

QUESTIONS OUVERTES

Invasions d'espèces : cause ou conséquence de la perturbation des écosystèmes ?

Les invasions d'espèces, qu'elles soient natives ou exotiques, résultent souvent de la perturbation des habitats.

Anne Teyssèdre et Robert Barbault

Écrevisse américaine, crépidule, caulerpe, abeille tueuse, etc. : depuis quelques décennies, avec l'intensification des échanges et des transports, les exemples d'espèces exotiques prospérant au détriment d'espèces locales, dans des écosystèmes perturbés, s'accumulent ; au point que pour nombre de naturalistes et de gestionnaires du territoire, les espèces exotiques sont devenues l'ennemi public n°1. Et d'aucuns de prôner l'éradication de l'ibis sacré en Bretagne, celle de l'écrevisse américaine en France, voire celle du buddleia en Europe !

Certes, l'expansion d'espèces exotiques est corrélée à la raréfaction d'espèces natives et à la transformation des écosystèmes. De nombreuses études l'attestent depuis plus

de 20 ans. Mais comment interpréter cette corrélation ? L'invasion d'écosystèmes variés par des espèces exotiques est-elle la cause ou la conséquence de leur perturbation ? Depuis le tournant du siècle, en réaction à la « bioxénophobie » de certains naturalistes largement relayée par les médias, divers écologues de renom, tels les Américains Lawrence Slobodkin et David Simberloff, ont souligné l'état embryonnaire des connaissances sur ce sujet, voire dénoncé la pseudoscience que serait la biologie des invasions.

Pour explorer la question, certains chercheurs ont entrepris des expériences de terrain tandis que d'autres ont analysé la chronologie des changements de conditions de vie, de faune et de flore associés aux invasions d'espèces. Résultat : comme nous

allons le voir, le sens de la chaîne causale et l'impact des introductions dépendent non seulement des caractéristiques de l'espèce introduite, mais aussi de la taille et de l'isolement de l'écosystème d'accueil.

Certaines espèces ont modifié le milieu

Les petits écosystèmes isolés, tels les lacs et les îles, formés de réseaux d'espèces simplifiés, au nombre d'individus limité, et ayant pour beaucoup d'entre elles perdu leur capacité de défense ou de dispersion, sont *a priori* très vulnérables à la colonisation par de nouvelles espèces. De fait, les exemples d'écosystèmes insulaires apparemment bouleversés par la seule arrivée d'une espèce étrangère abondent aujourd'hui.

Ainsi, Jean-Louis Martin et ses collègues, du Centre d'écologie fonctionnelle et évolutive (CEFE), à Montpellier, ont étudié en 2005 l'effet de l'introduction, dès la fin du XIX^e siècle, de cerfs à queue noire (*Odocoileus hemionus sitkensis*) dans certaines îles de l'archipel Haida Gwaii, au large de la Colombie-Britannique. Les chercheurs ont montré que cette introduction s'est soldée non seulement par l'appauvrissement des communautés locales de plantes, mais aussi des insectes qui s'en nourrissent, ainsi que des oiseaux amateurs de graines et d'insectes.

Tout aussi démonstrative est l'expérience en vraie grandeur subie par l'archipel des Aléoutiennes, à l'Ouest de l'Alaska. On y a introduit des renards à la fin du XIX^e siècle et au début du XX^e, afin de pallier l'effondrement du



1. DES IBIS SACRÉS (*Threskiornis aethiopicus*) installés sur une île de l'estuaire de la Loire, face à la raffinerie de Donges. D'origine africaine, cette espèce s'est établie en France dès les années 1980. Ce cliché a été pris avant la campagne d'éradication de l'été 2008, qui a ramené la population régionale d'environ 2 000 à moins de 400 couples.

commerce maritime de fourrures. Donald Croll, de l'Université de Californie à Santa Cruz, et ses collègues ont analysé la situation sur 18 îles, dont la moitié n'ont pas de renards ; ils montrent qu'une cascade d'effets a transformé de prairie en toundra les milieux insulaires où des renards étaient présents (voir l'encadré ci-dessous).

Plus récemment, l'introduction de la perche du Nil dans le lac Victoria, en Afrique de l'Est, a précédé et vraisemblablement provoqué le déclin et la disparition de plusieurs dizaines d'espèces de poissons endémiques, elles-mêmes nées de la fragmentation de ce grand lac en petites unités isolées lors des dernières glaciations – encore que la pollution des eaux ait pu faciliter ces extinctions.

Dans les écosystèmes étendus ou peu isolés, en revanche, la chaîne de causalité pourrait être inversée. Andrew MacDougall et Roy Turkington, de l'Université de Colombie-Britannique, ont réalisé vers 2005 une première véritable expérience sur l'impact d'espèces envahissantes en milieu continental perturbé – des prairies d'Amérique du Nord soumises à des feux volontaires et répétés depuis plusieurs siècles. Ils ont constaté que l'élimination des graminées exotiques envahissantes ne stimulait pas la recolonisation de l'écosystème par des espèces autochtones, mais se soldait par une diminution de la productivité locale (voir l'encadré page 24). En d'autres termes, contrairement à ce que l'on pouvait penser, les graminées envahissantes augmentent la richesse spécifique et la productivité primaire de l'écosystème étudié.

La chronologie des dynamiques d'invasion d'espèces exotiques et de déclin d'espèces autochtones est généralement difficile à établir, faute de suivi de l'abondance des populations au XX^e siècle. Dans certains cas, on a montré que le déclin d'espèces natives a précédé l'expansion des espèces exotiques qui les remplacent ; ces dernières ne peuvent donc être la cause du bouleversement des écosystèmes considérés.

Un exemple est l'invasion des grands lacs américains (peu isolés) par la moule zébrée *Dreissena polymorpha*, originaire d'Europe, qui remplace les moules locales. Ici, le facteur déclenchant est non pas la présence d'une



2. L'ARBRE À PAPILLONS, *Buddleia davidii*, est un arbuste originaire de Chine aux fleurs très appréciées des insectes pollinisateurs. Peu exigeant sur la qualité du sol, il colonise et envahit les milieux ouverts et ensoleillés tels que parcs et friches dans toute l'Europe depuis plus d'un siècle.

espèce introduite, mais bien la pollution des grands lacs et leur eutrophisation (asphyxie due à un excès d'algues par surcharge en nitrates et en phosphates) – une eutrophisation mal supportée par les moules locales, mais appréciée des moules zébrées.

Dans d'autres cas, l'expansion d'une espèce introduite semble avoir précédé ou coïncidé avec le déclin d'une espèce locale. Ainsi, l'écureuil gris (*Sciurus carolinensis*), introduit des États-Unis à la fin du XIX^e siècle, s'est multiplié dans les parcs et forêts de Grande-Bretagne aux dépens de l'écureuil roux (*Sciurus vulgaris*), plus petit et apparemment moins compétitif, aidé en cela par un virus pathogène. Mais même dans ces cas, les dynamiques de déclin et d'expansion observées ont pu être favorisées par la perturbation préalable des habitats.

Depuis une douzaine d'années en effet, les écologues ont constaté une uniformisation croissante des faunes et flores régionales, associée à la transformation générale des habitats. Cette « homogénéisation biotique » se traduit par l'expansion d'une minorité d'espèces et la raréfaction d'une majorité d'autres – et ce dans des groupes aussi variés que les plantes vasculaires, les insectes, les poissons, les mammifères et les oiseaux.

En France, avec les opérations *Suivi temporel des oiseaux communs* (STOC), l'*Observatoire des papillons de jardins* (OPJ),

DE PRAIRIES EN TOUNDRAS

En comparant, plus d'un siècle après les introductions de renards, des îles de l'archipel des Aléoutiennes avec ou sans renards, Donald Croll et ses collègues ont constaté que la densité des oiseaux de mer nicheurs est près de 100 fois inférieure dans les premières. Cette chute des effectifs d'oiseaux s'est traduite par une diminution de l'apport annuel de guano, qui est passé de 362 à 6 grammes par mètre carré en moyenne. Il s'en est suivi une transformation de la composition et de la structure des communautés végétales. Dominé par les graminées en l'absence de renards (a), avec une biomasse trois fois supérieure à ce qu'elle est dans les îles à renards, le tapis végétal dans ces dernières (b) est un équilibre entre graminées, autres herbacées et buissons bas – un tapis végétal typique d'une toundra.



Université de Californie à Santa Cruz

GRAMINÉES EXOTIQUES ET PRAIRIES À CHÊNES

Les espèces envahissantes sont-elles responsables des changements écologiques ou ne font-elles qu'en profiter ? Pour répondre à cette question, Andrew MacDougall et Roy Turkington, de l'Université de Colombie-Britannique à Vancouver (Canada), ont réalisé il y a quelques années une expérience dans les prairies à chênes *Quercus garryana* du Sud-Ouest du Canada et Nord-Ouest des États-Unis. L'objectif était de déterminer si le déclin des espèces végétales natives résulte des perturbations subies par cet écosystème ou s'il est plutôt lié à l'invasion par deux graminées exotiques (*Poa pratensis* et *Dactylis glomerata*).

A. MacDougall et R. Turkington sont partis de l'hypothèse que si les processus interactifs imposés par les espèces envahissantes sont bien responsables du déclin des plantes autochtones (qui ne représentent plus que 10 à 20 pour cent de la biomasse), alors l'élimination des premières



devrait se traduire par un accroissement direct de la richesse et de l'abondance relative des espèces natives. Si ce n'est pas le cas, c'est-à-dire si les perturbations anthropiques sont prédominantes, alors l'éradication des végétaux exotiques ne devrait avoir qu'un impact mineur.

Après trois ans de suppression des deux principales graminées exotiques, *Poa pratensis* et *Dactylis glomerata* (qui représentaient 50 à 80 pour cent de la couverture

totale), les deux écologues ont observé une diminution rapide et persistante de la production végétale totale et un glissement graduel de dominance des herbes pérennes (graminées) vers d'autres plantes à fleurs (dicotylédones), les « forbs » pérennes. L'essentiel de la compensation a été assuré par des « forbs » natives déjà établies avant les traitements expérimentaux : peu d'herbes pérennes, natives ou exotiques, se sont implantées durant les trois années.

La reconquête de la dominance par des espèces natives, prédite en supposant que les espèces envahissantes conduisent aux changements écologiques, ne s'est pas produite. L'ensemble des résultats suggère que la cause de la dominance des graminées exotiques dans cet écosystème est à rechercher du côté des perturbations anthropogéniques qui lui sont imposées (suppression des incendies d'été sur le long terme).

ainsi que les suivis nationaux de chauves-souris, d'amphibiens ou encore d'invertébrés communs, l'équipe de Conservation des espèces, restauration et suivi des populations (CERSP) du Muséum national d'histoire naturelle et ses nombreux collaborateurs bénévoles participent aux recherches sur la dynamique des populations face aux changements globaux. L'un des principaux résultats de ces analyses est que les espèces aujourd'hui en expansion n'ont pas pour point commun leur origine exotique, mais bien certaines caractéristiques écologiques : ce sont principalement des espèces généralistes, peu exigeantes en termes d'habitat, de climat ou de nourriture, mais aussi des espèces adaptées aux milieux anthropisés riches en nitrates ou autres déchets organiques et, de plus, souvent mobiles.

Certaines de ces espèces en expansion sont d'origine exotique ; pour les oiseaux nichant en France, il s'agit principalement de la perruche à collier, de l'ibis sacré et de la bernache du Canada. Mais la plupart sont natives de la région, comme la mésange charbonnière, le rouge-gorge, le merle noir, le pigeon ramier ou la mouette rieuse. Ces envahisseurs venus de l'intérieur sont souvent en expan-

sion rapide : ainsi, la population française de pigeons ramiers a doublé en moins de 20 ans !

En 2006, Romain Julliard et ses collègues du CERSP ont montré que les espèces d'oiseaux s'assemblent localement selon leur degré de spécialisation à l'habitat, mesuré par l'indice SSI [voir l'encadré page suivante]. On peut donc estimer l'indice de spécialisation d'une communauté locale d'oiseaux à partir de celui de quelques espèces rencontrées dans un habitat, une forêt par exemple, et prédire la présence d'autres espèces dans cet habitat. L'année suivante, la même équipe a vérifié que l'indice de spécialisation global d'une communauté (CSI) est d'autant plus faible que l'habitat est perturbé.

Des envahisseurs venus de l'intérieur

Ainsi, une communauté locale d'oiseaux rassemblant des espèces spécialistes des forêts telles que roitelets huppés, rossignols, sittelles torchepot, mésanges boréales et mésanges noires (de SSI proche de 1) est caractéristique d'une forêt du Nord de la France peu perturbée. À l'inverse, une communauté d'oiseaux généralistes tels que merles, rouges-gorges, mésanges char-

bonnières, pics-verts, geais et pigeons ramiers (de SSI proche de 0,3) peut se rencontrer dans un bosquet, mais aussi dans les milieux agricoles et les jardins perturbés alentour.

De façon générale, les habitats les plus riches en espèces spécialistes sont les plus stables (forêts peu modifiées ou morcelées, rivières et côtes peu polluées, milieux ruraux à agriculture extensive, etc.). Au contraire, les habitats les plus riches en espèces généralistes sont les plus perturbés par les activités humaines (champs et bosquets en région d'agriculture intensive, parcs et jardins de ville, cours d'eau pollués, etc.). Et c'est bien dans les écosystèmes perturbés, aux côtés de nombreuses espèces autochtones et généralistes en expansion, que l'on trouve une petite fraction d'espèces exotiques.

L'invasion d'habitats anthropisés par des espèces issues d'ailleurs ne date pas du XX^e siècle. Les espèces aujourd'hui spécialistes des milieux agricoles d'Europe, telles que l'alouette des champs, la perdrix grise ou le rat des moissons, mais aussi le coquelicot et le bleuet, vivaient il y a 10 000 ans dans des prairies naturelles, quelque part en Europe de l'Est ou au Moyen-Orient. L'invention de l'agriculture par les anciens Mésos-

potamiens a été une aubaine pour ces espèces de prairies ainsi que pour d'autres espèces inféodées aux milieux ouverts, qui se sont adaptées aux champs cultivés et ont profité de l'expansion de l'agriculture pour étendre leur aire de répartition en Europe. Leur expansion géographique s'est bien sûr accompagnée du déclin d'espèces des forêts et d'autres habitats sauvages, mais elle n'en est pas responsable : on doit incriminer la conversion de ces habitats en terres cultivées ainsi que la chasse.

Aujourd'hui, les espèces spécialistes des milieux agricoles et forestiers sont à leur tour menacées par la pollution des sols (nitrates, pesticides, excès de salinité) et des eaux qui les irriguent. Ainsi, les plantes amatrices d'azote, « mauvaises herbes » telles l'ortie ou la bourrache, envahissent les milieux ouverts perturbés, tandis que la renouée du Japon et le buddleia gagnent du terrain dans

les bosquets et parcs, contribuant à la modification générale de la faune et de la flore.

Face à ce constat, il est difficile de soutenir que l'expansion d'une minorité d'espèces exotiques puisse être à l'origine du bouleversement généralisé des écosystèmes et de la raréfaction des espèces spécialistes, en France et ailleurs.

Spécialistes remplacés par généralistes

C'est bien plutôt la transformation massive des habitats depuis quelques décennies, due au changement d'usage des terres, à l'intensification de l'agriculture, au changement climatique, qui a fragilisé les espèces spécialistes (en particulier celles des milieux agricoles) et permis l'expansion d'espèces généralistes ou adaptées aux milieux perturbés – qu'elles soient natives ou exotiques. Plus exigeantes sur leurs conditions de vie, les espèces spécialistes deviennent moins compétitives que les généralistes dans les habitats perturbés, et leur cèdent la place.

La conversion de forêts en terres agricoles et la pollution des sols ne font pas que modifier la composition des communautés animales, végétales et microbiennes ; elles réduiront aussi considérablement le nombre d'espèces qui peupleront la biosphère.

En appliquant une relation habitat-espèces qui tient compte à la fois de la superficie des habitats modifiés et de leur capacité de charge pour les oiseaux, nous avons calculé que l'expansion et l'intensification de l'agriculture jusqu'en 2050 entraîneraient la disparition de 30 à 45 pour cent des espèces d'oiseaux, selon les politiques socio-économiques et environnementales à venir. Et encore, ce chiffre ne tient pas compte de l'avantage compétitif actuel des espèces généralistes sur les spécialistes.

Saturées d'engrais, exposées à un climat changeant, les terres, rivières et côtes de Bretagne et d'ailleurs ne sont aujourd'hui accueillantes que pour une minorité d'espèces généralistes ou adaptées aux milieux perturbés. Ce n'est pas en boutant l'ibis sacré ou le buddleia hors de France que nous restaurerons la diversité de nos paysages, ni des espèces qu'ils hébergent.

Indices de spécialisation

En 2006, les chercheurs du GERSP ont mis au point deux outils simples et pratiques de mesure de la spécialisation des espèces et des communautés d'espèces : les indices SSI et CSI.

L'indice de spécialisation d'une espèce à l'habitat, dit SSI (pour *Species Specialization Index*), mesure la préférence de l'espèce pour certains habitats. Celle-ci est estimée par le coefficient de variation de l'abondance de l'espèce dans l'ensemble des habitats, ou plus simplement par la fonction approchée $(H/h - 1)^{1/2}$, où h/H est la fraction des habitats occupés par l'espèce.

Estimé pour une centaine d'espèces d'oiseaux terrestres, présents ou non dans 18 principaux habitats tels que forêts mixtes, champs, landes, marais ou ville, l'indice SSI varie de 0,19 pour le très généraliste pigeon ramier, qui fréquente indifféremment de nombreux habitats, à 2,26 pour la perdrix grise, inféodée aux champs et prairies.

Au niveau supérieur, l'indice de spécialisation d'une communauté, dit CSI (pour *Community Specialization Index*), est égal à la moyenne des indices SSI des espèces qui la composent.

BIBLIOGRAPHIE

V. Devictor *et al.*, Functional biotic homogenization of bird communities in disturbed landscapes, *Global Ecol. Biogeogr.*, vol. 17(2), pp. 252-261, 2008.

F. Jiguet *et al.*, Climate envelope, life history traits and the resilience of birds facing global change, *Global Change Biology*, vol. 13(8), pp. 1672-1684, 2007.

A. Teyssède et D. Couvet, Expected impact of agriculture expansion on the world avifauna, *C. R. Biologies*, vol. 330, pp. 247-254, 2007.

R. Julliard *et al.*, Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities, *Ecology Letters*, vol. 9(12), pp. 1237-1244, 2006.

R. K. Didham *et al.*, Are invasive species the drivers of ecological change?, *Trends Ecol. Evol.*, vol. 20, pp. 470-474, 2005.

LES AUTEURS



Anne TEYSSÈDRE (<http://anne.teyssedre.free.fr>) est écologue et médiatrice scientifique, correspondante du Muséum national d'histoire naturelle, à Paris.

Robert BARBAULT est directeur du Département d'écologie et de gestion de la biodiversité du Muséum.

SUR LE WEB

Site de Vigie-Nature au Muséum de Paris : <http://www2.mnhn.fr/vigie-nature/>

Réagissez en direct à cet article sur www.pourlascience.fr