèce dans le milieu naturel (sensibilisation, interdiction de la commercialisation, etc.).

La phase d'apparition semble être la plus déterminante car l'éradication peut encore être un objectif atteignable. Il s'agit de faire disparaître l'espèce et ses propagules du site d'accueil pour éviter toute dispersion ultérieure. Les connaissances disponibles sur la biologie et l'écologie de l'espèce peuvent aider à définir les techniques d'interventions dans ce cas particulier.

Lors de la phase de colonisation (d'expansion géographique), l'éradication devient rapidement irréalisable. Deux démarches peuvent être appliquées : le confinement des zones infestées, la surveillance de la périphérie des zones infestées et la mise en œuvre de dispositifs d'alerte pour tenter de figer les fronts de colonisation par des interventions adaptées aux territoires et aux espèces concernés.

Aux phases d'invasion puis d'intégration écologique, l'espèce est installée quelquefois sur de vastes territoires et sa gestion devient difficile et généralement onéreuse (encadré 2). Des interventions régulières restent toutefois indispensables, dont les objectifs sont de maintenir l'espèce à un niveau de colonisation limité produisant des nuisances ou des dommages à des niveaux non significatifs ou jugés tolérables par les usagers.

Les invasions biologiques dans le temps

Les invasions biologiques peuvent s'étendre sur des décennies, se développer rapidement et nécessiter, pour certaines espèces et durant des périodes indéfinies, des interventions de gestion souvent coûteuses destinées à réduire les nuisances ressenties ou les dommages évalués. Comment peut évoluer cette situation ? Ces espèces vont-elles rester indéfiniment envahissantes et responsables de nuisances ?

Il est évidemment difficile de répondre de manière générale à cette question, tant les situations et les dynamiques des différentes espèces de flore et de faune concernées peuvent être diverses. Chaque situation à gérer (combinaison du territoire concerné, de(s) l'espèce(s) invasive(s) et des besoins humains) est relativement unique et les modalités de sa gestion doivent être suffisamment adaptées pour atteindre les objectifs fixés. Des interventions de gestion sur certaines espèces exotiques envahissantes ont eu lieu dès que les moyens humains disponibles ont permis des interventions organisées, même si le statut d'origine des espèces n'était pas du tout pris en compte. En ce qui concerne la flore, les moyens manuels utilisés en agriculture ont progressivement été remplacés par des techniques mécanisées, ultérieurement transposées en milieu aquatiques : c'est en particulier le cas des faucardages de plantes aquatiques mis en place dès les années 1920 sur des plans d'eau colonisés par des plantes immergées en utilisant des barres de coupe issues du matériel agricole et installées sur des embarcations (Dutartre et Tremea, 1990). La régulation de la faune nuisible aux productions agricoles est également relativement ancienne et les techniques de destruction ou de piégeage sont toujours applicables.

Même si des réflexions plus anciennes sur le concept d'invasions biologiques ont émergé à partir des travaux de De Candolle, Darwin ou Thellung, le début des recherches spécifiques sur les invasions biologiques est relativement récent et l'ouvrage d'Elton (1958), intitulé *The Ecology of Invasions by Animals and Plants* est généralement considéré comme la première synthèse sur cette thématique. Depuis cette époque de très nombreux travaux de recherche ont été menés mais, faute de recul temporel suffisant, assez peu portent sur l'évolution sur plusieurs décennies de ces invasions.

Ces espèces vont-elles disparaître ou au contraire intégrer les communautés vivantes de leur région d'accueil pour y jouer des rôles fonctionnels au même titre que les espèces indigènes actuelles de ces communautés ? Certaines d'entre elles pourraient-elles être plus adaptables au changement climatique et quelles en seraient les conséquences sur le fonctionnement des écosystèmes et des services associés ? Serait-il envisageable que certaines d'entre elles deviennent des espèces domestiquées ou cultivées en considérant les services qu'elles pourraient rendre en substitution d'espèces indigènes en régression ?

Un exemple sur la flore aquatique est assez bien documenté : il s'agit de l'Élodée du Canada (*Elodea canadensis*, Michaux, 1803). Originaires d'Amérique du Nord, cette espèce immergée a été observée pour la première fois en Europe en 1840, près de Dublin, puis en 1842 en Angleterre et ensuite en Belgique et en France à partir de 1860 (Sculthorpe, 1967). Jusqu'à la fin du siècle, elle a progressivement gagné le reste de l'Europe jusqu'en Scandinavie : après avoir causé des nuisances dans de nombreux plans d'eau d'Europe de l'ouest jusqu'au début du XX^e siècle, cette espèce semble actuellement stabilisée et n'engendre plus, à notre connaissance, de nuisances importantes, hormis dans les pays nordiques (Hellsten, Oulu Univ. comm. pers) ou de manière très occasionnelle (Hauray *et al.*, 2010). Elle fait actuellement partie des hydrophytes largement distribués dans les milieux aquatiques stagnants ou à courants modérés à faibles du continent. Elle est toujours considérée comme une espèce exotique envahissante, mais sa dynamique d'expansion géographique semble stoppée. Après avoir été invasive et considérée comme telle pendant plus de cinquante ans, est-elle maintenant intégrée dans les communautés d'hydrophytes européennes ?

Même modifiés par les interventions humaines, les dynamiques de développement des populations d'organismes vivants peuvent s'étendre sur des décennies : la phase de latence de certaines espèces exotiques avant le démarrage effectif de l'invasion en est un exemple. L'intégration éventuelle des espèces invasives dans les communautés d'accueil peut sans doute prendre le même ordre de durée ce qui rend très complexe l'analyse de son évolution. Les jussies, présentes en métropole depuis plus de 150 ans, et en phase d'invasion depuis environ quatre décennies, sont assez régulièrement consommées par des invertébrés indigènes, comme par exemple *Ludwigia grandiflora* par le coléoptère *Altica lytrhi* (Petelczyc *et al.*, 2006) (figure 21). Ces phytophages opportunistes pourront peut-être exercer une pression croissante sur les jussies et arriver à les faire régresser pour les amener à des niveaux d'occupation des biotopes de même ordre que les plantes aquatiques indigènes, mais dans quel délai ?

Figure 21



© J.K. Lindsey

Altica lytrhi est un petit coléoptère qui se nourrit de la Jussie à grandes fleurs.

Par ailleurs, les processus permanents de coévolution s'exerçant au sein des communautés vont également s'appliquer aux espèces invasives, au moins à celles subsistant de manière pérenne dans leurs communautés d'accueil : quel pourrait en être le rythme, les conséquences sur les écosystèmes futurs, les besoins de leur gestion ?

Des facteurs favorisant le succès des invasions

Le succès d'une invasion est dû à la combinaison de caractères propres à l'espèce introduite, aux composantes environnementales plus ou moins favorables de l'écosystème colonisé et au facteur hasard (Soubeyran, 2008). Les modifications environnementales, naturelles ou anthropiques sont également des sources de facilitation des invasions. Aussi, les innombrables combinaisons de ces facteurs rendent-elles très difficile, voire impossible la prédiction d'une invasion, même si des facteurs déterminants peuvent être identifiés.

■ Pression de propagules

Le succès d'une invasion peut dépendre des flux d'importation et d'introductions d'espèces, soit le nombre d'individus introduits et le nombre d'introductions, définis comme une « pression de propagule » (Williamson, 1996). Le terme de propagule (ou diaspore) correspond à n'importe quelle partie de plante ou d'animaux pouvant être dispersée et donner naissance à un individu (par exemple des fragments de tiges chez l'Egérie dense, figure 22). Il a été démontré que la pression de propagules intervenait généralement dans l'explication du succès d'établissement des espèces et de l'ampleur des invasions biologiques (Williamson, 1996 ; Lockwood, 2005 ; Colautti, 2006 ; Dehnen-Schmutz, 2007 ; Pyšek *et al.*, 2009 ; Simberloff, 2009). En effet, plus le nombre d'individus et d'introductions est important sur un territoire donné, plus la probabilité d'installation de l'espèce considérée pourra y être élevée.

Figure 22



© A. Dutartre, Istea

Dépôts de fragments de plantes sur une plage du lac de Parentis-Biscarosse (Landes). Les tiges de certaines plantes immergées, comme par exemple celles du Grand lagarosiphon ou de l'Egérie dense peuvent survivre dans les eaux durant de longues périodes et être facilement transportées : elles constituent autant de boutures potentielles.

■ Caractéristiques de l'environnement d'accueil

L'environnement d'accueil joue également un rôle important dans le développement d'une invasion. D'après Williamson (1996), toutes les communautés sont susceptibles d'être envahies mais certaines plus que d'autres en raison de leur fragilité. Ainsi, il semblerait que les perturbations écologiques des habitats soient un facteur favorable aux invasions biologiques : l'anthropisation et l'artificialisation des milieux concourent à diminuer les capacités de résistance et de résilience⁴ des écosystèmes face aux invasions (Williamson 1996, Mack *et al.*, 2000) et favorisent les espèces exotiques opportunistes. Il en serait de même pour les écosystèmes comportant des niches écologiques vacantes ou comportant un faible nombre d'espèces (Williamson 1996, Mack *et al.*, 2000).

4- Capacité que possède un écosystème à tendre vers sa trajectoire évolutive d'origine, par auto-organisation, face à des contraintes fortes.

■ Profil biologique des espèces exotiques envahissantes

Arriver à définir les caractéristiques fondamentales d'une espèce invasive pourrait théoriquement permettre de prévenir les invasions futures et de mieux adapter les stratégies et la réglementation. Toutefois, bien que certaines espèces invasives semblent avoir des traits communs, les exceptions sont nombreuses et la démarche est rendue complexe par les nombreuses interactions existant entre les caractéristiques de l'espèce considérée, celles de l'écosystème récepteur et les modalités d'introduction (Barbault *et al.*, 2010 ; Mack *et al.* 2000). Il est ainsi quasiment impossible d'établir un « profil biologique type » des espèces invasives, ne serait-ce que parce qu'il ne s'agit pas d' « une invasion » mais bien d' « invasions ».

Certains auteurs ont tout de même identifié des caractéristiques biologiques pouvant contribuer au succès d'implantation d'une espèce exotique envahissante, telles que la forte capacité de reproduction et d'appropriation des ressources par une croissance rapide et importante, de grandes capacités de dispersion, une bonne adaptation aux perturbations (Pyšek *et al.*, 1995) ou encore un comportement ou une dynamique en lien avec les activités humaines (Pascal *et al.*, 2006). Ces caractéristiques sont à la base des méthodes d'évaluation des risques d'introduction (encadré 3).

Par exemple, Hayes et Barry (2008) ont réalisé une synthèse de 49 études testant 115 caractéristiques biologiques au sein de sept groupes d'espèces. Les caractéristiques expliquant le mieux le succès d'implantation des espèces sont liées à la similarité biogéographique du milieu d'origine et du milieu d'introduction, à la pression de propagules mais sont rarement liés à la physiologie, la morphologie de ces espèces. Tout particulièrement chez les plantes, cette étude a montré que la surface foliaire et le système de reproduction sexuée (dioécie, monoécie ou hermaphrodisme) ou encore la taille de l'aire de répartition d'origine, jouent un rôle significatif dans le succès d'implantation des espèces. Pour l'ensemble des sept groupes d'espèces étudiés, la pression de propagules, ou pression d'introduction, joue un rôle majeur dans le succès d'implantation des espèces et est souvent favorisée par l'Homme par le biais d'introductions volontaires répétées.

Jusqu'à présent, les tentatives pour prédire quelles espèces, parmi une série d'introductions potentielles, sont susceptibles de devenir envahissantes ont eu un succès très mitigé (par exemple, Mack *et al.*, 2000). En effet, les modèles utilisés ne rendent pas compte de la complexité du système à analyser : le profil biologique et écologique des espèces invasives reste complexe à déterminer et prédire les zones susceptibles d'être envahies est encore plus problématique, les capacités de colonisation propres à chaque espèce, les caractéristiques des écosystèmes et les interactions espèce introduite/écosystème étant encore mal connues.

Malgré les imperfections de ces prédictions, la prévention reste néanmoins nécessaire dans le processus général de gestion des espèces exotiques envahissantes et implique de pouvoir anticiper et donc d'évaluer les risques d'invasions.

■ Évaluation et analyse des risques

Si la prévention des invasions biologiques doit nécessairement passer par la mise en place de réglementation permettant de contrôler les échanges d'espèces à toutes les échelles géographiques possibles, l'évaluation des risques d'invasion et d'impact que peut engendrer une espèce dans une nouvelle région du monde est nécessaire et doit porter à la fois sur les espèces dont l'importation est envisagée et sur celles arrivées de manière accidentelle.

S'appuyant sur les connaissances disponibles sur la biologie et l'écologie de l'espèce considérée et débouchant sur la proposition d'intégration dans des listes ou d'un « statut » pour cette espèce, couplé à d'éventuelles mesures réglementaires, cette évaluation de risque devrait permettre de mieux définir la politique de gestion à lui appliquer.

Cet aspect de la prévention a fait l'objet de recherches et d'analyses dans de nombreux pays diversement confrontés aux invasions biologiques. Les procédures actuellement disponibles sont assez nombreuses, présentant des caractéristiques et des objectifs relativement variables permettant un choix parmi elles selon le contexte particulier de la prévention envisagée (encadré 3).

Quelques méthodes d'analyses de risques

Le *Weed Risk Assessment* (WRA) (Pheloung et al., 1999)

Ce système, développé en Australie, vise à accepter ou refuser des espèces proposées pour l'importation, en se basant sur 49 questions sur la biologie, la biogéographie, l'histoire de colonisation de l'espèce et son écologie. Des scores sont donnés pour chacun de ces critères et le score final permet de définir si l'espèce est acceptée pour l'importation, rejetée ou nécessite une évaluation plus approfondie.

Le modèle de Weber et Gut (2004)

Ce protocole a été établi pour l'évaluation du risque de prolifération de tous types de végétaux introduits en Europe. Douze questions sur l'espèce considérée (répartition, taxonomie, croissance, habitats, dispersion, densité des populations, similitudes de climat entre l'aire de répartition et l'aire d'étude, viabilité des graines et dispersion, etc.) permettent d'établir un score classant les espèces dans différentes catégories de risque (de faible à élevé).

Analyse des risques phytosanitaires (Fried et Brunel, 2009, Mandon-Dalger et al., 2012).

Cette méthode est celle appliquée par l'Organisation européenne et méditerranéenne de protection des plantes (OEPP). Elle permet d'identifier quelle est la probabilité qu'une nouvelle espèce arrive dans un territoire donné, s'y naturalise et y engendre des impacts, et si nécessaire, de définir quelles sont les méthodes de lutte les plus appropriées. Cette méthode peut s'appliquer à tous types d'organismes, plantes, insectes, bactéries et virus. Sa mise en œuvre est relativement longue et coûteuse, difficilement applicable à l'ensemble des espèces potentiellement envahissantes déjà présentes à l'échelle nationale ou européenne. Aussi le besoin subsiste des développer de outils de hiérarchisation plus simples pour lister les espèces envahissantes et potentiellement envahissantes, afin d'établir des priorités d'espèces nécessitant la réalisation d'une analyse des risques phytosanitaires.

D'après Mandon-Dalger et al., 2012, Mazaubert et Dutartre, 2010.

Dans cette optique, en France, les ministères en charge de l'écologie et de l'agriculture ont sollicité les services de l'État pour hiérarchiser les risques inhérents aux espèces végétales exotiques sur le territoire national et de proposer une liste documentée d'espèces à risques (Mandon-Dalger et al., 2012). Différentes méthodes ont ainsi été testées en fonction de différentes échelles de gestion des plantes invasives (régional et national). L'analyse des risques phytosanitaires et la méthode de Weber et Gut ont semblé les plus appropriées, mais nécessitent des améliorations et des adaptations sur les typologies de réponse et les seuils proposés. Une analyse de hiérarchisation des habitats à l'échelle régionale est également indispensable pour mieux inventorier les impacts que les espèces exotiques envahissantes pourraient occasionner en les colonisant (Mandon-Dalger et al., 2012), tout en sachant que ces analyses ne sont souvent qu'un cadre qu'il faut adapter à chaque situation.

■ Hybridation

L'impact sur la diversité génétique peut se faire par hybridation entre une espèce introduite et une espèce native par transfert de gènes. Ce phénomène est d'autant plus problématique que l'espèce indigène est rare et menacée.

Des hybrides infertiles peuvent entraîner le déclin des populations d'espèces indigènes lorsqu'ils représentent la majorité des descendants. Ainsi, le croisement entre le Saumon atlantique indigène (*Salmo salar*) et la Truite fario (*Salmo trutta*) introduite en Amérique produit des hybrides stériles qui réduisent le taux de croissance de la population de Saumon atlantique (Garcia de Leaniz et Verspoor, 1989). Même si on se situe à l'échelle infra-spécifique, il faut aussi souligner l'impact négatif des ré-empoissonnements en Truite fario de lignée domestique sur l'intégrité génétique des populations locales (Berrebi *et al.*, 2000).

Si ces hybrides sont fertiles, ils peuvent se croiser entre eux et avec les individus autochtones. C'est le cas, par exemple, de l'Érismature rousse (*Oxyura jamaicensis*) qui s'hybride avec l'Érismature à tête blanche (*Oxyura leucocephala*), espèce protégée et menacée d'extinction, présente en Espagne (Caizergues et Fouque, 2008). En France, la Berce du Caucase (*Heracleum mantegazzianum*) s'hybride avec une sous-espèce de la Berce commune (*Heracleum sphondylium subsp. pyrenaicum*) pour donner un hybride qui prolifère le long d'un cours d'eau dans les Pyrénées orientales : *Heracleum x carbonnieri Reduron*. Ces pollutions génétiques menacent l'intégrité des espèces indigènes et propagent des gènes éventuellement mal adaptés aux conditions écologiques locales, menant à un déclin graduel de la population native (Hulme, 2007). Un autre impact génétique peut se produire lorsque les hybrides sont susceptibles de présenter des nouveaux caractères leur permettant d'occuper des écosystèmes dont les parents étaient absents et où ils arriveront à mieux se développer. C'est par exemple le cas de *Reynoutria X bohémica* (figure 23), hybride le plus souvent stérile provenant du croisement de la Renouée du Japon (*Reynoutria japonica*) et de la Renouée de Sakhaline (*Reynoutria sachalinensis*). Enfin, l'hybridation d'individus d'une même espèce mais provenant de sources différentes peut aussi expliquer la forte diversité génétique que l'on retrouve chez certaines populations invasives (parfois supérieures aux populations natives) et leurs succès d'invasions (Kolbe *et al.*, 2004).

Figure 23



© J.-P. Reygrobellet

Renouée de Bohème (*Reynoutria X bohémica*).

■ Prédation et compétition

La modification de la diversité spécifique peut être qualitative (remplacement ou exclusion d'une espèce indigène) et/ou quantitative (réduction des individus d'une population) (Hulme, 2007). Les causes de ces changements de richesse spécifique peuvent être, par exemple, la compétition interspécifique pour les ressources alimentaires et l'habitat ou la prédation directe. Cette compétition peut réduire, voire dans certains cas éliminer totalement les espèces indigènes, sur une partie plus ou moins grande de leur aire de répartition. Dans certains cas, elle peut toutefois stimuler la diversité voire même favoriser des espèces indigènes et l'analyse de l'évolution du système ne doit pas être seulement temporelle mais aussi organisationnelle.

Les prédateurs exotiques envahissants présentant des comportements alimentaires généralistes et opportunistes peuvent présenter des impacts importants sur les populations natives. Ainsi, en Grande-Bretagne, le Vison d'Amérique (*Neovison vison*) est responsable du déclin des populations de Campagnol terrestre (*Arvicola terrestris*) (Bonesi et al., 2006). Le Rat musqué (*Ondatra zibethicus*) se nourrit de moules d'eau douce, ce qui mène souvent à des extinctions locales des populations (Jokela et Mutikainen, 1995).

La compétition pour les ressources entre espèces exotiques envahissantes et espèces autochtones est souvent difficile à démontrer ou à quantifier, notamment chez les animaux, où les données reposent souvent sur des observations ponctuelles (Hulme, 2007). Pour la flore, en revanche, la compétition pour les ressources en lumière (par exemple, la compétition entre l'Érable négundo (*Acer negundo*) et les saules blanc en bordure de cours d'eau (Bottollier-Curtet et al., 2012)) et nutriments est mieux documentée (European Environment Agency, 2012). À l'instar de certaines espèces indigènes dominantes, de nombreuses espèces végétales exotiques envahissantes finissent par former des tapis monospécifiques, entraînant de fait une forte réduction de la richesse spécifique locale (Muller, 2004 ; Fried et al., 2013).

■ Transmission de pathogènes et de parasites

Les invasions biologiques peuvent également avoir des conséquences préjudiciables sur le plan sanitaire, par l'introduction directe de pathogènes ou d'hôtes contaminés ou par l'émergence de nouvelles pathologies. La Grenouille taureau (*Lithobates catesbeianus*, figure 24a) et le Xénope lisse (*Xenopus laevis*) sont porteurs sains d'un champignon parasite, *Batrachochytrium dendrobatidis*, reconnu comme une cause majeure d'extinction des amphibiens autochtones (Berger et al., 1999). C'est aussi le cas pour les trois espèces d'écrevisses indigènes en France, l'Écrevisse des torrents (*Austropotamobius torrentium*), l'Écrevisse à pattes rouges (*Astacus astacus*) et l'Écrevisse à pieds blancs (*Austropotamobius pallipes*), qui sont sensibles à la « peste des écrevisses » ou l'aphanomyose, maladie mortelle causée par un champignon (*Aphanomyces astaci*) véhiculé par les écrevisses américaines, c'est-à-dire l'Écrevisse américaine (*Orconectes limosus*), l'Écrevisse du Pacifique ou Écrevisse signal (*Pacifastacus leniusculus*) et l'Écrevisse rouge de Louisiane (*Procambarus clarkii*), qui ont été introduites depuis le XIX^e siècle et qui sont maintenant très répandues sur le territoire français (Diéguez-Urbeo et Soderhall, 1993).

Figure 24



a © E. Mazaubert
b © N. Poulet, Onema

La Grenouille taureau (a) et l'Écrevisse de Louisiane (b), espèces exotiques envahissantes porteuses saines de pathogènes.

Lorsque ces espèces dominent, l'ensemble de leurs impacts peut mener à un appauvrissement des communautés biologiques autochtones et à une transformation plus ou moins importante des écosystèmes pouvant se traduire par une banalisation du milieu et de ses communautés vivantes.

Conséquences sur le fonctionnement écologique des écosystèmes aquatiques

■ Modification de la chaîne trophique

On peut raisonnablement penser que toute introduction d'espèce exotique est susceptible de modifier le réseau trophique du milieu colonisé. Si cela n'est pas toujours le cas (voir le cas des poissons top-prédateurs introduits en plans d'eau, Boulétreau, 2012), il est des cas particulièrement évidents comme celui des bivalves invasifs tel que la dreissène *Dreissena polymorpha* ou les corbicules *Corbicula* sp. Ces organismes filtrent l'eau (un à deux litres par jour pour une dreissène adulte) à la fois pour respirer et pour se nourrir du phytoplancton et en zooplancton de petite taille. Tout ce qui est en suspension dans l'eau et de taille inférieure au diamètre du siphon inhalant passe à l'intérieur de l'animal. Cette activité de filtration est un trait d'union entre la colonne d'eau et le fond d'un cours d'eau, entre le seston (colonne d'eau) et le benthos. On parle d'une benthisation des communautés suite à la prolifération de dreissènes ou corbicules : la filtration ramène de la biomasse (essentiellement phytoplanctonique) du seston vers le fond (via les fèces), l'effondrement de la biomasse phytoplanctonique et zooplanctonique entraîne un éclaircissement des eaux, les herbiers se développent, les autres compartiments (poissons, invertébrés) réagissent en cascade à ces modifications. Il serait tentant d'y voir là les signes d'une amélioration de la qualité de l'eau mais les conséquences des invasions de bivalves sont complexes (cf. pH et oxygène dissous) (Beisel, 2014). Par exemple, la composition des communautés algales change et en particulier la nature des espèces dominantes : dans certains cas ce sont des algues vertes ou des diatomées qui deviennent dominantes, dans d'autres des efflorescences à cyanobactéries (*Microcystis aeruginosa* par exemple). Un autre exemple est celui de l'Écrevisse de Louisiane dont l'invasion dans les marais de Brière a engendré une profonde modification de la chaîne trophique en devenant le maillon principal de la transmission d'énergie vers les poissons (Paillisson et al., 2012), rôle probablement assuré auparavant par les différentes espèces d'invertébrés benthiques devenus aujourd'hui très rares.

■ Température et échanges gazeux

En milieu stagnant, la densité des herbiers d'espèces végétales exotiques envahissantes peut induire un gradient de température qui peut avoir des conséquences négatives sur la faune et la flore aquatiques. Cette couverture végétale qui limite également les échanges gazeux avec l'atmosphère (Lejas, 2002) n'est pas spécifique des espèces exotiques, mais les espèces indigènes pouvant se développer de cette manière couvrent généralement de moindres superficies ou des biotopes particuliers.

■ pH et oxygène dissous

La prolifération végétale de plantes immergées, exotiques ou non, peut induire, au cours de la journée, des variations importantes de l'oxygène dissous et du pH qui sont préjudiciables pour la faune : pour l'oxygène, des sursaturations de fin de journée pouvant dépasser 200 % suivies de fortes sous-saturations en fin de nuit peuvent être observées ainsi que des variations de pH pouvant atteindre deux unités (Dutartre et al., 2009). L'intensité de ces variations nyctémérales dépend de la biomasse végétale présente et du renouvellement des eaux : elles sont surtout importantes en milieux stagnants. Parmi les EEE, les hydrocharitacées immergées (*Elo-dea* spp., *Egeria densa*, *Lagarosiphon major*) peuvent produire de telles variations.

La filtration sert aux bivalves pour se nourrir mais aussi pour s'oxygéner. La décomposition de la matière organique rapportée vers le fond est également consommatrice d'oxygène. En été, période de basses eaux mais également de températures élevées, l'effet des bivalves sur le bilan en oxygène peut conduire à une désoxygénation préjudiciable à d'autres compartiments, comme la faune piscicole (Beisel, 2014).

Par ailleurs, en dessous de 2 mg/L d'oxygène dans l'eau, aucun poisson ne peut survivre. C'est le cas notamment lors des proliférations en milieux stagnants des jussies (*Ludwigia* spp.) ou du Myriophylle du Brésil (*Myriophyllum aquaticum*) dont les herbiers amphibies denses couvrent les eaux et empêchent les échanges d'oxygène.

■ Lumière

La croissance des herbiers, exotiques ou indigènes, à forte productivité en surface des eaux peut entraîner une atténuation de la lumière et par conséquent une réduction des potentialités de développement des autres végétaux. Ce phénomène peut constituer un risque d'uniformisation du paysage lorsque l'ombrage agit sur une ou plusieurs espèces et par conséquent limite la richesse biologique globale de l'habitat. C'est ce qui peut se produire par exemple lors de développement d'herbiers denses de plantes immergées venant affleurer la surface ou de plantes flottantes. Par exemple, pour les espèces exotiques immergées, la lumière transmise à un mètre de profondeur dans des herbiers denses d'Égérie dense (*Egeria densa*) n'est que de 1% de la lumière incidente (Nakanishi *et al.*, 1989). Il peut en être de même pour les lentilles d'eau (*Lemna* sp.), et parmi elles, les espèces exotiques, la Lentille minuscule (*Lemna minuta*, figure 25) ou la Lentille d'eau rouge (*Lemna turionifera*), qui peuvent réduire la lumière incidente dans les eaux de 80 % et entraîner ainsi une disparition des plantes immergées (Peltre *et al.*, 2002). La faune invasive telle que la Carpe commune (*Cyprinus carpio*) peuvent aussi causer la disparition de la végétation aquatique à la fois par broutage mais aussi via leur action bioturbatrice qui engendre un taux important de matière en suspension et limite la pénétration de la lumière dans l'eau (Weber *et Brown*, 2011).

Figure 25



© E. Mazaubert

Lentilles d'eau (*Lemna* sp.).

■ Fragilisation des berges et des ouvrages

Par exemple, en creusant leurs terriers, le Ragondin (*Myocastor coypus*), l'Écrevisse américaine (*Orconectes limosus*) et l'Écrevisse de Louisiane (*Procambarus clarkii*) déstabilisent les berges et peuvent provoquer leur effondrement. Un autre exemple dans le règne végétal, est celui de la Renouée du Japon (*Reynoutria japonica*), qui peut favoriser l'érosion hivernale des berges de certains cours d'eau car, ayant éliminé la végétation indigène, elle n'offre plus de couvert végétal pouvant les protéger (Ciruna *et al.*, 2004). De plus, ses racines sont capables de fissurer le béton et de ce fait risquent de déstabiliser les ouvrages présents sur les cours d'eau. Ces impacts ne sont pas spécifiques des EEE mais les grandes capacités de colonisation de ces espèces peuvent les multiplier sur de vastes linéaires.

■ Banalisation des paysages

Lorsqu'elles occupent rapidement d'importantes superficies, certaines espèces comme les renouées (*Reynoutria* sp.) ou les balsamines (*Impatiens* sp.) en bordure de cours d'eau peuvent provoquer un phénomène d'uniformisation et de banalisation du milieu et du paysage. Il en est de même pour les jussies (*Ludwigia* spp.) qui colonisent désormais des dizaines d'hectares de prairies humides modifiant la perception des marais comme en Brière (Haury *et Damien*, 2012). Là encore, il ne s'agit pas d'un aspect spécifique aux EEE mais leur rapidité de colonisation peut fortement modifier un paysage en quelques années.

■ Modifications des écoulements, sédimentation

La biomasse végétale croissante lorsqu'une plante aquatique prolifère peut ralentir l'écoulement dans les cours d'eau. Ce ralentissement du courant et la densité des plantes permettent souvent un piégeage temporaire de sédiments fins au sein des herbiers. Ces biomasses importantes et ces dépôts entraînent la diminution de la section d'écoulement dans les cours d'eau et peuvent conduire à l'élévation du niveau des eaux dans les zones concernées, produisant dans certains des inondations printanières sans augmentation de débit du cours d'eau. Ce phénomène peut également être la cause d'inondations lors des premières crues automnales (Peltre *et al.*, 2002). Les productions très élevées de biomasse de certaines plantes invasives comme les élodées peuvent largement contribuer à ces phénomènes en cours d'eau même si des espèces indigènes sont susceptibles d'en provoquer localement, comme par exemple la Renoncule des rivières (*Ranunculus fluitans*).

Impacts sur la santé humaine

À l'instar de divers mammifères indigènes, certains mammifères exotiques peuvent être vecteurs de maladies, comme le Ragondin (*Myocastor coypus*) ou le Rat musqué (*Ondatra zibethicus*) qui peuvent transmettre par l'intermédiaire de l'eau de nombreuses maladies à l'Homme telles que la leptospirose ou l'échinococcose, également transmissibles au bétail (Waitkins *et al.*, 1985). Le Tamia de Sibérie (*Tamias sibiricus*, figure 26), nouvel animal de compagnie autorisé à la détention par des particuliers, peut jouer un rôle de réservoir pour les bactéries responsables de la maladie de Lyme (Chapuis *et al.*, 2010). Les pollens produits par diverses espèces végétales peuvent également provoquer des atteintes plus ou moins graves à la santé humaine, dont des allergies. Ce peut être le cas pour des espèces indigènes comme le bouleau ou les graminées, mais certaines EEE sont bien connues dans ce domaine, comme la Berce du Caucase (*Heracleum mantegazzianum*) dont le contact provoque de fortes dermatoses (Lagey *et al.*, 1995) et surtout de l'Ambroisie (*Ambrosia artemisiifolia*) dont le pollen est très allergisant. Cette allergie spécifique a nécessité des soins pris en charge par l'Assurance maladie pour environ 230 000 personnes en 2011 dans la région Rhône-Alpes, avec un coût estimé entre 14,2 et 20 millions d'euros (Observatoire régional de la santé Rhône-Alpes, 2012).

Figure 26



© J.L. Chapuis

Le *Tamias de Sibérie*, nouveau réservoir potentiel des bactéries responsables de la maladie de Lyme.

Impacts sur la sécurité humaine

Certains vertébrés, indigènes (sangliers, cerfs, etc.) ou exotiques peuvent être à l'origine de collisions routières ou aériennes. Les espèces exotiques connues dans ce domaine sont, par exemple, l'Ouette d'Égypte (*Alopochen aegyptiacus*) aux Pays-Bas et la Bernache du Canada (*Branta canadensis*) qui ont créé au Royaume-Uni des difficultés en empêchant le décollage des avions dans les aéroports où elles se regroupent en forte densité (Gyimesi et Lensink, 2010 ; Watola et Allan, 1999).

Les développements de certaines plantes aquatiques à croissance rapide en grands cours d'eau (indigènes comme la Renoncule des rivières, ou exotiques comme les élodées) peuvent causer des difficultés de sécurité des centrales électronucléaires, en particulier sur la Loire et le Rhône, en venant colmater les grilles de pompage des eaux de refroidissement par des masses végétales arrachées dans le cours d'eau. Il peut en être de même pour certains mollusques exotiques comme la Moule zébrée (*Dreissena polymorpha*, figure 27) dont les populations peuvent fortement coloniser ces grilles (Khalanski, 1997).

Figure 27



© USGS

Dreissena polymorpha.

Impacts économiques

Les impacts des espèces exotiques envahissantes ne sont pas limités au vivant et peuvent toucher un certain nombre de filières économiques. Ceci peut avoir plusieurs conséquences.

■ Une perte de production pour certaines industries (baisse de production halieutique ou aquacole)

Par exemple *Mnemiopsis leidyi* (figure 28), cténoptère carnivore d'Amérique du Nord introduit accidentellement par les eaux de ballasts des bateaux en mer Noire, a ainsi été à l'origine de l'effondrement de la pêche commerciale de l'anchois, avec des pertes estimées à plus d'un milliard de dollars (Ivanov *et al.*, 2000). Des pertes de productions agricoles par la consommation de certaines plantes cultivées en bordure des milieux aquatiques par les rongeurs tels que le Ragondin ou le Rat musqué sont aussi fréquemment signalées (Panzacchi *et al.*, 2007).

Figure 28



© S.G. Johnson

Mnemiopsis leidyi, cténoptère carnivore d'Amérique du Nord introduit en mer Noire et récemment découvert dans l'étang de Thau (Hérault).



■ Une diminution de la disponibilité et de l'accessibilité en eau pour les industries, en obstruant les tuyaux, événements ou bouches d'évacuation ou de prise d'eau

Par accumulation d'individus, en complément des risques en termes de sécurité, la Moule zébrée (*Dreissena polymorpha*) présente un impact industriel sur certaines centrales électronucléaires exploitées par EDF, telles que Cattenom sur la Moselle, Golfech sur la Garonne ou Bugey sur le Rhône. Ceci implique, de procéder à des nettoyages lorsque les circuits sont mis à sec ou même à des nettoyages sous l'eau grâce à des plongeurs (Khalanski, 1997).

■ Une gêne physique pour la pêche et les activités nautiques de loisir

Par exemple, la formation d'herbiers denses d'espèces de macrophytes invasifs comme le Grand Lagarosiphon (*Lagarosiphon major*), l'Égérie dense (*Egeria densa*), les jussies (*Ludwigia* spp.) ou le Myriophylle du Brésil (*Myriophyllum aquaticum*, figure 29) peuvent ainsi restreindre la navigabilité sur les lacs et rivières (Nepveu et Saint-Maxent, 2002) et justifier des opérations récurrentes de moisson de macrophytes (Dutarte *et al.*, 1989 ; Haury et Bouron, 2012). Dans quelques cas, la présence d'oiseaux en grand nombre dans des sites fréquentés par des humains peut provoquer des nuisances notables. Par exemple, une forte population de Bernache du Canada (*Branta canadensis*) et l'eutrophisation des eaux de baignade occasionnée par leurs déjections ont contraint à la fermeture d'une base de loisirs en Île-de-France (Fouque *et al.*, 2011c).

Figure 29



© F. Mercier, CEN BN

Arrachage manuel de *Myriophylle du Brésil*.

■ La dégradation directe d'infrastructures

Le Ragondin (*Myocastor coypus*) est à l'origine de dommages importants : les terriers qu'il creuse déstabilisent les berges et les digues, dont les coûts de restauration peuvent s'élever à plusieurs millions d'euros (Panzacchi *et al.*, 2007).

Ces impacts ont d'importantes conséquences économiques mais restent complexes à évaluer, même s'ils sont mieux perçus, évalués et pris en compte que les impacts écologiques, en raison de leur coût monétaire.

L'évaluation des impacts des espèces exotiques envahissantes sur les services rendus par les écosystèmes (tableau 4 page suivante) qui pourrait compléter l'analyse des dommages effectivement engendrés par les invasions biologiques reste encore peu étudiée (Vilà *et al.*, 2010).

Tableau 4 Impacts des espèces exotiques envahissantes sur les services écologiques en Europe. D'après Vilà et al., 2010.

Services d'approvisionnement	Services de régulation	Services de support	Services culturels
<ul style="list-style-type: none"> ■ Perte ou gain de ressources en nourriture, matériaux et fibres ■ Menace pour les espèces autochtones ■ Altération des ressources génétiques 	<ul style="list-style-type: none"> ■ Altération du contrôle biologique ■ Modification des services de pollinisation ■ Transmission de pathogènes ■ Protection contre les risques naturels ■ Modification de l'érosion ■ Purification et régulation de l'eau ■ Bioaccumulation 	<ul style="list-style-type: none"> ■ Modification de la composition des sols et des sédiments ■ Altération du cycle des éléments nutritifs ■ Changement des communautés ■ Modification de la production primaire 	<ul style="list-style-type: none"> ■ Effets sur l'écotourisme ■ Changement dans la perception des paysages ■ Impacts sur l'esthétique ■ Changement des usages locaux

En France métropolitaine, les conséquences des invasions sur l'environnement restent encore mal connues, faute de suffisamment d'expérimentations et d'actions de recherche appropriées (Hauray et al., 2010). Des lacunes en termes de données historiques de répartition des espèces, de fonctionnement des écosystèmes, sont à combler afin de progresser dans ce domaine. L'absence de sites témoins non envahis pour faire des analyses comparatives et la difficulté de mise en place de dispositifs de suivi sur le long terme sont également deux handicaps importants pour cette évaluation.

Aspects sociologiques

Dans ce domaine réapparaît une évidence : nous sommes bien confrontés à des invasions biologiques très diverses et pas simplement à un processus sur lequel nous pourrions appliquer une analyse globale. En effet, selon les causes de leurs introductions et les impacts négatifs plus ou moins perceptibles qu'elles causent, les EEE, telles que nous pouvons les définir en fonction des besoins de gestion des écosystèmes concernés, peuvent être perçues selon les publics de manières totalement différentes, voire opposées.

Depuis les discours dramatisants, catastrophistes, jusqu'au comportement de certains citadins vis-à-vis des populations de ragondins en zones urbaines, comme le rapporte, par exemple Olivier Sigaut (2012) dans son texte *Ragondin des villes contre ragondin des champs*, multiples sont les représentations sur les questions d'espèces exotiques et d'invasions biologiques.

La vision d'un « monde stable et harmonieux » (Maris, 2010), encore dominante au début du XIX^e siècle, a progressivement disparu après les travaux de Darwin et de nombreux autres chercheurs, se transformant en une vision plus réaliste, moins empreinte de certitudes liées à la religion. Par exemple, dans un ouvrage datant de 1867, George P. Marsh, naturaliste et diplomate, faisait déjà remarquer que « partout l'homme est un agent perturbateur. Partout où il met les pieds, des discordances apparaissent dans les harmonies de la nature. Les adaptations qui assurent la stabilité des arrangements existants dans la nature sont renversées. Des espèces végétales et animales indigènes sont détruites et remplacées par d'autres, d'origine étrangère. Les productions locales spontanées sont interdites ou réduites et la surface de la terre est laissée nue ou couverte de végétaux répugnants et d'animaux étrangers ».

Bien avant les travaux d'Elton (1958) et sans, évidemment, que la locution « invasion biologique » n'émerge, des réflexions ont donc débuté sur ces questions de transferts d'espèces, d'impacts négatifs de certaines d'entre elles et des nécessités de leur gestion. Les premières réactions et interventions de gestion ont concerné des espèces exotiques ayant des impacts directs sur les productions agricoles et se sont donc concentrées sur des territoires, et leur marges, à fortes utilisations humaines.

Dans ce contexte, les interventions ont été pensées, conçues et mises en œuvre comme une lutte pour éliminer les dommages aux productions agricoles et la réglementation qui s'est progressivement mise en place s'inscrivait également dans cette démarche de protection.

Des évolutions se sont ensuite produites et ont fortement bouleversé cette démarche de gestion d'espèces invasives :

- multiplication des introductions, en partie liée aux besoins croissants d'espèces végétales ornementales et d'animaux de compagnie (devenus récemment des NAC, « nouveaux animaux de compagnie ») ;
- fortes dispersions de ces espèces dans des milieux « non agricoles », en zones urbaines et rurales ;
- accroissement des perturbations des milieux, dont les milieux aquatiques, facilitant certaines de ces dispersions ;
- meilleures compréhension et prise en compte des fonctionnements écologiques des écosystèmes et élargissement des objectifs de gestion à l'ensemble des milieux ;
- etc.

Progressivement, les efforts de gestion des EEE se sont donc élargis à des milieux « communs », considérés au départ comme sans valeur d'usage particulier (au contraire des terres agricoles). Ils se sont imposés en lien avec des perturbations engendrées par ces espèces dans le fonctionnement des milieux et avec le développement de nouveaux usages, correspondant souvent à des « besoins de nature » qu'il était possible d'y satisfaire. Plus récemment encore sont apparus les besoins de protection de la biodiversité dans lesquels viennent interférer les invasions biologiques.

Une partie de la démarche de gestion des EEE est toujours issue des réflexions et des modes d'intervention ayant originellement concerné la protection des cultures, dans un objectif clair de lutte contre les « mauvaises herbes » et les animaux « nuisibles » (rappelons que ces termes concernent également des espèces autochtones). C'est d'ailleurs ce qui transparait encore assez souvent dans la communication grand public sur les EEE. Or l'élargissement des besoins de gestion à des milieux, à des écosystèmes différents et pour satisfaire aussi des besoins différents, devrait nous amener à analyser de nouveau les démarches en cours, pas nécessairement pour en changer les objectifs mais peut-être pour mieux en évaluer les enjeux, les attentes et, éventuellement, les modalités pratiques des interventions.

Le rapport à la nature du grand public et des parties prenantes de la gestion des EEE, comme les propriétés esthétiques et la visibilité de ces espèces (Dalla Bernardina, 2010) conditionnent largement les représentations : plantes ornementales à l'esthétique reconnue (comme par exemple la Jacinthe d'eau, figure 30), animaux de compagnie à la mode sont tout d'abord positivement considérés. Puis, lorsque les plantes s'échappent de leurs bassins et deviennent des éléments perturbants des paysages « naturels » ou lorsque les animaux prolifèrent, alors le regard change, passant de l'intérêt au rejet et à la demande d'intervention. Les informations de plus en plus largement diffusées par les médias sur les EEE et leur gestion concourent à propager cette nécessité d'intervention mais il est intéressant de noter que les objectifs d'éradication sont de moins en moins cités : il semble bien que les informations diffusées par les chercheurs, les experts et les gestionnaires eux-mêmes aient finalement atteint les médias grand public.

Figure 30



© A. Dutarte, Irstea

Les fleurs très esthétiques de la Jacinthe d'eau (Eichhornia crassipes) ont très largement contribué à sa dispersion sur l'ensemble de la planète.

Une autre difficulté dans ce domaine provient du fait que ces représentations peuvent être extrêmement différentes entre végétaux et animaux, et particulièrement en ce qui concerne les mammifères et les oiseaux. Ces deux groupes d'animaux sont généralement considérés, au moins a priori, avec beaucoup plus de

sympathie que les autres EEE. Attrait esthétique pour les oiseaux, comportements de mammifères proches de ceux des animaux domestiques ou des animaux de compagnie : une part du public est attachée à ces images, ce qui peut expliquer certains des discours négatifs tenus, par exemple, sur le programme d'éradication de l'ibis sacré ou les tirs de Bernache du Canada réalisés dans des sites fréquentés par le public.

Si les origines étrangères des EEE sont généralement signalées dans les informations des médias, elles sont maintenant moins explicitement dénoncées qu'auparavant comme principale explication des dommages que créent ces espèces. En revanche, ces origines ont permis des attaques de quelques chercheurs vis-à-vis des programmes de gestion, leur portant des accusations de nativisme (courant politique de pays peuplés d'immigrants, comme les États-Unis d'Amérique, s'opposant à toute nouvelle immigration) ou de xénophobie voire de racisme, se référant aussi aux angoisses nées de la mondialisation et entretenant ainsi une certaine confusion sur les objectifs de cette gestion : « éliminer des étrangers » ? Sur ce sujet, Simberloff (2003) a passé en revue nombre de ces écrits en montrant que ces critiques des efforts pour contrôler les invasions biologiques négligeaient souvent les impacts écologiques et économiques des EEE alors que pour lui « ces impacts constituent une base éthique convaincante pour la gestion des espèces introduites » (« *These impacts ... constitute a cogent, ethical basis for management of introduced species* »).

Cette base éthique ne peut cependant constituer une légitimité indiscutable et permanente de l'ensemble des interventions qui sont menées. En effet, la pluralité des objectifs et des modalités de gestion des EEE est directement confrontée à des limites socioéconomiques (les représentations et les choix financiers des sociétés), scientifiques (l'état des connaissances), techniques (les possibilités d'intervention) et ce dans un monde et des milieux aux dynamiques rapides et incertaines : que savons-nous du futur et des rôles que pourraient jouer certaines de ces espèces actuellement régulées car envahissantes pour assurer les fonctionnalités des milieux aquatiques dans le contexte de changement climatique? (Dutartre *et al.*, 2012). Cette base éthique doit faire partie des éléments nécessitant des réexamens réguliers des objectifs de la gestion et des moyens de les mettre en œuvre.

Mais les représentations des EEE, et les relations qui en découlent, ne se résument pas à cette vision de gestionnaire. En effet, dans un monde de plus en plus urbanisé, les relations entre citadins et nature évoluent rapidement et les besoins de nature prennent quelquefois des formes très particulières : l'exemple des ragondins en zone urbaine (Sigaut, 2012), considérés avec bienveillance et nourris par des citadins alors que leurs populations en zones rurales font l'objet de campagnes régulières de piégeage, illustre bien la grande diversité des représentations existantes (figure 31).

Ainsi, dans une zone de loisirs périurbaine de l'agglomération parisienne, les tirs et le piégeage des très nombreux ragondins la peuplant et y causant divers dommages ont dû être mis en place dans les moments sans visites familiales pourvoyeuses de pain, afin de ne pas choquer enfants et parents (B. Breton, comm. pers.).

Figure 31



© N. Poulet, Onema

Le Ragondin, véritable attraction en milieu urbain.

Cette complexité intrinsèque des relations entre humains et invasions biologiques doit nous amener à maintenir en permanence une attitude analytique de la gestion mise en place, comportant des réexamens réguliers des enjeux, des objectifs, des modalités d'interventions mais aussi des aspects de communication avec les autres parties prenantes concernées, dont le grand public. Il convient donc de garder la conscience de l'ensemble des éléments constitutifs de la gestion pour l'améliorer.





Développement de la recherche

Malgré des progrès significatifs accomplis ces dernières années, de nombreuses questions sur les espèces exotiques envahissantes nécessitent toujours d'importants efforts de recherche. Pour une meilleure gestion des EEE, des recherches devraient se poursuivre sur différents aspects de la problématique et avec des finalités diverses : biologie et écologie des espèces, milieux envahis, méthodes de surveillance et de suivi, voire d'intervention, évaluation économique des dommages et des programmes d'intervention, etc. Des programmes de recherche clairement tournés vers la gestion des EEE restent encore à développer afin de favoriser les partenariats entre chercheurs et gestionnaires. Pour mémoire, le programme INVABIO mis en place par le ministère chargé de l'écologie de 2002 à 2006 a permis de financer une trentaine de projets de recherches dont environ un tiers seulement intégrait des dimensions de gestion.

Besoin d'expertise taxonomique

La taxonomie est quelquefois mal connue ou comprise, rendant plus difficile la mise en place des actions de surveillance du territoire ou des mesures de quarantaine. Une meilleure connaissance du nombre et de l'identité des espèces introduites demande des recherches taxonomiques complémentaires. De même, des efforts d'identification de critères taxonomiques utilisables en routine doivent être réalisés pour permettre le développement d'un réseau permanent de surveillance de terrain : certaines EEE sont immédiatement identifiables, d'autres beaucoup moins. En complément des identifications classiques fondées sur la morphologie des espèces, la poursuite des analyses génétiques, dont les recherches sur l'ADN environnemental (Miaud *et al.*, 2012), devraient apporter d'importantes améliorations dans ce domaine.

Poursuivre l'acquisition de connaissances sur la biologie et l'écologie des espèces

Il est évident que les mécanismes d'invasion devraient être mieux compris pour mieux les anticiper. En particulier, les effets des EEE sur les processus écologiques tels que la structure des réseaux trophiques, les flux d'énergie ou les modalités de dispersion des EEE devraient également être beaucoup plus étudiés.

L'amélioration des méthodes et des dispositifs de surveillance, de détection précoce et de suivi des invasions est nécessaire. Des solutions doivent être développées pour réaliser des inventaires rapides d'espèces, fiables et optimaux du point de vue coût. Ils sont indispensables dans la mise en place de réseaux de détection précoce et de surveillance, facilitant ainsi des interventions rapides. Les inventaires utilisant des technologies innovantes, comme les méthodes moléculaires détectant l'ADN en milieu aquatique (méthode utilisée pour la détection de la Grenouille taureau et en cours de développement pour le Xénope lisse en France, Dejean *et al.* (2012)), doivent être perfectionnées et les banques de marqueurs associées doivent être étoffées.

Le développement de solutions techniques pour la gestion nécessite une bonne connaissance de la biologie et de l'écologie de l'espèce, notamment pour la mise en place de piégeage, l'utilisation de biocides ou encore le

contrôle biologique. La dynamique des populations, les relations parasitiques et l'écophysiologie des espèces font partie des domaines vers lesquels la recherche devrait également s'orienter.

D'autres questions de recherche mériteraient d'être abordées, dont :

- quels sont les impacts à court et à long terme des phénomènes d'hybridation et d'introgression génétique consécutifs à l'installation d'EEE ?
- comment distinguer la part des impacts des EEE des conséquences d'autres forçages comme la perte d'habitats, les pollutions des milieux aquatiques ou encore les modifications des connectivités hydrologiques ?
- quels sont les facteurs clés de la résistance et de la résilience des écosystèmes face aux invasions biologiques ?
- quels sont les processus pouvant permettre l'intégration de certaines espèces invasives dans les communautés d'accueil ?
- quelle stabilisation possible des écosystèmes envahis et à quel terme ?
- quelles prévisions est-il possible de faire quant à l'évolution des relations entre invasions biologiques et changement climatique ?

Étudier et quantifier les impacts écologiques, sanitaires et économiques

Les impacts écologiques et socio-économiques de la plupart des EEE ne sont généralement pas bien documentés localement. Les décideurs et gestionnaires ont pourtant besoin d'informations sur les coûts des dommages engendrés par les EEE et d'analyses coûts-bénéfices de leur gestion, afin de prioriser les actions : les seuls éléments économiques et financiers dont ils disposent actuellement, c'est-à-dire les coûts des interventions, ne peuvent plus suffire dans cette priorisation. Les études existantes sont généralement menées sur les espèces qui ont des impacts importants sur l'économie, et il existe encore peu d'études sur les impacts des EEE sur les services écologiques. Les études sont souvent mises en place tardivement après les événements d'introduction, en l'absence de données sur l'état initial, ce qui rend difficile la détermination des impacts écologiques et économiques d'une espèce.

Espèces exotiques envahissantes et sciences humaines et sociales

Les impacts socio-culturels sont encore rarement abordés par des études sur la perception des invasions dans les communautés locales, qui peuvent parfois être en décalage avec le discours des chercheurs et des gestionnaires (Menozzi et Pellegrini, 2012).

Le développement de recherches sur les liens entre les secteurs socio-économiques et environnementaux, y compris les boucles de rétroaction entre eux, est nécessaire pour aider à l'élaboration de meilleurs outils d'aide à la décision. Des stratégies de communication pour prévenir les invasions doivent également être développées pour sensibiliser les usagers et le grand public.

Plus généralement, l'émergence de cette problématique à l'échelle mondiale pose la question des relations des sociétés humaines avec les espèces non humaines composant la « nature ». C'est une question comportant des aspects philosophiques, idéologiques, etc., devant induire un changement culturel majeur, celui de passer de consommateurs de nature à celle de gestionnaire, au sens d'administrateur.

Recherche et gestion

La recherche appliquée, en partenariat étroit avec les gestionnaires d'espaces naturels, devrait permettre d'améliorer les méthodes de contrôle et de restauration ou d'estimer, par exemple, la faisabilité technique et économique d'une action (Dutarte, 2010). Parmi les thèmes de recherche à développer afin que les gestionnaires et les décideurs disposent des outils critiques requis pour mettre en place des stratégies efficaces de gestion, on peut mentionner (Soubeyran, 2008) :

- l'amélioration des méthodes de surveillance, de détection précoce et de suivi des invasions ;
- la hiérarchisation des impacts écologiques et socio-économiques selon les acteurs, afin de permettre aux gestionnaires d'espaces naturels et aux décideurs de définir des priorités d'action ;
- le développement de méthodes de contrôle et d'éradication d'espèces envahissantes ;
- le développement de production et de commercialisation d'espèces indigènes pour la restauration écologique des milieux aquatiques, pouvant également servir à l'aménagement de sites à buts paysagers, ornementaux, etc. ;
- l'amélioration des connaissances pouvant améliorer la gestion opérationnelle des espèces en termes d'inventaire, de répartition, de dynamique géographique, de facteurs d'évolution, d'impacts, etc. ;
- l'appui et la contribution à l'élaboration d'outils réglementaires, à la sensibilisation et à l'information du public, s'appuyant sur des bases scientifiques validées.

Par ailleurs, la problématique des EEE est un sujet transversal de par la nature des divers mécanismes biologiques qui régissent leur apparition, leur installation et leur dynamique spatiale et temporelle. La problématique nécessite donc d'être intégrée dans d'autres problématiques globales comme celles de la dégradation des milieux ou du changement climatique. Le soutien financier aux programmes de recherche apparaît donc comme un axe nécessaire de toute stratégie de gestion efficace des populations d'espèces exotiques envahissantes fondée sur des bases scientifiques.