



HAL
open science

INVAGRAINES - Invasions de peuplements forestiers par des insectes séminiphages exotiques : mécanismes, conséquences écologiques et moyens de surveillance

Alain Roques, Marie-Anne Auger-Rozenberg, Solène Boivin, Marie-Louise Cariou, Jean-Francois Silvain, Bruno Fady

► To cite this version:

Alain Roques, Marie-Anne Auger-Rozenberg, Solène Boivin, Marie-Louise Cariou, Jean-Francois Silvain, et al.. INVAGRAINES - Invasions de peuplements forestiers par des insectes séminiphages exotiques : mécanismes, conséquences écologiques et moyens de surveillance. "Invasions Biologiques" : Colloque de restitution, Oct 2006, Moliets, France. hal-02756091

HAL Id: hal-02756091

<https://hal.inrae.fr/hal-02756091v1>

Submitted on 3 Jun 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Programme de recherche

INVASIONS BIOLOGIQUES

Colloque de restitution

17-19 octobre 2006

Moliets (Landes)



Programme de recherche

INVASIONS BIOLOGIQUES

Résumé des principaux résultats

Sommaire

Introduction	7
Appel à propositions de recherche	9
Liste des projets financés	15
Session 1 – Biologie des populations envahissantes	17
Espèces invasives – espèces endémiques : analyse des mécanismes sous-jacents chez des taxons apparentés de drosophiles. Populations, génétique et évolution.....	19
<i>Daniel Lachaise & Marie-Louise Cariou</i>	
Macroinvertébrés invasifs et écosystèmes européens d'eau courante : dynamique, processus et outils de gestion	27
<i>Jean-Nicolas Beisel & Jean-Claude Moreteau</i>	
Dynamique de recrutement d'une communauté d'ennemis naturels par un insecte invasif.....	35
<i>Jérôme Casas</i>	
Invasions d'écosystèmes d'eau courante par des macroinvertébrés benthiques (Bivalves et Amphipodes) : dynamiques, conséquences et outils de gestion.....	41
<i>Frank Cézilly & Jean-Claude Moreteau</i>	
DECLIC : <u>D</u> éterminisme et <u>c</u> onséquences de l' <u>i</u> nvasion de <u>C</u> ylindrospermopsis <u>r</u> aciborskii, cyanobactérie toxique	49
<i>Philippe Dufour</i>	
Analyse génétique d'une espèce envahissante à différentes étapes du processus d'invasion : approche théorique et expérimentale.....	55
<i>Arnaud Estoup</i>	
Vulnérabilité fonctionnelle des communautés d'ectomycorhizes dans les forêts feuillues de plaine face à l'introduction de souches fongiques allogènes : approche par modélisation expérimentale.....	63
<i>Jean Garbaye</i>	
Invasions de milieux d'eau douce par des mollusques : phylogéographie, analyse des capacités invasives et conséquences socio-écologiques.....	69
<i>Philippe Jarne</i>	
Invasion par la grenouille rieuse (groupe <i>ridibunda</i>) : conséquences génétiques et écologiques sur les complexes d'hybridogenèse des grenouilles vertes.....	77
<i>Sandrine Plénet & Pierre Joly</i>	
Session 2 – Représentations et pratiques sociales relatives aux invasions, évaluation économique	83
Dynamique invasive du cerisier tardif, <i>Prunus serotina</i> L., en système forestier tempéré : déterminants, mécanismes, impacts écologiques, économiques et socio-anthropologiques	85
<i>Guillaume Decocq</i>	
Les jussies : caractérisation des relations entre sites, populations et activités humaines. Implications pour la gestion.....	91
<i>Alain Dutartre</i>	

L'invasion de la région méditerranéenne par l'escargot <i>Xeropicta derbentina</i> : mécanismes, conséquences écologiques et agronomiques, perception socio-anthropologique.....	97
<i>Frédéric Magnin</i>	
Perception du caractère invasif attribué à certains rongeurs inféodés aux écosystèmes d'eau douce	103
<i>Catherine Mougenot</i>	
Enjeux sociaux, politiques et culturels de la présence du Grand Cormoran (<i>Phalacrocorax carbo</i> L.) dans le bassin rhénan et la zone des étangs lorrains. Du statut d'oiseau migrateur à celui d'espèce invasive pérenne	109
<i>Colette Méchin & Maurice Wintz</i>	
Session 3 – Invasions, paysages et écosystèmes.....	115
Impact du lamellibranche invasif <i>Dreissena</i> spp. dans le bassin de la Seine : modélisation écologique.....	117
<i>Josette Garnier</i>	
Invasion des marais salés intertidaux par un complexe d'espèces et d'hybrides de chiendent (appartenant au genre <i>Elytrigia</i>) et fonctionnement écologique des marais salés de la Baie du Mont Saint-Michel.....	121
<i>Jean-Claude Lefevre, Virginie Bouchard & Eric Feunteun</i>	
Influence de la composition fonctionnelle des communautés alluviales sur leur résistance à l'invasion d' <i>Acer negundo</i> : l'exemple de la vallée du Haut-Rhône français .	129
<i>Richard Michalet</i>	
Etude comparative de deux espèces végétales aquatiques invasives en France : <i>Elodea nuttallii</i> et <i>E. canadensis</i> . Stratégies adaptatives, facteurs écologiques, polymorphisme génétique des espèces. Contribution au contrôle du phénomène invasif ..	135
<i>Serge Muller & Michèle Tremolière</i>	
Rôle des systèmes linéaires (corridors fluviaux et routiers, cordons littoraux) dans le processus d'invasion par des végétaux exotiques.....	143
<i>Eric Tabacchi & Anne-Marie Planty-Tabacchi</i>	
Session 4 – Gestion des invasions	149
Invasion de plantes ornementales : modalités d'introduction et mécanismes biologiques déclenchant l'invasion de <i>Baccharis halimifolia</i> et <i>Cortaderia selloana</i>	151
<i>Anne Charpentier</i>	
Mécanismes et conséquences de l'invasion de <i>Senecio inaequidens</i> en région méditerranéenne	157
<i>Jacques Maillet</i>	
Facteurs écologiques, évolutifs et sociologiques impliqués dans l'invasion du littoral méditerranéen par <i>Carpobrotus</i> spp. (Aizoaceae) ; éléments pratiques pour leur limitation	165
<i>Frédéric Medail</i>	
Invasion de peuplements forestiers par des insectes séminiphages exotiques : mécanismes, conséquences écologiques et moyens de surveillance	175
<i>Alain Roques</i>	

Invasions par les plantes exotiques dans une île océanique : impact écologique à La Réunion et valeur patrimoniale des écosystèmes indigènes envahis..... <i>Dominique Strasberg & Bernard Cherubini</i>	185
Session 5 – Invasions, insularité et écosystèmes marins	191
Les Mollusques invasifs des bassins conchylicoles du littoral Manche-Atlantique : diversité et structure génétiques des populations invasives, compétition avec les taxons indigènes, gestions du risque pour les écosystèmes et la conchyliculture	193
<i>Guy Bachelet</i>	
Invasion de la Nouvelle Calédonie par la tique du bétail <i>Boophilus microplus</i> : Interactions avec les bovins et le cerf rusa, conséquences génétiques et écologiques	201
<i>Thierry de Meeûs</i>	
Rôle des espèces invasives dans la résistance d'un écosystème côtier face aux perturbations d'origine anthropique	207
<i>Aude Leynaert</i>	
Invasion des îles basses des Tuamotu (Polynésie Française) par l'algue brune <i>Turbinaria ornata</i> . Etude des flux géniques et de la structuration génétique des populations	213
<i>Claude Payri</i>	
Démographie comparée des invasions et relations envahisseurs - espèces locales : le cas de Thiaridae aux Antilles françaises	219
<i>Jean-Pierre Pointier</i>	
Des interactions individuelles au phénomène invasif : une approche nouvelle	227
<i>Régis Ferrière</i>	

Introduction

L'objectif du programme **Invasions Biologiques** est d'accroître les connaissances conceptuelles et théoriques relatives aux invasions biologiques, et d'améliorer nos connaissances concrètes sur les invasions animales et végétales auxquelles le territoire français est confronté, en vue de constituer des outils d'aide à la décision pour les gestionnaires.

Créé en décembre 1999, il est doté d'un comité d'orientation¹ et d'un conseil scientifique².

Le Comité d'Orientation, présidé par le chef du Service de la recherche et de la prospective au Ministère chargé de l'environnement, rassemble les représentants des directions concernées du ministère et de ses établissements publics, d'autres ministères et organismes impliqués ainsi que des utilisateurs des produits de la recherche. Il a pour mission de définir les orientations du programme, de déterminer les projets prioritaires à partir de la présélection réalisée par le Conseil Scientifique et de mettre en place les actions d'animation, d'évaluation et de valorisation du programme.

Le Conseil Scientifique, composé d'experts en écologie et en sciences humaines et sociales, est présidé par R. BARBAULT (Muséum National d'Histoire Naturelle). Il a pour mission de formaliser les orientations en termes scientifiques pour aboutir à un appel à propositions de recherche, d'expertiser les réponses et de proposer des actions d'animation, d'évaluation et de valorisation du programme.

Deux appels à propositions ont été lancés successivement en janvier 2000 et octobre 2001 et 30 projets de recherches ont été financés.

Le présent recueil présente les principaux résultats des recherches financées dans le cadre du programme Invasions Biologiques.

⁽¹⁾Comité d'orientation

Ministères chargés de l'environnement, de la recherche, de l'agriculture, Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Office National des Forêts, Collège des directeurs des Parcs Nationaux, Collège des DIREN, Fédération des Parcs Naturels Régionaux, Conseil Supérieur de la Pêche, Réserves naturelles de France, Conservatoire Botanique National de Bailleul, France Nature Environnement, Société National d'Horticulture Française, Institut Français de la Biodiversité.

⁽²⁾Conseil scientifique

Robert BARBAULT (Muséum National d'Histoire Naturelle), Philippe BOËT (CEMAGREF), Jean BOUCHER (IFREMER), Jean-Louis CHAPUIS (Muséum National d'Histoire Naturelle), Jean CLOBERT (Université Paris VI), Sergio DALLA BERNARDINA (Université de Bretagne Occidentale), Alain DUTARTRE (CEMAGREF), Michel ECHAUBARD (Institut National d'Agronomie), Pierre JOLY (Université de Lyon), Jean-Noël LABAT (Muséum National d'Histoire Naturelle), Doyle McKEY (Université de Montpellier), Jacques MAILLET (Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie, Montpellier), Yannis MICHALAKIS (CNRS), Serge MULLER (Université de Metz), Isabelle OLIVIERI (Université de Montpellier), Pierre Noël (CNRS), Michel PASCAL (INRA), Bernard PICON (CNRS), Jean-Sébastien PIERRE (Université de Rennes), Jacques ROY (CNRS), François SARRAZIN (CNRS).

Appel à propositions de recherche

Lors du second Comité Interministériel de la Recherche Scientifique et Technologique (CIRST), qui s'est tenu le 1^{er} juin 1999, le gouvernement a décidé que la biodiversité serait l'un des thèmes prioritaires de recherche pour les prochaines années.

Dans ce contexte, le Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement, en coordination avec l'*Institut Français de la Biodiversité*, a lancé en février 2000 le premier appel à propositions de recherches du programme « Invasions Biologiques ».

L'ampleur des problématiques soulevées par les espèces envahissantes sur le territoire national en métropole et dans les départements et territoires d'outre-mer, confirme la nécessité d'élargir le champ des recherches complémentaires à entreprendre. Dans cette perspective, le MATE a lancé une seconde fois cet appel à propositions de recherche, pour s'adresser à une communauté élargie d'équipes de recherches.

Les introductions d'espèces animales et végétales sont désormais considérées comme la deuxième cause d'appauvrissement de la biodiversité, juste après la destruction des habitats. Elles provoquent souvent des nuisances multiples pour certaines activités humaines et peuvent également se traduire par un préjudice économique et financier considérable.

La multiplication des voies de communication et l'intensification des trafics routier, ferroviaire, aérien et maritime, augmentent en effet inexorablement la fréquence des introductions accidentelles d'espèces exogènes, auxquelles viennent s'ajouter toutes les introductions délibérées à partir de cultures ou d'élevages. Si la fréquence des introductions s'accroît, le nombre d'individus introduits en une même région s'accroît lui aussi, ce qui augmente la probabilité d'installation durable des exogènes. Les déplacements d'espèces se font sur des distances de plus en plus grandes, mettant en contact des entités biologiques sans aucune histoire commune, sans passé coévolutif. Il s'ensuit une difficulté particulière à prédire les conséquences de telles introductions sur les communautés autochtones. On peut attendre des effets directs par compétition ou par prédation, mais aussi des effets indirects par transferts parasitaires.

Les invasions d'espèces introduites posent un problème majeur à tous ceux qui ont en charge la conservation du patrimoine naturel et causent dans divers cas des nuisances d'ampleur variable aux gestionnaires publics ou privés des écosystèmes concernés. Pour permettre d'apporter les outils indispensables à la gestion des espaces menacés, la Direction de la Nature et des Paysages du MATE met en place un groupe national de réflexion sur les problèmes posés par les espèces envahissantes : son objectif est de proposer des orientations pour les actions de l'Etat vis-à-vis de ces espèces. Le programme de recherche finalisée mis en place par le Service de la Recherche et de la Prospective du MATE doit permettre d'apporter les éléments pour une démarche cohérente basée sur la connaissance, et proposer des outils d'aide à la gestion, dans le but ultime de prévenir, limiter ou éradiquer les populations envahissantes.

Les populations qui présentent un caractère invasif appartiennent à des espèces animales ou végétales, introduites volontairement ou involontairement sur des territoires plus ou moins éloignés de leur aire d'indigénat et dont la prolifération dans des milieux naturels ou anthropisés y provoque des changements significatifs de composition, de structure et/ou de fonctionnement pouvant directement influencer les usages qui y sont développés.

Présentation

Si le problème des invasions biologiques est une préoccupation ancienne et récurrente des sciences de l'environnement, il représente cependant toujours un double défi.

Le défi scientifique reste important : la capacité de prédire les conséquences de l'introduction d'espèces non indigènes demeure encore en effet relativement faible. Des progrès significatifs ont néanmoins été accomplis ces dernières années, grâce à la confrontation des approches théoriques, comparatives et expérimentales.

L'autre défi est celui d'une gestion durable des environnements concernés par ces invasions biologiques : il en est à ses prémices mais compte tenu des besoins croissants d'une gestion plus précise, plus organisée, il semble nécessaire qu'il soit dès à présent intégré dans la présente démarche.

La théorie écologique admet que les phénomènes d'invasions ont, de tout temps, joué un rôle important dans la structuration des communautés. Cette conception implique une distinction entre le caractère normal du phénomène et la responsabilité que l'homme prend dans la fréquence et dans les modalités de sa répétition. C'est dans l'augmentation de cette fréquence et dans la forme originale de ses modalités (mise en contact d'entités biologiques appartenant à des biomes différents) que réside le caractère anthropique (certains préfèrent anormal) de la plupart des invasions biologiques contemporaines.

L'objectif des recherches à entreprendre est triple :

(i) accroître les connaissances des mécanismes qui sous-tendent les phénomènes invasifs ;

(ii) évaluer le rapport coût-bénéfice des invasions, d'un point de vue à la fois biologique (impact sur la biodiversité, équilibre des écosystèmes) que d'un point de vue socio-économique (représentations sociales, perception des mesures de gestion, prise en compte sociétale) ;

(iii) contrôler les processus invasifs par des outils méthodologiques permettant l'observation et le suivi en vue de constituer des outils méthodologiques d'aide à la décision pour les politiques publiques, le M.A.T.E. et ses partenaires. Ce triple objectif devra se placer dans le contexte plus général de la mise en place d'une organisation concrète de la gestion de ces invasions biologiques.

Les propositions sont attendues dans les champs thématiques suivants :

1. Les mécanismes qui sous-tendent les phénomènes invasifs.
2. Les perceptions socio-anthropologiques et l'évaluation économique des invasions biologiques.
3. Le contrôle et la gestion des phénomènes de type invasif.

1. Les mécanismes qui sous-tendent les phénomènes invasifs

A l'échelle du siècle, plusieurs invasions spectaculaires ont été suivies de phénomènes d'effondrement démographique. Ces phénomènes n'ont pas reçu toute l'attention qu'ils méritent, si l'on souhaite développer nos capacités à prévoir la dynamique des invasions.

1.1. Evolution des populations envahissantes

Cette question nécessite des comparaisons de traits biologiques et de structure génétique entre des populations introduites avec les populations dont elles sont issues depuis un nombre significatif de générations. Il est souhaitable que de telles comparaisons portent sur les interactions génotype - environnement (comparaison des génotypes et des phénotypes) et sur leurs conséquences (succès reproducteur, relations biotiques). L'influence du nombre d'individus introduits et de la répétition des introductions doit faire l'objet d'une attention particulière.

1.2. Caractérisation du phénomène invasif

Prédire le potentiel d'une population - ou d'individus particuliers au sein de cette population -, à envahir une région est une question qui reste ouverte.

Peut-on caractériser des groupes taxonomiques (du sous-genre à la famille) qui présentent une plus grande susceptibilité à fournir des envahisseurs ? Quels sont alors les traits biologiques qui les différencient des groupes phylogénétiquement proches ?

Peut-on établir la probabilité d'une invasion sur la base des interactions entre les traits biologiques de l'espèce introduite et la dynamique de la communauté d'accueil, à l'échelle mondiale, écosystémique et au niveau de la structure du paysage ? Existents-ils différents profils d'envahisseurs selon le régime de perturbation de la communauté d'accueil ? Quelque soit ce degré de perturbation, faire le lien avec la disponibilité en ressources pour l'espèce introduite est important. Quelle relation relie l'installation et la prolifération d'une espèce avec la structure des communautés ? Quelle est l'influence de cette structure sur la disponibilité des ressources pour l'espèce introduite ?

Les démarches de modélisation et de validation expérimentale d'hypothèses sont à privilégier. Il est nécessaire d'identifier :

- les activités humaines et les effets écologiques induits qui favorisent la dispersion des populations et des individus envahissants (disponibilité de ressources, altération des communautés).

- les mécanismes de compétition entre population introduite et population autochtone. Quels sont les traits qui confèrent à une espèce introduite une supériorité sur l'espèce indigène ? Peut-on généraliser l'hypothèse selon laquelle le succès d'une espèce introduite repose sur le relâchement des pressions de prédation et de parasitisme dans la communauté d'accueil ?

Une forte parenté des taxons introduits avec des taxons résidents peut permettre une hybridation. Une analyse des conséquences des phénomènes d'hybridation dans une perspective prédictive est nécessaire.

Les introductions d'espèces non indigènes n'entraînent pas toujours l'extinction de taxons natifs, mais des modifications de distribution avec une ségrégation d'habitat. Cette observation pose sous un angle nouveau le problème de la définition de l'habitat d'une espèce. Il est attendu que le problème soit abordé de façon expérimentale, en analysant les sensibilités démographiques de différentes populations d'une même espèce à l'influence d'une espèce introduite (compétition, prédation).

Sur ces points, il sera sans doute nécessaire que les propositions de recherche tentent d'apporter des réponses comportant des informations sur l'éventuelle variabilité des caractéristiques de l'invasion (ou de l'envahisseur) considérée, pour ne pas produire des informations trop limitées (géographie de l'invasion, types de milieux, impacts particuliers) ne permettant pas de développer une aide à la décision publique cohérente à l'échelle du territoire concerné (qui n'est pas délimité par des frontières administratives, mais par certaines frontières naturelles).

2. Perception socio-anthropologique et évaluation économique des invasions biologiques

L'anthropologie des sociétés rurales et maritimes nous rappelle la variété des paramètres (techniques, économiques, idéologiques, identitaires, affectifs...) intervenant dans la perception des modifications biologiques du cadre de vie traditionnel. Loin de répondre à des critères purement utilitaires ou pragmatiques, l'évaluation des nuisances et des bénéfices liée à l'introduction d'une espèce exogène repose sur des représentations collectives qui orientent la perception du phénomène et influencent les conduites des acteurs.

Le traitement (pratique et symbolique) du phénomène invasif, dans cette perspective, est une variable culturelle qui change en fonction des appartenances socio-professionnelles et puise ses sources dans des conceptions de l'environnement parfois très anciennes.

Le volet anthropologique des recherches attendues devra concerner la place, voire la pertinence, dans l'univers sémantique des non-spécialistes (acteurs ruraux, professionnels de la mer et autres usagers des espaces extra-urbains), des notions d'écosystèmes et de biodiversité : quelle est l'interprétation « populaire », « vernaculaire » de ces concepts forgés par les scientifiques ? Connaît-on dans le monde rural, des notions équivalentes ou comparables ? Dans quelle mesure la biodiversité constitue-t-elle une valeur, une priorité, pour les exploitants agricoles ou pour les gens de la mer ?

De plus, des recherches ponctuelles, à la fois ethnographiques et sociologiques, feront le point sur les systèmes de représentation (vernaculaires mais aussi savants) associés à l'irruption des nouvelles espèces envahissantes dans le territoire français : quel accueil a-t-on réservé aux « envahisseurs » ? Dans quelle mesure et pour quelles raisons leur impact a-t-il été sur ou sous-estimé ?

Le plus souvent, la perception négative que la société a d'une espèce envahissante ne repose pas sur des critères de fonctionnalité des écosystèmes ou du moins se réfère à une analyse très partielle des impacts immédiatement visibles de cette espèce. Cette perception évolue progressivement en se complexifiant. La réalisation de bilans objectifs de l'influence d'une introduction sur ces fonctionnalités et sur les services rendus à la société devrait contribuer à accélérer cette prise de conscience. Le développement d'une démarche d'évaluation coûts - bénéfices des introductions d'espèces envahissantes est nécessaire, du point de vue des aménités environnementales, pour le bien-être de l'homme et l'économie. Il doit s'inscrire dans une démarche à long terme dans une perspective de développement durable. L'application à des cas concrets permettra d'en préciser les enjeux et les modalités.

Cette démarche devra également intégrer une analyse des coûts sociaux de la gestion de ces invasions biologiques dans leurs aspects négatifs (extinction d'espèces indigènes consécutives à l'introduction d'une espèce exogène, nuisances vis-à-vis des usages à plus ou moins grande valeur ajoutée développés sur certains des milieux concernés, pertes économiques directes, *etc.*) afin de ne pas perdre de vue les aspects "contraintes" de gestion.

3. e contrôle et gestion des phénomènes de type invasif

Un premier niveau de la gestion de ces invasions biologiques est l'évaluation du risque d'invasion : pouvoir prédire, prévenir, gérer une invasion (éradication ou limitation). Elle devra intégrer les caractéristiques biologiques et écologiques des espèces concernées, les types d'habitats favorables, les modes d'invasion, mais aussi les modes d'organisation actuelle, les structures et les réseaux de fonctionnement (scientifique, technique, économique et politique) de la gestion de l'environnement dans ces contextes.

En parallèle à l'approche analytique des processus, des propositions de mises au point techniques, expérimentations et évaluations d'un ou de plusieurs modes de contrôle (manuel, mécanique, chimique, biologique, agronomique ou écologique) des espèces envahissantes pourront également être faites. Elles s'appuieront sur les informations disponibles dans le contexte français et étranger, et devront être adaptées aux modalités spécifiques de ces invasions, comme par exemple, une forte fragmentation de certaines populations colonisant des biotopes particuliers ou, au contraire une occupation continue sur de vastes territoires, ainsi qu'aux utilisations humaines actuelles ou futures de ces biotopes ou de ces territoires.

Les questions d'organisation des techniques aux échelles géographiques et temporelles adéquates, dans leur dimension stratégique, devraient également faire partie de la réflexion,

avec, évidemment l'ensemble des questions du financement de cette gestion. Ce qui revient à des choix d'opportunité : est-il nécessaire d'intervenir et dans quel but ?

Enfin, en dernière analyse, une évaluation des risques inhérents ou secondaires des techniques de contrôle appliquées à ces populations devra être faite pour permettre de conserver la maîtrise de la gestion.

Critères de sélection

Les approches intégrant les différents aspects des invasions biologiques sont vivement encouragées. Les projets de recherche pluridisciplinaires associant les sciences humaines et les sciences de la nature, de même que les projets ambitieux et fédérateurs, seront privilégiés.

Les réponses doivent préciser les enjeux pris en charge par le projet, notamment la position du projet par rapport aux modalités de diagnostic. Tous les processus pourront être pris en considération, dans la mesure où ils mettent en perspective des recherches finalisées.

Le champ d'application du programme concerne les milieux terrestres, aquatiques continentaux et marins, de la métropole et des DOM-TOM, ou extérieur à titre comparatif.

Toute proposition devra présenter un état des connaissances détaillé sur le sujet proposé, acquis par les travaux antérieurs menés tant en France qu'à l'étranger. Elle devra clairement mettre en évidence les connaissances nouvelles qu'elle vise à acquérir.

Bien qu'ils ne constituent pas une priorité dans le cadre de ce programme, les inventaires d'espèces pourront être envisagés dans la mesure où ils viennent à l'appui d'une problématique de recherche clairement définie dans le projet, et n'interviennent que pour partie dans sa réalisation.

Une grande attention devra être portée aux aspects méthodologiques. Chaque proposition mentionnera précisément les protocoles mis en place et les expérimentations projetées, ainsi que les types de résultats escomptés.

Des propositions sur les modes de valorisation des résultats de la recherche sont particulièrement attendues.

Liste des projets financés

(le chiffre entre parenthèses renvoie aux numéros des sessions)

BACHELET Guy (5) - Les Mollusques invasifs des bassins conchylicoles du littoral Manche-Atlantique : diversité et structure génétiques des populations invasives, compétition avec les taxons indigènes, gestions du risque pour les écosystèmes et la conchyliculture. (CNRS / UMR 5805 EPOC Université Bordeaux)

BEISEL Jean-Nicolas & MORETEAU Jean-Claude (1A) - Macroinvertébrés invasifs et écosystèmes européens d'eau courante : dynamique, processus et outils de gestion. (Université de Metz)

CASAS Jérôme (1A) - Dynamique de recrutement d'une communauté d'ennemis naturels par un insecte invasif. (Université de Tours)

CÉZILLY Frank & MORETEAU Jean-Claude (1A) - Invasions d'écosystèmes d'eau courante par des macroinvertébrés benthiques (Bivalves et Amphipodes) : dynamiques, conséquences et outils de gestion. (Université de Bourgogne, Dijon et Université de Metz)

CHARPENTIER Anne (4) - Invasion de plantes ornementales : modalités d'introduction et mécanismes biologiques déclenchant l'invasion de *Baccharis halimifolia* et *Cortaderia selloana*. (Station biologique de la Tour du Valat)

DE MEEÛS Thierry (5) - Invasion de la Nouvelle Calédonie par la tique du bétail *Boophilus microplus* : Interactions avec les bovins et le cerf rusa, conséquences génétiques et écologiques. (CNRS - IRD Montpellier)

DECOCQ Guillaume (2) - Dynamique invasive du cerisier tardif, *Prunus serotina* L., en système forestier tempéré : déterminants, mécanismes, impacts écologiques, économiques et socio-anthropologiques. (Université de Picardie)

DUFOUR Philippe (1A) - DECLIC : Déterminisme et conséquences de l'invasion de *Cylindrospermopsis raciborskii*, cyanobactérie toxique. (IRD - INRA)

DUTARTRE Alain (2) - Les jussies : caractérisation des relations entre sites, populations et activités humaines. Implications pour la gestion. (Cemagref, Bordeaux)

ESTOUP Arnaud (1B) - Analyse génétique d'une espèce envahissante à différentes étapes du processus d'invasion : approche théorique et expérimentale. (CBGP - INRA, Montpellier)

FERRIÈRE Régis (5) - Des interactions individuelles au phénomène invasif : une approche nouvelle. (ENS, Paris 6)

GARBAYE Jean (1B) - Vulnérabilité fonctionnelle des communautés d'ectomycorhizes dans les forêts feuillues de plaine face à l'introduction de souches fongiques allogènes : approche par modélisation expérimentale. (INRA Nancy)

GARNIER Josette (3) - Impact du lamellibranche invasif *Dreissena spp.* dans le bassin de la Seine : modélisation écologique. (CNRS, Paris 6)

JARNE Philippe (1B) - Invasions de milieux d'eau douce par des mollusques : phylogéographie, analyse des capacités invasives et conséquences socio-écologiques. (CEFE - CNRS, Montpellier)

LACHAISE Daniel & CARIOU Marie-Louise (1A) - Espèces invasives – espèces endémiques : analyse des mécanismes sous-jacents chez des taxons apparentés de drosophiles. Populations, génétique et évolution. (CNRS Gif-sur-Yvette)

LEFEUVRE Jean-Claude, BOUCHARD Virginie & FEUNTEUN Eric (3) - Invasion des marais salés intertidaux par un complexe d'espèces et d'hybrides de chiendent (appartenant au genre *Elytrigia*) et fonctionnement écologique des marais salés de la Baie du Mont Saint-Michel. (CNRS, Université de Rennes)

LEYNAERT Aude (5) - Rôle des espèces invasives dans la résistance d'un écosystème côtier face aux perturbations d'origine anthropique. (CNRS, Brest)

MAGNIN Frédéric (2) - L'invasion de la région méditerranéenne par l'escargot *Xeropicta derbentina* : mécanismes, conséquences écologiques et agronomiques, perception socio-anthropologique. (IMEP, Marseille)

MAILLET Jacques (4) - Mécanismes et conséquences de l'invasion de *Senecio inaequidens* en région méditerranéenne. (ENSA Montpellier)

MÉCHIN Colette & WINTZ Maurice (3) - Enjeux sociaux, politiques et culturels de la présence du Grand Cormoran (*Phalacrocorax carbo* L.) dans le bassin rhénan et la zone des étangs lorrains. Du statut d'oiseau migrateur à celui d'espèce invasive pérenne. (Université Marc Bloch, Strasbourg)

MEDAIL Frédéric (4) - Facteurs écologiques, évolutifs et sociologiques impliqués dans l'invasion du littoral méditerranéen par *Carpobrotus spp.* (Aizoaceae) ; éléments pratiques pour leur limitation. (IMEP, Marseille)

MICHALET Richard (3) - Influence de la composition fonctionnelle des communautés alluviales sur leur résistance à l'invasion d'*Acer negundo* : l'exemple de la vallée du Haut-Rhône français. (INRA, Université Bordeaux 1)

MOUGENOT Catherine (2) - Perception du caractère invasif attribué à certains rongeurs inféodés aux écosystèmes d'eau douce. (FUL / S.E.E.D, Belgique)

MULLER Serge & TREMOLIÈRE Michèle (3) - Etude comparative de deux espèces végétales aquatiques invasives en France : *Elodea nuttallii* et *E. canadensis*. Stratégies adaptatives, facteurs écologiques, polymorphisme génétique des espèces. Contribution au contrôle du phénomène invasif. (Université de Metz et CNRS, Strasbourg)

PAYRI Claude (5) - Invasion des îles basses des Tuamotu (Polynésie Française) par l'algue brune *Turbinaria ornata*. Etude des flux géniques et de la structuration génétique des populations. (Université de la Polynésie française, Tahiti)

PLÉNET Sandrine & JOLY Pierre (1B) - Invasion par la grenouille rieuse (groupe *ridibunda*) : conséquences génétiques et écologiques sur les complexes d'hybridogenèse des grenouilles vertes. (CNRS, Université Claude Bernard Lyon1)

POINTIER Jean-Pierre (5) - Démographie comparée des invasions et relations envahisseurs - espèces locales : le cas de Thiaridae aux Antilles françaises. (Ecole Pratique des Hautes Etudes, Perpignan)

ROQUES Alain (4) - Invasion de peuplements forestiers par des insectes séminiphages exotiques : mécanismes, conséquences écologiques et moyens de surveillance. (INRA Orléans)

STRASBERG Dominique & CHERUBINI Bernard (4) - Invasions par les plantes exotiques dans une île océanique : impact écologique à La Réunion et valeur patrimoniale des écosystèmes indigènes envahis. (Université de La Réunion)

TABACCHI Eric & PLANTY-TABACCHI Anne-Marie (3) - Rôle des systèmes linéaires (corridors fluviaux et routiers, cordons littoraux) dans le processus d'invasion par des végétaux exotiques. (Ladybio CNRS)

Session 1

Biologie des populations envahissantes

1A

Espèces invasives – espèces endémiques : analyse des mécanismes sous-jacents chez des taxons apparentés de drosophiles. Populations, génétique et évolution. **Daniel LACHAISE & Marie-Louise CARIU** (CNRS Gif-sur-Yvette)

Macroinvertébrés invasifs et écosystèmes européens d'eau courante : dynamique, processus et outils de gestion. **Jean-Nicolas BEISEL & Jean-Claude MORETEAU** (Université de Metz)

Dynamique de recrutement d'une communauté d'ennemis naturels par un insecte invasif. **Jérôme CASAS** (Université de Tours)

Invasions d'écosystèmes d'eau courante par des macroinvertébrés benthiques (Bivalves et Amphipodes) : dynamiques, conséquences et outils de gestion. **Frank CÉZILLY** (Université de Bourgogne, Dijon) & **Jean-Claude MORETEAU** (Université de Metz)

DECLIC : Déterminisme et conséquences de l'invasion de *Cylindrospermopsis raciborskii*, cyanobactérie toxique. **Philippe DUFOUR** (IRD - INRA)

1B

Analyse génétique d'une espèce envahissante à différentes étapes du processus d'invasion : approche théorique et expérimentale. **Arnaud ESTOUP** (CBGP - INRA, Montpellier)

Vulnérabilité fonctionnelle des communautés d'ectomycorhizes dans les forêts feuillues de plaine face à l'introduction de souches fongiques allogènes : approche par modélisation expérimentale. **Jean GARBAYE** (INRA Nancy)

Invasions de milieux d'eau douce par des mollusques : phylogéographie, analyse des capacités invasives et conséquences socio-écologiques. **Philippe JARNE** (CEFE - CNRS, Montpellier)

Invasion par la grenouille rieuse (groupe *ridibunda*) : conséquences génétiques et écologiques sur les complexes d'hybridogenèse des grenouilles vertes. **Sandrine PLÉNET & Pierre JOLY** (CNRS, Université Claude Bernard Lyon1)

Espèces invasives – espèces endémiques : Analyse des mécanismes sous-jacents chez des taxons apparentés de drosophiles

Coordinateurs : Daniel LACHAISE & Marie-Louise CARIOU
Laboratoire *Evolution, Génome & Spéciation*, CNRS

Participants

Jean-Luc DA LAGE, Catherine MONTCHAMP, PGE, CNRS
Erik GARCIA-MACHADO, chercheur associé CNRS, Univ. La Havane, Cuba
Delphine LEGRAND
Frédérique CHARTOIS-MACZKOWIAK, David OGHEREAU, Emilie ROBILLARD, CNRS
Pat MATYOT, Seychelles Island Foundation (SIF)
Justin GERLACH, Natural Protection Trust of Seychelles (NPTS)
Dominique STRASBERG, Université de La Réunion
Jean-Richard PAYENDEE, Responsable Mauritian Wildlife Foundation à Rodrigues

Mots clés : modèle *Drosophila* - espèces invasives - divergence écologique intraspécifique - polymorphisme moléculaire - scénarios évolutifs de l'invasion

Summary

Aiming to unravel the mechanisms underlying invasive processes in general we selected (1) a biological model analysable thoroughly in both the ecological and genetical fields (*Drosophila*), (2) a situation : pairs of sister species with contrasted ecological abilities, and (3) a geographic region suitable to speciation, endemism and colonization : the Western Indian Ocean Islands. Initially, our objective was to draw general conclusions about the invasive process from the comparison of pairs of sister or closely related species characterized by either insular endemism, or invasive ability. What are the genetic and ecological forces driving so contrasted evolutionary trends? The question arose as to whether the different invasive species within the various species pairs have in common ecological and genetical traits not shared by their respective endemic, insular and specialized counterparts. A special focus was given to two biological models of great interest: the *D. melanogaster* species subgroup originating from tropical Africa and *D. ananassae* species subgroup originating from Southeast Asia. Both include a diversity of endemic, sometime highly specialized species and closely related invading species. We show that the biological invasion process proceeds stepwisely, and each step can be exemplified by an extant species of *Drosophila* and a strict or more or less opportunistic relationships with host-plants. Nucleotidic polymorphism was analysed for an array of nuclear sequences including coding sequences, introns and intergenic regions (neutrality tests non significant). A major result was a significant and coherent genetic differentiation at both the mitochondrial and nuclear levels between the insular *D. mauritiana* populations of Mauritius and Rodrigues islands. In association to that we provided evidence that the local *D. mauritiana* Rodrigues population is strictly localized to the 'submontane' *Pandanus heterocarpus* woodland and breeds exclusively in the syncarps of that locally endemic *Pandanus* species. In contrast, on Mauritius, the *D. mauritiana* population turned to be generalist, opportunistic and even semi domestic. We have thus to do with two conspecific populations showing markedly divergent ecological patterns, one obviously reflecting the ancestral pattern, the other a recently derived one. So, we have hooked the crucial time of the invasive process that is the step when an insular endemic specialist became secondarily generalist, and the evasion ability appears at the intraspecific level. The insular endemics were shown to have lower genetic diversity compared to subcosmopolitan or definitely invasive species. However, depending on the species the nucleotidic diversity may

vary notably (up to a tenfold degree), and the demographic factors, more especially the effective population size, rather than the specialist pattern appeared to be a key factor. Thus, the genetic diversity of endemic species confined to particular habitats, like *D. ercepeae* in the Sapotaceous forest of Southern Reunion, can be nearly as high (1%) as that of introduced species. Accordingly, a reduced effective size is not a corollary of endemism. Those species that have expanded their geographical range beyond their ancestral home range consistently show a significant genetic variability around 2 - 3% and generally display geographic structuring. One notable exception is however the pre-eminently invasive *D. malerkotliana*, owing presumably to the high frequency and rapidity of its migrations from the dispersal centre to the far distant colonized areas, and to its great opportunistic behaviour.

Résultats

Dans le but d'appréhender les mécanismes qui sous-tendent les phénomènes invasifs en général nous avons sélectionné (1) un modèle biologique analysable de façon poussée sur le plan écologique comme sur le plan génétique (*Drosophila*), (2) une situation : des couples d'espèces sœurs aux aptitudes écologiques contrastées, et (3) une région géographique favorable à la spéciation, à l'endémisme et à la colonisation : les îles de l'Océan Indien occidental. Au départ notre objectif était de tirer des conclusions à valeur générale sur le processus invasif de la comparaison de couples d'espèces sœurs ou étroitement apparentées caractérisées l'une par sa sédentarité et son endémisme insulaire, l'autre par son aptitude à la colonisation et à l'invasion. Notre démarche visait à comprendre quelles sont les bases génétiques et écologiques qui conduisent à des options évolutives aussi contrastées. Autrement dit la question était de déterminer si les espèces invasives des différents couples étudiés avaient en commun des caractéristiques écologiques et génétiques qui ne soient pas partagées par leurs partenaires endémiques, insulaires et spécialisés respectifs au sein de ces différents couples. Nous avons aussi cherché à trouver des situations écologiques qui pouvaient illustrer les différentes phases du processus invasif.

De fait, notre étude a montré que le processus de l'invasion biologique suivait une cascade d'évènements qui pouvait se suivre étape par étape. Chacune de ces étapes étant illustrée par une espèce actuelle de *Drosophila* et un type de plante-hôte dans l'Océan Indien occidental.

Notre étude concerne deux modèles biologiques particulièrement intéressants. La région occidentale de l'Océan Indien a été le théâtre d'une radiation insulaire qui a abouti à la formation d'espèces endémiques, parfois hautement spécialisées, pour deux sous-groupes de drosophiles, *melanogaster* d'origine africaine (Lachaise *et al.* 2004) et *ananassae* originaire du Sud Est Asiatique (Tobari 1993). Ce dernier ayant été élevé au rang de groupe d'espèces récemment (Da Lage *et al.* 2006). Dans ces mêmes sous-groupes, des espèces apparentées, parfois très étroitement, se sont au contraire évadées de leur région géographique d'origine. L'analyse génétique repose sur l'étude du polymorphisme nucléotidique d'un jeu de séquences nucléaires comportant séquences codantes, introns et régions intergéniques (tests de neutralité non significatifs).

1. Les espèces du sous-groupe *melanogaster* (Fig. 1)

1.1. Le couple *Drosophila sechellia* - *D. simulans*

Il s'agit de deux espèces sœurs du sous-groupe *melanogaster*. La première, *sechellia* est une spécialiste stricte se reproduisant exclusivement dans les syncarpes de la Rubiacée *Morinda citrifolia* ; la seconde, *simulans*, est une espèce invasive subcosmopolite qui a accompli récemment une expansion rapide et reste l'espèce dominante qui supplante *melanogaster* à La Réunion et à Mayotte et coexiste parfois avec *sechellia* sur certaines îles des Seychelles.

Dérivant d'un ancêtre commun direct, ces deux espèces ont suivi des voies évolutives divergentes, l'une ayant développé une résistance génétique aux toxines du *Morinda* (principalement des acides aliphatiques) la seconde étant demeurée très sensible à ces composés.

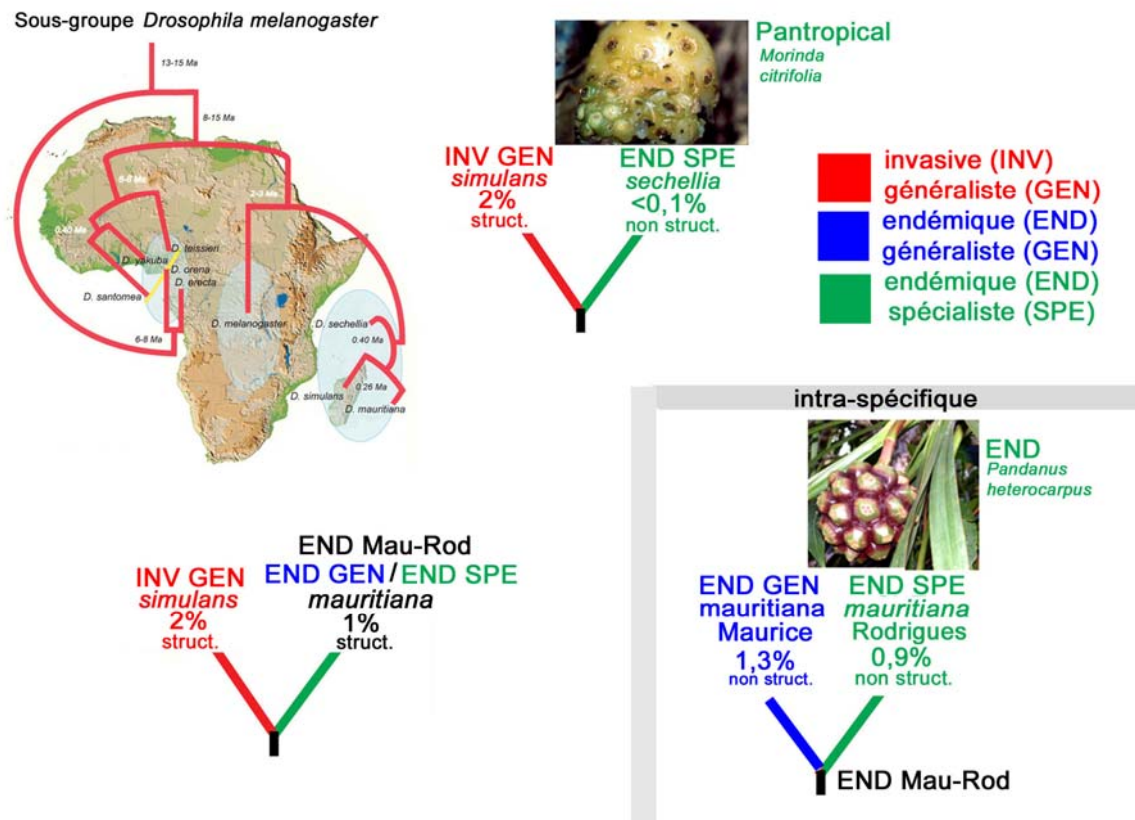


Fig. 1. Relation entre la diversité nucléotidique π (exprimée en pourcentages) des séquences de gènes nucléaires (valeur moyenne pour les gènes *Amyrel*, *period*, région *Janus-Ocnus*, *Cec-Psil-PsiII*) et le statut écologique au sein des couples d'espèces sœurs de *Drosophila* du groupe *melanogaster*, sous-groupe *melanogaster* dans l'Océan Indien occidental. Struct.: existence d'une structuration génétique des populations ; non struct. : absence de structuration génétique des populations.

Au total, 5 à 10 individus pour chacune des 10 populations de *D. sechellia* représentatives de 9 îlots des Seychelles ont été analysés. L'analyse moléculaire des gènes *Amyrel* et *Per* et des régions *Janus-Ocnus* et *Cec-psiI-psiII* révèle un très faible niveau de variabilité nucléotidique de cette espèce ($0,00066 < \pi < 0,00112$ selon le locus considéré) qui contraste fortement avec celle de *D. simulans* 20 fois plus élevée (0,0181) confirmant ainsi les résultats antérieurs (Cariou *et al.* 1990, Kliman *et al.* 2001). La variabilité de *D. sechellia* n'implique qu'un petit nombre de singletons contrairement à ce qui a été rapporté jusqu'ici (Kliman *et al.* 2001). Le résultat le plus original est la mise en évidence d'un polymorphisme largement partagé entre toutes les populations (substitutions partagées par des individus provenant des différents îlots) qui apparaît comme la trace d'un polymorphisme ancestral et permet de considérer l'espèce comme une unique population panmictique. Sa faible diversité moléculaire fait de *sechellia* une espèce singulière dont l'effectif efficace serait aussi faible que 3000-35000 individus. Comment expliquer cette situation ? Dans l'histoire évolutive de *D. sechellia* plusieurs événements sont susceptibles d'avoir eu un impact important sur la démographie de l'espèce : son origine via un effet fondateur il y a près de 500 000 ans, la réduction importante de son aire géographique lors de la dernière transgression marine il y a 10 000 ans et enfin son association avec sa plante hôte qui pourrait-être aussi ancienne que son origine mais peut-être beaucoup plus récente, impliquant un transfert d'hôte il y a moins de 2000 ans, si l'introduction de *Morinda citrifolia*

aux Seychelles est directement liée à l'activité humaine (Lachaise & Silvain 2004). Par une approche de coalescence, nous avons évalué l'effet d'évènements démographiques sur la variabilité génétique de cette espèce en fonction des différentes hypothèses mentionnées ci-dessus. Pour chaque locus (caractérisé par sa diversité et son taux de recombinaison) des arbres de coalescents ont été simulés sous diverses conditions : goulot d'étranglement drastique ou modéré, récent et ancien, population en croissance/décroissance exponentielle importante ou faible, récente ou ancienne, population stable. La vraisemblance multilocus de chaque scénario est évaluée. Les résultats conduisent à écarter tout phénomène démographique drastique, récent ou plus ancien, l'hypothèse la plus probable est celle d'une taille constante et faible de l'espèce *sechellia* tout au long de son histoire évolutive.

Les populations ne sont pas différenciées pour les gènes ou régions nucléaires utilisées et l'analyse de 18 marqueurs microsatellites tend à confirmer ce résultat (en cours).

1.2. Le couple *Drosophila mauritiana* - *D. simulans*

Ici encore il s'agit de deux espèces sœurs. *D. mauritiana* à l'opposé de *D. sechellia*, est une espèce généraliste, capable d'exploiter des ressources diversifiées (David *et al.* 1989). Une variabilité phénotypique et génétique beaucoup plus importante lui a été reconnue (Cariou *et al.* 1990). *D. mauritiana* a été collectée récemment à l'île Maurice et dans la forêt de l'île de Rodrigues distante de 1500 km. A la faveur de missions que nous avons réalisées dans les Mascareignes, nous avons eu la chance de faire une découverte capitale dans l'optique du sujet. Jusque-là, nous avons construit notre démarche au niveau interspécifique, même si c'était au niveau des couples d'espèces sœurs. Or, nous avons pu mettre en évidence le phénomène de basculement de l'état d'endémique insulaire spécialiste à celui de généraliste insulaire semi-invasif au niveau intraspécifique. En effet, il est apparu que la population de *Drosophila mauritiana* de l'île Rodrigues était strictement localisée à l'habitat montagnard de la formation à *Pandanus heterocarpus* et se reproduisait exclusivement dans les syncarpes de ce *Pandanus*, endémique de cette seule île. Sur Maurice, en revanche, la population de cette même espèce de *Drosophila* est devenue généraliste, opportuniste et semi-domestique.

Une vingtaine d'individus par population ont été séquencés pour les mêmes locus. L'analyse moléculaire révèle une diversité nucléotidique 10 à 20 fois supérieure à celle de *D. sechellia* selon le locus considéré mais elle reste inférieure à celle de *D. simulans* (0,0125 et 0,0181 respectivement). La situation contrastée entre la population de Rodrigues, moins variable et de petite taille, et celle de Maurice, variabilité plus élevée et population de grande taille, est inédite. De plus, les deux populations insulaires s'avèrent génétiquement différenciées, si elles partagent la plupart des haplotypes, leurs fréquences sont significativement différentes. Ce résultat quelque peu inattendu nous a conduits à caractériser les types mitochondriaux des deux populations insulaires de *D. mauritiana*, les espèces apparentées à *D. simulans* étant connues pour présenter des types mitochondriaux bien distincts (Solignac 2004). Là, la différenciation est maximale puisque chacune a pratiquement fixé un type mitochondrial différent.

Ainsi, le résultat majeur de cette étude est sans aucun doute la mise en évidence d'une différenciation génétique significative et cohérente au niveau mitochondrial et nucléaire entre les *D. mauritiana* de l'île Maurice et celles de l'île Rodrigues. Cette différenciation associée à une divergence écologique exceptionnelle au niveau intraspécifique permet de proposer un scénario évolutif inédit, une endémique insulaire spécialiste devenue secondairement généraliste. Nous avons ainsi affaire à deux populations de la même espèce de *Drosophila* présentant un profil écologique totalement divergent: l'un correspondant de toute évidence au profil ancestral, l'autre à un profil dérivé récent. Dès lors, nous avons accroché le moment crucial du processus invasif, celui où se développe l'aptitude à l'évasion.

2. Les espèces du sous-groupe *ananassae* (Fig 2)

2.1. Le couple *D. vallismaia* - *D. malerkotliana*

Drosophila malerkotliana est véritablement ce que nous pourrions appeler une « espèce invasive fulgurante ». Elle est hyper-dominante dans tous les habitats des Seychelles et la taille de ses populations est considérable. Nous pouvons affirmer avec un minimum de risque que le processus d'invasion de *D. malerkotliana* remonte à moins d'un siècle. Elle a en particulier envahi l'île de Praslin où est située la Vallée-de-Mai domaine de l'endémique *D. vallismaia* à laquelle elle est étroitement apparentée. Nous avons montré que cette dernière est spécialisée à la coque fibreuse et fermentescible des fruits du coco-de-mer *Lodoicea maldivica*. On est donc là encore en présence d'un couple d'espèces qui montre un contraste écologique marqué entre deux espèces apparentées impliquant une spécialiste et une invasive.

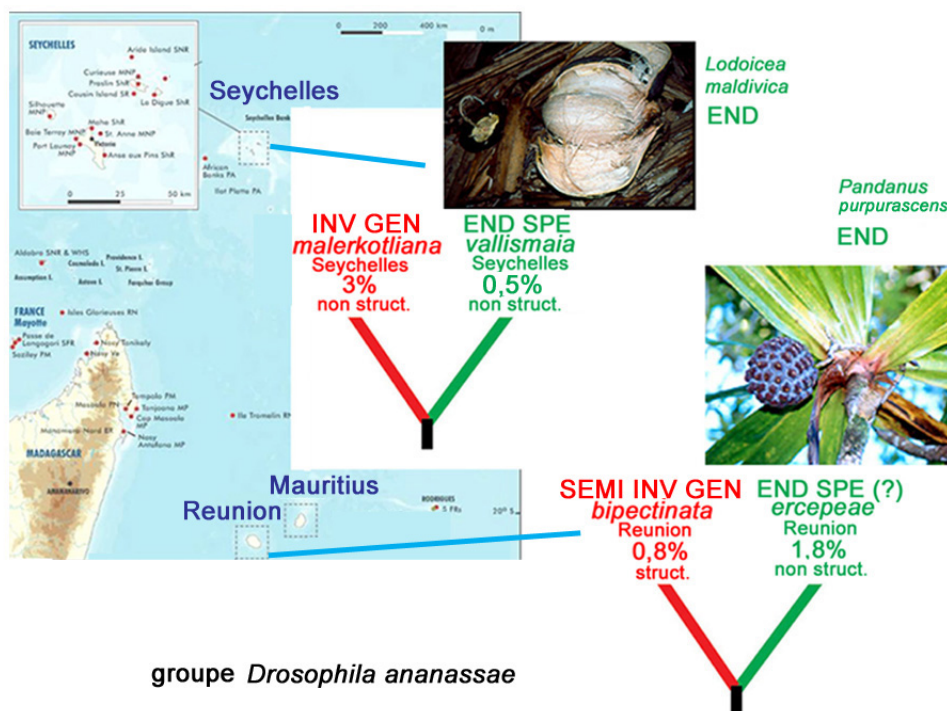


Fig. 2. Relation entre la diversité nucléotidique π (exprimée en pourcentages) des séquences de gènes nucléaires (valeur moyenne pour les gènes *Amyrel*, *Pale*, *Al*) et le statut écologique au sein des couples d'espèces sœurs ou affines de *Drosophila* du groupe *ananassae* dans l'Océan Indien occidental. Struct.: existence d'une structuration génétique des populations ; non struct. : absence de structuration génétique des populations. Les valeurs de π de *D. malerkotliana* dans le reste du monde sont de l'ordre de 2,6%, mais tombent à 0,5% dans la région néotropicale, suggérant une introduction récente dans cette zone. Chez *D. bipectinata*, les valeurs de π passent de 2,3% dans le Pacifique à 1,2% dans le reste du monde.

L'étude génétique concerne les gènes *Pale*, *Al* et *Amyrel* pour 10 à 20 individus de *D. vallismaia*. La diversité d'*Amyrel* étant comparable à celles des autres gènes, l'étude a été limitée à ce seul gène pour les 7 populations des Seychelles et les 14 populations mondiales de *D. malerkotliana* incluant le Sud Est Asiatique, zone d'origine de l'espèce. L'espèce endémique *D. vallismaia* montre une diversité nucléotidique nettement plus faible que celle de *D. malerkotliana* (0,0051 et 0,0295 respectivement) et est génétiquement homogène. L'analyse phylogéographique pour l'ensemble des populations de *D. malerkotliana* ne montre pas de structuration claire à l'exception d'une plus grande proximité des populations d'Afrique de

l'Ouest et d'Amérique centrale et du sud. Ces dernières sont les seules à montrer une très faible diversité suggérant une colonisation particulièrement récente. L'absence de réduction de la diversité dans les populations introduites aux Seychelles s'explique très vraisemblablement à la fois par la taille considérable des populations et les échanges fréquents avec la zone d'origine qui empêchent toute différenciation génétique (Fig.3).

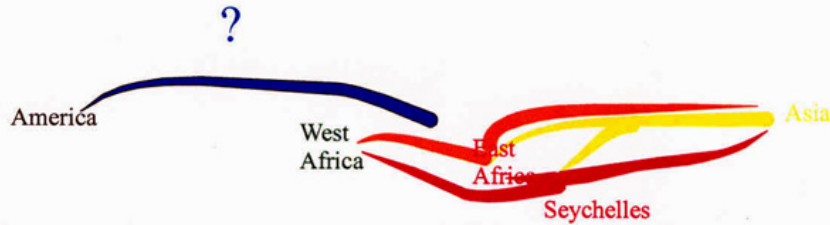


Fig. 3. Hypothèse des voies de migration les plus vraisemblables de l'espèce invasive *Drosophila malerkotliana* montrant que des échanges privilégiés se sont produits, dans les deux directions, depuis sa zone d'origine, l'Asie, jusqu'à l'Océan Indien occidental et l'Afrique de l'est, ou vice versa. Les migrations vers l'ouest de l'Afrique puis vers l'Amérique seraient intervenues dans un deuxième temps (analyse MIGRATE, Beerli & Felsenstein, 1999 & 2001).

2.2. Le couple *D. ercepeae* – *D. bipectinata*

A la Réunion, l'invasive *D. malerkotliana* est absente et remplacée par *D. bipectinata* (absente des Seychelles) qui lui est apparentée tout comme l'endémique *D. ercepeae* le couple *D. ercepeae* - *D. bipectinata* se caractérise par une remarquable zonation altitudinale qui s'ajuste assez étroitement à celle des espèces de *Pandanus*. *D. bipectinata* est confinée dans la tranche 0-300m à *Pandanus utilis* et *D. ercepeae* dans la tranche 250 – 1300 m à *P. purpurascens*. Cette distribution fait de *P. purpurascens* un candidat hôte pour *D. ercepeae* même si cela n'a pas encore été prouvé. L'espèce apparentée, semi-invasive à la Réunion, *D. bipectinata*, est très abondante à la fois sur *P. utilis* qui, en dépit de sa vaste distribution actuelle est selon toute vraisemblance originaire de l'île de la Réunion, et sur *Morinda citrifolia*, l'hôte de *D. sechellia* aux Seychelles. Ces associations sont particulièrement intéressantes.

L'étude génétique a été conduite de la même manière pour ce couple d'espèces. L'analyse moléculaire révèle une situation radicalement différente de celle du couple précédent. La diversité nucléotidique de *D. ercepeae* est élevée (0,0185), elle indique une population de grande taille, et s'avère très supérieure à celle de l'espèce introduite *D. bipectinata* (0,0080). La faible diversité de cette dernière espèce, très réduite par rapport à celle des populations mondiales notamment celles du Sud Est Asiatique (0,0231), suggère une introduction récente de *bipectinata* à la Réunion. De manière intéressante, l'étude phylogéographique montre que *D. bipectinata*, qui est très abondante, est structurée en deux lignées haplotypiques distinctes qui pourraient correspondre à deux invasions récentes toutes deux réussies.

Conclusions et perspectives

Des patrons évolutifs différents entre les espèces endémiques mais aussi entre les espèces invasives de drosophiles

Notre objectif était d'établir les caractéristiques génétiques des espèces endémiques et invasives apparentées à partir de systèmes modèles de drosophiles présentant une gradation de situations écologiques par rapport au phénomène d'invasion biologique et de tenter d'apprécier leur capacité potentielle à devenir invasives à leur tour.

Il ressort de notre étude que les espèces endémiques insulaires de drosophiles qui, par définition occupent des aires géographiques restreintes, se caractérisent par une diversité génétique plus faible que les espèces apparentées subcosmopolites ou franchement invasives.

Néanmoins, la diversité nucléotidique varie notablement selon l'espèce, inférieure à 0,1% chez *D. sechellia* spécialiste peut-être secondaire d'effectif très faible, elle est de l'ordre de 0,5% chez *D. vallismaia* spécialiste primaire extrêmement localisée, de 1% chez *D. mauritiana* secondairement généraliste et supérieure à 1% chez *D. ercepeae* vraisemblablement spécialiste et capable de maintenir des populations de grande taille. Ainsi, les facteurs démographiques et plus précisément la taille efficace des populations, sont les facteurs clés qui déterminent le niveau de variabilité de ces espèces, le statut de spécialiste n'a guère d'impact à ce niveau, de même il n'existe pas de corrélation directe avec l'étendue de l'aire géographique de nos espèces. Si l'on excepte la situation particulière de *D. mauritiana* et ses deux populations insulaires distinctes, aucune des espèces endémiques n'est structurée au niveau intraspécifique.

En ce qui concerne les espèces cosmopolites ou invasives, aussi bien dans le sous-groupe *melanogaster* que *ananassae*, il apparaît que toutes les espèces de drosophiles qui ont connu une expansion au-delà de leur zone géographique d'origine présentent une variabilité génétique notable et comparable. La diversité nucléotidique moyenne pour les gènes nucléaires que l'on peut considérer comme neutres est de l'ordre 2% à 3%. Il était jusqu'à présent admis que les espèces en voie d'expansion présentaient généralement une structuration géographique comme le montrent les nombreux travaux sur *D. simulans* et *D. melanogaster* dont l'expansion est plus ancienne. Cependant, nos études phylogéographiques montrent que *D. bipunctata*, semi invasive, est une espèce bien plus structurée que *D. malerkotliana*, espèce invasive par excellence. Au vu de nos travaux, il semblerait que cela tienne aussi bien à la fréquence et la rapidité de ses migrations dans les deux directions, de la zone d'origine aux zones lointaines colonisées et vice versa, qu'à sa grande capacité d'opportunisme écologique.

Il apparaît donc que la diversité nucléotidique d'espèces endémiques et confinée à certains habitats particuliers, par exemple *D. ercepeae* dans la forêt à Sapotacées du sud de la Réunion, peut être pratiquement aussi élevée (>1%), que celle d'espèces introduites ce qui indiquerait une population de grande taille. Une taille efficace réduite n'est donc pas le corollaire de l'endémisme.

Recommandations

Dans la forêt à *Pandanus* et palmiers endémiques de la Vallée-de-Mai sur l'île de Praslin, Seychelles, *D. malerkotliana* concurrence donc - et menace d'extinction - aussi, directement dans son sanctuaire et sur sa ressource unique, l'espèce spécialiste à laquelle elle est le plus étroitement apparentée, *D. vallismaia*. Nous avons fait la recommandation de supprimer les *Artocarpus* de La Réserve qui sont une réelle menace pour la faune endémique d'invertébrés en général. Il nous a été dit à tous les niveaux de responsabilité que cette recommandation serait suivie.

Favoriser le développement de *D. sechellia* (populations de petite taille) par la plantation de sa plante hôte (*Morinda citrifolia*) car elle est fortement concurrencée sur sa ressource par l'invasive *D. malerkotliana*. Éliminer les jeunes plants de prunes de France sur l'île Coco (Ile Coco Marine National Park, Marine Parks Authority) où il n'y a pas encore de compétiteur pour *sechellia*.

Soutenir les efforts de la Mauritian Wildlife Foundation sur Rodrigues auprès Du 'Chief Commissioner's Office of Rodrigues Regional Assembly' pour protéger l'habitat d'altitude (325 m) à *Pandanus heterocarpus* de Grande-Montagne, seul site significatif susceptible d'héberger des espèces endémiques d'arbres (*P. heterocarpus*) et d'invertébrés (*Drosophila mauritiana*). Supprimer les *Artocarpus* de la Réserve de Grande-Montagne.

Soutenir les efforts du National Parks and Conservation Services (NPCS) of the Ministry of Agriculture, Food Technology and Natural Resources sur Maurice pour protéger les habitats du Parc National des Gorges de la Rivière Noire.

Participation à des colloques

- 2004 DEA Delphine Legrand, *Phylogéographie et mode d'évolution de Drosophila sechellia, espèce endémique insulaire du sous-groupe melanogaster*.
PPD Paris : D. Legrand, *Drosophila sechellia, une endémique singulière : évolution et phylogéographie*.
- 2005 9th Evolutionary Biology Meeting, Marseille, D. Legrand, D. Lachaise, F. Maczkowiak, E. Robillard, M.-L. Cariou, *Tracing back the history of island endemic Drosophila sechellia (P)*.
- 2006 Symposium on Seychelles Biodiversity, Zoological Society of London, November 2006, Communication orale invitée, **D. Legrand**, M.-L. Cariou, **D. Lachaise**, *Western Indian Ocean Drosophilidae*.

Publications en préparation

- Legrand D., Tenaillon M., Matyot P., Gerlach J., Lachaise D., and Cariou M.-L., Molecular polymorphism in *Drosophila sechellia* attests a long history without dramatic population size shifts.
- Legrand D., Chenel T., Robillard E., Maczkowiak F., Lachaise D., and Cariou M.-L. Two islands, two populations with divergent molecular and ecological patterns: the specialist-versus-generalist split of *Drosophila mauritiana*.
- Garcia-Machado E., Da Lage J.-L., Legrand D., Lachaise D., Cariou M.-L. Two introduced species of the *Drosophila ananassae* group with contrasted patterns of structuring and polymorphism within Seychelles and Reunion islands.
- Garcia-Machado E., Legrand D., Robillard E., Lachaise D., Cariou M.-L. Multilocus polymorphism reveals contrasted evolutionary pathways in four endemic insular *Drosophila* species in Indian Ocean archipelagoes.
- Legrand D., Vautrin D., Solignac M. *et al.* Microsatellites analysis in *Drosophila sechellia*.
- Legrand D., Vautrin D., Cariou M.-L., Lachaise D., Solignac M. Microsatellites reveal inter-island structuring in *Drosophila mauritiana*.
- Legrand D., Payendee J. R., Jean J. C., Pierre-Louis J. D., Cariou M.-L., Montchamp C., Lachaise D. Breeding site *D. mauritiana*.
- Lachaise D., Accouche W., Remy S., Matyot P., Gerlach J., Cariou M.-L., Montchamp C. Distribution of *Drosophila sechellia* and its host-plant *Morinda citrifolia* within Inner Seychelles.
- Lachaise D., Gerlach J., Matyot P., Legrand D., Montchamp C., Cariou M.-L., The Drosophilidae of Seychelles. Insects of Seychelles, Monography of Diptera (Gerlach J., ed.).
- Lachaise D., Strasberg D., Montchamp C., Cariou M.-L., A new insight in the evolutionary ecology of Drosophilidae from Reunion Island (in préparation). Lachaise D. Insecta Diptera Drosophilidae. Faune de Madagascar et archipels environnants. IRD, CIRAD, MNHN Eds).

Macroinvertébrés invasifs et écosystèmes européens d'eau courante : dynamique, processus et outils de gestion

Coordinateur : Jean-Nicolas BEISEL

Laboratoire *Biodiversité et Fonctionnement des Ecosystèmes*, EA 3939, Université Paul Verlaine, Campus Bridoux, Avenue du Général Delestraint, 57070 Metz

Adresse électronique : beisel@univ-metz.fr

Participants

Simon DEVIN, Jean-Claude MORETEAU, Christophe PISCART, Philippe ROUSSELLE, Philippe USSEGLIO-POLATERA, Laboratoire *Biodiversité et Fonctionnement des Ecosystèmes*, EA 3939, Université Paul Verlaine, Metz

Mots clés : macroinvertébrés – fleuves - base de données - traits bio / écologiques - hypothèses de perméabilité

Summary

This project was devoted to macroinvertebrates in European running waters, with a special emphasis on French ecosystems. Its results aim to contribute to an improved understanding of the mechanisms underlying invasion processes and to characterize invasive species or invaded ecosystems. The methodology includes (1) an analysis of historical data at a European scale (development and analysis of a database), (2) a modeling based on recent theoretical developments of macroinvertebrate bio/ecological trait utilization, and (3) an experimental approach to test different ecological hypotheses concerning the importance of inter-specific relationships in the success of invasive species.

The database includes more than 14.000 species and 5.000 historical data published on large rivers. Its analysis allowed establishing a list of 43 exotic species, which represent 1.2 % of the French freshwater macro invertebrates. We analysed their geographic origins, their distributions among zoological units by comparison with the native fauna and their functional characteristics. An exponential trend of the cumulated number of non-indigenous species over time was evidenced, with a clumping of exotic species within crustaceans and molluscs. Donor areas of exotic species are mainly in Europe, the Ponto-Caspian basin being identified as the principal one. This pattern could be explained by a spread along waterways but its origin lies in a process of recolonisation of defaunated areas following several episodes of glaciation / deglaciation in Western Europe during the last 80,000 years.

To investigate biogeographic or bio/ecological factors influencing invasive process, we focused on Crustacea gammarids, largely involved in invasive phenomenon with a well documented dispersal in European basins. The trait analysis showed that a particular ecological profile existed for exotics, with a strong influence of the salinity tolerance, while no typology based on demographic characteristics was evidenced. In terms of biogeographic patterns, an original link was observed between the species richness of an ecoregion and the number of exotic species coming from this ecoregion, demonstrating that rich ecoregions are the most prone to shelter potential invaders. A procedure was envisioned to link the invasiveness of a given species and the biotic characteristics of its original area. To complete this view, we experimentally investigate the role of (positive) biotic interactions between species that share or not evolutionary history.

Exotic species observed in France exhibited a limited functional diversity, with only two functional groups representing 80% of them. No adequate method was available to assess the homogenization of freshwater fauna at large scale. We defined the 'biomonotony' as a loss of diversity due to species replacement or extinction, and establishment of non-indigenous

species which are either functionally redundant or not, as compared to autochthonous species. This original framework has been based on both taxonomic and functional modifications observed in a macroinvertebrate community, to assess the faunal changes in potamal sectors of large European rivers.

The results in terms of management concern mainly the risk evaluation (risky species list, estimation of community vulnerability) and the consequences (degradation assessment of pristine biodiversity) of invasions at different spatial scales. A web site (<http://www.invabio.univ-metz.fr>) allows disseminating the main results of this work, to promote an effective cooperation with managers, and to provide support for the management of aquatic invasive species as well as for educational purposes.

Résultats scientifiques

L'homogénéisation des communautés de macroinvertébrés aquatiques entre les grands bassins hydrographiques européens a pour origine la disparition progressive de la faune autochtone (sensible à la pollution et à la modification physique des milieux) et l'arrivée d'espèces exotiques ubiquistes dont la plasticité autorise une large répartition. Nos travaux portaient sur les mécanismes qui sous-tendent les introductions d'espèces sur les secteurs potamiques des grandes rivières et fleuves européens. L'approche retenue combinait la réalisation et l'analyse d'une base de données historiques, une exploration des traits bio / écologiques des espèces d'invertébrés en cause, et une démarche expérimentale de vérification d'hypothèses relatives au rôle des relations biotiques dans le succès d'un processus invasif. Les résultats scientifiques se répartissent entre une analyse/bilan des invasions réussies par des invertébrés aquatiques, une analyse des conséquences de ces invasions sur les communautés en place et des investigations sur le rôle des relations biotiques dans ces phénomènes.

1. Bilan des invasions à l'échelle européenne

Une base de données historiques sur la faune des principales grandes rivières et fleuves européens a été créée pour réunir sous un format standardisé des informations d'origines très variées. Une liste de plus de 14000 espèces de macroinvertébrés benthiques des grands fleuves a été constituée et plus de 5000 entrées ont été collectées à la date de mars 2006.

1.1 Agrégation taxonomique et fonctionnelle des espèces en causes

L'identification et l'analyse des 43 espèces exotiques d'invertébrés introduites dans les eaux douces françaises a permis la mise en évidence d'une accélération de ces phénomènes durant les dernières décennies (Devin *et al.* 2005b). Parmi les 43 espèces en cause, 25 ont une origine européenne. Une grande variété de groupes zoologiques est représentée mais avec 26 % et 49 % des espèces impliquées, les Crustacés et les Mollusques se distinguent nettement des autres groupes. A cette agrégation taxonomique se superpose une agrégation fonctionnelle dans la mesure où une majorité des exotiques présentent des profils de traits bio/écologiques homogènes selon une typologie récente (Usseglio-Polatera *et al.* 2001).

1.2 Analyse comparative : espèces exotiques versus autochtones

Une étude particulière a été dévolue à l'analyse des traits biologiques, écologiques et physiologiques susceptibles de différencier les espèces exotiques. La réunion de données existantes et des suivis démographiques ou écologiques réalisés par nos soins sur des espèces particulièrement mal connues (*Dikerogammarus villosus* : Devin *et al.* 2003, 2004, Piscart *et al.* 2003, *Hypania invalida* : Devin *et al.* 2006) ont permis de constituer des tableaux de synthèses de leurs caractéristiques. Les données sur les crustacés amphipodes étaient suffisamment importantes pour autoriser une comparaison entre amphipodes exotiques et

autochtones en termes de profil de traits bio/écologiques (Devin & Beisel, 2006). Un profil écologique singulier des espèces exotiques existe alors qu'aucune caractéristique exclusive aux exotiques en terme de traits démographiques n'a pu être mise en évidence (Figure 1).

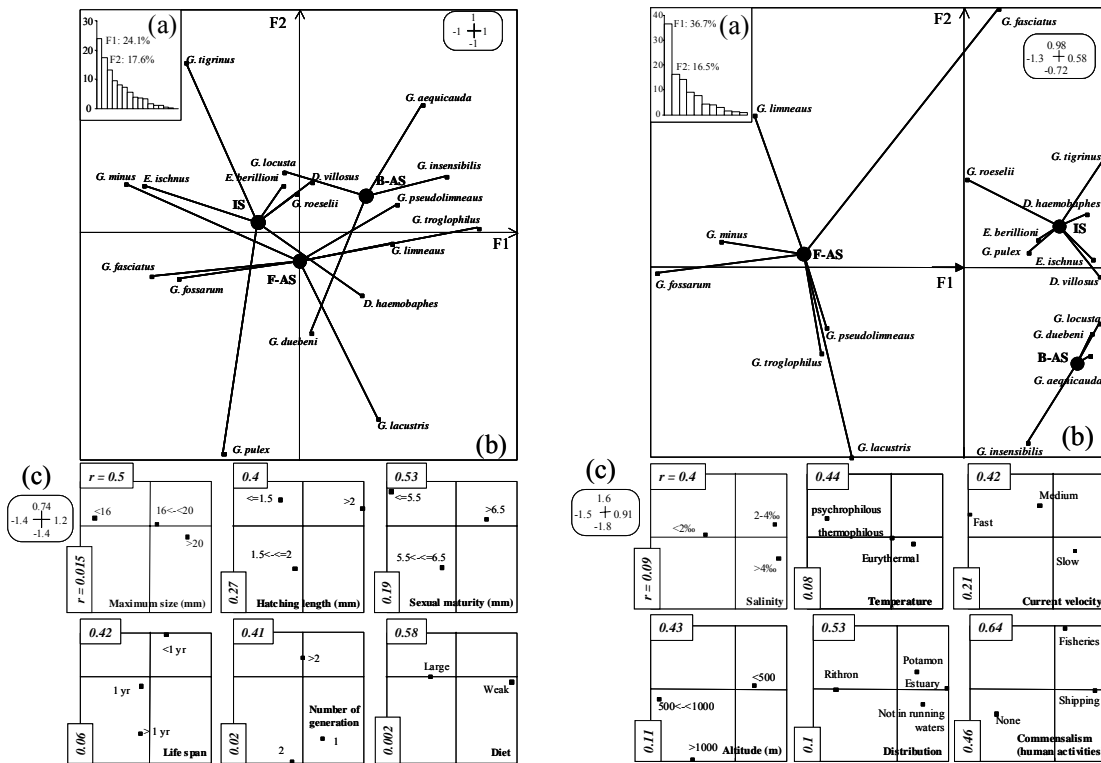


Figure 1. Analyse des correspondances multiples appliquée au codage flou sur les variables biologiques (à gauche) et sur les variables écologiques (à droite) de 18 espèces de Gammaridae. (a) Valeurs propres. La distribution des espèces sur le plan F1-F2 (b) est à comparer avec les modalités des variables qui présentent les plus forts rapports de corrélation ($r > 0.3$) (c). IS : Espèces invasives, F-AS: Espèces autochtones d'eau douce, et B-AS: espèces autochtones d'eau saumâtre. (Devin & Beisel 2006 modifiée).

Cette étude suggère que des traits permettant une prolifération peuvent favoriser une invasion sans pour autant être indispensables, alors qu'une large tolérance physiologique est souvent indispensable au succès d'une espèce exotique lors des premières étapes d'une invasion que sont le transport et l'introduction. L'aptitude à supporter des niveaux de salinité variables et /ou élevés serait tout particulièrement déterminante (Piscart *et al.* 2006).

1.3. Zones refuges et patron spatial de dispersion intra-continentale

En Europe, le patron d'invasion intra-continentale le plus fréquent correspond à une colonisation vers le Nord et l'Ouest à partir de zones refuges de la dernière période glaciaire, au Sud et à l'Est (région ponto-caspienne incluant la Mer Noire, la Mer d'Azov et la Mer Caspienne), particulièrement riches en espèces. Les zones refuges sont des aires à la périphérie des zones en glace lors des dernières glaciations, incluses dans la répartition géographique naturelle des espèces (Chown & Gaston, 2000). Les populations qui s'y trouvent constituent de véritables viviers pour la recolonisation d'écosystèmes voisins par des espèces qui ont désormais l'occasion de voyager via des activités humaines. Le patron de diffusion des amphipodes ponto-caspiens à travers l'Europe révèle ainsi ce processus (Beisel & Devin, inédit & Figure 2), déjà mis en évidence pour les poissons (Oberdorff *et al.* 1997). Trois mécanismes au moins peuvent expliquer que l'on observe majoritairement une progression d'espèces originaires de ces zones refuges vers le nord et l'ouest : (1) une asymétrie des échanges commerciaux par bateau, les eaux de ballasts étant le vecteur privilégié des invertébrés aquatiques, (2) une perméabilité du milieu plus grande dans les

régions réceptrices, (3) un excellent succès compétiteur pour un corpus d'espèces façonnées, au sein du bassin ponto-caspien, par un environnement biotique et abiotique très singulier. Cette dernière hypothèse repose sur l'histoire extrêmement complexe de ce bassin qui a conduit à la fois à un fort niveau d'endémisme et à la sélection de nombreuses espèces euryèces (Dumont 1998) qui présentent des traits adéquats pour une introduction réussie sur de nouveaux écosystèmes dès lors que l'action de l'homme contribue à leur dispersion.

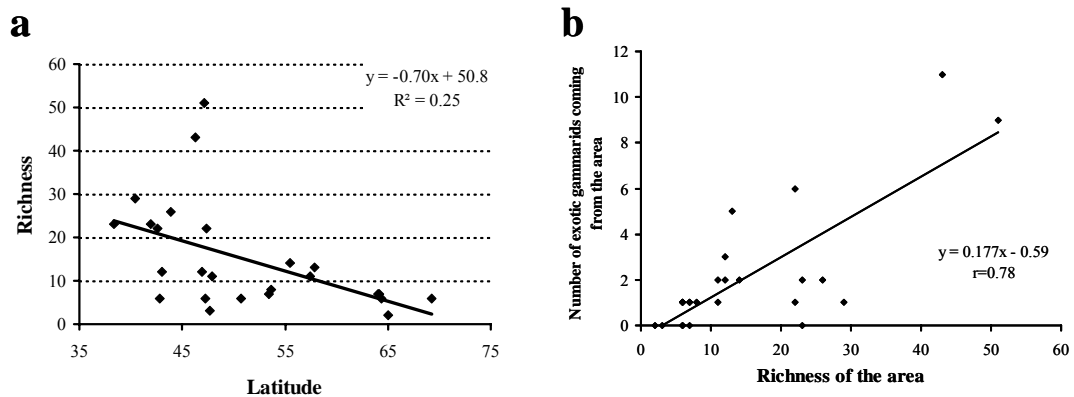


Figure 2. (a) Nombre d'espèces de Gammaridae en Europe à travers les 25 zones biogéographiques européennes en fonction de leurs latitudes moyennes. Les corrélations de Spearman (r) sont significatives ($p < 0.05$) avec ou sans le bassin ponto-caspien qui présente les richesses les plus élevées. (b) Relation entre le nombre d'espèces autochtones des 25 zones biogéographiques et le nombre d'espèces de ces zones devenues invasives ailleurs (r est le coefficient de corrélation de Spearman). Cinq aires géographiques ont fourni très peu d'exotiques (0, 1 ou 2) par rapport à leur richesse (entre 20 et 30) mais ces zones situées au sud sont très isolées du reste de l'Europe par des zones montagneuses (Pyrénées et Balkans). (Beisel *et al.* inédit).

La biogéographie des faunes d'eau douce reste un sujet très peu étudié qui pourrait apporter beaucoup à la compréhension des invasions. Le nombre de genres diminue par exemple entre le bassin du Danube, celui du Rhin, et celui du Rhône mais il est remarquable de noter que la distribution faunistique relative est très homogène d'un bassin à l'autre pour les grands groupes zoologiques (Crustacés, Bivalves, Gastéropodes et autres). Les deux groupes qui comprennent le plus d'invasifs d'eau douce (Crustacés et Mollusques) représentant au minimum 68 % des genres potentiels des secteurs navigués d'un cours d'eau (Beisel *et al.* inédit). Le calcul d'indices de similarité entre les différents secteurs de chaque bassin permet d'apprécier les disparités faunistiques intra- et inter- bassins, amenant à des résultats tout à fait originaux. L'indice de similarité intra-bassin, remarquablement homogène pour les 4 fleuves considérés (moyenne de 0,36 et coefficient de variation de 19 %), est très faible : elle traduit une distribution longitudinale de la faune très hétérogène, même lorsque l'on ne considère que le secteur aval (navigué) du cours. Il ne semble pas y avoir d'effet de taille du bassin versant, ce qui reste à vérifier avec des données plus complètes. Si l'on considère les variations entre bassins hydrographiques, la similarité diminue selon un gradient longitudinal d'Est en Ouest (Beisel *et al.* inédit).

2. Conséquences écologiques au sein des écosystèmes envahis

Le bilan établi pour le territoire français montre que six espèces ont eu un succès important et des conséquences évidentes sur la biodiversité et/ou le fonctionnement des eaux douces (*Craspedacusta sowerbyi*, *Dreissena polymorpha*, *Corbicula fluminea*, *Dikergammarus villosus*, *Corophium curvispinum* et *Orconectes limosus*). Les principales conséquences sur le territoire français peuvent être présentées en six catégories : un impact sur la physico-chimie de l'eau, une modification de la structure physique de l'habitat, une modification du flux de nutriments, le transport et la dissémination de parasites, une compétition avec des espèces autochtones, une prédation sur les espèces natives. Ce large spectre d'impacts met en

évidence la nécessité d'outils prédictifs des modifications des communautés d'invertébrés en réponse à l'établissement d'une espèce exotique.

2.1. Mesures de l'altération de la biodiversité

Il n'existe actuellement pas de méthodes pour quantifier le niveau de changement de la faune d'un cours d'eau envahi par des exotiques malgré les rapides modifications que nous observons (Usseglio-Polatera & Beisel 2002, Josens *et al.* 2005). Nous avons proposé une mesure de « biomonotonie » qui permet de définir un cadre de développement de métriques utilisées pour mesurer des changements faunistiques. Ce cadre intègre d'une part des changements faunistiques qui peuvent avoir deux origines (arrivée d'espèces nouvelles, extinction locale d'espèces autochtones) et d'autre part le niveau de redondance fonctionnelle des espèces introduites par rapport aux autochtones. Cette notion recouvre donc à la fois des fluctuations taxonomiques et fonctionnelles au niveau des communautés de macroinvertébrés. Ces deux composantes sont considérées de concert dans la mesure où elles peuvent être interdépendantes et présenter des effets cumulatifs dans leurs répercussions sur l'écosystème. L'évaluation fonctionnelle repose sur l'utilisation de groupes d'espèces avec des traits bio / écologiques aussi homogènes que possible et constitués à partir d'une typologie de 23 traits bio / écologiques de plus de 500 genres européens. Sur la base des définitions proposées par Rosenfeld (2002), les espèces appartenant à un groupe donné peuvent être considérées comme fonctionnellement redondantes pour les principales fonctions remplies par l'organisme au sein de l'écosystème. Même si cette approche ne prend pas en compte toute la subtilité des processus fonctionnels d'un écosystème, la diversité des groupes issus de la typologie traduit une diversité fonctionnelle au sein d'une communauté d'invertébrés (Beisel & Devin inédit).

2.2. Prédiction de la faune en place sur un grand cours d'eau

L'évaluation des conséquences des invasions requiert la comparaison à des situations de référence ou, par défaut, à des situations théoriques. Une modélisation de la faune théoriquement présente sur un grand cours d'eau a été réalisée sur la base d'un tri des traits bio / écologiques qui répondent le mieux à une adaptation aux contraintes que peut représenter un milieu donné. Les combinaisons (profils) de traits retenus pour une section de cours d'eau permettent d'établir ensuite une liste faunistique théorique, comparable à toute autre liste de référence, relative ou absolue, pré- ou post-invasion (Beisel & Usseglio-Polatera inédit).

2.3. Evaluation de changements à une échelle locale

Les changements de biodiversité peuvent et doivent aussi être étudiés à une échelle locale, en privilégiant en particulier les aspects fonctionnels. La classification des invertébrés européens utile à l'évaluation de la biomonotonie a également été proposée pour l'expertise détaillée d'une situation locale. Cette approche a été illustrée sur la rivière Moselle (affluent du Rhin) dont la faune benthique est relativement bien connue, et qui représente parfaitement un écosystème ayant subi des introductions répétées d'espèces à caractère proliférant (Devin *et al.* 2005a). Dans les années 1990, la surreprésentation d'un profil singulier de traits est nette avec, en terme de tendances, une grande taille, une reproduction asexuée, un caractère thermophile, une affinité pour les substrats de granulométrie fine, un mode d'alimentation filtreur ou mangeur de dépôts, un comportement fouisseur ou fixé au substrat de manière temporaire. Le niveau de diversité fonctionnelle était alors au plus bas. Puis le déclin d'invasifs comme *Dreissena polymorpha* a contribué à une meilleure représentation d'autres groupes bio / écologiques (Figure 3).

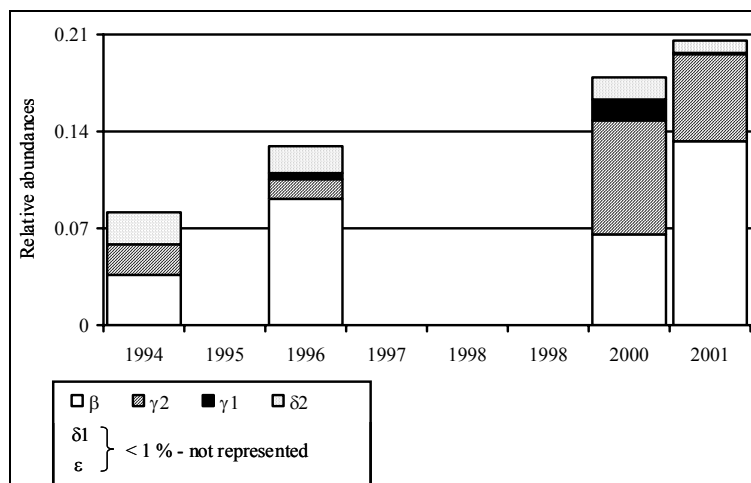


Figure 3. Abondance relative des groupes fonctionnels des communautés benthiques prélevées dans le secteur canalisé de la rivière Moselle, à l'exception du groupe ζ surreprésenté dans les échantillons (complément à 100 % sur le graphique) (descriptions des profils bio/écologiques de chaque groupe dans Usseglio-Polatera *et al.* 2001). Deux groupes ne figurent pas sur le graphique du fait d'une abondance relative trop faible. (Devin *et al.* 2005b).

3. Rôle des relations biotiques

L'hypothèse d'un « *invasional meltdown* » proposée par Simberloff & Von Holle (1999) a cristallisé l'attention sur l'importance des relations biotiques dans le succès d'espèces invasives. Cette hypothèse repose sur le fait que des assemblages d'espèces au passé évolutif commun, donc avec la même origine biogéographique, présenteraient des relations de facilitation plus nombreuses que des assemblages d'espèces d'origines diverses. Une approche expérimentale a permis d'éprouver ces hypothèses pour les macroinvertébrés avec une étude des interactions trophiques au sein d'un cortège d'espèces au passé évolutif commun ou non.

Espèces	Consommations pour 6 individus	Consommation théorique	Nombre de réplicats	Consommations observées	Ecart type	t	p
<i>G. pulex</i>	0,168	0,219	5	0,389	0,058	6,53	0,001
<i>A. aquaticus</i>	0,052	0,205	3	0,362	0,078	3,52	0,036
<i>G. roeseli</i>	0,153	0,177	5	0,138	0,058	1,46	0,108
<i>A. aquaticus</i>	0,052	0,215	4	0,220	0,148	0,07	0,475
<i>G. tigrinus</i>	0,125						
<i>A. aquaticus</i>	0,052						
<i>G. tigrinus</i>	0,125						
<i>Caenis sp.</i>	0,090						

Tableau I. Consommation moyenne en g de matière sèche sans cendres (MSSC) par g d'individus (MSSC) d'assemblages de deux espèces au passé évolutif commun ou pas (Test t de comparaison d'une moyenne théorique à une moyenne observée). Les consommations théoriques sont obtenues par addition des consommations moyennes monospécifiques pour 6 individus après avoir vérifié que la consommation moyenne est la même pour 12 individus (résultat non présenté). Les assemblages les plus récents sont ceux constitués avec *G. tigrinus* (Originaire d'Amérique du Nord) introduit en France dans les années 1980. *G. pulex* et *Caenis sp.* sont autochtones, les autres espèces sont en France depuis 150 ans au moins. (Beisel *et al.* inédit).

Les résultats les plus nets portent sur la comparaison dans des conditions standardisées de la consommation de matière organique par des assemblages de deux espèces avec les consommations monospécifiques (Beisel *et al.* inédit). Les expériences ont par exemple permis de conclure à l'absence d'interactions positives entre une espèce détritivore nouvellement introduite (le crustacé nord-américain *G. tigrinus*) et les espèces autochtones, et à l'existence d'interactions positives entre espèces dont l'histoire commune est plus longue

(Tableau I, exemple de résultats). Les effets d'un parasite acanthocéphale sur les interactions impliquant son hôte intermédiaire (un Gammaridae) ont constitué un premier prolongement de ces travaux. Un second prolongement est engagé sur l'étude de la consommation de plantes aquatiques par des herbivores de différentes origines, les plantes pouvant elles-mêmes avoir une origine exotique.

Actions de transfert

Les actions de transferts ont consisté en une diffusion la plus large possible des résultats et recommandations issues de cette étude, via un congrès, un site Internet et des actions de communication de proximité. En 2003, nous avons organisé à Metz le 46^{ème} congrès de l'Association Française de Limnologie, avec pour thème général « la biodiversité des milieux aquatiques » et une session spéciale consacrée aux introductions d'espèces et aux invasions biologiques. 135 personnes ont participé à cette manifestation dont un quart de gestionnaires issues d'organismes publics ou semi-publics (DIREN, Agences de l'eau, Conseil Supérieur de la Pêche, CEMAGREF). En 2006, un site Internet a été créé tout spécialement avec le soutien de l'université Paul-Verlaine – Metz pour diffuser plus largement les résultats de ce travail (<http://www.invabio.univ-metz.fr>, en ligne à partir de juillet 2006). Conçu dans un esprit de vulgarisation des principales informations obtenues, il permettra en outre un échange efficace et rapide avec les personnes intéressées par le thème des invasions en eau douce. Enfin, des actions de communication de proximité sont réalisées régulièrement, par exemple lors d'une formation continue pour les personnels hydrobiologistes des Directions Régionales de l'Environnement, lors de symposium relatifs aux milieux aquatiques, ou encore via des enseignements universitaires de filières Master Pro.

Recommandations

Avec une grande variété de conditions climatiques et hydrologiques, un trafic fluvial intense, des structures portuaires importantes, un haut niveau de connectivité avec les voies d'eau européennes, des rivières et fleuves transfrontaliers (Meuse, Moselle, Rhin), la France est particulièrement vulnérable à des phénomènes d'invasions en eau douce. Dans ces conditions, les recommandations sont d'abord d'ordre préventif (évaluation des risques), puis informatif sur les causes et les conséquences de ces phénomènes, et enfin, plus rarement, d'ordre curatif. Toutes ces informations sont diffusées via le site Internet dévolu à ce programme. En termes de prévention, une liste des corridors migratoires empruntés par les espèces exotiques intra-continentales est présentée ainsi qu'une liste d'espèces à risque avec un rapide descriptif de chacune. L'inventaire des différents modes d'introduction permet au lecteur de se rendre compte de la variété des comportements qui conduisent à ces introductions et ainsi à agir pour éviter leur multiplication. Les informations d'ordre général portent surtout sur le profil des espèces et leurs conséquences avérées dans les écosystèmes d'Europe occidentale. Les actions curatives sont résumées au cas par cas dans les fiches individuelles par espèce.

Conclusions et perspectives

Le bilan que nous avons réalisé a permis de mettre en évidence une agrégation taxonomique, fonctionnelle, et géographique des espèces exotiques présentes en France. A ce travail de caractérisation des envahisseurs s'ajoute l'identification de corridors migratoires qui permet de réaliser des projections sur les espèces exotiques à risque. Les conséquences de l'implantation d'espèces exotiques ont pu être décrites au niveau de la communauté, via une estimation globale originale des changements de biodiversité, ou au niveau d'assemblages

d'espèces, via l'étude de relations interspécifiques mettant en cause des espèces avec un passé évolutif commun ou pas. Nos études ont fait progresser nos connaissances sur le rôle des relations biotiques dans la perméabilité d'un écosystème mais il serait intéressant d'aborder ces questions dans un contexte plus global en réunissant les effets concomitants de plusieurs interactions biotiques. Une seconde perspective concernerait l'approfondissement des aspects biogéographiques souvent négligés malgré leur importance dans les différentes étapes d'un processus invasif (régions donneuses privilégiées, voies de dispersion, résistance biotique). Enfin, compte tenu des conséquences avérées de nombreuses introductions et de leur caractère irréversible, il s'agit également de répertorier sur une base scientifique les espaces naturels et les espèces autochtones les plus vulnérables pour en optimiser la protection.

Publications

- Devin S., Beisel J.N., Usseglio-Polatera P. & Moreteau J.C. (2005a). Change of functional biodiversity in an invaded freshwater ecosystem: the Moselle River. *Hydrobiologia* 542: 113-120.
- Devin S., Bollache L., Noel P.Y. & Beisel J.N. (2005b). Patterns of biological invasions in French freshwater systems by non-indigenous macroinvertebrates. *Hydrobiologia* 551: 137-146.
- Devin S. & Beisel J.N. (2006). Biological and ecological characteristics of invasive species: a gammarid study. *Biological Invasions* (disponible en ligne).
- Devin S., Akopian M., Fruget J.F., DiMichelle A. & Beisel J.N. (2006). Premières observations écologiques sur le polychète d'eau douce introduit en Europe de l'Ouest *Hypania invalida*. *Vie & Milieu* (sous presse).
- Josens G., Bij de Vaate A., Usseglio-Polatera P., Cammaerts R., Cherot F., Grisez F., Verboonen P. & Vanden Bossche J.P. (2005.) Native and exotic *Amphipoda* and other *Peracarida* in the River Meuse: new assemblages emerge from a fast changing fauna. *Hydrobiologia*, 542 (1): 203-220.
- Piscart C., Usseglio-Polatera P., Moreteau J.C. & Beisel J.N. (2006). The role of salinity in the selection of biological traits of freshwater invertebrates. *Archiv für Hydrobiologie* (sous presse).

Principales références bibliographiques

- Chown S.L. & Gaston K.J. (2000). Areas, cradles and museums: the latitudinal gradient in species richness. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 311-315.
- Devin S., Piscart C., Beisel J.N. & Moreteau J.C. (2003.) Ecological traits of the amphipod invader *Dikerogammarus villosus* on a mesohabitat scale. *Archiv für Hydrobiologie* 158: 43-56.
- Devin S., Piscart C., Beisel J.N. & Moreteau J.C. (2004). Life history traits of the invader *Dikerogammarus villosus* (Crustacea: Amphipoda) in the Moselle River, France. *International Review of Hydrobiology* 89(1): 21-34.
- Dumont H.J. (1998). The Caspian Lake: history, biota, structure, and function. *Limnology and Oceanography* 43: 44-52.
- Oberdorff T., Hugueny B. & Guégan J.F. (1997). Is there an influence of historical events on contemporary fish species richness in rivers? Comparisons between Western Europe and North America. *Journal of Biogeography* 24: 461-467.
- Piscart C., Devin S., Beisel J.N. & Moreteau J.C. (2003). Growth-related life-history traits of an invasive gammarid species: evaluation with a Laird-Gompertz model. *Canadian Journal of Zoology* 81: 2006-2014.
- Rosenfeld J.S. (2002). Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos* 98: 156-162.
- Simberloff D. & Von Holle B. (1999). Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biological Invasions* 1: 21-32.
- Usseglio-Polatera P., Richoux P., Bournaud M. & Tachet H. (2001). A functional classification of benthic macroinvertebrates based on biological and ecological traits: application to river condition assessment and stream management. *Archiv für Hydrobiologie* 139/1, Monogr. Stud.: 53-83.
- Usseglio-Polatera P. & Beisel J.N. (2002). Longitudinal changes in macroinvertebrate assemblages in the Meuse River: anthropogenic effects versus natural change. *Rivers: Research & Applications* 18(2): 197-211.

Dynamique de recrutement d'une communauté d'ennemis naturels par un insecte invasif

Responsable scientifique : Jérôme CASAS

Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte (IRBI), CNRS UMR 6035, Université de Tours, Faculté des Sciences, Parc Grandmont, Avenue Monge, 37200 Tours

Adresse électronique : jerome.casas@univ-tours.fr

Participants : C. BOISNEAU & C. MAGAL, IRBI, CNRS UMR 6035

Mots clés : réseau trophique - modèles d'invasion - contrôle biologique - insecte mineur de feuilles - parasitoïde

Summary

The chestnut leafminer *Cameraria ohridella* (Lepidoptera, Gracillariidae) is a microlepidopteron which invaded Europe from the east, and which was first observed in France in 1998. It invaded this country at a blazing speed, and our simulations predict complete coverage within a decade. The rich community of parasitic wasps, all already present in the ecosystem and generalists, is unable to control the leafminer explosion. The parasitism rate attains a mere 3% and shows no sign of increase. This is in stark contrast with the parasitism rate seen on other leafminers, which often hovers around 80%. It is also in contrast with the build up of a stable food web and the strong competition observed between the two main Eulophid species. Thus, most leafminers escape parasitism and the few one available for parasitism are heavily attacked, with super, multi and hyper parasitism being then found. We think that the reason is to be found in the attacking behaviour of the parasitoids. Explorations with numerical and analytical models of spatial and non spatial kinds enabled us to define the conditions for a control of the leafminer by parasitoids. They basically boil down to the creation of a large reservoir of parasitoids on alternative leafminers. The invasion can then be stopped or even reversed. A technology for doing so is being developed in Switzerland. In the future, our research will focus on understanding the cascade effect of the large parasitoid reservoir (despite small parasitism rate) built on the chestnut leafminer on the dynamics of alternative hosts. The pending invasion by other tree leafminers from Eastern Europe makes alternative hosts a very useful source of a large variety of parasitoids for potential control, but the cascade from the chestnut leafminer may drive them extinct before then.

Introduction

Le microlépidoptère mineur de feuilles du marronnier, *Cameraria ohridella* (Lepidoptera, Gracillariidae) a envahi l'Europe entière par l'Est, la France étant envahie dès 1998. Les dégâts sont importants, même si ils sont avant tout visuels, et l'insecte fait la une des journaux chaque année. Les citoyens craignent pour leurs arbres d'ornement, les villes se doivent de réagir mais les méthodes de lutte sont coûteuses, souvent peu respectueuses de l'environnement, et pas forcément efficaces. Le but du projet était la compréhension de la dynamique d'invasion ainsi que la dynamique de recrutement de sa communauté d'ennemis naturels. En d'autres termes, nous voulions comprendre comment l'envahisseur était à son tour envahi. Une des conséquences de cette démarche était de pouvoir mesurer le potentiel de la communauté d'ennemis naturels, avant tout des hyménoptères parasitoïdes, à juguler l'invasion. Notre espoir était tempéré : d'une part, d'autres mineuses envahissantes ont été régulées par des parasitoïdes dans les quelques années suivant l'invasion, d'autre part cette

mineuses ne semble pas convenir aux parasitoïdes dans les autres pays envahis depuis longtemps. L'invasion actuelle de notre pays par cet organisme représentait par conséquent une rare opportunité de quantifier en direct les conséquences biotiques d'une invasion à un degré rarement possible, les mineuses, sessiles et bien visibles, contenant tout l'historique de leur existence dans leur mine.

Dans un premier volet, nous avons proposé de modéliser l'avancée de la mineuse par une approche épidémiologique spatio-temporelle suivant deux schémas. Le premier consistait à établir un modèle de simulation numérique collant au plus près de la réalité. Intéressante pour cette raison, cette démarche a un degré de généralisation faible. Ainsi, nous avons également proposé une démarche de modélisation analytique, fondamentalement éloignée de la réalité mais cristallisant en son sein les quelques mécanismes importants.

Le deuxième volet s'intéressait de plus près à la dynamique de réseaux trophiques quantitatifs des parasitoïdes envahissants la mineuse. L'identité des parasitoïdes, leur biologie et leur comportement de recherche devaient être étudiés afin de reconnaître des groupes fonctionnels et mesurer le potentiel de certaines espèces à juguler l'invasion. Au-delà de résultats intéressants en termes de compréhension de mécanismes et conséquences de cette invasion, le projet devait déboucher sur des prédictions et propositions de lutte concrète.

Notre exposé, succinct, ne traite pas du modèle de simulation numérique, si ce n'est dans les prédictions de contrôle, ni les expériences de comportement des parasitoïdes en laboratoire. Ces éléments sont décrits en détail dans le rapport final d'activité, où l'on trouve également les différents pas des modèles analytiques.

Dynamique d'invasion

Les hypothèses du modèle analytique sans espace sont les suivantes. Les mineuses suivent une croissance logistique. Elles se dispersent de manière homogène à travers le domaine. Les parasitoïdes sont déjà présents dans tout le domaine car étant généralistes ils peuvent survivre sur d'autres espèces de mineuses appelées mineuses alternatives. On considère que les parasitoïdes suivent une croissance logistique en l'absence des mineuses focales. Le parasitisme est modélisé comme une prédation (*Lotka-Volterra*) et la réponse fonctionnelle, Holling type II. Notre but est d'analyser ce système proie-prédateur sans espace, et de trouver des conditions sous lesquelles les mineuses pourront être éradiquées par les parasitoïdes. On cherche les états d'équilibre et on étudie leur stabilité. On s'intéressera aussi à des cas particuliers où les densités sont très faibles conduisant à des dynamiques complexes. Le modèle avec espace est construit de manière mono dimensionnelle. Comme les mineuses, les parasitoïdes se dispersent de manière homogène à travers le domaine et leur taux de diffusion est identique à celui des mineuses. On suppose que les parasitoïdes sont présents uniformément sur le domaine et que les mineuses arrivent par un côté du domaine (côté gauche). On choisit des conditions de bord de type Neumann.

L'intersection des isoclines donne les différents états d'équilibre. Une analyse analytique des solutions dans le modèle avec espace est en cours mais n'a pas encore aboutit. La dynamique du modèle sera donc étudiée à l'aide de résolutions numériques d'équations. S'il n'y a pas de parasitoïdes, les mineuses envahissent le domaine avec une vitesse constante dépendant du taux de diffusion D . Il existe une grande variété de conditions, permettant ou non aux parasitoïdes de contrôler la mineuse. Ces derniers sont analysés en détail dans le rapport final et dans Magal *et al.* (2006).

Lorsqu'on augmente le taux de dispersion, les mineuses peuvent être éradiquées plus facilement. Ce résultat intéressant s'explique de la manière suivante : quand le taux de dispersion augmente, la vitesse de propagation des mineuses augmente. Si le taux de diffusion devient encore plus grand, les mineuses peuvent être alors éradiquées. Ceci est dû au fait que

la dispersion entraîne une dilution des mineuses dans l'espace. Ainsi, les mineuses étant en faible densité localement, elles sont contrôlées par les parasitoïdes. La prédation joue ici le rôle de l'effet de Allee sur la population de mineuses dans ce cas. Cette découverte est mise à profit dans le chapitre contrôle.

Dynamique de recrutement de parasitoïdes

Méthodologie

La mineuse étant en cours de colonisation de la France, nous avons choisi d'échantillonner suivant un gradient spatial. Six sites ont été retenus, d'est en ouest sur 590 km. Ils permettent de suivre la progression de la mineuse vers l'ouest. Le site de Strasbourg a été échantillonné en 2002 et en 2004, ce qui correspond à des durées de présence de 4 et 6 ans de la mineuse. Les sites de Metz, Fontenay le Vicomte, Fontainebleau et Bar le Duc ont été inventoriés en 2002, respectivement pour des durées de présence de 3 ans, 2 ans et 1 an. Enfin, le site de Tours, en 2004 a constitué une répétition pour la durée 1 an.

Les prélèvements ont été réalisés dès l'apparition des adultes de mineuse de chacune des trois générations. Les feuilles sont collectées sur 5 arbres au minimum suivant un échantillonnage adaptatif. 900 mines sont disséqués pour chaque échantillon, l'état des insectes (vivant, mort ou parasité) a été déterminé. Les individus douteux et les pupes sont élevés de façon à vérifier un éventuel endoparasitisme. De même, tous les parasitoïdes sont élevés à des fins d'identification.

Résultats

Les densités de mineuses sont quantifiées et exprimées en nombre d'individus par feuille. La mineuse présente des densités très variables et il n'y a pas de liens entre la durée de présence *C. ohridella* et sa densité ($n = 44$, $p = 0.188$, $r^2 = 0.040$). Le taux de parasitisme est très faible avec une moyenne de 2,5%. Il ne présente pas de liens avec les densités de mineuses. Malgré ce faible taux de parasitisme global, les réseaux de parasitoïdes se structurent suivant des processus densité dépendants. Plus la densité de mineuses augmente, plus le nombre d'espèces de parasitoïdes s'accroît ($n = 44$, $p = 0.005$, $r^2 = 0.17$ et plus le nombre de liens développé dans ces réseaux augmente ($n = 44$, $p = 0.003$, $r^2 = 0.188$). Ceci se traduit par une augmentation des types de parasitisme et par une augmentation de leur proportion (Figure 1).

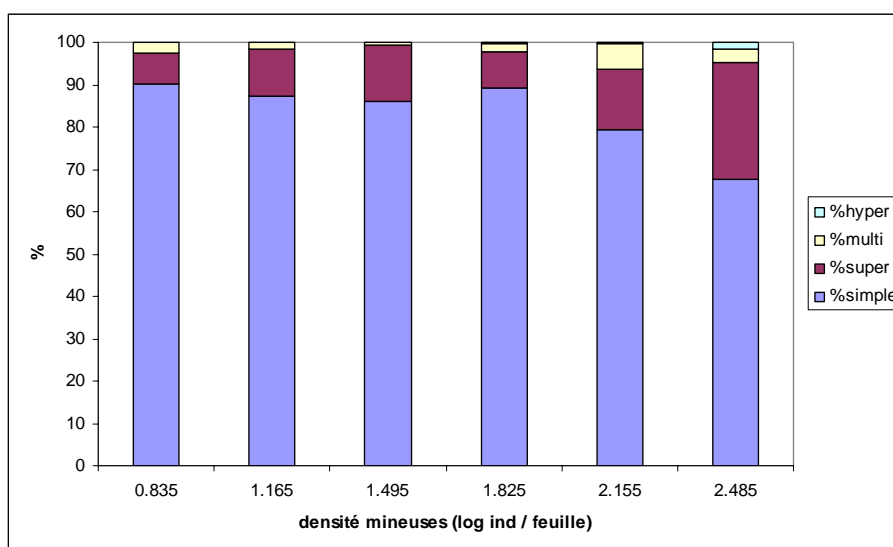


Figure 1. Evolution des différents types de parasitisme en fonction de la densité de mineuse.

Douze espèces de parasitoïdes attaquent la mineuse du marronnier mais deux espèces constituent à elles seules 90% des effectifs, *Minotetrastichus frontalis* et *Pnigalio agraulis*. Elles sont toutes deux des Eulophides ectoparasites généralistes. Elles sont en compétition malgré le faible taux de parasitisme et *M. frontalis* l'emporte au fil du temps (Figure 2).

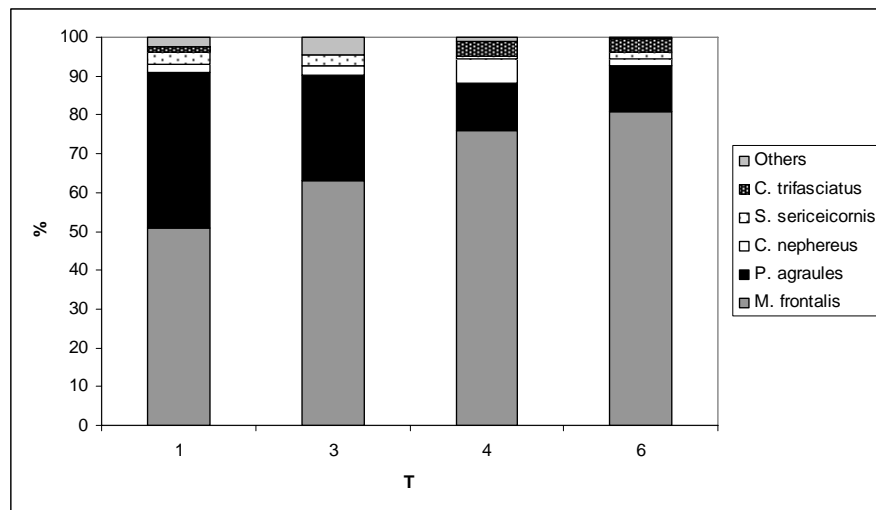


Figure 2. Compétition entre *M. frontalis* et *P. agraulis*.

Conclusion

Les parasitoïdes n'assurent pas de fonction de régulation de la mineuse. La dynamique des réseaux de parasitoïdes montre une colonisation par des parasitoïdes autochtones et généralistes, une richesse spécifique et un type de parasitisme régis par des processus densité dépendant. Une forte compétition s'installe entre les deux espèces les plus communes malgré un très faible taux de parasitisme. En d'autres termes, la plupart des mineuses sont dans une situation correspondant à un refuge qu'il convient d'identifier. Les parasitoïdes se font une compétition importante sur les quelques individus accessibles.

Possibilités de contrôle

Il est possible de faire quelques prédictions sur la base du travail accompli. De prime abord, les échantillonnages sur le terrain, les analyses de la dynamique du réseau trophique ainsi que l'analyse du comportement de recherche des parasitoïdes donnent une vision sombre du potentiel de ces derniers à juguler l'invasion de l'hôte de manière autonome. Situation désespérée ? Pas forcément, comme le démontre l'utilisation des modèles.

La réalité nous démontre que les parasitoïdes ne créent pas de barrière efficace, la France étant entre temps totalement envahie. Existe-il des conditions dans lesquelles ils pourraient le faire ? Sont-elles réalistes et atteignables ? Les cas qui nous intéressent particulièrement dans l'optique d'un contrôle sont ceux où la mineuse disparaît, c'est-à-dire ceux où l'état d'équilibre (0,K2) est stable. Le cas où le contrôle est possible est aussi très intéressant car si l'on trouve un moyen de réduire la densité de mineuses, les parasitoïdes peuvent alors les contrôler.

Un faible taux de parasitisme n'a aucun impact sur la population de mineuse (Figure 3). Si l'on augmente le taux de parasitisme à environ 25%, on observe alors dans les modèles numériques une diminution du front (peu visible, mais réelle) et des extinctions à l'arrière du front. La notion de réservoirs 'alternatifs' pour parasitoïdes est donc centrale dans les deux approches.

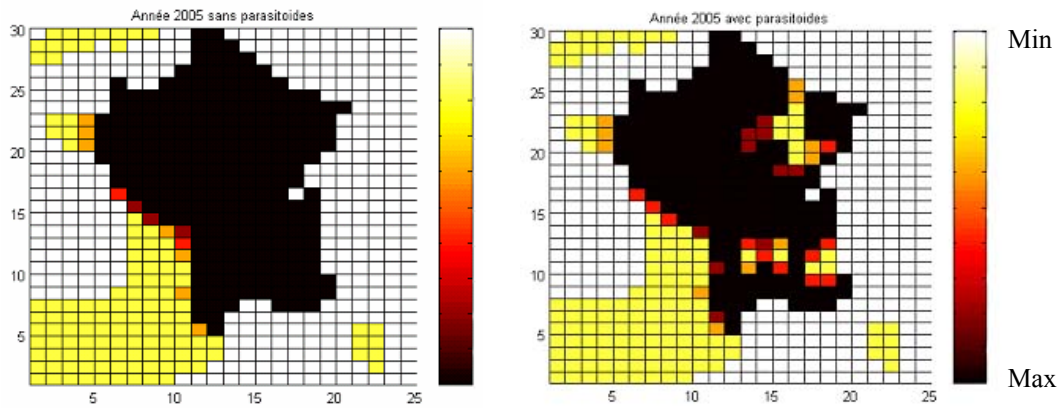


Figure 3. Carte sans parasitisme, avec un parasitisme nul ou faible (10%, à gauche) et fort (25%, à droite).

Conclusions et perspectives

Un fort taux de parasitisme peut faire stopper, peut-être même reculer l'invasion. Il convient pour cela de créer artificiellement des réservoirs importants de parasitoïdes, ces derniers ne parvenant pas à augmenter leur densité de manière autonome. Le système ingénieux de l'équipe du Dr. S. Bacher¹ (Univ. Berne) fonctionne de cette manière. Il consiste à récolter des feuilles attaquées, de les mettre aux pieds des arbres dans des fûts munis d'un filet possédant des mailles permettant aux parasitoïdes de s'échapper au printemps, mais pas aux mineuses. Ce réservoir, en permettant une émergence de parasitoïdes provenant de la mineuse focale tout en l'éliminant, fonctionne de facto comme un réservoir de mineuses alternatives. Les études du groupe Suisse se sont terminées avant que l'efficacité du système soit cependant prouvée sur le long terme.

Devant notre relative impuissance, faut-il considérer ce cas comme sans espoir et ayant atteint de toute manière son équilibre ? Cette attitude, quelque peu fataliste, est confortée par le fait qu'aucun arbre n'est mort pour l'instant dans les différents pays (même si les jeunes pousses dans les forêts d'origine semblent beaucoup souffrir). Tout n'est pas dit malheureusement, car d'autres effets en cascade sont à attendre. En effet, même si le taux de parasitisme sur la mineuse focale n'atteint que 5% au mieux, le nombre de parasitoïdes produit peut fort bien entraîner la disparition d'autres mineuses alternatives dans l'écosystème. En effet, un arbre fortement attaqué peut contenir jusqu'à 100 000 mineuses. Ces effets de cascades multitrophiques provenant d'une seule invasion sont probablement fréquents, mais passent la plupart du temps totalement inaperçus. La disparition de mineuses alternatives vivant à faible densité sur d'autres végétaux est problématique dans la perspective d'invasion de nouvelles espèces de mineuses, car elles abritent d'autres espèces de parasitoïdes. Actuellement, plusieurs espèces de mineuses sur arbres envahissent l'Europe par l'est et devraient atteindre la France dans les années à venir. Les essences attaquées ne se limitent pas aux arbres ornementaux. Comprendre ces phénomènes de cascades multitrophiques sera notre prochain objectif.

C. Magal, C. Cosner, S. Ruan & J. Casas (2006). Control of invasive hosts by generalist parasitoids. *Theoretical Population Biology*, soumis.

C. Boisneau & J. Casas (2006). Lack of control of an invasive leafminer by native parasitoids. En préparation.

¹ P. Kehrli, M. Lehmann & S. Bacher (2005). Mass-emergence devices: a biocontrol technique for conservation and augmentation of parasitoids. *Biological Control* 32: 191-199.

Dynamiques et causes des invasions d'écosystèmes d'eau courante par des Amphipodes

Coordinateur : Frank CÉZILLY

Equipe *Écologie évolutive*, UMR CNRS 5561 *Biogéosciences*, Université de Bourgogne, 6 boulevard Gabriel, 21000 Dijon

Participants

Jean-Nicolas BEISEL, Simon DEVIN & Jean-Claude MORETEAU, Laboratoire *Biodiversité et Fonctionnement des Ecosystèmes*, EA 3939, Université de Metz

Loïc BOLLACHE, Thierry RIGAUD, Marie-Jeanne PERROT-MINNOT & Rémi WATTIER, Equipe *Écologie évolutive*, UMR CNRS 5561 *Biogéosciences*, Université de Bourgogne, Dijon

Mots clés : amphipodes - eau douce - traits d'histoire de vie – parasitisme - prédation

Summary

Causes and dynamics of invasions by amphipods in freshwater ecosystems

This interdisciplinary project aimed to investigate the causes for the establishment of two invasive amphipod species, *Gammarus roeseli* and *Dikerogammarus villosus*, and to investigate the dynamics of invasion of the later species. *D. villosus* is a recent invader in Western Europe and a threat for macro-invertebrate freshwater biodiversity.

According to literature, these two species colonized western European drainages thanks to human activities, mainly through the opening of new communication routes (canals) and the ever-increasing ship traffic.

A large sampling in the main French drainages and all over the colonizing route revealed that *D. villosus* achieved its invasive process from east to west at the very end of the 20th century. Molecular markers (mainly microsatellites) revealed similar genetic variability in its region of origin and in recently-colonized areas. This suggests an absence of bottleneck during the colonizing process, and therefore massive and/or repeated colonization.

We identified several traits that may facilitate establishment of the two invasive species in colonized habitats. For *D. villosus*, these traits are demographic traits, such as continuous reproduction, high fecundity, and also an ability to colonize several micro-habitats. For *G. roeseli*, traits are the ability to escape from predation attempts by native fish (thanks to both morphological defences and micro-habitat selection), the weaker virulence of native acanthocephalan parasites relative to virulence expressed on the native *G. pulex* host, and the infection by sex ratio distorting micro organisms (microsporidia increasing the proportion of females and therefore stimulating population dynamics).

Finally, a pathogen travelling with its host during the colonizing process was unable to limit *D. villosus* establishment, but could limit its population density, and therefore its impact on the native invertebrate fauna.

Recommendation to avoid an extension of the geographic area of these gammarids to other European countries or other continents is to strictly apply directives about ballast water replacement during shipping.

Résultats scientifiques

Les activités humaines et les aménagements touchant aux écosystèmes dulçaquicoles, ont multiplié les cas d'invasions biologiques dans ces milieux, le plus souvent préjudiciables en termes de biodiversité ou en termes économiques (Rahel 2000 ; bij de Vaate 2002). Notre

projet proposait une étude pluridisciplinaire de l'évolution des populations invasives et des mécanismes déterminant leur installation et leur diffusion, chez deux espèces de crustacés d'eau douce (Amphipodes) originaires d'Europe de l'est, différant par leur date d'introduction en France et leur potentiel compétiteur (*Gammarus roeseli*, colonisateur relativement ancien et cohabitant avec les espèces autochtones, Jazdzewski & Roux 1988; et *Dikerogammarus villosus*, colonisateur récent, ayant un fort impact sur la faune invertébrée des eaux douces, Dick & Platvoet 2000). L'étude des populations a porté sur leur structure génétique et la variabilité de traits d'histoire de vie, morphologiques et physiologiques. Elle visait également à estimer l'importance relative de la prédation et du parasitisme dans les interactions entre espèces invasives et une espèce autochtone (*G. pulex*).

1. Etude comparée des traits biologiques, de la démographie et de la structure génétique des populations de *Dikerogammarus villosus*

1.1. Dynamique de l'invasion et structures génétiques des populations de *Dikerogammarus villosus*

En 2003, les principaux bassins versants français (celui de la Garonne excepté) ont été prospectés, afin d'avoir un état des lieux de la distribution de *D. villosus* et une comparaison avec des données antérieures sur la distribution des espèces d'amphipodes d'eau douce. *D. villosus* présente une extension rapide de son aire de répartition vers l'ouest, suite à sa première apparition en France en 1997 (Bollache 2004, Bollache *et al.* 2004). Tous les bassins versants sont colonisés, quasiment jusqu'aux estuaires. Ces derniers hébergeant les principaux ports français, l'arrivée de *D. villosus* dans ces ports pourrait faciliter la colonisation par cette espèce vers de nouveaux territoires (sud de l'Europe, îles britanniques, Amérique). Dans les populations nouvellement colonisées, *D. villosus* tend à remplacer les crustacés autochtones, illustrant l'impact négatif de *D. villosus* sur la biodiversité locale (Bollache *et al.* 2004). Ces résultats suggèrent donc une homogénéisation croissante des faunes de macro crustacés sur l'ensemble des bassins hydrographiques français.

Par ailleurs, un échantillonnage plus large a été réalisé, sur tout le trajet de colonisation de *D. villosus* vers l'Europe de l'ouest, c'est à dire du delta du Danube, en Roumanie (zone d'origine), aux populations françaises (étape ultime actuelle de la colonisation), afin de pouvoir comprendre la dynamique de l'invasion. Dans ce but, trois types de marqueurs génétiques ont été développés (polymorphisme de taille de l'ITS de l'ADN ribosomal nucléaire, 4 marqueurs microsatellites polymorphes, polymorphisme de séquence du gène mitochondrial COI révélé en SSCP) (Wattier *et al.* 2006). La distribution spatiale du polymorphisme fait apparaître que le même niveau de polymorphisme est présent en Roumanie et en Europe de l'ouest (Figure 1). De plus, les allèles microsatellites rares (et l'haplotype mitochondrial rare) dans la zone d'origine sont tous présents en Europe de l'ouest (R. Wattier *et al.* inédit). Il semble donc que l'invasion ne se soit pas accompagnée d'un goulot d'étranglement génétique dont l'impact attendu est la perte des allèles rares par dérive génétique. L'introduction semble donc avoir été massive et/ou continue. Le potentiel génétique trouvé dans la région d'origine (et donc la capacité de *D. villosus* à s'adapter) semble être intact dans les zones les plus récemment colonisées (R. Wattier *et al.* inédit).

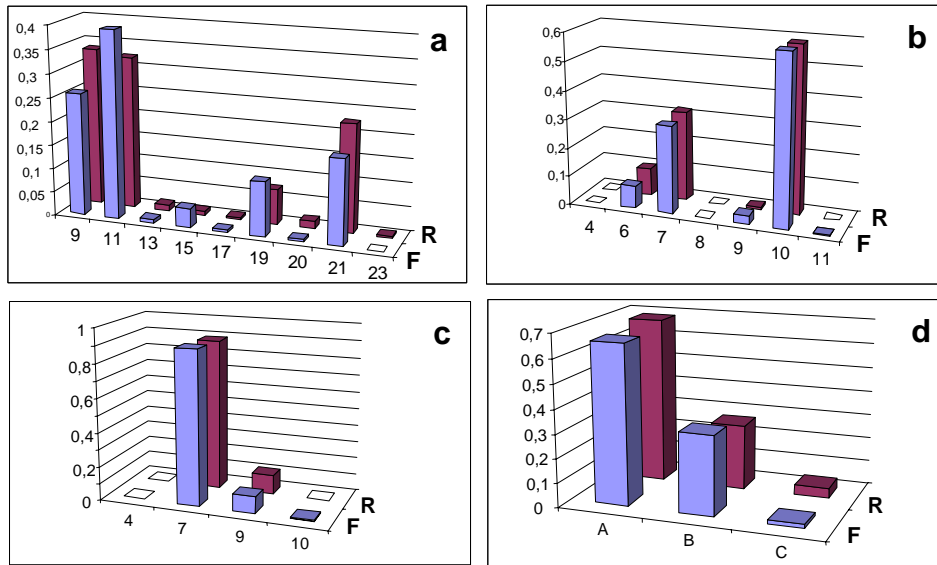


Figure 1. Distribution des fréquences alléliques (pour trois marqueurs microsatellites, en a, b, c) et haplotypiques (marqueur COI, en d) entre les populations Françaises (F) et Roumaines (R) de *Dikerogammarus villosus* : pas de différence significative. Les tailles d'échantillon sont les suivantes : a : nF = 390, nR = 144 ; b : nF = 720, nR = 160 ; c : nF = 735, nR = 151 ; d : nF = 807, nR = 170. (R. Wattier, inédit).

1.2. Caractéristiques biodémographiques de *D. villosus*

Une étude populationnelle a permis de caractériser les principaux traits bio / écologiques de *Dikerogammarus villosus* y compris ses principaux traits d'histoire de vie. Une reproduction quasi continue, une forte fécondité, une croissance exceptionnellement rapide pour un amphipode et un temps de génération très court apparaissent comme étant des facteurs favorisant *D. villosus* dans son processus d'installation au sein des zones nouvellement conquises (Devin *et al.* 2004a, Figure 2).

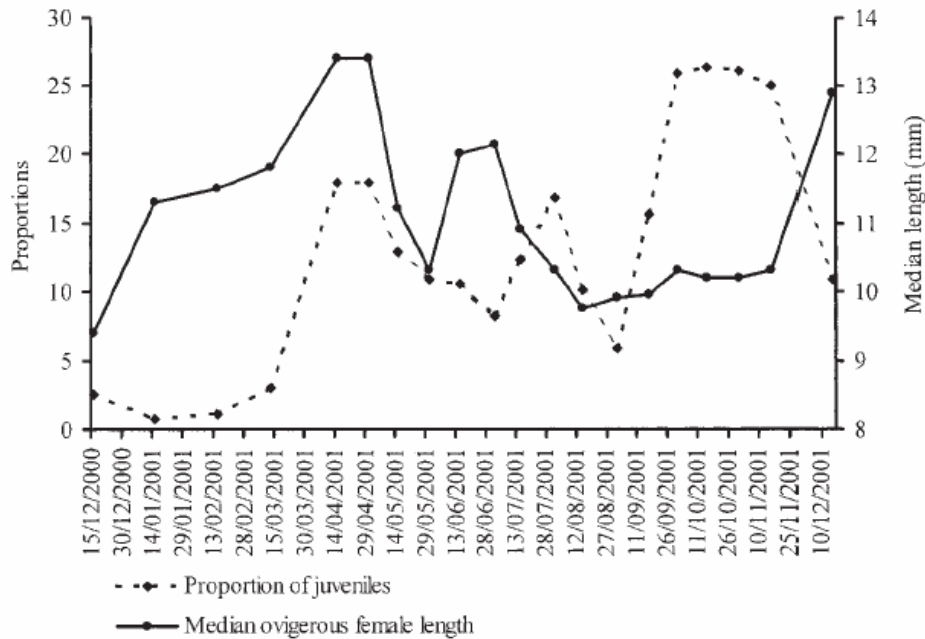


Figure 2. Taille des femelles ovigères et proportion de juvéniles au cours du temps, dans une population de *D. villosus*. (Devin *et al.* 2004a)

De plus, *D. villosus* montre une capacité à coloniser une grande variété de substrats. Les juvéniles vivent de préférence dans les végétaux alors que les adultes de grande taille se

retrouvent préférentiellement au sein des habitats minéraux plus grossiers. Cette séparation des différentes générations permet probablement de limiter la prédation intraspécifique des individus des cohortes les plus âgées sur les individus des cohortes les plus jeunes (Devin *et al.* 2003). Cette espèce présente un polymorphisme de pigmentation. Les combinaisons d'appariement entre patrons de coloration sont panmictiques, suggérant l'absence de rôle de cette caractéristique dans la reproduction. Ces morphotypes ne diffèrent pas non plus pour leur valeur sélective ni pour l'affinité au substrat (Devin *et al.* 2004b). Au niveau des communautés, une association entre les espèces originaires du bassin Ponto-Caspien (*D. villosus*, *C. curvispinum* et *D. polymorpha*) a été mise en évidence. Cette observation cadre avec l'hypothèse de l'Invasional Meltdown qui prédit que la colonisation par une espèce favorise souvent celle d'autres espèces associées (Devin *et al.* 2003, Devin *et al.* 2005).

2. Vulnérabilité des espèces à la prédation par des poissons d'eau douce

La susceptibilité à la prédation par les poissons peut influencer largement le processus d'invasion (MacNeil *et al.* 1999). En effet, une prédation moindre sur les espèces invasives pourrait favoriser ces dernières dans leur établissement. Pour évaluer une pression de prédation différentielle entre *G. pulex* (espèce résidente) et *G. roeseli* (espèce exotique sympatrique), nous avons développé une double approche, expérimentale et *in natura*. L'ensemble des résultats de l'étude expérimentale montre que l'espèce envahissante a une probabilité moindre d'être consommée par un poisson prédateur que l'espèce autochtone, ce phénomène étant lié à la présence d'un moyen de défense (épines dorsales) (Bollache *et al.* 2006, Figure 3). Pour confirmer *in natura* les différences de pression de prédation sur les deux espèces de gammares, nous avons comparé leurs abondances relatives dans le régime alimentaire de trois espèces de poissons avec leurs abondances dans leur milieu naturel (L. Bollache *et al.* inédit). Cette comparaison révèle des différences significatives : *G. roeseli* représente 25% de l'abondance des gammares dans le milieu (tous habitats confondus) alors qu'il ne représente que 17% dans les contenus stomacaux. De plus, les poissons digèrent les proies exotiques plus lentement que les proies autochtones (Lagrué & Bollache, 2006). Globalement, cette étude révèle une pression de prédation moindre sur *G. roeseli* relativement à *G. pulex*, qui n'est pas expliquée par des différences d'abondance, mais semble plutôt être liée à une prise alimentaire différentielle par les poissons.

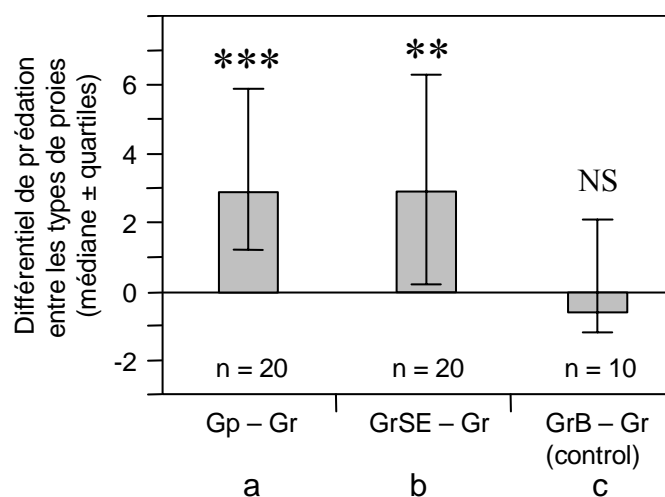


Figure 3. Différentiel de consommation de truites soumises à différents types de proies, lors d'expériences réalisées en microcosme (20 proies de chaque type étaient fournies à chaque truite). (a) Différence de consommation entre *G. pulex* (Gp) et *G. roeseli* (Gr); (b) différence de consommation entre *G. roeseli* sans épines (GrSE) et *G. roeseli* normaux (Gr); (c) différence de consommation entre *G. roeseli* blessés (GrB) et *G. roeseli* normaux (Gr). n = nombre de réplicats. (***) $P < 0.0001$; ** $P < 0.01$; NS $P > 0.95$. D'après Bollache *et al.* (2006).

Cette moindre pression de prédation permet d'expliquer (tout au moins en partie) le succès et le maintien de *G. roeseli* dans son nouvel habitat, lorsqu'il se trouve être en concurrence avec *G. pulex*.

3. Parasitisme chez les espèces invasives

De même que pour la prédation, la susceptibilité au parasitisme peut influencer le processus d'invasion (Prenter *et al.* 2004). Nous avons donc cherché à savoir comment les parasites affectaient les espèces exotiques comparativement (lorsque cela était possible) à l'espèce autochtone *G. pulex*.

3.1. Parasites chez *Gammarus roeseli*

Nos travaux ont montré la présence de trois espèces de microsporidies à transmission verticale (transmises des mères aux descendants, via les œufs) chez *G. roeseli* (Haine *et al.* 2004). Ces trois espèces de microsporidies diffèrent dans l'efficacité de la transmission et l'intensité de l'infection. Nos données suggèrent que ces microsporidies exercent une « virulence » sexe-spécifique en féminisant les mâles génétiques en femelles fonctionnelles. Cet effet, en forçant l'hôte à produire un fort taux de femelles, peut ainsi avoir un effet positif sur la démographie des populations (Haine *et al.* 2004). Nous avons également observé que les femelles de *G. roeseli* infectées se reproduisaient plus tôt en saison, ce qui représente le premier effet positif de l'infection par des microsporidies sur la fécondité des hôtes jamais rapporté. De telles microsporidies n'ont pas été mises en évidence chez les *G. pulex* sympatriques.

D'autre part, les parasites acanthocéphales, qui utilisent les gammarus comme hôte intermédiaire, peuvent altérer le comportement de ces hôtes selon des modalités qui augmentent la transmission à l'hôte définitif par prédation (poisson ou oiseau). Cependant, seule l'espèce indigène *G. pulex* est manipulée par le parasite *Pomphorhynchus laevis* (*sensu lato*, voir Perrot-Minnot 2004), montrant une photophilie marquée (Bauer *et al.* 2000). Par contre, un autre acanthocéphale, *Polymorphus minutus*, est capable de modifier le comportement des deux espèces de gammarus, à des intensités toutefois variables (Bauer *et al.* 2005). Cette différence pourrait provenir de la différence entre les taux de migration des hôtes définitifs des deux parasites (poissons et oiseaux respectivement), qui pourraient expliquer des adaptations à des spectres d'hôtes intermédiaires étroits ou larges, respectivement. Par ailleurs, nous avons montré que les individus de *G. pulex* infectés par *P. laevis* sont ceux qui présentent le plus faible niveau d'expression immunitaire, ce qui n'est pas le cas chez *G. roeseli* (Rigaud & Moret, 2003). Les acanthocéphales pourraient donc immunodéprimer l'hôte *G. pulex*, mais seraient incapables de faire de même chez *G. roeseli*. Ce dernier serait même capable de monter une réponse immunitaire contre les parasites. Ces résultats pourraient être interprétés comme une mauvaise adaptation des parasites aux hôtes non autochtones (*G. roeseli*). La difficulté des parasites à exploiter efficacement *G. roeseli* (en terme d'augmentation de probabilité de prédation ou d'immunodépression) pourrait favoriser la compétitivité de cette espèce vis à vis de l'espèce autochtone *G. pulex*.

3.2. Parasites chez *Dikerogammarus villosus*

Le large échantillonnage réalisé pour la génétique des populations a permis la recherche de parasites chez *Dikerogammarus villosus*. Aucun macro parasite n'a pu être détecté (M. J. Perrot-Minnot & Wattier, inédit), ce qui conforte des observations précédentes (Sures & Streit 2001). Par contre, l'infection par cinq espèces différentes de microsporidies a été révélée (T. Rigaud & R. Wattier, inédit). Seule l'une d'entre elles (qui est une nouvelle espèce, apparemment spécifique à *D. villosus*) est fréquente et présente sur toute l'aire de répartition géographique de *D. villosus*. Elle n'apparaît pas comme étant transmise verticalement, mais infecte les muscles de l'animal. Elle est présente dans la zone d'origine de *D. villosus* et dans les zones plus récemment colonisées, montrant que le parasite a suivi son hôte lors de la colonisation (Figure 4), contrairement à ce qui est souvent observé dans d'autres cas (Torchin *et al.* 2003). Cette observation est néanmoins cohérente avec les données de génétique des populations montrant une invasion massive, permettant le transport

d'un cortège parasitaire. Ce parasite, sans doute pathogène, n'a pas empêché ni limité la progression de son hôte, mais, comme le suggère l'étude de la dynamique temporelle de l'infection au cours du temps, pourrait être un facteur favorisant la limitation de la densité des populations (T. Rigaud & R. Wattier, inédit).

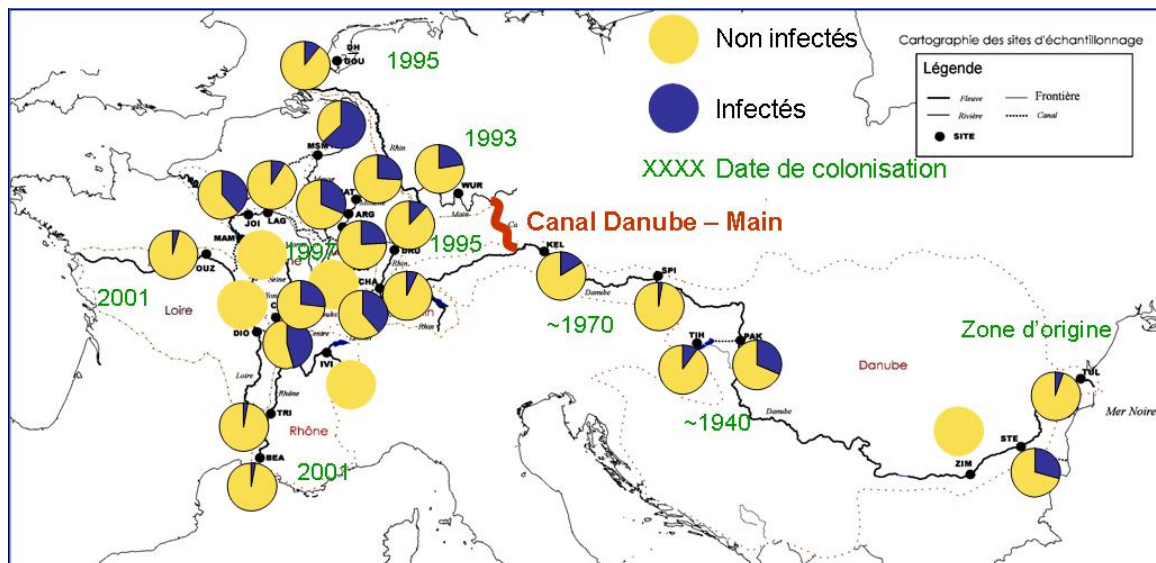


Figure 4. Taux d'infection des populations de *Dikerogammarus villosus* par une microsporidie *Microsporidium n. sp.*, sur tout le trajet de la colonisation par l'espèce hôte (entre 30 et 50 individus ont été examinés par site). Les dates de colonisation sont celles où *D. villosus* est apparu sur le site. Une analyse ne montre pas de différence significative pour les taux d'infection dans les population situées avant ou après le canal Danube-Main, goulot d'étranglement potentiel. Les zones de colonisation intermédiaires (celle où *D. villosus* est apparu entre 1995 et 1997) sont les plus fortement infectées. (T. Rigaud, inédit).

Recommandations

Les recommandations ne peuvent concerner que des mesures de prévention vis à vis de *D. villosus*, espèce prédatrice et constituant une menace pour la diversité faunistique des régions colonisées (Dick & Platvoet 2000 ; Bollache *et al.* 2004). Afin de limiter la colonisation de cette espèce au continent européen, il est impératif d'appliquer strictement les mesures de remplissage d'eaux de ballasts en haute mer, afin de prévenir toute contamination par cette voie. *D. villosus* est en effet sensible à l'eau de mer, mais supporte des salinités de l'ordre de 8-12 ‰, et donc les eaux de ballasts partiellement remplis d'eau douce (Bruijs *et al.* 2001). Cette recommandation est d'autant plus forte que le potentiel génétique de la zone d'origine a maintenant atteint l'ensemble de l'Europe de l'ouest, conservant ainsi aux populations leur potentiel d'adaptation à de nouveaux milieux. Malheureusement, les contacts établis, au cours de ce projet, avec diverses institutions (Agences de bassins, Conseil Supérieur de la Pêche) sont restées lettres mortes. Des actions de sensibilisation sur les invertébrés invasifs pourraient être proposées pour prévenir leur arrivée et leur dispersion et mieux analyser les conséquences de leur installation.

Conclusions et perspectives

Nos études ont fait progresser nos connaissances sur les causes de l'implantation d'espèces invasives dans leur nouveau milieu. Les facteurs favorisant l'installation d'espèces d'amphipodes exotiques sont : une dynamique de population très active, une forte capacité de colonisation de différents substrats et une conservation de la variation génétique de l'aire d'origine pour *D. villosus* (alliés à un caractère prédateur déjà connu, Dick & Platvoet 2000); une pression de prédation par les poissons plus faible et des infections parasitaires favorisant

la compétition apparente avec l'espèce autochtone pour *G. roeseli*. Son infection par un parasite issu de sa zone d'origine n'a pas limité la capacité colonisatrice de *D. villosus*, mais pourrait limiter l'impact de cette espèce par une limitation de la densité de ses populations. Il serait intéressant dans l'avenir de savoir pourquoi cette dernière espèce semble insensible aux parasites des autres espèces d'amphipodes présents dans les zones colonisées. Cette connaissance pourrait peut-être contribuer à la mise au point d'un outil de limitation de *D. villosus* dans les zones colonisées.

Actions de transferts

Les actions de transferts visaient à diffuser les résultats obtenus au-delà du cercle des chercheurs ayant accès à la littérature scientifique. Plusieurs conférences ont ainsi été réalisées auprès de décideurs, gestionnaires ou acteurs liés au monde aquatique.

- Colloque d'hydroécologie pour des industriels (Beisel, 2002 ; Journées internationales d'études du CEBEDEAU, 29 / 30 octobre 2002, Liège, Belgique).
- Symposium *Milieux aquatiques* dans le cadre de championnats internationaux de pêche à la mouche (Beisel, 2002 ; Symposium *Milieux aquatiques*, Gerardmer, France, 4 / 5 juillet 2002).
- Conférences thématiques de l'Agence de l'eau Seine-Normandie (Bollache, 2005).
- Colloque *Alerte aux belles invasives*, (St Omer, France, Novembre 2005).

Deux articles de vulgarisation complètent ces interventions par une diffusion écrite.

- Bollache L. (2003). À la poursuite du gammare fou. *Pêche Mouche* n° 38.
- Beisel J.N. & Moreteau J.C. (2002). Les facteurs promoteurs d'invasion des milieux d'eau douce par des macroinvertébrés. *Tribune de l'eau* n° 619 / 620.

Principales publications

- Bauer A., Haine E.R., Perrot-Minnot M.J. & Rigaud T. (2005). The acanthocephalan parasite *Polymorphus minutus* alters the geotactic and clinging behaviours of two sympatric amphipod hosts: the native *Gammarus pulex* and the invasive *Gammarus roeseli*. *Journal of Zoology* 267: 39-43.
- Bollache L. (2004). *Dikerogammarus villosus* (Crustacea: amphipoda): another invasive species in the Lake Geneva. *Revue Suisse de Zoologie*, 111: 309-313.
- Bollache L., Devin S., Wattier R., Chovet M., Beisel J.N., Moreteau J.C. & Rigaud T. (2004). Rapid range extension of the Ponto-Caspian amphipod *Dikerogammarus villosus* in France: potential consequences. *Archiv fur Hydrobiologie*, 160: 57-66.
- Bollache L., Kaldonski N., Troussard J.P., Lagrue C. & Rigaud T. (2006). Spines and behaviour against fish predation in an invasive freshwater amphipod. *Animal Behaviour* (in press).
- Devin S., Piscart C., Beisel J.N. & Moreteau J.C. (2003). Ecological traits of the amphipod invader *Dikerogammarus villosus* on a mesohabitat scale. *Archiv fur Hydrobiologie*, 158: 43-56.
- Devin S., Piscart C., Beisel J.N. & Moreteau J.C. (2004a). Life history traits of the invader *Dikerogammarus villosus* (Crustacea: Amphipoda) in the Moselle River, France. *International Review of Hydrobiology*, 89: 21-34.
- Devin S., Bollache L., Beisel J.N., Moreteau J.C. & Perrot-Minnot M.J. (2004b). Pigmentation polymorphism in the invasive amphipod species *Dikerogammarus villosus*: some insights into its maintenance. *Journal of Zoology* 264: 391-397.
- Devin S., Bollache L., Noel P.Y. & Beisel J.N. (2005). Patterns of biological invasions in French freshwater systems by non-indigenous macroinvertebrates. *Hydrobiologia* 551: 137-146.
- Haine E.R., Brondani E., Hume K.D., Perrot-Minnot M.J., Gaillard M. & Rigaud T. (2004). Coexistence of three microsporidia parasites in populations of the freshwater amphipod *Gammarus roeseli*: Evidence for vertical transmission and positive effect on reproduction. *International Journal for Parasitology*, 34, 1137-1146.

- Laguerre C. & Bollache L. (2006). Effects of temperature on persistence times of native and invasive gammarid species in the stomachs of *Cottus gobio*. *Journal of Fish Biology* 68: 318-322.
- MacNeil C., Elwood R.W. & Dick J.T.A. (1999). Predator-prey interaction between brown trout *Salmo trutta* and native and introduced amphipods; their implication for fish diets. *Ecography*, 22, 686-696.
- Perrot-Minnot M.J. (2004). Larval morphology, genetic divergence, and contrasting levels of host manipulation between forms of *Pomphorhynchus laevis* (Acanthocephala). *International Journal of Parasitology*, 34: 45-54.
- Piscart C., Devin S., Beisel J.N. & Moreteau J.C. (2003). Growth-related life history traits of an invasive gammarid species: evaluation with a Laird-Gompertz model. *Canadian Journal of Zoology*, 81: 2006-2014.
- Rigaud T. & Moret Y. (2003). Differential phenoloxidase activity between native and invasive gammarids infected by local acanthocephalans: differential immunosuppression? *Parasitology*, 127: 571-577.
- Wattier R.A., Béguet J., Gaillard M., Mueller J.C., Bollache L. & Perrot-Minnot M.J. (2006). Molecular markers for systematic identification and population genetics of the invasive Ponto-Caspian freshwater gammarid *Dikerogammarus villosus* (Crustacea, Amphipoda). *Molecular Ecology Notes* (in press).

DECLIC : Diversité génétique et épidémiologie de *Cylindrospermopsis raciborskii*, cyanobactérie toxique

Coordinateur : Philippe DUFOUR
IRD, UR 167 CYROCO

Participants

J. F. HUMBERT, C. LEBOULANGER, J. C. DRUART, B. LE BERRE, E. MENTHON & R. MOLICA,
INRA - UMR *CARTELE*, Thonon les Bains

G. SARAZIN, C. QUIBLIER & E. DUVAL, Laboratoire de Géochimie des Eaux, Université Denis
Diderot - Paris 7

C. BERNARD & A. COUTÉ, Equipe *Systématique et écotoxicologie des microalgues*, MNHN, Paris

Mots clés : *Cylindrospermopsis raciborskii* – cyanobactéries - diversité génétique –
écophysiologie - épidémiologie

Summary

The tropical bloom-forming cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii* is causing increasing concern because of its potential toxicity and invasive behaviour at mid latitudes. The DECLIC project involves four research teams from INRA, IRD, MNHN and Paris 7 University and is intended to answer the following questions:

What is the phylogenetic origin of *C. raciborskii* in France?

How effectively is this tropical species adapting to temperate climates?

Where is the species found in France, and what environmental conditions are conducive to its growth?

A collection of 61 strains, isolated from 7 countries and four continents has been used to compare tropical and temperate strains.

Sequencing at 4 loci, 16S rRNA, ITS1, rpoC1 and nifH, has shown that the French strains are very similar to one another and to the other European strains. At a larger scale, it appeared that strains were grouped in three clusters: 1) America, 2) Europe, and 3) Africa and Australia. These results suggested a recent spread of *Cylindrospermopsis* across the American and European continents from restricted warm refuge areas, instead of exchanges between continents. On the other hand, they also suggested a recent colonization of Australia by African strains.

The in vitro growth parameters (μ and T_{opt}) were the same for the tropical and temperate strains. All strains displayed positive net growth over a surprisingly wide range of temperatures (from 20 to 35°C) and light intensities (from 30 to 400 $\mu\text{mol photons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), with maximum growth rates at around 30 °C and 80 $\mu\text{mol photons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. This suggests that the colonization of mid-latitudes by *C. raciborskii* may result from a combination of its ability to tolerate a very wide range of climatic conditions plus the global warming phenomenon, which is providing this species with more favourable environmental conditions for growth.

The species has been identified at 9 sites in the Paris Basin, Indre and Belfort areas. It has not been detected in 140 other sites in the Ile de France, Nord-Pas de Calais, Bretagne, Limousin, Rhône-Alpes, Franche-Comté, Languedoc-Roussillon and Midi-Pyrénées regions sampled during the summers of 2002 and 2003. *C. raciborskii* populations peak at the end of summer (August and September). All the contaminated sites identified are small areas of shallow water. This is related to a high enough temperature of the sediment to allow the akinetes to germinate.

Résultats

1. Isolement et collection de souches

Les objectifs étaient l'isolement et le maintien des souches de *Cylindrospermopsis raciborskii* de diverses origines géographiques pour les études en génétique et physiologie. En janvier 2004, à la fin de l'étude, 61 souches ou clones en provenance de 7 pays et 4 continents étaient entretenus dans l'algothèque du laboratoire de Cryptogamie du MNHN.

2. Taxonomie moléculaire, origine de l'invasion

L'objectif était de déterminer l'origine phylogénétique des souches de *C. raciborskii* présentes en France et de rechercher si la présence de ces souches résultait d'un ou de plusieurs événements de colonisation.

La méthode employée est celle classiquement utilisée pour ce type de problématique du séquençage à plusieurs loci. Au total 18 souches ont été génétiquement caractérisées, françaises (3), hongroise (1), allemande (1), mexicaines (2), brésiliennes (5), australiennes (3) et sénégalaises (3).

A la lumière des résultats obtenus sur l'ITS1 et sur un fragment du gène *nifH*, les souches européennes apparaissent très proches génétiquement, ce qui suggère une origine commune. Ces souches sont en revanche génétiquement bien différenciées des souches africaines et australiennes ce qui suggère leur isolement ancien d'avec ces souches. Contrairement aux hypothèses initiales de Padisák (1997), les souches européennes n'apparaissent pas résulter d'un transfert récent à partir des continents africains ou australiens. En revanche, un tel transfert récent semble être attesté aussi bien au niveau de l'ITS1 que du gène *nifH*, entre le continent africain et le continent australien.

L'hypothèse proposée est une colonisation de l'Europe à partir de sites refuges en Europe ou Asie où l'espèce aurait pu survivre pendant les grandes glaciations du quaternaire. De même que l'Amérique du Nord serait colonisée par des souches ayant survécu à ces ères glaciaires dans des zones refuges tropicales d'Amérique du Sud. Les faibles distances génétiques observées entre les souches au sein de chaque continent (Europe, Amérique, Australie / Afrique) appuient cette hypothèse d'une extension récente (récente au sens géologique) de l'aire de répartition de l'espèce à partir de zones tropicales refuges du quaternaire.

Enfin, cette hypothèse globale sur les voies de dispersion de *C. raciborskii* est en accord avec les résultats obtenus sur la caractérisation physiologique des souches de *C. raciborskii* isolées en Europe (voir § suivant) puisque ces derniers montrent que ces souches isolées en France ont des optimum de croissance correspondant à des conditions tropicales.

L'existence, chez cette espèce, d'une structuration génétique marquée en fonction de l'origine géographique des souches constitue un des rares exemples chez les procaryotes de différenciation phylogéographique.

3. Ecophysiologie, phénomènes adaptatifs

L'objectif était d'évaluer les capacités de *Cylindrospermopsis raciborskii*, espèce tropicale à s'adapter à des conditions tempérées.

L'étude a focalisé sur les capacités d'adaptation vis à vis de la température et de la lumière, paramètres choisis pour caractériser les différences entre les environnements tropicaux et tempérés. L'invasion pouvait être basée sur 3 hypothèses:

1^{ère} hypothèse : Des clones de *C. raciborskii*, adaptés au climat tempéré, ont été sélectionnés lors de la progression de l'espèce vers le Nord.

2^{ème} hypothèse : *C. raciborskii* a une grande tolérance vis à vis de la lumière et de la température, ce qui lui permet de prospérer des latitudes tropicales aux moyennes latitudes.

3^{ème} hypothèse : Les changements climatiques (le réchauffement global) favorisent le développement de *C. raciborskii* aux moyennes latitudes.

Les expérimentations ont consisté à placer des souches d'origine tempérée et des souches d'origine tropicale dans des gradients de température et de lumière et de comparer leur croissance. Dix souches ont été utilisées d'origine françaises (2), hongroise (1), allemande (1), mexicaine (1), brésiliennes (2), australiennes (1) et sénégalaises (2).

Les 10 souches testées se développent bien dans une large gamme de lumière, entre 30 et 400 $\mu\text{mol photons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Les croissances (les productions nettes) maximales s'observent autour de 80 $\mu\text{mol photons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Il n'y a pas de différences significatives de croissance entre les souches tropicales et tempérées.

Les 10 souches testées se développent sur une large amplitude de température (de 15 à 35 °C). Les croissances maximales s'observent autour de 30 °C. Comme pour la lumière, il n'y a pas de différences significatives entre les souches tropicales et françaises.

Nos résultats ne permettent pas de distinguer les souches tempérées et tropicales qui ont des exigences thermiques et lumineuses de croissance identiques. L'hypothèse 1 supposant que des clones de *C. raciborskii* adaptés au climat tempéré ont été sélectionnés au cours de l'invasion est contredite.

Nos résultats permettent de classer *C. raciborskii* parmi les espèces tropicales, mais avec des tolérances thermiques et lumineuses étendues, lui permettant de s'adapter aux conditions tempérées, ce qui correspond à la deuxième hypothèse.

Nos résultats suggèrent, conformément à la 3^{ème} hypothèse que *C. raciborskii*, espèce tropicale, est en train de tirer avantage du réchauffement des eaux douces continentales au printemps pour proliférer en été.

En conclusion, le succès de *C. raciborskii*, espèce tropicale, dans les régions tempérées est donc vraisemblablement lié à la combinaison d'une grande tolérance physiologique et du réchauffement global.

4. Epidémiologie, extension de l'invasion et typologie des sites contaminés

Les objectifs initialement prévus étaient de déterminer l'extension de l'invasion en France et les variations saisonnières dans les abondances et les dynamiques de population, d'établir la typologie des sites contaminés et d'indiquer les types de plans d'eau menacés.

La prospection a été menée au cours des étés 2001 (15 sites échantillonnés de la Région Parisienne), 2002 (88 sites des régions Ile de France, Nord-Pas de Calais, Bretagne, Limousin, Rhône-Alpes, Languedoc-Roussillon et Midi-Pyrénées) et 2003 (53 sites des régions Ile de France, Limousin, Rhône-Alpes et Franche Comté).

Lorsque le projet a été soumis, 3 sites, tous du Bassin Parisien, étaient connus pour abriter *C. raciborskii*. A l'issue du projet DECLIC, 9 sites sont reconnus en France contaminés par *C. raciborskii*, répartis sur 3 régions différentes : région parisienne, Indre et Territoire de Belfort. Il s'agit d'une liste non exhaustive et si une faible proportion de sites sont apparus comme contaminés parmi les plans d'eau que nous avons échantillonnés, il est en réalité difficile d'estimer quel peut-être le nombre des sites où *C. raciborskii* se développe réellement et ce d'autant plus que les gestionnaires ou les utilisateurs de plans d'eau qui peuvent avoir été, ou pourrait être confrontés à sa présence, ne sont généralement pas en mesure de l'identifier.

Le développement maximal de *C. raciborskii* en France a toujours été observé en fin de période estivale (août-septembre). L'espèce est apparue dans des plans d'eau de faibles profondeurs. Deux observations ont également été faites en milieu lotique (Seine et Claise dans l'Indre).

Actions de transfert

Publications

- Briand J.-F., Robillot C., Quiblier-Lloberas C., Humbert J.-F., Couté A. & Bernard C. (2002). Environmental context of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanobacteria) blooms in a shallow pond in France. *Water Research* 36 : 3183-3192.
- Briand J.F., Humbert J.F., Leboulanger C., Bernard C. & Dufour P. (2004). *Cylindrospermopsis raciborskii* invasion at mid-latitudes: selection, wide physiological tolerance or global warming? *Journal of Phycology* 40 (2): 231-238.
- Gugger M.F., Molica R., Le Berre B., Dufour P., Bernard C. & Humbert J.F. Genetic Diversity of *Cylindrospermopsis* and *Raphidiopsis* strains (cyanobacteria) isolated from four continents. *Applied and Environmental Microbiology*, 71 (2):1097-1100.

Stages et rapports

Quatre stages dans le cadre du projet dont les rapports sont cités p. 48 du rapport final

Communications à colloques

- Cinq communications scientifiques ont été montées à partir des résultats du projet.
- Xth Intern Conf. on Harmfull algae. St Pet. Beach USA. Oct. 21-25 2002.
- Séminaire, Invasion biologique, 19 mai 2003, E.N.P.C., Paris.
- Colloque d'Ecologie Microbienne (CEM), 26 au 28 mai 2003 à Carry le Rouet, France.
- International conference on *The impact of global environmental problems on continental and coastal marine waters*, Genève (CH), juillet 2003.
- Réunion annuelle du GIS Cyanobactéries, AFSSA Paris, 26 et 27 novembre 2003.
- Séminaires de restitution en fin de projet.
- A l'adresse des scientifiques du réseau cyanobactérie GRISCYA, le 25 juin 2003 au MNHN Paris.
- A l'adresse des scientifiques de l'UR FLAG du 28 au 30 janvier 2004 à l'IRD Paris.
- A l'adresse des scientifiques du programme *Invasions biologiques* du 17 au 19 octobre 2006 à Molliets, Landes

Rapport final

- Dufour P., Bernard C., Humbert J.F & Quiblier C. (2004). Diversité génétique et épidémiologie de *Cylindrospermopsis raciborskii*, cyanobactérie toxique. Rapport final du projet *DECLIC*, Programme *Invasions Biologiques*, Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable, Paris, D4E / SRP, n° Contrat 01123: 71 pp.

Recommandations aux gestionnaires

Nécessité d'une surveillance

La toxicité de *Cylindrospermopsis raciborskii*, son aptitude à former des efflorescences, sa grande tolérance aux conditions de milieu, son caractère invasif et sa présence avérée dans un nombre croissant de sites en France (1 en 1994, 3 en 1999, 9 en 2003), invitent à rester vigilant. Il semble indispensable de poursuivre la surveillance des plans d'eau ayant été contaminés par *C. raciborskii* et de suivre l'extension éventuelle de son développement.

Sites et époques à surveiller

Actuellement (fin 2003), 9 sites sont connus en France pour abriter *C. raciborskii*. Ils sont répartis dans 3 Régions différentes, la Franche Comté, l'Île de France et la région Centre. Leur seul point commun est leur faible profondeur. Ils n'ont pas de ressemblance manifeste des autres caractéristiques morphométriques, pas plus que de leur physicochimie. Il n'est pas possible d'exclure que de nombreux autres sites soient contaminés. De plus, qu'un site ne soit pas contaminé n'exclut pas la contamination de sites proches, voire communiquant, comme cela a été observé à deux reprises. La plupart des efflorescences de l'espèce, recensées en Europe, ont eu lieu entre la fin de l'été et le début de l'automne, plus rarement au début ou au cours de l'été. C'est donc en septembre et octobre qu'il convient de surveiller les plans d'eau peu profonds.

Identification de l'espèce

Il est difficile de reconnaître une efflorescence à *C. raciborskii* qui ne se distingue pas, au premier regard, d'autres efflorescences algales. Les plans d'eau contaminés prennent une couleur verte à brune sur toute l'épaisseur de la colonne d'eau. Une efflorescence à *C. raciborskii* ne peut guère être identifiée que par examens microscopiques. Les gestionnaires des plans d'eau doivent donc apprendre à reconnaître l'espèce (cf. figure en fin d'article) ou transmettre des prélèvements aux laboratoires compétents. On trouvera des éléments d'identification de l'espèce dans Couté *et al.* 1997 (Cryptogamie Algol. 18: 57-70.), sans oublier que l'espèce est polymorphe.

Protocoles de prélèvements.

En cas d'efflorescence algale manifeste (eau verte à orange) opérer les prélèvements et observations selon les recommandations du rapport final, page 70. S'adresser aux DDASS pour les coordonnées des laboratoires experts.

Risques connus et atteintes aux usages.

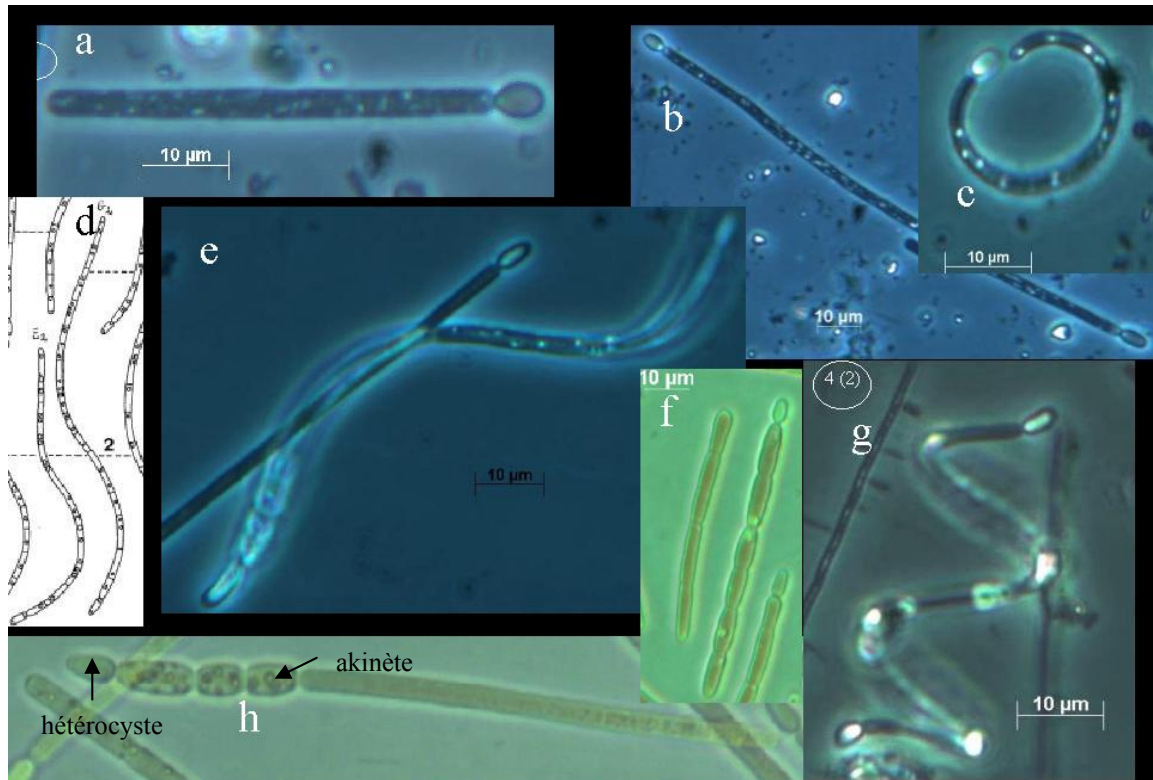
La toxicité de l'espèce en France est avérée (Bernard *et al.* 2003, Environ. Toxicol. 18 : 176-186). Cette toxicité s'ajoute aux autres désagréments communs aux efflorescences algales :

- aspect rébarbatif et odeurs qui ont un impact économique via les activités de loisirs,
- baisse de la diversité spécifique et désorganisation du réseau trophique qui ont un impact sur la pêche et la pisciculture,
- biomasses abondantes qui colmatent les filtres et ont un impact sur l'efficacité des stations de potabilisation de l'eau.

Conclusions et perspectives

En l'état des connaissances, il n'est pas question de conclure à une invasion des eaux de surface françaises par *Cylindrospermopsis raciborskii*. Néanmoins, la toxicité de l'espèce, sa capacité à former des efflorescences et la seule présence de cette espèce initialement tropicale, sur notre territoire, invite à rester vigilant. L'opération « EcophysioLogie » a montré sa grande tolérance à des environnements variés et donc ses capacités adaptatives importantes. Ces observations ajoutées aux connaissances déjà acquises concernant sa capacité à former des cellules de résistance, les akinètes, concernant son potentiel concurrentiel, lié entre autre à la possibilité de fixer l'azote atmosphérique et à une grande capacité de stockage du phosphore, laissent supposer que *C. raciborskii* pourrait progressivement s'installer en France aux côtés des autres cyanobactéries déjà régulièrement responsables, dans de très nombreux plans d'eau, de proliférations importantes.

D'autres études, effleurées ou non prévues dans ce projet devraient permettre de mieux connaître *C. raciborskii* et les risques de sa présence. La toxicité de l'espèce, ainsi que les conditions environnementales ou génétiques de sa manifestation méritent d'être poursuivies pour une meilleure évaluation des risques sanitaires. Une meilleure connaissance des conditions de formation et de germination des akinètes permettrait d'améliorer notre maîtrise des sites et époques vulnérables. Des études des conditions et performances de la diazotrophie et du stockage de phosphore par *C. raciborskii* ainsi que des études la mettant en concurrence avec d'autres espèces de cyanobactéries capables de proliférer devraient contribuer à mieux évaluer ses capacités à devenir dominante dans les écosystèmes aquatiques continentaux.



Exemple de la variabilité morphologique des souches de *Cylindrospermopsis raciborskii* observée au cours du projet. Photos de A. Saint Olive, Magali Anthonioz et Amandine Caruana. d : dessin d'Alain Couté.

Analyse génétique d'une espèce envahissante à différentes étapes du processus d'invasion : approche théorique et expérimentale

Coordinateur : Arnaud ESTOUP

Centre de Biologie et de Gestion des Populations (CBGP), Campus International de Baillarguet, CS 30 016, 34988 Montferrier / Lez cedex, France

Adresse électronique : estoup@ensam.inra.fr

Tél. : 04 99 62 33 38 - Fax : 0 4 99 62 33 45

Participants

Jean-Marie CORNUET, Anne LOISEAU, Florent SENNEDO, Marie-Pierre CHAPUIS & Raphaël LEBLOIS, Centre de Biologie et de Gestion des Populations (CBGP)

Craig MORITZ, Dani TICKEL & Claire SULLIVAN, Department of Zoology and Entomology, University of Queensland, Brisbane, Australia

Mots clés : Approximate Bayesian Computation - *Bufo marinus* - données historiques - inférences statistiques - microsatellites

Summary

The evolutionary history of introduced populations typically involves complex changes in (effective) size, migration rates and occasionally genetic admixture between more or less differentiated forms. This represents a major challenge to population genetic theory, most of which is based on equilibrium or simple non-equilibrium models. Significant methodological progress has been possible thanks to the development of the coalescent theory, as well as the application of a new category of genetic markers, microsatellites. Most importantly, it appears that genetic data can be profitably combined with information from other sources such as demography and historical records, using a Bayesian approach. In recent years, important advances have been made towards the goal of estimating the probability of obtaining a given gene sample configuration in order to make 'fully likelihood-based' statistical inference from molecular data, rather than drawing inferences based on summary statistics and rejection algorithms (*i.e.* Approximate Bayesian Computation; so-called ABC methods). However, those approaches remain extremely challenging for populations with a complex evolutionary history. In this case, inferential methods that are not fully likelihood-based (*i.e.* ABC methods based on summary statistics) still appear to be the best option available.

The cane toad, *Bufo marinus*, is by far the most widely successfully introduced amphibian species, and it has one of the most extensive, documented histories of introduction of any vertebrates. The species is native to the American tropics. During the 19th and 20th century, it was deliberately introduced as a biocontrol agent serially in the Caribbean and Pacific islands. In 1935 *B. marinus* was introduced in Australia, where it spread across more than one million km². The geographic range of cane toads in Australia is still expanding in North Australia and to a lesser extent in East Australia. A large amount of demographic and historical information, especially the age of populations, is available for various islands and for Australian expansion areas.

We used this experimental framework to stimulate the development of ABC methods using microsatellite data to discriminate among different scenarios of introduction and spatial expansion, and to infer simultaneously on the demographic parameters specific of these scenarios. Although specifically designed to analyze the case of island serial introductions and continental spatial spread of *B. marinus*, this methodological developments will be useful for most situations of invasions. They were successfully adapted and applied to other biological models.

Résultats

1. Résultats scientifiques

1.1. Développements méthodologiques

Les méthodes de vraisemblance complète utilisant la totalité de l'information génétique fournie par les échantillons (*e.g.* Bahlo and Griffiths 2000; Stephens and Donnelly 2000) s'avèrent encore trop difficiles à implémenter dans le cas de scénarios évolutifs complexes, tels que ceux aillant cours lors des introductions et des expansions spatiales post-introduction de *B. marinus*. L'approche ABC (pour Approximate Bayesian Computation ; Pritchard *et al.* 1999 ; Beaumont *et al.* 2002) est une des rares méthodes basées sur des modèles évolutifs explicites permettant de faire des inférences sur des scénarios démographiques complexes, tels que les introductions et les expansions spatiales, pour lesquels il est difficile d'estimer la vraisemblance des données. Cette approche Bayésienne repose sur diverses statistiques résumant l'information génétique (*e.g.* nombre d'allèles, hétérozygosity, Fst, ...) et historique (*e.g.* date de première observation d'une population nouvellement fondée) et des algorithmes de rejet. L'intérêt principal de cette approche réside dans la possibilité d'aborder tout scénario évolutif pour lequel on est capable de simuler de manière efficace des données, par exemple via la théorie de la coalescence (Hudson 1991). Selon une logique Bayésienne, des distributions a priori (*i.e.* priors) sont utilisées pour les différents paramètres démographiques (*e.g.* nombre d'individus fondateurs, taille efficace stable) et génétiques (*e.g.* taux de mutation, modèles évolutifs des marqueurs).

Divers programmes informatiques ont ainsi été rédigés en langage Delphi dans le but de comparer formellement la vraisemblance de différents scénarios/modèles démographiques, et de coestimer divers paramètres évolutifs et démographiques, selon une approche ABC. Ces programmes se sont avérés être déterminants pour étudier les caractéristiques : (i) d'une colonisation / introduction insulaire en série avec possibilité de phénomènes d'introgression génétique entre populations génétiquement différenciées, ainsi que d'effets fondateurs suivis d'explosions démographiques transitoires (cf. application aux introductions insulaires de *B. marinus*) ; et (ii) d'une colonisation continentale avec possibilité de flux de gènes et effets fondateurs (cf. applications à l'expansion spatiale de *B. marinus* en Australie) . Ces programmes ont été développés en fonction d'un jeu de marqueurs moléculaires (*i.e.* 10 locus microsattellites spécifiquement développés chez *B. marinus* ; Tickel *et al.* 2001) et de différentes situations d'introduction et de diffusion spatiale spécifiques de *B. marinus*. Leur application n'est donc pas générique. Cependant, les algorithmes à la base de ces méthodes sont potentiellement utilisables pour toute situation d'espèce introduite envahissante.

1.2. Introductions insulaires

Nous avons dans un premier temps tenté de caractériser les principaux événements démographiques ayant eu lieu durant les introductions insulaires en série de *B. marinus*, ceci à partir d'échantillons récoltés en Australie, c'est à dire en se situant très en aval du processus d'introduction en série (Estoup *et al.* 2001). Les résultats supportent l'existence d'une hybridation située en amont du processus d'introduction entre deux populations sources fortement différenciées (probablement lors de la première introduction à la Barbade), d'effets fondateurs d'intensité moyenne à chaque introduction et d'une stabilisation démographique à des tailles efficaces de quelques centaines d'individus. En revanche, les explosions démographiques suivant chaque introduction ne sont pas supportées par les données génétiques. Ces premiers résultats, obtenus à partir d'une approche ABC proche de celle proposée par Pritchard *et al.* (1999), nous ont incités à étudier plus précisément les premiers événements d'introductions insulaires du crapaud buffle, à la Barbade et en Martinique.

Malgré l'existence de plusieurs sources d'informations historiques, les origines des populations introduites à la Barbade et en Martinique sont imprécises. Nous avons donc testé formellement une quinzaine de scénarios d'introduction possibles, avant d'inférer les distributions des paramètres démographiques pour le ou les scénarios les plus vraisemblables. Deux scénarios d'introduction sont statistiquement largement favorisés ; il s'agit de modèles d'introductions en série consistant en (i) une participation des populations natives du Guyana et Guyane aux populations introduites avec une contribution du Guyana nettement plus forte que celle de la Guyane et (ii) une participation directe du pool génétique d'une des populations insulaires (Barbade ou Martinique) au pool génétique de l'autre population insulaire (Martinique ou Barbade). Ce résultat est en accord avec plusieurs informations historiques et en contredit d'autres (informations historiques résumées dans Easteal 1981). Cette étude montre que les informations historiques concernant les origines géographiques possibles d'une espèce introduite doivent être considérées avec prudence, et qu'il est essentiel de déterminer de manière indépendante ces origines par des analyses génétiques.

1.3. Dynamique d'expansion spatiale

Une fois introduite et établie, une espèce envahissante s'étend souvent spatialement, quelques fois sur des surfaces importantes. Les méthodes d'inférences sur la dynamique d'expansion spatiale des populations envahissantes utilisent peu et imparfaitement les données de marqueurs moléculaires. Nos développements dans ce domaine ont largement été inspirés par l'étude expérimentale (basée sur un échantillonnage spatialisé et l'utilisation de marqueurs microsatellites) de l'expansion spatiale du crapaud buffle *B. marinus* en Australie (Estoup *et al.* ; 2004). Nous avons réalisée sur ce continent un échantillonnage populationnel selon deux transects situés dans deux zones écologiquement contrastées, tropicale au Nord et subtropicale à Est (figure 1). Ces transects reflètent la progression actuelle de *B. marinus* dans ce pays et sont caractérisés par des populations d'âges différents et connus.

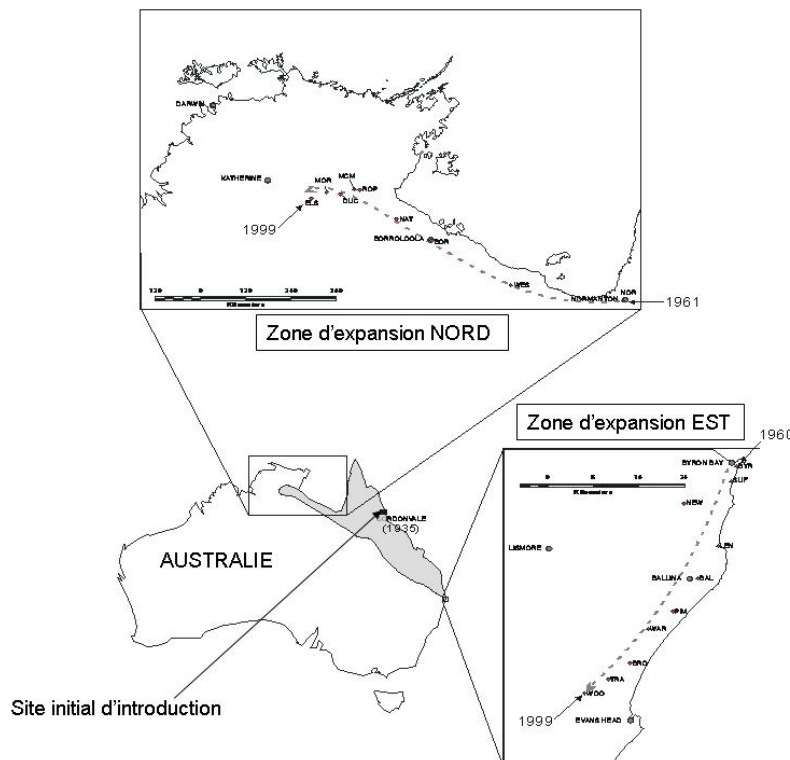


Figure 1. Carte représentant l'aire de répartition de *B. marinus* en Australie en 1999 et les deux principales zones d'expansion spatiales actives en 1999. Les points échantillonnés dans les deux zones d'expansion Nord et Est sont indiqués par des losanges + 3 lettres. Trente individus par site échantillonné ont été génotypés à 10 locus microsatellites.

Nous avons considéré un modèle d'expansion spatiale linéaire où à chaque génération un nouveau dème est fondé à partir d'individus issus des dèmes existants (figure 2). La différence d'âge entre deux dèmes est donc une génération et la distance géographique entre deux dèmes est déterminée à partir de données historiques. Différents scénarios d'expansions ont été considérés : ils diffèrent entre eux par la présence ou l'absence d'isolement par la distance et d'effets fondateurs.

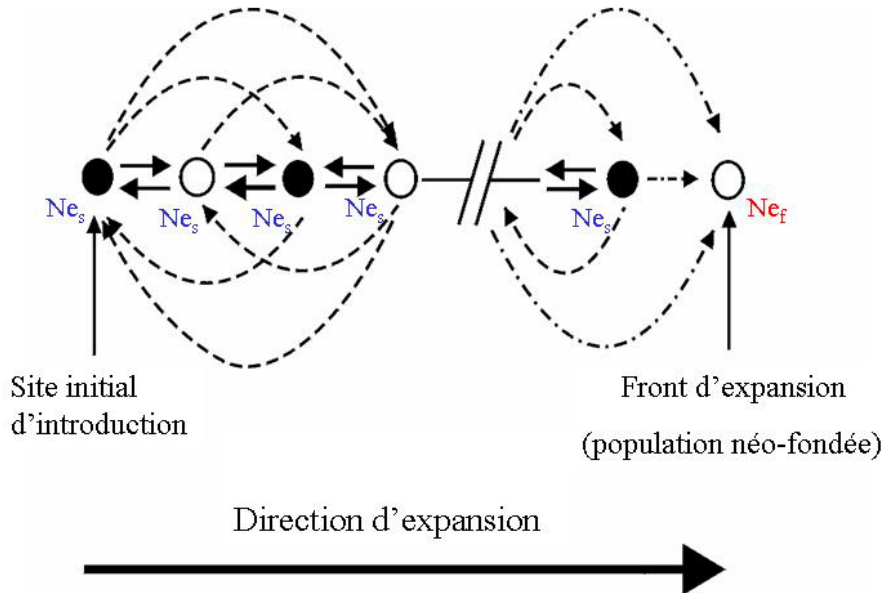


Figure 2. Modèle « frustré » d'expansion spatiale du crapaud buffle.

A chaque génération un nouveau dème est fondé à partir d'individus issus des dèmes existants. La différence d'âge entre deux dèmes est une génération et la distance géographique entre deux dèmes est déterminée à partir de données historiques. Les flèches représentent les événements de migration ou de fondation possibles. Seules certains dèmes ont été échantillonnés (*e.g.* ceux colorés en noir). Ne_s = taille efficace stable, Ne_f = nombre efficace de fondateurs. Différents scénarios d'expansion ont été considérés : ils diffèrent entre eux par la présence ou l'absence d'isolement par la distance et d'effets fondateurs.

- **Scénario 1** : Fondation-migration *par pas japonais* avec effet fondateur possible.
- **Scénario 2** : Fondation-migration *en fonction de la distance géographique* avec effet fondateur possible.
- **Scénario 3** : Fondation-migration *par pas japonais* sans effet fondateur.
- **Scénario 4** : Fondation-migration *indépendante de la distance géographique* avec effet fondateur possible.

Ces modèles spatiaux demeurent frustrés pour au moins deux raisons : (i) l'expansion spatiale s'effectue dans une seule dimension (cette approximation semble cependant relativement acceptable dans le cas des zones d'expansions étudiées chez *B. marinus*), et (ii) les individus sont considérés comme vivant dans des dèmes discrets (ce qui pose la question du nombre de dèmes à considérer) alors que dans la réalité les individus sont distribués d'une façon plus ou moins continue dans l'espace. Considérer de tels modèles constituait néanmoins un progrès important dans les analyses de zone d'expansion spatiale. De part la complexité des modèles analysés, les inférences ont été réalisées par une approche ABC proche de celle proposée par Beaumont *et al.* (2002). Nous avons pu dans un premier temps rejeter les scénarios d'expansion spatiale sans isolement par la distance et/ou sans effet fondateur. Les distributions a posteriori de paramètres démographiques ont ensuite été estimées dans le cas du scénario le plus vraisemblable, à savoir un modèle avec effet fondateur et migration / colonisation linéaire par pas japonais. Sous ce modèle, les valeurs retenues de paramètres démographiques, initialement tirées dans des distributions a priori et ayant servi à simuler les données, sont celles pour lesquelles la différence entre statistiques simulées et observées est faible (cette différence étant mesurée par une distance euclidienne). Ces valeurs retenues sont ensuite corrigées en appliquant des techniques de régression linéaire multiple

pondérée afin de favoriser les valeurs de paramètres associées aux plus faibles distances euclidiennes. Les résultats principaux sont : des tailles efficaces stables, un nombre de fondateurs efficaces pour chaque population néofondée, et des taux de migration plus élevés dans la zone d'expansion Nord par rapport à la zone d'expansion Est (figure 3). Il est intéressant de noter que le nombre de fondateurs efficaces pour chaque population néofondée est nettement supérieur au nombre de migrants efficaces par génération échangés entre populations une fois celles-ci fondées. Il est possible qu'une telle différence puisse s'expliquer par la forte pression démographique observée dans les populations récemment fondées (fortes densités) susceptible d'obliger les individus de ces populations à immigrer et / ou dans la plus faible compétition en terme de ressources (nourriture), de sites de protection (terriers) et de recherche de partenaires à des fins de reproduction dans les zones néocolonisées.

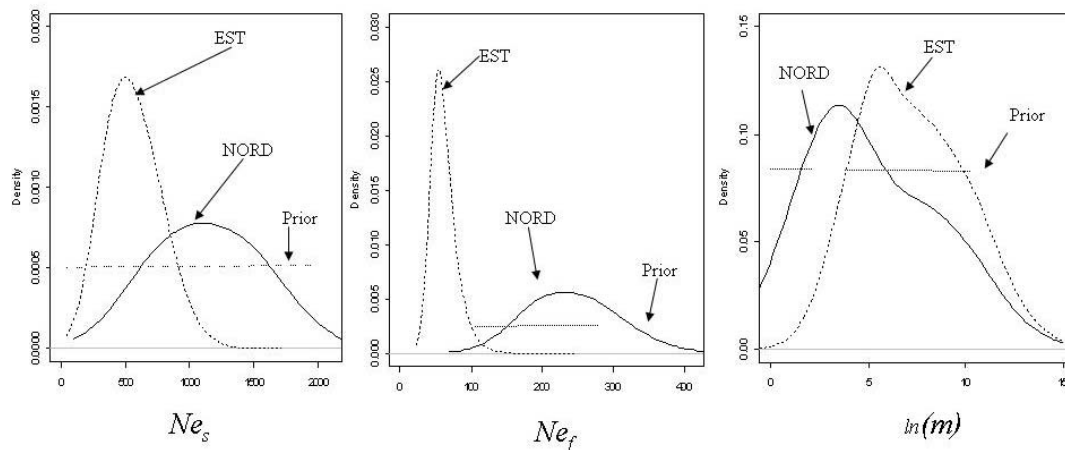


Figure 3. Distributions postérieures des paramètres démographiques du scénario 1 du modèle d'expansion spatiale de *B. marinus* décrit dans la figure 1. EST = zone d'expansion subtropicale située à l'Est de l'Australie, NORD = zone d'expansion tropicale située au Nord de l'Australie. N_{e_s} = taille efficace stable, N_{e_f} = nombre efficace de fondateurs, m = taux de migration entre demeures adjacentes (échelle logarithmique). Les distributions priors (pointillés) sont en pointillés.

2. Actions de transferts et recommandations

Les principaux acquis en termes de transfert sont d'ordre méthodologiques. Nos développements dans ce domaine soulignent l'importance de disposer et d'intégrer dans les modèles les informations historiques et démographiques annexes disponibles chez une espèce (par exemple l'âge et / ou l'origine des populations envahissantes). Cette information est essentielle à partir d'un certain niveau de complexité des processus évolutifs étudiés car elle permet de proposer un ou plusieurs modèle(s) évolutif(s) vraisemblable(s) tout en réduisant le nombre de paramètres démographiques à estimer à partir des patrons alléliques ainsi que l'espace des paramètres à explorer. La majorité des inférences réalisées chez *B. marinus* à partir des patrons microsatellites observés n'auraient pu l'être sans ces informations historiques et démographiques annexes. Une autre conclusion générale de nos travaux est que les méthodes ABC basées sur des résumés statistiques des patrons alléliques constituent (encore) actuellement la meilleure option pour l'étude de scénarios évolutifs complexes. Les méthodes de vraisemblance complète utilisant la totalité de l'information génétique fournie par les échantillons et potentiellement plus puissantes s'avèrent encore trop difficiles à implémenter dans le cas de scénarios évolutifs complexes. Nos développements méthodologiques ont pu être facilement adaptés et appliqués à d'autres modèles biologiques correspondant à des colonisations récentes naturelles (cas de l'expansion d'un oiseau, *Zosterops lateralis*, dans plusieurs îles du Pacifique ; e.g. Estoup et Clegg 2003) ou associées à des introductions d'origine humaine (cas de *Drosophila subobscura* sur le continent Américain ; collaboration avec l'Université de Barcelone, Espagne).

En terme de gestion des populations envahissantes, rappelons que certaines stratégies de contrôle dépendent des connaissances sur les caractéristiques des flux de gènes entre les individus à différentes échelles géographiques. C'est le cas notamment de l'introduction de parasites ou virus (envisagée chez *B. marinus* par les gestionnaires et la communauté scientifique), l'utilisation d'organismes génétiquement modifiés (également envisagée chez *B. marinus*) et plus généralement de traitements insecticides dans la mesure où ces derniers engendrent des phénomènes de résistance. L'occurrence de flux de gènes importants au sein et entre les populations australiennes de *B. marinus* est une caractéristique susceptible de favoriser la diffusion rapide et à grande échelle de vecteurs de contrôle du type parasites ou virus, ou l'utilisation d'organismes génétiquement modifiés, ceci à partir d'un nombre restreint de localités initialement traitées. D'autre part, les prédictions concernant la capacité et la dynamique d'invasion d'un territoire, et donc les mesures à mettre en œuvre pour limiter ou anticiper ces invasions, seront dépendantes d'au moins deux facteurs : (i) les caractéristiques de dispersion et (ii) les tailles de populations et de leurs fluctuations, autant de facteurs qui ont été étudiés chez *B. marinus* à partir des patrons de distributions de formes alléliques dans les démes et/ou entre les individus d'une population continue fonctionnant selon des modèles d'isolement par la distance. Les taux de migration élevés entre populations du crapaud buffle rendent difficiles l'émergence de phénomènes d'adaptation locale et, par conséquence, la colonisation de zones a priori écologiquement défavorables à *B. marinus*.

Conclusions et perspectives

L'étude de l'invasion de *Bufo marinus* en milieu insulaire et continental a stimulé le développement de méthodes d'inférences dont les principes peuvent être appliqués à l'ensemble des espèces envahissantes. La complexité des scénarios associés aux invasions biologiques a restreint pour le moment les méthodes d'inférence aux méthodes type ABC basées sur des résumés statistiques des patrons alléliques.

Nos principales perspectives méthodologiques concernent une analyse plus réaliste des processus d'expansion spatiale. Nous avons actuellement en projet le développement d'un modèle spatial représentant de manière plus explicite un processus de diffusion des individus et des gènes dans un espace à deux dimensions. Une façon d'éviter les problèmes de calculs liés à la diffusion dans un espace à deux dimensions est de considérer une représentation discrète de l'espace : un modèle candidat évident est le modèle en réseau de Kimura (lattice model). Les mouvements des individus dans l'espace s'effectuent selon des distances de dispersion intergénérationnelle (distances entre le lieu de naissance et de reproduction) distribuées par exemple selon une loi Gaussienne. Un échantillonneur potentiellement intéressant pour ce type de modèle est une version modifiée du programme Splatche développé dans le groupe de Laurent Excoffier (Université de Berne ; Currat *et al.* 2004). Ce programme procède en deux étapes successives : une étape purement démographique de simulation « classique » (processus forward) de diffusion de gènes dans l'espace discrétisé en un ensemble de cellules suivi d'une étape génétique basée sur la théorie de la coalescence (processus backward) sur des échantillons de gènes localisés dans l'espace. Les paramètres démographiques du modèle seraient alors au nombre de quatre : la densité des individus en situation de capacité de soutien, l'écart type d'une distance de dispersion intergénérationnelle, le taux de croissance et le nombre d'individus fondateurs initialement introduits. Les données utilisées sont de trois types : données spatiales (coordonnées géographiques des échantillons et sites de présence-absence d'espèces), historiques (dates de premières observation de l'espèce en différents sites), et données génétiques à des locus microsatellites (statistiques résumant la diversité génétique au sein des sites échantillonnés et le niveau de différenciation entre ces sites). Les inférences sur les paramètres s'effectuent comme précédemment en

utilisant une approche ABC portant à la fois sur les données spatiales historiques et génétiques. Cette méthode en cours de développement s'avère particulièrement intéressante pour au moins trois raisons. Elle représente tout d'abord un pas important vers des modèles réalistes d'expansion spatiale. Elle permet l'utilisation conjointe de données spatiales historiques et génétiques. Enfin, elle semble relativement générique et donc applicable à de nombreuses situations d'expansion spatiale. Ainsi les applications en cours concernent aussi bien des espèces envahissantes récentes telles que *B. marinus* que des espèces colonisatrices plus anciennes telles que *Homo sapiens*. Le point faible le plus notable de cette méthode est la lourdeur des calculs (d'autant plus que l'expansion spatiale est ancienne) qui rend nécessaire l'utilisation conjointe de nombreux processeurs (par exemple via un cluster informatique). Heureusement, les processus à itérer sont faciles à paralléliser.

Principales références bibliographiques

- Bahlo M. & Griffiths R.C. (2000). Inference from gene trees in a subdivided population. *Theoretical Population Biology* 57: 79-95.
- Beaumont M.A., Zhang W. & Balding D.J. (2002). Approximate Bayesian computation in population genetics. *Genetics* 162: 2025-2035.
- Currat M., Ray N. & Excoffier L. (2004). SPLATCHE: a program to simulate genetic diversity taking into account environmental heterogeneity. *Molecular Ecology Notes* 4(1): 139-142.
- Easteal S. (1981). The history of introductions of *Bufo marinus* (Amphibia: Anura); a natural experiment in evolution. *Biological Journal of the Linnean Society* 16: 93-113.
- Estoup A., Wilson I., Sullivan C., Cornuet J.-M. & Moritz C. (2001). Inferring population history from microsatellite and enzyme data in serially introduced cane toads. *Bufo marinus*. *Genetics*, 159: 1671-1687.
- Estoup A. & Clegg S. (2003). Bayesian inferences on the recent island colonisation history by the bird *Zosterops lateralis lateralis*. *Molecular Ecology*, 12: 657-674.
- Estoup A., Beaumont M., Sennedot F., Moritz C., Cornuet J.-M. (2004). Genetic analysis of complex demographic scenarios : spatially expanding populations of the cane toad. *Bufo marinus*. *Evolution*, 58: 2021-2036.
- Hudson R.R. (1991). Gene genealogies and the coalescent process. In: *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, (eds. D. J. Futuyama & J. Antonovics), pp. 1-44. Oxford University Press, Oxford.
- Pritchard J.K., Seielstad M.T., Prez-Lezaum A. & Feldman M.W. (1999). Population growth of human Y chromosomes: a study of Y chromosome microsatellites. *Molecular Biology and Evolution* 16: 1791-1798.
- Stephens M. & Donnelly P. (2000). Inference in molecular population genetics. *Journal of the Royal Statistical Society London* 62: 605-635.
- Tikel D., Paetkau D., Cortinas M.N., Leblois R., Moritz C. & Estoup A. (2000). Polymerase chain reaction primers for polymorphic microsatellites loci in the invasive species. *Bufo marinus*. *Molecular Ecology*, 9: 1927-1929.

Vulnérabilité fonctionnelle des communautés d'ectomycorhizes dans les forêts feuillues de plaine face à l'introduction de souches fongiques allogènes : approche par modélisation expérimentale

Coordinateur : Jean GARBAYE

UMR 1136 *Interactions Arbres – Microorganismes*, INRA, Nancy

Adresse électronique : garbaye@nancy.inra.fr

Participants

Marc-André SELOSSE, Institut de Systématique, MNHN, Paris

Pascal LAURENT, Institut de Botanique, Université Louis Pasteur, Strasbourg

Mots clés : forêt – ectomycorhizes - diversité fonctionnelle – vulnérabilité - introduction

Summary

The mineral nutrition of forest trees in the temperate and boreal zones is mediated by fungi which form symbiotic organs with the root tips (the ectomycorrhizas, ECMs) and perform a number of functions central to the integrity of forest ecosystems, such as carbon and nutrient cycling. However, the stability of ECM communities is potentially challenged by the voluntary introduction of selected ectomycorrhizal fungal strains for the purpose of controlled mycorrhization of forest plantations.

The present work aimed at testing the resilience of such an ECM community in an oak forest by monthly monitoring its specific and functional structure and by introducing allochthonous ECM fungi. In order to achieve this goal, we had to develop high throughput enzymatic tests for measuring a range of activities in individual, freshly excised ECMs.

In spite of the loss of many experimental treatments due to the extremely hot and dry summer of 2003, three types of original results have been obtained: (1) the ECM community structure changes deeply depending on the season, with species and activities only found at precise periods of the year, (2) the same function can be performed simultaneously by several species of ECM fungi (redundancy), and some ECM types are function-specialists, the function depending on the type (complementarity) and (3) the artificial introduction of alien ECM fungi in the system only very superficially and temporarily affected the whole ECM community.

From a practical point of view, it can therefore be concluded that the risk probability is very low of severely damaging resident ECM communities (*i.e.* the absorbing system of trees) by introducing exotic fungal symbionts. However, we recommend as a precaution to select in priority local fungal strains when developing new controlled mycorrhization programmes.

Résultats

Résultats scientifiques

Le projet visait à modéliser expérimentalement les processus de colonisation invasive par des champignons ectomycorhiziens (symbiotes des racines des arbres) dans les écosystèmes forestiers feuillus de plaine, à la fois du point de vue démographique (dynamique de la population introduite et des populations résidentes) et du point de vue fonctionnel (impact de l'invasion sur le profil d'activités de la communauté résidente). On sait en effet que les communautés ectomycorhiziennes sont très diverses en espèces (Fig. 1), et que leurs composantes sont spécialisées et complémentaires pour ce qui est des bénéfices de la

symbiose pour les arbres : nutrition hydro-minérale, fourniture de régulateurs de croissance, protection contre les pathogènes, *etc.* (Garbaye, 2004).



Figure 1. Echantillon de huit types morphologiques d'ectomycorhizes (correspondants à autant d'espèces de champignons symbiotiques) parmi les 75 recensés dans le site expérimental pendant les trois années de l'étude. On voit les différences de couleur, de texture du manteau et d'organisation du mycélium externe qui assure la continuité entre le sol et la racine.

De plus, la dimension souterraine des invasions biologiques préoccupe de plus en plus les écologues, comme en témoigne la très récente revue de Bohlen (2005). Le projet considérait donc les conséquences des introductions accidentelles ou délibérées (inoculation commerciale du matériel de reboisement) de champignons ectomycorhiziens allogènes non seulement en termes de conservation de la biodiversité, mais surtout en termes de protection des grands processus biogéochimiques qui assurent la stabilité des forêts feuillues de plaine.

Pour ce faire, nous avons choisi l'approche expérimentale suivante, dans une chênaie-charmaie de Lorraine (Fig. 2) et avec plusieurs souches fongiques: introductions ponctuelles et massives d'inoculum mycélien en un grand nombre de points, puis mesure de descripteurs de la dynamique spatio-temporelle de colonisation des champignons introduits et de leur impact sur la communauté ectomycorhizienne initiale. Ces descripteurs appartiennent à deux catégories, concernant soit la biodiversité spécifique (morphotypage et ribotypage au niveau de l'espèce des champignons résidents, typage génétique au niveau de l'isolat pour le suivi des champignons introduits) soit les caractéristiques fonctionnelles des ectomycorhizes (mesures d'activités métaboliques et enzymatiques impliquées dans la nutrition minérale des arbres).



Figure 2. Le site expérimental dans la parcelle 26 de la forêt domaniale de Champenoux (Meurthe-et-Moselle) : futaie régulière de chêne sessile (*Quercus petraea*) d'environ 100 ans, à sous-étage de charme (*Carpinus betulus*), sur sol brun lessivé à pseudogley développé sur limon. L'humus est du type mull mesotrophe (pH 6,2).

La première année du projet a malheureusement coïncidé avec la canicule de l'été 2003, caractérisée par des températures particulièrement élevées associées à une sécheresse de près de deux mois. La température du sol de la parcelle d'étude a atteint 25 °C fin août 2003, alors

que le potentiel hydrique mesuré par des sondes micropsychométriques placées dans l'horizon A1 atteignait -2,5 Mpa. Il en a résulté la disparition presque complète des ectomycorhizes pendant cette période (Courty *et al.* 2005b). Il était donc hautement vraisemblable que l'échec presque total des inoculations initiales pratiquées au printemps 2003 eût été en grande partie dû à cet épisode climatique extrême. Le déroulement du projet tel qu'il était initialement prévu était donc d'ores et déjà compromis.

C'est pourquoi une deuxième série d'inoculation a été tentée en mai 2004, à plus petite échelle mais en utilisant une nouvelle technique originale et *a priori* plus performante basée sur l'introduction de semis mycorhizés. Le nombre plus limité de points ainsi traités dans l'urgence n'a pas permis d'échelonner les observations dans le temps, et les seuls résultats disponibles concernent le mois de septembre 2005, soit 17 mois après la mise en place. Là encore, aucune mycorhize due aux champignons introduits n'a été observée. Il est possible qu'elles aient été formées dans les premiers mois et aient disparu par la suite. Quoi qu'il en soit, l'introduction n'a pas été plus durable que lors de la première tentative. Mais, cette fois, l'un des traitements (introduction de *Scleroderma citrinum*) a temporairement entraîné une réduction de certaines activités enzymatiques sécrétées chez les ectomycorhizes de *Lactarius quietus* et *Clavulina cristata* (Fig. 3), montrant ainsi l'impact potentiel d'un champignon allochtone sur le fonctionnement de l'appareil absorbant des arbres.

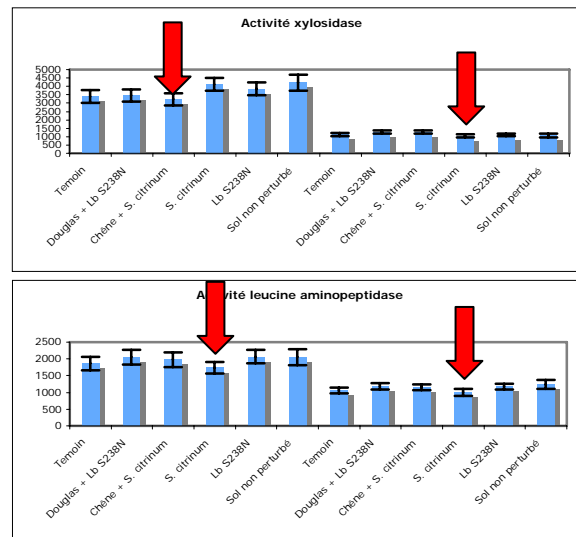


Figure 3. Effet de l'introduction de *Scleroderma citrinum* sur les activités xylosidase et leucine aminopeptidase des populations résidentes d'ectomycorhizes de *Lactarius quietus* (à gauche) et de *Clavulina cristata* (à droite). Les barres représentent les erreurs standard.

Cependant, le second objectif méthodologique du projet (déchiffrer *in situ* la structure fonctionnelle d'une communauté d'ectomycorhize) a été atteint et même dépassé au delà des espérances : la mise au point d'une batterie de tests enzymatiques miniaturisés a permis pour la première fois de révéler dans toute sa complexité la diversité d'activités des plusieurs dizaines de symbiotes fongiques associés aux racines d'un peuplement forestier adulte : fluctuations saisonnières liées à la phénologie des arbres et aux variations du pédoclimat, compartimentation spatiale, complémentarité et redondance fonctionnelles, *etc.* La figure 4 illustre un aspect de cette diversité. Nos deux premières publications sur ce sujet (Courty *et al.* 2005 a et b) font déjà date dans le domaine de l'écologie des symbioses mycorhiziennes, et deux articles en préparation consolideront la situation pionnière de notre équipe de recherche acquise grâce à sa participation au programme Invasions Biologiques, même s'il ne s'agit que d'un résultat annexe à l'objectif initial.

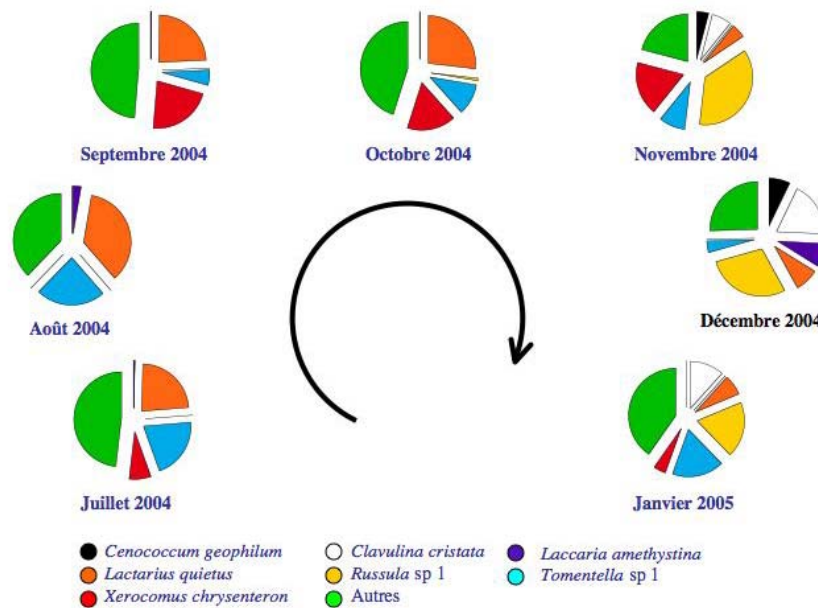


Figure 4. Variations saisonnières de la composition spécifique de la communauté d'ectomycorhizes (abondances relatives). Certains morphotypes sont plus abondants en été (par exemple *Lactarius quietus*) et d'autres n'apparaissent qu'en hiver (comme *Clavulina cristata*).

Recommandations

On observe actuellement au niveau mondial une inquiétude croissante quant aux conséquences des déplacements mondiaux d'inoculants fongiques, et en particulier des inoculants ectomycorhiziens dont l'utilisation se développe en sylviculture (Schwartz *et al.* 2006).

La présente étude s'adressait en partie à cette question. Les résultats montrent qu'une communauté ectomycorhizienne représentative de beaucoup de forêts feuillues de plaine en Europe occidentale et centrale est fonctionnellement très diverse, ce qui lui confère une grande résistance aux perturbations comme l'introduction d'un champignon symbiotique allochtone. Cependant, des modifications à court terme peuvent être observées, sans qu'on sache si elles risquent d'avoir des conséquences à plus long terme.

Lors de futurs programmes de mycorhization contrôlée, il est donc recommandé d'avoir par précaution recours à des souches fongiques provenant du même type de biocénose que celui de la région forestière où on souhaite intervenir.

Conclusions et perspectives

La première conclusion originale de ce travail est que la communauté des champignons ectomycorhiziens dans une forêt adulte est à la fois très riche du point de vue spécifique (au moins 80 espèces inventoriées dans le cas étudié), très variable dans le temps du double point de vue de la diversité spécifique et fonctionnelle, mais très résiliente lorsqu'elle est confrontée à des perturbations locales ou à l'introduction de champignons symbiotiques allochtones. En effet, excepté peut-être à très court terme (de l'ordre de quelques mois) pour *Laccaria bicolor*, on ne retrouve pas de mycorhizes de la souche introduite et la structure de la communauté résidente n'est pas modifiée. Ceci va dans le même sens que la non-dissémination de *Laccaria bicolor* artificiellement introduit dans une plantation de Douglas du Morvan (Selosse *et al.* 1999). Il semble donc que les risques d'invasion brutale par des champignons ectomycorhiziens sont relativement faibles.

Cependant, il convient d'être prudent et de ne pas généraliser nos résultats pour au moins deux raisons : la canicule de 2003 qui a d'emblée compromis le bon déroulement du projet, et la nature des champignons introduits. En effet, pour des raisons de commodité expérimentale, nous avons choisi des espèces totalement absentes dans la parcelle mais aptes à produire massivement de l'inoculum mycélien en culture pure au laboratoire ; on ne peut pas exclure un biais dans leur compétence écologique à s'implanter dans le site. Dans l'hypothèse d'une suite à ce projet, il est donc souhaitable d'envisager comme alternative l'introduction de champignons allochtones au site sous forme de racines mycorhizées provenant d'autres chênaies.

Un deuxième résultat est la mise au point d'une méthode opérationnelle à haut débit pour mesurer simultanément, sur un grand nombre d'ectomycorhizes excisées, plusieurs activités enzymatiques impliquées dans la nutrition minérale des arbres, ainsi que sa validation pour l'étude du fonctionnement des communautés d'ectomycorhizes *in situ*.

Enfin, ce travail a ouvert une nouvelle voie dans l'étude de l'écologie forestière en permettant l'analyse, dans le temps et dans l'espace, de la diversité fonctionnelle des racines absorbantes des arbres. Notre équipe se consacrera désormais à la valorisation de cet acquis.

Références bibliographiques citées

- Bohlen (2005). Biological invasions: linking the aboveground and belowground consequences. *Applied Soil Ecology* (in press; doi: 10.1016/j.apsoil.2005.10.001).
- Courty P.E., Pritsch K., Schloter M., Hartmann A. & Garbaye J. (2005a). Activity profiling of ectomycorrhiza communities in two forest soils using multiple enzymatic tests. *New Phytologist* 167: 309-319.
- Courty P.E., Pouysegur R., Buee M. & Garbaye J. (2005b). Laccase and phosphatase activities of the dominant ectomycorrhizal types in a lowland oak forest. *Soil Biology and Biochemistry*, in press (doi : 10.1016/j.soilbio.2005.10.005).
- Garbaye J. (2004). Pourquoi une si grande diversité de champignons associés aux racines des arbres forestiers ? *Rendez-vous Techniques ONF* n° 5 (été 2004), 4-9.
- Schwartz M.W., Hoeksema J.D., Gehring C.A., Johnson N.C., Klironomos J.N., Abbott L.K. & Pringle A. (2006). The promise and the potential consequences of the global transport of mycorrhizal fungal inoculum. *Ecology Letters*, in press.
- Selosse M.A., Martin F. & Le Tacon F. (1999). Structure and Dynamics of artificially introduced and naturally occurring *Laccaria* sp. discrete genotypes in a European Douglas-fir plantation. *Applied and Environmental Microbiology*, 2006-2014.

Invasions de milieux d'eau douce par des mollusques : phylogéographie, analyse des capacités invasives et conséquences socio-écologiques

Coordinateur : Philippe JARNE

CEFE - CNRS, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier cedex 5

Adresse électronique : philippe.jarne@cefe.cnrs.fr

Tél. : 04 67 61 32 27 - Fax : 04 67 41 21 38

Participants

Patrice DAVID, CEFE, CNRS

Jean-Pierre POINTIER, Centre de Biologie et Ecologie Tropicale et Méditerranéenne, Perpignan

Véronique PETITJEAN-ROGET, DDASS, Martinique

Mots clés : invasions biologiques – mollusques – phylogéographie - traits de vie - parasitoses humaines

Summary

Biological invasions are general processes that also affect freshwaters. They lead to both simplification and homogenization of faunas at worldwide scale. However detailed analyses of invasions are still lacking. A further problem is that a clear eco-evolutionary framework for understanding bioinvasions has to be developed. The aim of our project was to characterize various aspects of bioinvasions, using freshwater molluscs as model species and the evolutionary theory as a general framework (Facon *et al.* 2006) and a multisided approach.

Bioinvasions of freshwaters by molluscs is indeed a main concern, especially under the Tropics. They have been studied in a few instances, but integrated case studies are lacking. Some species, some of which have been studied here, are extremely efficient invaders, often becoming dominant members of benthic communities. Good examples can be found among Thiarid Prosobranchs (e.g. *Melanoides tuberculata*) or Pulmonates (e.g. *Biomphalaria* spp.). Initial introductions of these species are most probably due to worldwide trade of aquarium plants. Successive invasions build up in a very dynamical process with fast species turnover. For example, 15 species of freshwater snails occurred in Martinique (French West Indies) 50 years ago. Eight species were introduced since then, and three disappeared. Our working axes were:

(i) Phylogeography of invasions: based on molecular markers (microsatellites, mtDNA), we were able to count the number of introductions (e.g. five independent introductions of *Biomphalaria pfeifferi* in Madagascar), to determine the origin of invaders (e.g. multiple Asian origin of American invaders in *Melanoides tuberculata*), and to evaluate the consequences of invasions on genetic diversity (multiple invasions led to limited loss of variation in the species studied).

(ii) Mating systems, life-history traits and invasions: the mating system (selfing rate) was analyzed in several invasive species (e.g. *Physa acuta*), but there is little indication of intraspecific variation, and therefore of evolution in invaded areas. It remains though that most invasive species of freshwater snails reproduce uniparentally. Our work on life-history traits focused on *M. tuberculata*, indicating a possible linear relationship between traits closely associated to fitness (e.g. size at birth) and invasion success (estimated from demographic analyses in Martinique). The success of hybrid clones when compared to their parents might result from heterosis in life-history traits.

(iii) Socio-ecological approach to man / bioinvasions relationships: we first showed, using malacological surveys conducted over the last 35 years in both Martinique and

Guadeloupe, that the number of species has increased, and that a few species disappeared, as a result of invasions. Presumably the most spectacular pattern is the almost extinction of the schistosome vector *Biomphalaria glabrata* in Guadeloupe, presumably resulting from its interaction with *Marisa cornuarietis* (which was actually introduced for controlling *B. glabrata* populations). We also showed in Martinique, using sample surveys, that bilharziasis is well-known from local populations, but that the connections between the decline of bilharziasis and the introduction of thiarid snails has not been done. This might be due to the fact that freshwater ecosystems are poorly known (no tourism usage).

Résultats

1. Scientifiques

NB : nous avons choisi de ne retenir qu'un petit nombre de résultats qui pourront ainsi être suffisamment détaillés. Les trois axes correspondent à ceux annoncés dans le résumé.

1.1 La phylogéographie des invasions

Le but était de reconstituer des histoires d'invasion, et d'en détecter des signatures génétiques. Ce volet a été mené en parallèle chez plusieurs espèces de gastéropodes, et nous nous focalisons ici sur le prosobranch *Melanoides tuberculata*. Cette espèce était présente avant 1950 en Afrique de l'Est et en Asie du Sud-Est. Elle est apparue depuis dans la zone néotropicale, et l'histoire de l'invasion est particulièrement bien connue aux Antilles françaises. L'étude a donc consisté à comprendre la distribution de la variabilité génétique à une échelle mondiale, afin de déterminer l'origine et le nombre des invasions des Amériques. La variabilité de deux locus mitochondriaux (ARNr 12S et 16S; environ 500 paires de bases chacun) a été analysée dans une cinquantaine de populations échantillonnées à l'échelle mondiale. Les principaux résultats sont (Facon *et al.* 2003 ; Figure 1) :

- Les différentes lignées (ou morphes) regroupées sous le nom de *M. tuberculata* ne forment pas un clade unique, mais trois clades distincts (plus de 10% de divergence nucléotidique). De plus, on retrouve l'espèce *Melanoides amabilis* en groupe-frère d'un de ces clades.
- L'invasion du Nouveau Monde à partir de l'Ancien Monde s'est faite à de multiples reprises par des clones différents (les populations invasives ne forment pas un groupe monophylétique). Des clones identiques ont aussi envahi des sites éloignés géographiquement.

On peut en conclure que l'expansion récente des Thiaridés tropicaux sur le continent américain repose sur des invasions à répétition (au moins une dizaine). Il ne semble donc pas y avoir de « couloir d'invasion ». La situation phylogéographique étant complexe et notre échantillonnage incomplet, nous poursuivons cette étude en utilisant un échantillonnage élargi (environ 50 sites supplémentaires échantillonnés à l'échelle mondiale). A noter qu'un résultat similaire a été obtenu chez *Biomphalaria pfeifferi*, dont la distribution actuelle à Madagascar nécessite au moins cinq introductions indépendantes d'un point de vue génétique. L'expansion mondiale de *Physa acuta*, à partir de son aire d'origine (Amérique du Nord) est probablement au moins aussi complexe que celle de *M. tuberculata* (travaux en cours à l'aide de marqueurs génétiques nucléaires et mitochondriaux).

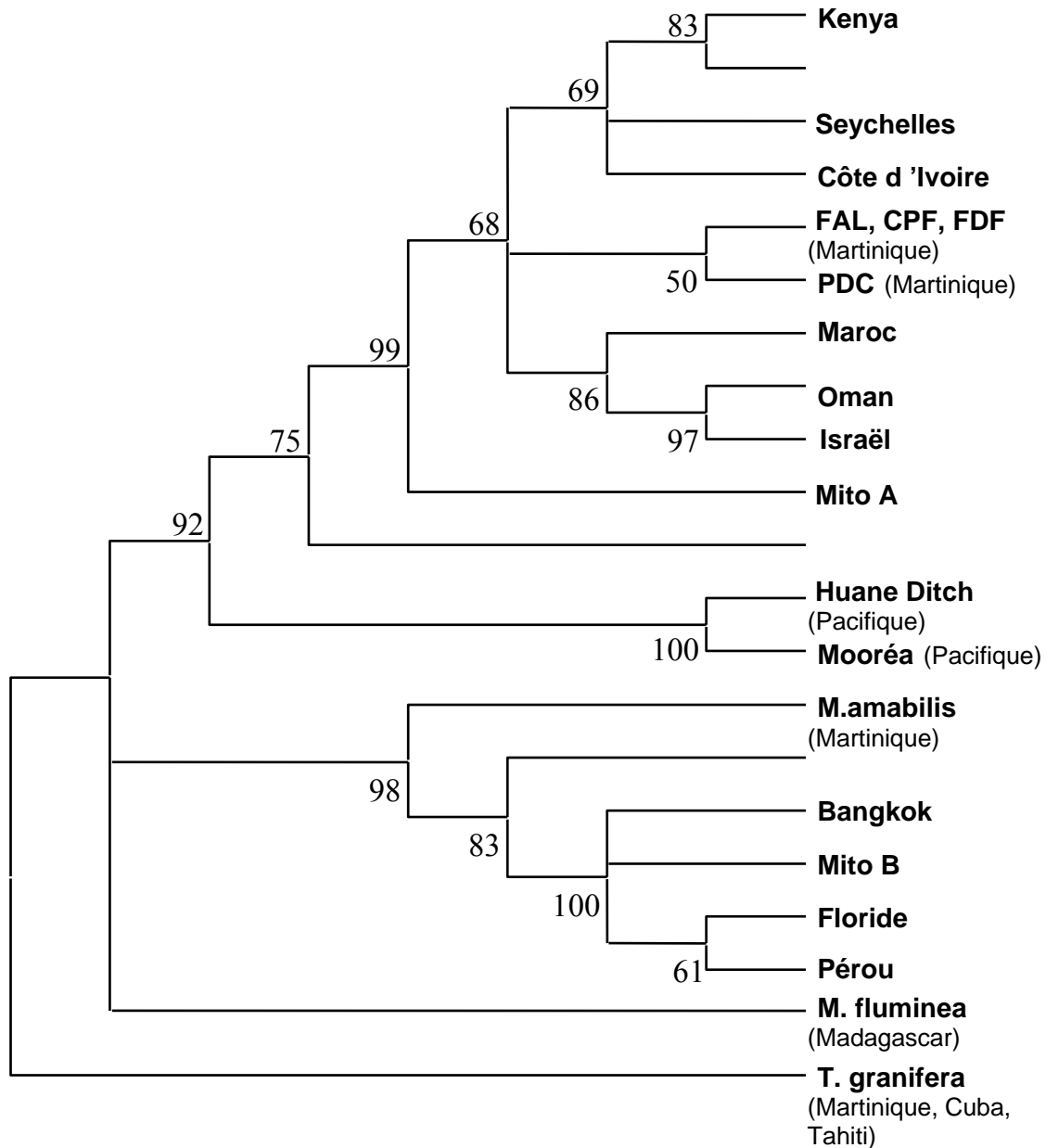


Figure 1. Arbre consensus obtenu par la méthode de Neighbor-joining à partir des séquences (12S et 16S) de l'ADN mitochondrial. Mito A est constitué de PAP (Martinique), MAD (Martinique, Colombie), Indonésie et France (aquarium), et Mito B de Mexique, Brésil, Zaïre, Nigeria, Thaïlande, Brunei, Vietnam, Java et Indonésie. Les valeurs de bootstrap supérieures à 50% sont indiquées.

2. L'influence des traits de vie et des systèmes de reproduction

Le but était de reconnaître des traits biologiques qui jouent un rôle important lors de l'invasion d'un nouveau milieu, puis lors de la compétition entre espèces (dès lors que l'invasion est déjà installée). Le travail a d'abord porté sur les systèmes de reproduction de différentes espèces considérées, à l'aide d'analyses populationnelles et d'expérimentations (analyses dites "parents-descendants"). Nos résultats ont indiqué que *B. pfeifferi* est une espèce essentiellement autofécondante, alors que les taux d'autofécondation ne dépassent pas 10% chez *P. acuta* (Bousset *et al.* 2004). L'extension actuelle de l'étude à l'échelle mondiale ne semble pas indiquer beaucoup plus de variation. Pour ce qui concerne *M. tuberculata*, rien n'indique que la reproduction sexuée soit plus que peu fréquente. Le résultat important dans le présent contexte est que peu de variation existe au niveau intraspécifique. Il paraît donc

difficile de juger de l'influence des systèmes de reproduction sur les capacités invasives, même si on peut dire que l'invasion ne conduit pas à créer, et/ou ne nécessite pas, de variation de ces systèmes. Cependant, d'un point de vue plus général, il nous semble notable que les espèces de gastéropodes d'eau douce qui présentent des dynamiques invasives très efficaces ont un système de reproduction uniparental (*B. pfeifferi*, *M. tuberculata*, *Thiara granifera*, *Lymnaea truncatula* et *Potamopyrgus antipodarum*). *P. acuta* est une exception. Cette réflexion mériterait une analyse comparative sérieuse ; elle paraît peu envisageable dans l'état actuel de nos connaissances sur la distribution des espèces (invasives *versus* non-invasives) de mollusques d'eau douce.

Nous nous sommes aussi intéressés au rôle des traits de vie : une expérience de laboratoire de grande ampleur a été menée chez *M. tuberculata*, visant à estimer l'ensemble des paramètres de la valeur sélective (croissance, survie et fécondité), ainsi que des paramètres morphologiques, de la naissance à l'âge de un an (la maturité sexuelle étant atteinte vers trois à six mois) pour un ensemble de neuf clones (deux sites par clone et 50 individus par site). L'analyse indique une variation considérable entre morphes, de même qu'au sein des morphes dans une moindre mesure (Façon *et al.* 2003). Nous nous focaliserons ici sur un trait qui pourrait jouer un rôle important dans les capacités invasives, à savoir la taille à la naissance. Il apparaît en effet que ce trait est significativement corrélé à la résistance à l'assèchement (au cours des trois heures suivant la naissance). La Figure 2 donne une idée de la forte variabilité observée. De plus, il semble que ce trait soit lié à la capacité invasive (compétition entre morphes). Nous observons en effet une corrélation positive entre la taille à la naissance et un indice de compétition, estimé à partir de données de dynamique obtenues au cours des 10 dernières années (près de 200 sites en Martinique ; voir Figure 2). Bien entendu, il se peut que ce résultat soit une coïncidence, et que ce trait ne soit qu'indirectement sous l'emprise de la sélection (corrélation génétique négative). Rappelons toutefois que le système de reproduction (parthénogenèse) fait que le phénotype se comporte comme un unique groupe de liaison.

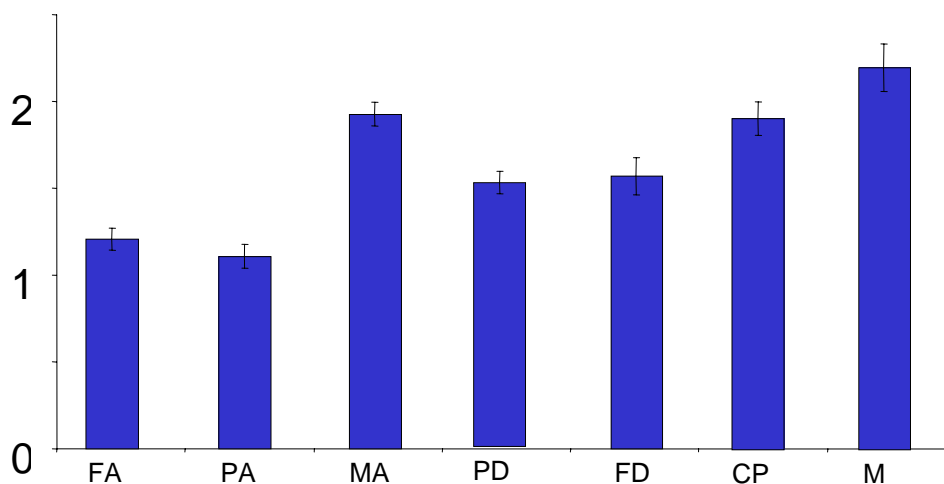


Figure 2. Taille à la naissance (en mm) pour un ensemble de sept clones (morphes) de *Melanoides tuberculata* originaire des Antilles françaises. Ces morphes sont rangés par ordre croissant de capacités invasives (corrélation significative).

Cette même expérience nous a permis de tester deux hypothèses relatives à la relation entre hybridation (certains clones de *M. tuberculata* sont d'origine hybride très récente) et succès invasif : (i) les hybrides présentent un avantage (heterosis) immédiat, c'est-à-dire que la moyenne des traits (importants pour l'invasion) est supérieure à celle des deux parents ; (ii) les hybrides présentent une variance supérieure à celle de leurs parents et sont donc plus facilement sélectionnés. La présence de deux morphes hybrides dans notre protocole nous a

permis de montrer que l'hypothèse (i) pouvait être acceptée plus facilement que l'hypothèse (ii) (Facon *et al.* 2005 *Journal of Evolutionary Biology*).

L'étude des traits de vie a aussi été menée en conditions naturelles à l'aide de techniques dites de capture-marquage-recapture (travaux menés en collaboration avec l'équipe de J. D. Lebreton, CEFÉ, CNRS) sur une période de trois mois à la Martinique. L'objectif était essentiellement d'analyser la vitesse de dispersion pour les mêmes clones de *M. tuberculata* (plusieurs sites par clone) que ceux considérés ci-dessus. L'analyse des résultats est en cours, mais nous pouvons retenir une importante variance entre clones.

Il est important de noter que ce travail comparatif sur les traits de vie a été mené sur un ensemble d'entités phylogénétiquement proches. Ce genre d'approches est peu fréquent dans la littérature sur les bioinvasions : l'approche comparative mélange généralement des taxons très divergents (aussi différents que des plantes et des animaux) et est donc difficilement pertinente. De plus, ces travaux (ainsi que ceux menés dans la partie 1.1) nous amène à proposer un cadre d'interprétation général des bioinvasions, à savoir celui proposé par la théorie de l'évolution (Facon *et al.* 2006) : ainsi on peut ramener l'ensemble du processus invasif à une interaction entre forces évolutives (migration, dérive génétique, sélection, création de nouveaux variants) dans un contexte écologique changeant. Cette perception a le mérite de fournir un cadre conceptuel général clair, et évite de focaliser l'analyse sur des traits particuliers (par ex., les organismes volants sont-ils de meilleurs envahisseurs que les organismes non-volants ?) ou des aspects particuliers (par ex., rôle des parasites dans « enemy release hypothesis »).

3. Les conséquences écologiques sur les faunes locales de mollusques et sociologiques sur la valeur d'usage des milieux

Le but était d'identifier les espèces menacées de sorte à les préserver, et d'analyser les risques sanitaires puisque les mollusques concernés sont impliqués dans la transmission de parasitoses.

Le premier volet a visé à évaluer si l'invasion est favorisée par l'existence de niches vides, ou s'il faut invoquer la maladaptation des espèces locales. Il a essentiellement été testé dans les populations antillaises de *M. tuberculata*. L'analyse a été basée sur (i) un suivi de dynamique des populations à long terme à la Martinique et (ii) la confrontation au laboratoire de morphes différents.

(i) Un jeu de données a été rassemblé au cours des 10 dernières années : près de 200 sites sont systématiquement suivis (une trentaine le sont depuis 1986), et on note la fréquence relative des différents thiaridés, ainsi que la présence d'autres mollusques. Ces données peuvent être comparées à un inventaire malacologique qui a été constitué par l'un d'entre nous (JPP) en 1972. Cet inventaire a été refait en 2000 et 2001, afin d'évaluer la faune malacologique en dehors des sites suivis régulièrement. Un inventaire de même type a été mené en Guadeloupe. L'inventaire initial date de 1972, et a été suivi d'un autre en 1984. Nous en avons mené un en 2000-2003. L'ensemble porte sur plusieurs centaines de sites. Par ailleurs, près de 200 sites sont suivis annuellement depuis 2000. Notons aussi que la DIREN Guadeloupe a mené un inventaire de l'ensemble des mares de Guadeloupe (environ 2500), fournissant une typologie écologique sommaire. Les résultats n'ont pas été complètement analysés. Une analyse partielle montre cependant un effet dépressif clair de l'introduction de *Marisa cornuarietis* sur la présence de *B. glabrata* dans les mares de Guadeloupe. Elle suggère aussi que cette introduction a réduit le nombre de sites occupés par *B. glabrata* à tel point que cette espèce n'a pas pu se maintenir dans la métapopulation guadeloupéenne (Pointier & David 2004).

Cette partie du programme nous a aussi conduit à des travaux théoriques de dynamique de communautés, en utilisant comme base le modèle de Levins-Hastings-Tilman qui

suppose une compensation entre compétition et colonisation (et / ou survie). Ces travaux revitalisent ce modèle dont on n'attendait plus grand-chose (Calcagno *et al.* 2006 Ecology Letters). Ils permettent aussi de montrer qu'il faut distinguer stabilité écologique et stabilité évolutive des communautés : ainsi une communauté peut s'enrichir (ou s'appauvrir ; introduction d'envahisseurs ou perte d'espèces) pour des raisons purement évolutives, alors même qu'elle est écologiquement stable.

(ii) L'idée est de mener des analyses du même type que celles présentées au § 1.2, mais cette fois-ci en considérant des paires de thiaridés (morphes ou espèces). Une expérience de laboratoire d'un an a été menée, mais les résultats n'en ont pas été analysés.

Le deuxième volet porte sur l'impact d'une invasion sur la santé publique, évaluée sur l'exemple de la bilharziose aux Antilles françaises. Comme mentionné plus haut, la distribution des mollusques d'eau douce en Martinique a été déterminée au début des années 1970 (avant l'invasion par *M. tuberculata*), puis plus récemment lors de nos suivis (inventaires de 2000 et 2001). Une caractérisation écologique sommaire des milieux a été menée. Ces données seront confrontées aux données sur les politiques de lutte contre la bilharziose et la distribution de la maladie, afin de déterminer si l'invasion ou les politiques de lutte ont eu plus d'impact sur la bilharziose. Il apparaît d'ores et déjà assez délicat de collecter des données analysables concernant la lutte contre la bilharziose.

Nous avons aussi évalué la perception par les populations humaines de l'invasion, et de son impact potentiel sur la bilharziose. Un questionnaire, construit avec notre partenaire de la DDASS Martinique, a permis d'évaluer la connaissance de la bilharziose et de sa transmission (en particulier, le rôle des mollusques) et de la relation avec l'apparition des thiaridés en Martinique. L'enquête a été menée par l'observatoire de la santé de la Martinique auprès de 600 personnes de plus de 30 ans, échantillon constitué selon la méthode des quotas (la population de l'île est environ de 400000 personnes). A noter que le questionnaire était distribué en même temps qu'un échantillon de coquilles et de photos de mollusques locaux ou non. Les résultats de l'enquête ont été publiés dans le bulletin de l'observatoire de la santé de la Martinique (n° 33, janvier 2004). Il apparaît que la plupart des personnes interrogées connaissent la bilharziose, ainsi que « où » et « comment » on peut la contracter. En revanche, le vecteur (mollusque) est mal connu. Les personnes interrogées connaissent aussi assez mal dans quel milieu vivent les mollusques vecteurs et les thiaridés, ne savent pas depuis combien de temps ils sont présents sur l'île et ne savent pas s'ils sont nuisibles ou utiles. En résumé, les comportements à adopter pour lutter contre la bilharziose ont été intégrés, mais l'invasion par les thiaridés en concomitance avec la disparition de la bilharziose est passée à peu près inaperçue. Il est possible que ce soit en partie lié avec la faible fréquentation des milieux d'eau douce.

2. Actions de transferts et recommandations

Ce projet nous a permis de poursuivre notre collaboration avec la DDASS de Martinique. Rappelons que deux des partenaires du projet, J. P. Pointier et V. Petitjean-Roget, ont participé au vaste programme de lutte contre la bilharziose à la fin des années 1970, et le présent projet a donc permis d'avoir une évaluation sur le terrain de la perception de la bilharziose après environ un quart de siècle.

La DIREN Guadeloupe a marqué un intérêt pour nos enquêtes malacologiques menées en Guadeloupe et Martinique ; elle a en effet mené au début des années 2000 un inventaire général sur les zones humides et les mares de Guadeloupe et Marie-Galante, parce qu'il s'agit de zones fragiles dont la surface diminue régulièrement. Cet inventaire visait à obtenir non seulement un inventaire des mares, mais aussi à caractériser quelques paramètres simples (*par ex.*, surface, couverture végétale...). Il est donc tout à fait complémentaire de nos travaux.

Nous maintenons nos contacts avec cet organisme lors de nos missions annuelles en Guadeloupe.

Conclusions et perspectives

Ces travaux s'inscrivent dans le cadre d'études à long terme de biologie évolutive et d'écologie dans les milieux d'eau douce aux Antilles françaises, études qui ont été initiées dans les années 70. Si le terme « bioinvasions » n'était pas à la mode à l'époque, c'est pourtant bien de cela qu'il s'agissait (et de travaux pour comprendre et éradiquer la bilharziose). Cela nous fait bénéficier d'un corpus de données assez exceptionnel, d'autant que la taille réduite de la Martinique et de la Guadeloupe et nos suivis annuels nous permet d'avoir une idée exhaustive de la situation concernant les invasions (nous avons par exemple noté pour la première fois en 2006 l'espèce *Thiara granifera* en Basse-Terre de Guadeloupe). L'approche que nous avons menée était résolument multidisciplinaire, incluant même une approche de type sociologique. Nous allons poursuivre dans cette voie, parce qu'elle se place dans une vision large des bioinvasions. Nous pensons en effet que ce domaine d'étude est trop parcellisé (travaux écologiques versus évolutifs, analyse d'un seul aspect des invasions, suivi à court terme), et surtout ne possède pas de trame générale de travail ; c'est ce qui nous a amené à proposer d'utiliser le cadre conceptuel de la biologie évolutive pour comprendre les invasions (Facon *et al.* 2006). Nous poursuivrons dans cette voie, tout en intégrant de façon de plus en plus explicite une approche d'écologie des communautés. Une des idées est de faire un pont entre génétique des populations et écologie des communautés dans le cadre de l'analyse des métapopulations. Ces travaux sont en cours.

Principales références bibliographiques

Quatre thèses, soutenues entre 2001 et 2003, ont porté pour partie sur les questions traitées ici. Les résultats ont été présentés lors de plusieurs séminaires, workshops et colloques (dont une pour le grand public). Une quinzaine de publications a été rédigée en relation avec ce programme, et nous en retenons sept ici.

- Bousset L., Sourrouille P., Henry P.-Y. & Jarne P. (2004). Population biology of the invasive freshwater snail *Physa acuta* approached through genetic markers, ecological characterization and demography. *Molecular Ecology* 13: 2023-2036.
- Charbonnel N., Angers B., Rasatavonjizay R., Brémond P., Debain C. & Jarne P. (2002). The influence of mating system, demography, parasites and colonization on the population structure of *Biomphalaria pfeifferi* in Madagascar. *Molecular Ecology* 11: 2213-2228.
- Facon B., Pointier J.-P., Glaubrecht M., Poux C., Jarne P. & David P. (2003). A molecular phylogeography approach to biological invasions of the New World by parthenogenetic Thiarid snails. *Molecular Ecology* 12: 3027-3039.
- Facon F., Genton B., Shykoff J., Jarne P., David P. & Estoup A. (2006). A general eco-evolutionary framework for understanding bioinvasions. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 130-135.
- Mavárez J., Steiner C., Delay B. & Jarne P. (2002). Evolutionary history and phylogeography of the schistosome-transmitting freshwater snail *Biomphalaria glabrata* based on nuclear and mitochondrial DNA sequences. *Heredity* 89: 266-272.
- Pointier J.-P. & David P. (2004). Biological control of *Biomphalaria glabrata*, the intermediate host of schistosomes, by *Marisa cornuarietis* in ponds of Guadeloupe: long-term impact on the local snail fauna and aquatic flora. *Biological Control* 29: 81-89.
- Pointier J.-P., David P. & Jarne P. (2005). Biological invasions: the case of Planorbid snails. *Journal of Helminthology* 79: 1-9.

Invasion par la grenouille rieuse (groupe *ridibunda*) : conséquences génétiques et écologiques sur les complexes d'hybridogénèse des grenouilles vertes

Coordinatrice : Sandrine PLÉNET

UMR 5023 *Écologie des Hydrosystèmes Fluviaux*, Bât. Darwin C, Université Claude Bernard Lyon1, 69622 Villeurbanne Cedex

Participants

Pierre JOLY, UMR 5023 *Écologie des Hydrosystèmes Fluviaux*, Univ. Lyon 1, Villeurbanne

Yasmina ABDELLAK, Lætitia COLON, Sebastian KOSELLEK, Emilien LUQUET, Dirk SCHMELLER & Elodie SIRIGNANO, UMR 5023 *Écologie des Hydrosystèmes Fluviaux*, Univ. Lyon 1, Villeurbanne

Pierre-André CROCHET, Philippe JARNE & Finn KJELLBERG, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CEFE), CNRS, Montpellier

André NEVEU, UMR *Écobiologie et qualité des eaux continentales*, INRA, Rennes

Mots clés : structure et diversité génétique – hybridogénèse – invasion - valence écologique - complexe des grenouilles vertes

Summary

Genetic diversity of an introduced frog and ecological risks of species introduction

Predictions of the development of introduced species in their new environments are rather inaccurate. Recently, focus was put on the waterfrog species within the "*Rana ridibunda*" group (*R. ridibunda*, *R. bedriagae*, *R. shquiperica*, *R. epirotica*) of which different genetic lineages were introduced to various European countries. The range of *R. ridibunda* dramatically expanded in France during the last few years, evidenced by distributions reported earlier and more recently. Further, the species now occupies habitats formerly inhabited by indigenous waterfrog taxa. The western Palearctic waterfrog complex is then an interesting system to investigate a species' possible invasiveness and then the genetic and ecological consequences of introductions of new species.

The waterfrog complex encompasses different hybridogenetic systems, each comprising the species *R. ridibunda*, a second parental species (*R. perezi*, *R. lessonae*), and a hybridogen (*R. kl. grafi*, *R. kl. esculenta*). These hybridogens are fertile, as a result of the exclusion of a whole genome and the subsequent endoreduplication of the remaining one. Usually, for the maintenance of their lineage, hybridogens backcross with the second parental species. In such a hybridogenetic system the *R. ridibunda* genome therefore is involved in sexual and asexual reproduction, fulfilling the one criterion if invasiveness.

The situation in France is complex because of many introduction events. Moreover, most of the *R. ridibunda* lineages in France have been introduced from several different countries of origin. The current populations of *R. ridibunda* in France represent a genetically highly variable mixture of different genetic lineages. The genetic diversity is very high and we showed an increase of the genetic variability in the gene pool of *R. ridibunda*, and the presence of *R. ridibunda* neoforms individuals. The introduction of water frog species from genetically different lineages has also an effect on *R. lessonae* due to linkage of all water frog forms by hybridogenesis (exchange of genes between species) and on *R. esculenta* leading to an important hemiclinal diversity. The genetic diversity of *R. ridibunda* differs between regions of France that differ from their introduction histories with a higher diversity in the Rhône characterised by multiple introduction events.

Ecological consequences and risks of *R. ridibunda* introductions include the overlapping of ecological niches, competition and replacement of autochthonous species. The invasiveness of introduced species has been highlighted in analyzing the ecological preferences of adults, and the larval performances in contrasted environments relative to autochthonous species. On one way, the habitats used by introduced and autochthonous species during the breeding season or during the larval development are relatively contrasted suggesting that some ecological conditions might be a constrain for invasibility by *R. ridibunda*. On the other way, tadpoles of the introduced species well develop in some habitats of autochthonous species. Ecological limitations might also be overcome by the observed genetic diversity of *R. ridibunda* in the study region, enabling adaptation to different environments. Hence, genetic constraints to locally adapt might be little in *R. ridibunda* and the potential to adapt to a heterogeneous environment could be high. Moreover the presence of *R. ridibunda* neoforms seems to broaden the overall *R. ridibunda* ecological niche.



Grenouilles vertes en France

Résumé long

Le projet s'inscrit dans la compréhension de l'histoire et de la dynamique d'invasion des grenouilles vertes appartenant au groupe "*ridibunda*" (grenouilles rieuses) et des conséquences de ces introductions sur les taxons autochtones constituant un complexe d'hybridogénèse.

Ce projet se propose donc, par une double approche qui combine génétique et analyse des habitats, de répondre à deux objectifs complémentaires.

1^{er} objectif : Afin de révéler les risques génétiques d'introductions de grenouilles rieuses *R. ridibunda* en France sur les taxons autochtones, il était nécessaire de déterminer :

- (i) la diversité génétique au sein des populations de l'espèce introduite *R. ridibunda* essentiellement en France mais aussi à l'étranger ;
- (ii) si une des espèces autochtones *R. lessonae* est affectée génétiquement par la sympatrie des lignées introduites *R. ridibunda*; si l'autre taxon autochtone représenté par l'hybride *R. esculenta* subit l'impact de telles introductions en déterminant quels hémigénomes peuvent être trouvés au sein des hybridogènes (diversité hémiclonale).

Comme nous le suspicions, la situation en France s'est révélée très complexe du fait d'une histoire d'introduction passée et actuelle elle-même complexe. Nous avons atteint les objectifs et pouvons tirer quelques conclusions intéressantes et originales de cette étude. Cependant, vu la complexité du système, de nouvelles questions émergent de cette étude.

- Quelques pistes concernant l'origine des lignées présentes en France apparaissent, mais l'étude n'a pas permis clairement de déterminer quelles lignées *R. ridibunda* ont été capables d'établir des populations en France, et de leur associer sans équivoque une origine par comparaison avec des échantillons de l'étranger ou des échantillons d'importation.

- Des conséquences génétiques des introductions apparaissent nettement sur les pools génétiques au sein des populations *R. ridibunda* en augmentant la diversité génétique chez *R. ridibunda* et en entraînant l'apparition de génotypes néoformés. De la même façon, un impact sur les taxons résidents *R. lessonae* existe en influençant la diversité génétique et la formation de néoformés, mais aussi sur les hybrides en entraînant une diversité hémiclonale importante. Nos résultats ont également clairement mis en évidence des échanges de gènes entre les taxons du complexe hybridogénétique (phénomènes d'introgression).

- Une variabilité géographique de la situation génétique en France a été mise en évidence : une région caractérisée par des introductions multiples aurait une diversité plus large et plus de génotypes intermédiaires à l'inverse d'une région moins influencée. De plus, la mise en contact avec d'autres systèmes présents en Espagne ou en Italie, et la présence d'individus triploïdes entraînent des situations particulières dans certaines régions de France.

- Enfin, d'un point de vue méthodologique, la discrimination des 3 taxons du complexe, *R. ridibunda*, *R. lessonae*, et leur hybride *R. kl. esculenta* en utilisant les microsattellites s'est avérée très difficile du fait d'un nombre important de génotypes intermédiaires entre les génotypes "classiques" de chacun de ces taxons. Pour la détermination taxonomique, l'électrophorèse de protéines semble plus adaptée.

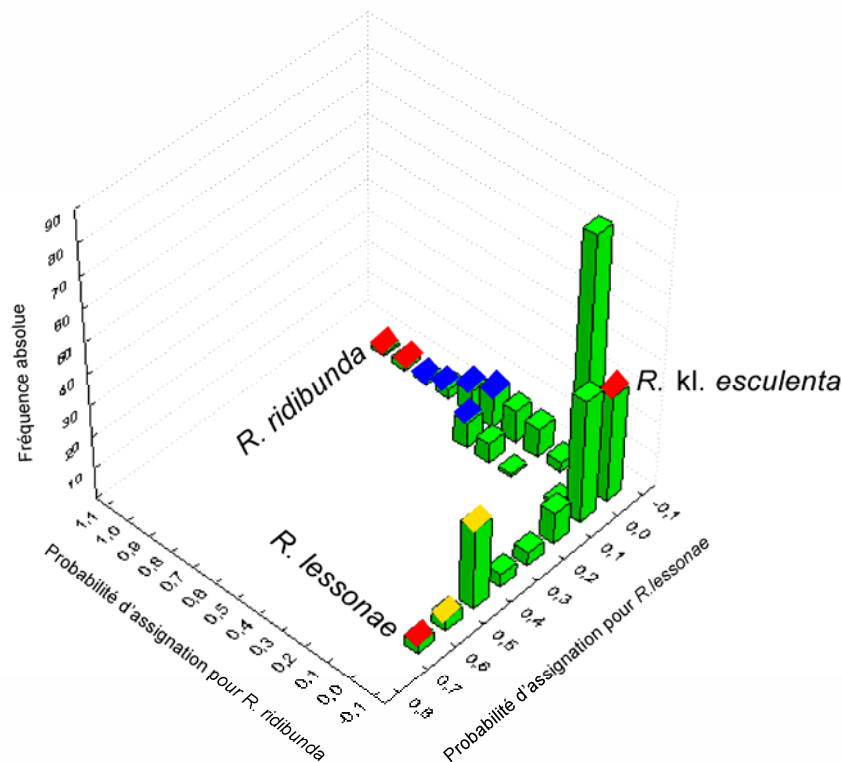


Figure 1. Procédure d'assignation (programme GeneClass v.2) des génotypes des individus du haut Rhône. Carrés rouges = individus parfaitement assignés, carrés bleus = génotypes avec une majorité d'assignation à *R. ridibunda* sur l'ensemble des loci, carrés oranges = génotypes avec une majorité d'assignation à *R. lessonae*, carrés verts = génotypes avec une majorité d'assignation à *R. esculenta*.

2^{ème} objectif : Afin d'analyser les risques écologiques d'introductions de grenouilles rieuses *R. ridibunda* en France sur les taxons autochtones, il apparaissait essentiel de caractériser les habitats de chaque taxon (introduits et autochtones) et d'analyser l'utilisation des habitats par

les différents taxons du complexe. Là aussi, les objectifs ont été atteints et ont même été élargis, et des résultats importants ont été obtenus.

- Les espèces introduites ne semblent pas s'imposer aux dépens des espèces résidentes. Il semblerait qu'à l'heure actuelle, le "danger génétique" évoqué dans la première partie de ce document peut être compensé par une occupation divergente d'habitats entre l'espèce introduite et les espèces autochtones. Les habitats de l'espèce introduite et des taxons autochtones apparaissent globalement contrastés et des paramètres écologiques déterminants (teneurs en oxygène dissous, carbone organique dissous) ont pu être mis en évidence. Certains de ces paramètres pourraient même se révéler comme des contraintes à l'extension de l'espèce introduite et donc comme un frein à l'invasion des sites des taxons autochtones. Ces résultats s'ils étaient validés en augmentant le nombre de sites prospectés pourraient procurer aux gestionnaires des espaces naturels des éléments d'action ou en tout cas de réflexion pour prédire les risques d'invasion des habitats par les grenouilles introduites. Quelques exceptions amènent cependant à de nouvelles hypothèses.

- D'un autre côté, les expériences réalisées ont montré, un potentiel des larves de l'espèce introduite à s'adapter aux conditions écologiques rencontrées dans certains habitats des taxons autochtones. En revanche, pour l'instant nous ne disposons pas de données concernant le potentiel des juvéniles ou des adultes à s'adapter aux habitats de *R. esculenta*/*R. lessonae*, ni le potentiel des larves de *R. ridibunda* à s'adapter aux habitats les plus extrêmes généralement dominés par *R. lessonae* et caractérisés entre autres par de très faibles teneur en oxygène dissous. D'un autre côté, les résultats de la 1^{ère} partie de ce document ont montré une variabilité génétique élevée au sein des populations *R. ridibunda* pouvant laisser supposer une adaptabilité plus importante. Enfin, la présence de têtards *R. ridibunda* mimiques issus de croisements entre hybrides dans les habitats des taxons autochtones amène également à la même supposition. D'autres expériences ou observations sont nécessaires pour valider ou infirmer ces nouvelles hypothèses.

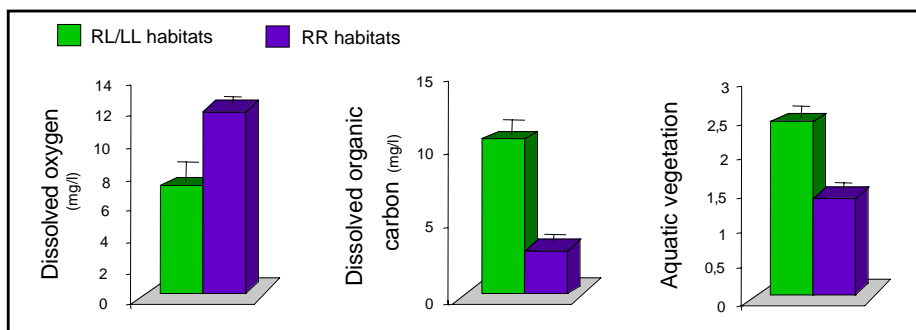


Figure 2. De faibles valeurs d'oxygène, des valeurs en organique dissous élevées et une végétation aquatique dense caractérisent les habitats des taxons autochtones (i.e. *R. lessonae* and *R. esculenta*).

Conclusions, perspectives et recommandations

La situation en France est très complexe et n'a pas permis de déterminer quelles lignées *R. ridibunda* ont été capables de s'établir ni de leur associer une origine. Les introductions d'espèces de grenouilles rieuses en France ont eu des conséquences génétiques sur les populations *R. ridibunda* et sur les taxons résidents. Nos résultats suggèrent des échanges de gènes entre les taxons du complexe hybridogénétique (phénomènes d'introgession) qu'il faudra vérifier dans le futur. Du fait des histoires d'introduction différentes selon les régions en France, une variabilité géographique de la situation génétique a été mise en évidence. La présence de triploïdes dans la région de Rennes et ses conséquences sur l'évolution de la situation actuelle mérite d'être approfondie. D'un point de vue méthodologique, cette étude recommande l'utilisation de la méthode par électrophorèse de protéines pour une

détermination taxonomique des individus. La discrimination des 3 taxons du complexe avec les microsatellites s'est avérée très difficile. Le "danger génétique" peut être compensé par une occupation divergente d'habitats entre l'espèce introduite et les espèces autochtones. Les habitats apparaissent globalement contrastés et des paramètres écologiques pouvant être un frein à l'invasion ont pu être mis en évidence. Ces résultats s'ils étaient validés en augmentant le nombre de sites prospectés pourraient procurer aux gestionnaires des espaces naturels des éléments d'action ou de réflexion pour prédire les risques d'invasion des habitats par les grenouilles introduites. Cependant les larves de l'espèce introduite ont un potentiel à s'adapter à des conditions écologiques intermédiaires rencontrées dans certains habitats des taxons autochtones. Il nous reste à analyser le potentiel des juvéniles ou des adultes à s'adapter aux habitats de *R. esculenta/R. lessonae*, ou le potentiel des larves de *R. ridibunda* à s'adapter aux habitats les plus extrêmes généralement dominés par *R. lessonae*. La variabilité génétique élevée observée au sein des populations *R. ridibunda* peut laisser supposer une adaptabilité plus importante. Une autre hypothèse mérite d'être vérifiée : certains habitats de *R. ridibunda* sont favorables aux taxons autochtones et la situation observée dans ces habitats résulterait d'une exclusion compétitive avec les taxons résidents.

En conclusion, la situation actuelle ne semble pas stable et pourrait se modifier dans l'avenir. Les conséquences des hypothèses évoquées peuvent être extrêmement différentes, c'est pourquoi, il paraît important de se faire une bonne idée de l'état réel de la dynamique d'invasion par la grenouille rieuse pour pouvoir mettre en place une éventuelle stratégie de gestion de l'invasion en vue de restaurer et de conserver les populations de grenouilles vertes autochtones.

Références bibliographiques

- Colon L. (2004). L'hybridogénèse dans le complexe *Rana klepton esculenta*. Apport des marqueurs génétiques. *Thèse de doctorat*, Université Lyon 1, France.
- Lada G.A., Borkin L.J. & Vinogradov A.E. (1995). Distribution, population systems and reproductive behavior of green frogs (hybridogenetic *Rana esculenta* complex) in the central Chernozem territory of Russia. *Rus. J. Herpet.* 2: 46-57.
- Pagano A., Crochet P.A., Graf J.D., Joly P. & Lodé T. (2001a). Distribution and habitat use of water frog hybrid complexes in France. *Global Ecology & Biogeogr.* 10: 433-441.
- Pagano A., Joly P., Plénet S., Lehman A. & Grolet O. (2001b). Breeding habitat partitioning in the *Rana esculenta* complex : the intermediate niche hypothesis supported. *Ecoscience* 8/3: 294-300.
- Pagano A., Dubois A., Lesbarrerès D. & Lodé T. (2003). Frog alien species: a way for genetic invasion? *C.R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie* 326: 85-92.
- Plénet S., Pagano A., Joly P. & Fouillet P. (2000a). Variation of plastic responses to oxygen availability within the hybridogenetic *Rana esculenta* complex, *J. Evol. Biol.* 13: 20-28.
- Plénet S., Hervant F. & Joly P. (2000b). Ecology of the hybridogenetic *Rana esculenta* complex : differential oxygen requirements of tadpoles. *Evol. Ecol.* 14: 13-23.
- Rybacki M. & Berger L. (1994). Distribution and ecology of water frogs in Poland. *Zool. Poloniae* 39: 293-303.
- Schmeller D.S. (2004). Tying ecology and genetics of hemiclonally reproducing waterfrogs (*Rana*, Anura). *Ann. Zool. Fenn.* 41: 681-687.
- Schmeller D.S., Crivelli A.J., Seitz A. & Veith M. (in press). Crossing species' range borders: Interspecies gene exchange mediated by hybridogenesis. *Proc. Roy. Soc. London B.*
- Vorburger C. & Reyer H.-U. (2003). A genetic mechanism of species replacement in European waterfrogs? *Cons. Genetics* 4: 141-155.
- Zeisset I. & Beebe T.J.C. (2003). Population genetics of a successful invader: the marsh frog *Rana ridibunda* in Britain. *Mol. Ecol.* 12: 639-646.

Session 2

Représentations et pratiques sociales relatives aux invasions, évaluation économique

Dynamique invasive du cerisier tardif, *Prunus serotina* L., en système forestier tempéré : déterminants, mécanismes, impacts écologiques, économiques et socio-anthropologiques. **Guillaume DECOCQ** (Université de Picardie Jules Verne – Amiens)

Les jussies : caractérisation des relations entre sites, populations et activités humaines. Implications pour la gestion. **Alain DUTARTRE** (Cemagref, Bordeaux)

L'invasion de la région méditerranéenne par l'escargot *Xeropicta derbentina* : mécanismes, conséquences écologiques et agronomiques, perception socio-anthropologique. **Frédéric MAGNIN** (IMEP, Marseille)

Perception du caractère invasif attribué à certains rongeurs inféodés aux écosystèmes d'eau douce. **Catherine MOUGENOT** (FUL / S.E.E.D, Belgique)

Enjeux sociaux, politiques et culturels de la présence du Grand Cormoran (*Phalacrocorax carbo* L.) dans le bassin rhénan et la zone des étangs lorrains. Du statut d'oiseau migrateur à celui d'espèce invasive pérenne. **Colette MÉCHIN & Maurice WINTZ** (Université Marc Bloch, Strasbourg)

Dynamique invasive du cerisier tardif, *Prunus serotina* Ehrh., en système forestier tempéré : déterminants, mécanismes, impacts écologiques, économiques et socio-anthropologiques

Coordinateur : Guillaume DECOCQ

Equipe *Dynamique des Systèmes anthropisés*, Laboratoire de Biodiversité végétale et fongique, Université de Picardie Jules Verne (UPJV), 1 rue des Louvels, 80037 Amiens Cedex 1

Adresse électronique : guillaume.decocq@u-picardie.fr

Tél. : 03 22 82 77 61 - Fax : 03 22 82 74 69

Participants

Olivier CHARBRERIE, Déborah CLOSSET-KOPP & Robert SAGUEZ, Laboratoire de Biodiversité végétale et fongique, UPRESS - EA 3912, UPJV

Olivier GOUBET, Frédéric PACCAUT & Emmanuelle SEBERT-CUVILLIER, Laboratoire amiénois de mathématiques fondamentales et appliquées, UMR 6140 CNRS, UPJV

Bernard KALAORA, Centre d'Etudes et de Formation en Sciences sociales, UPRESS - EA 3910, UPJV

Frédéric ROULIER, Centre d'Etudes géographiques, UPJV

Joëlle DÉSIRÉ, Centre de ressources *Cartographie*, UPJV

Hermine DELACHAPELLE, Jean-Christophe HAUGUEL, Frédéric HENDOUX & Bertille VALENTIN, Conservatoire Botanique national de Bailleul

Jérôme JAMINON & Isabelle LEBLANC, Office National des Forêts

et les stagiaires suivants :

Ramla ABDELLATIF, Benoît BARTOUX, Christine BEUGIN, Roza BOUAZZA, Jean BOUCAULT, Romain DEBONNE, Marie DEVILLE, Patrick ENDELS, Aurélien FLOQUET, Castore GABBIADINI, Moina HODARI, Hélène HOEBLICH, Aurélie JAVELLE, Julien LEFÈVRE, Guillaume LEPINOY, Jérôme LOINARD, Brice NORMAND, Michel NOVAK, Sidonie PERRIN, Loïc DE POURCQ, François RABAIN, Valérie SIMON & Joséphine STREZYK

Mots clés : vulnérabilité - environnement fluctuant - hétérogénéité - perception - plasticité

Summary

American black cherry (*Prunus serotina* Ehrh.) is a tree species native from North America which is largely spreading throughout temperate European forests since at least one century. The northern, south-western and eastern parts are the most heavily invaded in France. We designed a multidisciplinary study aiming at 1) surveying *Prunus serotina* distribution among the forests of northern France and searching for factors controlling this distribution (biogeographical approach), 2) understanding population dynamics at both the local (*i.e.* forest stand) and regional (*i.e.* landscape) scales and analysing the impacts on both soil and vegetation (ecological approach), 3) modelling the invasion dynamics at different spatial and temporal scales (mathematical approach), and 4) assessing how the various forest users perceive the alien and assessing the socio-economical consequences of the invasion (sociological approach). We mainly focused on the public forest of Compiègne (13 644 ha), the most invaded in France and from where the invader is spreading to neighbouring forests. Our results suggest an initial introduction in the castle gardens at the mid-19th century. We elucidated the species's strategy: *Prunus serotina* is able to colonize a wide range of soils, but well-drained soils of the podzolic serie are the most invisable. By activating the seedling bank, light arrival at the forest floor following natural (*e.g.* windthrow) or anthropogenic (*e.g.* clearcut) disturbances plays a key role in the invasion process. Several attributes enhance the species's invasiveness: a high annual seed production, long-living suppressed saplings, a

higher growth rate in full light conditions compared to native tree species, neoteny, a strong resprouting capacity from stumps and roots. Those characteristics have been integrated into a matrix model (*i.e.* Leslie matrix) to simulate population dynamics under stochastically fluctuating light conditions and demonstrate the key role of the sapling bank. Then, a landscape model of the cellular automata family incorporating this local model has been derived, allowing simulations under heterogeneous and fluctuating environmental conditions. When comparing vegetation and soil properties between invaded and safe sites, we found only little differences. Those differences were rather explained by the disturbance history, so that the latter may act as a confounding factor, inducing a host of deleterious effects, among which *Prunus serotina* invasion. Forest production was the most influenced ecosystem function, but the increased cost of regeneration is balanced by a higher rate of success. No sociological impact was found since usually the species is not recognized or even known, except for an enlightened minority located around the invasion epicentre. The lack of mediatization, other priorities for politics and managers, the frequent confusion with native *Prunus* species and the aesthetic qualities of the tree may explain this trend. The alien is becoming integrated in Compiègne forest, in silvigenetic cycles as well as in the collective unconscious. A number of recommendations is finally derived, based on these results.

Résultats

Résultats scientifiques

Analyse spatiale de l'invasion

Des prospections de terrain ont été conduites dans 3 zones emboîtées : d'abord en forêt domaniale de Compiègne (zone 1 : 13 644 ha) de manière intensive afin d'élaborer une base de donnée couplée à un SIG donnant un état précis de la répartition de *Prunus serotina* ; puis dans l'ensemble de la région Picardie (zone 2) de manière plus extensive et guidées par les données de répartition existantes ; enfin, des enquêtes auprès des gestionnaires forestiers et des naturalistes ont été menées sur les marges picardes (zone 3), suivies de prospections extensives, afin de répertorier les points potentiels d'essaimage. La forêt de Compiègne (Oise) est de loin la plus envahie, avec près de 80% des parcelles où *Prunus serotina* est présent. Les autres forêts picardes touchées se situent à proximité de Compiègne. Pour le Nord, la forêt de Saint-Amand joue le même rôle.

Invasibilité des écosystèmes

Elle peut être scindée en 2 composantes : l'une permanente, déterminée par les propriétés édaphiques (niveau trophique, réaction, drainage interne), l'autre temporaire et fluctuante, liée à l'arrivée de lumière au sol. *Prunus serotina* est capable de coloniser une large gamme de stations, mais les sols les plus pauvres d'un point de vue trophique (sols de la série podzolique) et les mieux drainés sont les plus vulnérables. La ressource lumineuse est contrôlée par le régime des perturbations, naturelles (*e.g.* tempêtes, dont les conséquences varient en ampleur avec le type de peuplement) et anthropiques (*e.g.* coupes) ; c'est elle qui active la banque de plantules quiescentes de cerisier tardif.

Dynamique des populations

Les graines de *Prunus serotina* entrent dans des systèmes forestiers à canopée fermée pour former une banque de plantules quiescentes très longévives (« syndrome d'Oskar »). A la moindre arrivée de lumière, les plantules reprennent leur croissance (56 cm.an⁻¹ en moyenne, soit une croissance plus rapide que celle des ligneux indigènes sur sol acide) et les individus atteignent la canopée pour y fructifier massivement (6 000 graines.an⁻¹ en moyenne, mais

dont moins de 50% sont viables), dès l'âge de 8 ans en moyenne (néoténie). La plupart des graines est dispersée par barochorie à proximité immédiate des semenciers (où le taux de prédation au sol est important), le reste l'étant à plus longue distance par endozoochorie, surtout via le renard et, dans une moindre proportion, par les oiseaux. Si la canopée se referme avant que *Prunus* ne l'ait atteinte, la partie aérienne meurt, mais l'individu rejette vigoureusement de souche et drageonne, les tiges ainsi néoformées passant en quiescence (« syndrome d'Alice »). Grâce à cette plasticité et à cette modularité, un individu de *Prunus serotina* est virtuellement immortel.

Impact sur la diversité végétale

La comparaison de la diversité végétale (*i.e.* composition floristique, attributs structurels de la diversité, groupes fonctionnels) entre parcelles forestières envahies et parcelles non envahies n'a pas permis de mettre en évidence de différence majeure, *a fortiori* interprétable comme une conséquence de l'invasion. Les modifications observées sont plus vraisemblablement liées à l'histoire des perturbations, celle-là même qui explique l'invasion. De même, les parcelles envahies révèlent une plus faible richesse dendrologique, mais celle-ci est plutôt cause que conséquence de l'invasion : les peuplements d'emblée paucispécifiques, dont le sous-bois est quasi inexistant (futaies régulières équiennes) sont plus invasibles que les peuplements mélangés à sous-étage conservé. De ce fait, *Prunus serotina* devient physionomiquement dominant et joue le rôle d'espèce structurante dans l'écosystème forestier. Des effets délétères qui pourraient se manifester à plus long terme ne sont donc pas exclus. Aucun potentiel allélopathique n'a été détecté expérimentalement.

Modélisation

Un modèle matriciel (matrice de Lefkovich) de la dynamique des populations à l'échelle locale en environnement stochastique (*i.e.* fréquence d'arrivée de lumière au sol) a d'abord montré que le taux de croissance des populations (*i.e.* exposant de Lyapounov) augmentait avec la disponibilité en lumière au-delà de la valeur seuil d'une éclaircie par siècle. Dans un second temps, la forêt de Compiègne a été discrétisée en mailles de 500 x 500 m, afin de construire un modèle paysager de type automate cellulaire, où la distribution des graines de *Prunus serotina* suit une fonction de dispersion ('*dispersal kernel*'), faisant intervenir les oiseaux et le renard comme vecteurs. Enfin, la maille de l'automate cellulaire a été réduite à 50 x 50 m, afin que les cellules soient écologiquement homogènes, et le modèle matriciel local a été injecté dans le modèle paysager, de manière à obtenir un modèle complet. Différentes simulations ont permis de vérifier des hypothèses de travail, d'effectuer des prédictions et de tester différents scénarios de lutte. L'hétérogénéité écologique freine la propagation de l'espèce invasive, celle-ci suivant clairement certains corridors ; le processus invasif est donc directionnel.

Impact socio-anthropologique

Le contexte local, *a fortiori* régional, est celui d'une médiatisation quasi inexistante du problème. A Compiègne, en dehors d'une minorité éclairée constituée de scientifiques et de naturalistes (les « lanceurs d'alerte »), seuls les forestiers directement confrontés au problème en ont conscience. Les autres usagers de la forêt ignorent le plus souvent le problème où n'ont fait « qu'en entendre parler ». Dès que l'on s'éloigne de l'épicentre de l'invasion, le degré de connaissance du problème diminue très rapidement (et consiste surtout en des connaissances théoriques et / ou approximatives) pour devenir nul, y compris chez les professionnels de la forêt. En résulte une absence d'anticipation : dans les massifs en phase de colonisation (stade auquel on peut encore éradiquer l'allogène), l'inaction est de règle, les forestiers ayant d'autres priorités (notamment l'adaptation de la gestion aux changements climatiques) et estimant que la situation est loin d'être aussi dramatique qu'à Compiègne (!). Autrement dit,

on attend qu'il soit trop tard pour (ré)agir. Même lorsqu'il est connu, *Prunus serotina* n'est pas forcément reconnu et souvent confondu avec des espèces indigènes de *Prunus*. Il est invisible, même lorsqu'il domine le paysage ! Cette invisibilité est probablement liée à l'absence de cadre cognitif d'appréhension plutôt qu'à sa présence ou absence au sens physique du terme. *Prunus serotina* est là, à la manière de l'étranger que personne ne reconnaît, dans l'indifférence générale à sa « personne » qui n'a d'autre statut que celui de l'intrus qu'il faut ignorer et dont on refuse la connaissance.

Impact économique

Les différentes enquêtes n'ont détecté aucun impact économique indirect négatif (e.g. dégradation des aménités) de l'invasion. Au contraire, l'espèce est plutôt bien perçue par certains usagers : des randonneurs modifient leur parcours habituel pour admirer le feuillage automnal des parcelles envahies, des riverains confectionnent des confitures avec les fruits, les chasseurs y voient un bon couvert pour le petit gibier. L'impact économique consiste surtout en une altération de la fonction de production de la forêt. Le renouvellement de la forêt de Compiègne n'est pas compromis, mais dans l'itinéraire technique sylvicole classique la phase de régénération requiert une sylviculture beaucoup plus dynamique sous peine d'échec, entraînant un surcoût de 25 à 40 %. Les pertes financières varient avec l'essence-objectif (plus importantes pour le pin et le chêne que pour le hêtre) et le type de régénération (plus importantes pour les plantations que pour les régénérations naturelles), entre 114 et 288 euros.ha⁻¹.an⁻¹ sur les 30 dernières années, mais les effets délétères de l'invasion viennent se superposer à ceux des accidents climatiques et des dégâts du grand gibier. Ces pertes ne sont pas compensées par les produits de *Prunus serotina* : les essais de sylviculture ont échoué et le bois se vend mal, même comme bois de chauffage. Le coût minimal d'une hypothétique éradication en forêt de Compiègne serait de 48 millions d'euros (4 137 euros.ha⁻¹), contre 387 000 euros pour l'ensemble des autres forêts de la région. Des essais préliminaires indiquent cependant que le bois pourrait être utilisé avantageusement pour la confection de « bétons-bois »...

Actions de transferts

Les travaux menés dans le cadre de ce programme ont donné lieu à un certain nombre de publications dans des journaux scientifiques ou de vulgarisation (e.g. *La Garance voyageuse*, *Forêt magazine*). Plusieurs articles ont également paru dans la presse locale (e.g. *Oise Hebdo*) ou nationale (e.g. *Les Echos*). Plusieurs communications ont été faites à des congrès internationaux (e.g. Congrès annuels de l'International Association of Vegetation Science) ou nationaux (e.g. Colloque « Pollution » du Groupe d'Histoire des Forêts françaises). Une Journée d'information « grand public » sur les plantes invasives et une exposition dédiée au *Prunus serotina* ont été organisées, respectivement à Amiens en juin 2003 et à Compiègne en octobre 2004. Une synthèse scientifique pourrait voir le jour en collaboration avec d'autres équipes européennes travaillant sur le sujet, à travers un ouvrage. Une synthèse technique est prévue pour un journal professionnel forestier. Un colloque de restitution est envisagé à l'automne 2006 ou en 2007, grâce au soutien de la région Picardie. Le rapport final sera mis en accès libre sous format pdf sur le site Internet du laboratoire et diffusé auprès des gestionnaires forestiers, associations de naturalistes et collectivités locales et territoriales. Un court-métrage à destination du grand public est à l'étude. Par ailleurs, les bases de données et couches SIG créées lors de ces travaux sont transmises à l'Office national des Forêts et au Conservatoire botanique de Bailleul, partenaires de ce programme. Les recommandations de gestion ont déjà été transmises au Conseil scientifique consultatif de l'ONF Picardie et seront prochainement rédigées pour diffusion plus large et mise en ligne. Les modèles élaborés et les

simulations réalisées seront transférés aux gestionnaires forestiers, à titre d'outils d'aide à la gestion et à la mise en place d'un système de surveillance et de prévention.

Recommandations

L'invasion biologique n'a en soi aucune signification tant que le problème n'est pas construit socialement, faute de quoi il ne peut accéder au statut de problème public. Un tel travail de construction implique l'existence de schémas d'interprétation et d'instruments cognitifs sans lesquels l'identification reste improbable et en conséquence ne peut susciter des raisons d'agir pour en diminuer les conséquences écologiques et économiques. Un premier travail à faire est donc l'information et la sensibilisation des usagers de la forêt, toutes catégories confondues (mais de manière adaptée à chacune de ces catégories), mais aussi l'incitation à une véritable politique régionale, voire supra-régionale en la matière. Une formation des gestionnaires forestiers paraît également indispensable ; d'abord pour reconnaître l'espèce (et les espèces invasives en général), mais aussi pour lutter efficacement contre elle. Etant donné le coût exorbitant et le faible taux de réussite des techniques d'éradication, la priorité doit être donnée à la prévention, ce qui passe par la mise en place d'un véritable système de « veille sanitaire » s'appuyant sur les outils élaborés (bases de données/SIG, modèles prédictifs). Une hiérarchisation des forêts en fonction du risque d'invasion a été produite à partir des données recueillies sur la répartition actuelle de *Prunus* et sur la vulnérabilité des écosystèmes ; elle peut servir de base à un plan régional de prévention, l'objectif devant être l'élimination de toute nouvelle implantation de l'allogène. D'un point de vue technique, nous recommandons l'arrachage manuel des jeunes plants, l'abattage des plus gros individus suivi d'un traitement chimique des souches ; ces opérations devant être répétées pendant au moins 3 années consécutives dans les parcelles concernées. Dans les massifs déjà très envahis (e.g. Compiègne, Saint-Amand), les usagers doivent désormais apprendre à vivre avec *Prunus serotina*, mais un contrôle des populations sur la périphérie du front circulaire d'invasion doit être préconisé, afin de limiter l'expansion locale des populations et la dispersion des graines vers les massifs forestiers voisins. Enfin, il paraît urgent d'intervenir sur le plan juridique, étant donné que l'espèce est toujours commercialisée, voire conseillée, par les pépiniéristes et certaines jardineries. Sans suppression de la source, toute action en aval paraît vaine.

Conclusions et perspectives

Grâce à une stratégie démographique et une plasticité n'ayant pas d'équivalent chez les essences indigènes, *Prunus serotina* s'intègre parfaitement aux cycles sylvigénétiques ou sylviculturaux des forêts tempérées d'Europe occidentale. Il y occupe prioritairement des niches écologiques naturellement (sols de la série podzolique) ou artificiellement (peuplements équiens « débarrassés » de leur sous-étage ligneux) vacantes. De ce fait, l'impact sur la biodiversité végétale à moyen terme est sub-nul. Même lorsqu'il domine le paysage, *Prunus serotina* est « invisible » pour la plupart des usagers de la forêt et a donc peu de conséquences sur les aménités de la forêt. Le seul impact négatif réellement objectivé est financier dans les massifs les plus envahis. Dans ce contexte, il est souhaitable de prévenir toute nouvelle implantation dans des massifs forestiers actuellement « sains », mais il faudra probablement apprendre à vivre avec le cerisier tardif là où il s'est déjà propagé. Des recherches complémentaires seront nécessaires pour évaluer les conséquences de l'invasion à plus long terme, ce qui passe par la mise en place de placettes permanentes d'observation. Des études expérimentales pourront aider à perfectionner, non seulement la stratégie de lutte « anti-*Prunus* » (i.e. mise au point de techniques spécifiques de l'espèce), mais aussi la

stratégie d'intégration dans les peuplements envahis (*i.e.* expérimentation de nouveaux itinéraires techniques sylvicoles). Des recherches juridiques et socio-politiques devraient également aider à la mise en place d'une politique nationale cohérente, tant en matière de prévention que de contrôle.

Principales publications

- Chabrierie O., Hoeblich H. & Decocq G. (2006). Déterminisme et conséquences écologiques de la dynamique invasive du cerisier tardif (*Prunus serotina* Ehrh.) sur les communautés végétales de la forêt de Compiègne. *Acta Botanica Gallica*, 132 (sous presse).
- Sebert-Cuvillier E., Paccaut F., Chabrierie O., Endels P., Goubet O. & Decocq G. A stochastic matrix model to understand the local population dynamics of an alien tree species with a complex life-history cycle. *Ecological Modelling* (sous presse).
- Javelle A., Kalaora B. & Decocq G. (2006). Les aspects sociaux d'une invasion biologique en forêt domaniale de Compiègne : la construction sociale de *Prunus serotina*. *Nature, Sciences, Sociétés* (sous presse).
- Chabrierie O., Roulier F., Hoeblich H., Sebert E., Closset-Kopp D., Leblanc I., Jaminon J. & Decocq G. Defining patch mosaic functional types (PMFTs) to predict invasion patterns in a heterogeneous forest landscape. *Ecological Applications* (accepté).
- Closset-Kopp D., Chabrierie O., Valentin B., Delachapelle H. & Decocq G. When Oskar meets Alice: does a lack of trade-off in *r/K*-strategies make *Prunus serotina* Ehrh. a successful invader of European forests? (soumis à *Forest Ecology and Management*).
- Roulier F. Cognition spatiale et invasion biologique en forêt de Compiègne : analyses à l'aide d'un SIG, (soumis à *Mappemonde*).
- Sebert-Cuvillier E., Simon V., Paccaut F., Chabrierie O., Goubet O. & Decocq G. Modelling alien plant spread in a heterogeneous forest landscape (soumis à *Diversity and Distribution*).

Les jussies : caractérisation des relations entre sites, populations et activités humaines, implications pour la gestion

Coordinateur : Alain DUTARTRE

Hydrobiologiste, Cemagref, Unité de Recherche *Réseaux, Épuration et Qualité des Eaux*, 50 avenue de Verdun, 33612 Cestas Cedex

Adresse électronique : alain.dutartre@bordeaux.cemagref.fr

Tél. : 05 57 89 08 52 - Fax : 05 57 89 08 01

Participants

J. HAURY, UMR INRA - ENSAR, *Écobiologie et Qualité des Hydrosystèmes Continentaux*

D. AZAM, Unité Expérimentale d'Écologie et Écotoxicologie INRA

Ph. Le Goffé, Unité propre INRA *Économie rurale et Gestion*

M.-J. MENOZZI, Laboratoire d'Analyse Sociologique, Université Rennes 2 et École Nationale Supérieure du Paysage, Versailles

E. LAMBERT, Centre d'Étude et de Recherche sur les Écosystèmes Aquatiques (C.E.R.E.A.), Institut de Recherche Fondamentale et Appliquée

A. CAZAUBON, Laboratoire d'Écologie des Eaux Continentales Méditerranéennes, Université Aix-Marseille 3

Mots clés : *Ludwigia* - écologie - analyse économique - analyse ethnologique - gestion

Summary

Studies conducted on the biology and ecology of *Ludwigia* have produced stable criteria to discriminate the two species (*Ludwigia grandiflora* subsp. *hexapetala* and *L. peploides* subsp. *montevidensis*).

Data on geographical distribution of the two taxa and information received at regular intervals indicate that their spread across the territory continues, without it being possible to identify precise "climatic" limits.

The sexual reproduction capacities of the two species were confirmed and the possibility of producing viable plantlets was checked in situ and in the laboratory. This mode of reproduction facilitates the spread of *Ludwigia*.

Studies of the colonisation characteristics of *Ludwigia* in different types of habitat highlighted the unfavourable influences of various abiotic or biotic conditions, influencing the architecture of the plants and the way they occupy biotopes.

Evaluation of the biomass produced showed great variability between sites and depending on spring climate conditions.

Ethnobotanical investigations were conducted in different sites in Western France on the representations of *Ludwigia* that have developed among stakeholders faced with the problems created by these plants and the need to regulate colonisations that are deemed excessive. They showed that there are two parallel approaches, one generally among technical or scientific experts, the other among elected office-holders and managers, and bringing the two together to set up operations requires regular negotiations.

These debates on the practical management of a plant have raised many issues regarding the expectations of the different stakeholders in turning to "science" to resolve such a "problem".

In terms of economic evaluations, the empirical approach has collected data on costs from various managers, but the direct generalisation of this data remains somewhat problematic.

The theoretical approach has shown that the most effective solution in terms of damage and costs would appear to be a low optimal stock level.

Many transfer activities were set up on the occasion of participations in working groups or various events to disseminate the results of the work conducted on this project.

The aims of the project were explicitly to develop close interaction with the management practices that are already implemented on these species; the investigations conducted within this framework have shown the extreme variability of the situations encountered, both in terms of the ecology of *Ludwigia* and of management needs.

Constantly in relation with the managers, this project has showed the need for ongoing dialogue to shorten, to the extent possible, the gap between the various research fields on the one hand, and management operations on the other: the continuation of this type of approach is probably the best way to achieve the improvements that are required in the management practice applied to our environments.

Résumé

Les travaux menés sur la biologie et l'écologie des *Ludwigia* ont permis de proposer des critères stables de discrimination des deux espèces (*Ludwigia grandiflora* subsp. *hexapetala* et *L. peploides* subsp. *montevidensis*).

Les données de répartition géographique des deux taxons et les informations reçues régulièrement indiquent que leur expansion sur le territoire perdure, sans que des limites "climatiques" précises puissent être identifiées.

Les capacités de reproduction sexuée des deux espèces ont été confirmées et la possibilité de production de plantules viables a été vérifiée *in situ* et en laboratoire. Ce mode de reproduction est une facilitation de l'extension des *Ludwigia*.

Les études sur les caractéristiques de colonisation des *Ludwigia* sur différents types de milieux ont mis en évidence des influences défavorables de diverses conditions abiotiques ou biotiques, influençant l'architecture des plantes et leur mode d'occupation des biotopes.

L'évaluation des biomasses produites montre une grande variabilité en fonction des sites et des conditions climatiques printanières.

Les investigations ethnobotaniques menées dans différents sites de l'Ouest de la France ont porté sur les représentations des *Ludwigia* que développent les acteurs confrontés aux nuisances créées par ces plantes et aux nécessités de régulation des colonisations jugées trop importantes. Elles ont montré la persistance de deux approches parallèles, l'une généralement portée par les experts techniques ou scientifiques, l'autre par les élus et gestionnaires, dont la mise en commun pour déboucher sur des interventions nécessite des négociations régulières.

Ces débats sur la gestion concrète d'une plante ont soulevé de nombreuses questions à propos des attentes des différents acteurs envers la "science" appelée à résoudre un tel "problème".

En matière d'évaluation économique, l'approche empirique a permis de rassembler des données de coûts des interventions provenant de divers gestionnaires mais la généralisation directe de ces données reste toutefois problématique. La démarche théorique a montré que la solution la plus efficace en terme de dommages et de coûts semblait se situer à un niveau de stock optimal bas.

De nombreuses actions de transferts ont pu être mise en place à l'occasion de participation à des groupes de travail ou des manifestations diverses, de manière à diffuser les acquis des travaux menés dans ce projet.

Les objectifs du projet étaient explicitement de déboucher sur des inter-actions fortes avec les pratiques de gestion déjà en cours sur ces espèces ; les investigations menées dans ce cadre

ont démontré l'extrême variabilité subsistant dans les situations rencontrées, aussi bien en matière d'écologie des *Ludwigia* qu'en ce qui concerne les besoins de gestion.

En relation permanente avec le monde des gestionnaires, ce projet a démontré la nécessité d'un dialogue continu, réduisant autant que possible les solutions de continuité entre les différents domaines de recherche, d'une part, et entre recherche et actions de gestion d'autre part : la perpétuation de ce type de démarche sera très probablement garante de l'amélioration nécessaire des pratiques de gestion de nos environnements.

Résultats

Scientifiques

Les analyses caryologiques et les observations morphologiques des pièces florales ont permis d'obtenir des critères stables de discrimination des deux espèces de *Ludwigia* présentes en France, c'est à dire *Ludwigia grandiflora* subsp. *hexapetala* et *L. peploides* subsp. *montevidensis* : ces critères sont indispensables dans les travaux ultérieurs, aussi bien terme de recherche que de gestion. Appuyés sur ces analyses, les premiers éléments de répartition géographique de ces taxons indiquent que le premier est plus fréquent dans la partie Ouest du territoire.

Les données de répartition géographique des deux taxons comportent plus de 700 localisations et les informations reçues régulièrement indiquent que leur expansion sur le territoire perdure, sans que, pour le moment, des limites "climatiques" précises puissent être identifiées.

Un des aspects problématique de cette expansion est toutefois la colonisation progressive de biotopes humides encore récemment non touchés. En effet, les données disponibles indiquaient déjà que l'ensemble des végétations aquatiques et amphibies au sens du Prodrome des Végétations de France pouvait être colonisé par ces deux taxons : depuis deux à trois ans, des prairies humides de quelques vallées alluviales commencent à être fortement colonisées, en Aquitaine, dans les Pays de la Loire et en Bretagne. Hormis la relative rareté des données scientifiques sur ces cas particuliers et les nouvelles questions de régulation que posent ces extensions en prairies, il est probable que cette part du bilan géographique reste partielle car les *Ludwigia* en voie d'installation dans ces biotopes y sont rampantes et peu visibles.

Les capacités de reproduction sexuée des deux espèces ont été confirmées et la possibilité de production de plantules viables a été vérifiée *in situ* et en laboratoire ; la limite Nord de production de plantules semble être actuellement en Bretagne (à proximité de Rennes). La production de graines peut largement dépasser 10 000 par m² dans des herbiers denses et la durée de vie de ces graines est au moins de 3 à 5 ans. Ce mode de reproduction est une facilitation de l'extension des *Ludwigia*, les fruits étant temporairement flottants et les graines issues des fruits facilement transportées par le courant.

Les études sur les caractéristiques de colonisation des *Ludwigia* sur des cours d'eau, plans d'eau, leurs bordures et les zones humides directement associées ont mis en évidence des influences défavorables de diverses conditions abiotiques et biotiques sur le développement des espèces. Les combinaisons de ces deux types de stress peuvent permettre de limiter la capacité compétitive des *Ludwigia*. Parmi les contraintes abiotiques figurent, selon les types de sites, vitesses de courant, profondeur des eaux, durée d'exondation, batillage, etc. La présence en rive de zones denses d'hélophytes, de grande taille tels que *Phragmites australis* ou *Glyceria maxima* ou présentant de fortes dynamiques de développement comme *Paspalum disticum* est également une nette limitation des capacités de colonisation des *Ludwigia*. En revanche, les suivis réalisés *in situ* montrent que dans la plupart des cas les *Ludwigia* ont des

capacités compétitrices qui leur permettent d'éliminer les hydrophytes et les héliophytes de petite dimension présents dans les biotopes.

Ces influences des stress abiotiques et biotiques s'expriment en terme d'architecture des plantes et de mode d'occupation des biotopes : dans les biotopes les plus favorables, les plantes présentent une grande complexité d'architecture avec de nombreuses ramifications, des longueurs de tiges pouvant dépasser la dizaine de mètres et une extension au dessus des eaux. Dans les biotopes les moins favorables, comme les zones terrestres, en revanche, les morpho-types sont rampants, de petite taille et très fortement enracinés.

L'évaluation des biomasses produites montre une grande variabilité en fonction des sites et des conditions climatiques printanières : la valeur maximale observée est de l'ordre de 7 kg, ce qui est extrêmement important, alors que les biomasses dans des biotopes peu favorables ne dépassent pas quelques centaines de grammes.

La présence de litières en voie d'incorporation dans les sédiments a été notée dans différentes zones humides : l'accumulation de ces tiges, dont la capacité de régénération n'a pas totalement disparue et dont la dégradation est généralement lente, participe au comblement des zones concernées.

Les mesures de productivité obtenues montrent également une très forte variabilité dans laquelle la dynamique des eaux dans les biotopes examinés semble jouer un grand rôle.

Les données obtenues lors de travaux expérimentaux en mésocosmes apportent quelques précisions sur les processus de développement des *Ludwigia* mais restent délicates à extrapoler aux écosystèmes en vraie grandeur.

Les investigations ethnobotaniques menées dans différents sites de l'Ouest de la France ont porté sur les représentations des *Ludwigia* que développent les acteurs confrontés aux nuisances créées par ces plantes et aux nécessités de régulation des colonisations jugées trop importantes. Ces représentations restent encore suffisamment éloignées entre les différents intervenants (groupes d'usagers, gestionnaires, techniciens, chercheurs scientifiques, etc.) pour que les interventions de gestion rencontrent toujours des difficultés de mises en œuvre.

Deux approches parallèles subsistent : l'une s'inscrit dans un cadre général de "principe de précaution", directement liée aux lacunes dans les connaissances disponibles sur la biologie et l'écologie des jussies et sur les risques que peuvent présenter les techniques de régulation. Cette approche propose d'intégrer un certain nombre de paramètres (dont l'écologie des *Ludwigia*) et les informations disponibles sur les pratiques de gestion, en se fondant sur une analyse de l'ensemble pour développer des propositions. L'autre se caractérise par une approche plus restreinte du problème, où la volonté d'agir et la rapidité de l'action l'emportent sur le souci d'évaluation préalable du problème, dont la définition des objectifs des interventions.

La première approche est généralement développée par les experts, les techniciens et les chercheurs, la seconde par les gestionnaires et les élus.

Aboutissant à la mise en œuvre des interventions, les échanges entre ces deux types d'approche se présentent comme un processus itératif de demandes apparemment simples des gestionnaires vers les experts et de réponses de ces experts jugées *a priori* non satisfaisantes par les demandeurs car comportant souvent des éléments de relativisation et d'incertitude ; ces réponses originellement insatisfaisantes finissent toutefois par s'imposer comme une nouvelle base de réflexion pour l'ensemble des partenaires de ces négociations dès lors qu'elles ont été confrontées avec la réalité du fonctionnement écologique des sites et des plantes et les analyses d'efficacité des techniques mises en place.

Plus généralement, ces débats sur la gestion concrète d'une plante ont soulevé de nombreuses questions, non encore résolues, à propos des attentes des différents acteurs envers la "science" appelée à résoudre un "problème", des importants écarts entre les représentations dont elle est l'objet et des incertitudes que conserve la démarche scientifique.

En matière d'évaluation économique, la démarche théorique s'est appuyée sur divers modèles. Considérant des coûts de prélèvement et des dommages marginaux croissants, les simulations ont montré plusieurs cas de figure. Sans externalité de stock, si les dommages sont nuls pour les fortes valeurs de stock, cela revient à conseiller l'éradication des plantes ou au contraire la non-gestion et l'abandon du site à la colonisation par ces plantes. Avec une externalité de stock décroissante, la fonction de valeur décroît pour des faibles valeurs de stock et la gestion devient dans ce cas pertinente afin de maintenir un niveau de stock optimal : l'effort de prélèvement à fournir pour maintenir cet état stationnaire est alors déterminé par la dynamique de croissance des *Ludwigia* dans les conditions du site.

L'approche empirique a permis de rassembler des données de coûts provenant de divers gestionnaires. Les premiers éléments de coûts montrent que les coûts moyens de l'arrachage manuel sont compris entre 1100 et 1330 €/tonne de biomasse fraîche arrachée, alors que pour l'arrachage mécanique ces coûts sont compris entre 51 et 64 €/t. La généralisation de ces données reste toutefois problématique dans la mesure où subsiste une très grande variabilité des caractéristiques des interventions et des lacunes quant à l'évolution de la colonisation et donc de la nature des interventions dans des sites régulièrement entretenus.

La solution la plus efficace en terme de dommages et de coûts semble donc se situer à un niveau de stock optimal bas correspondant, par exemple, à une réduction importante du stock de plantes en place, si possible mécaniquement, puis à un arrachage manuel régulier permettant un maintien de la colonisation à un niveau bas, garantissant de faibles nuisances et un coût total raisonnable.

Actions de transferts

Dans la mesure où le développement des deux espèces de *Ludwigia* était déjà bien identifié par de nombreux gestionnaires comme une difficulté de gestion, une grande partie de ces actions a consisté en la diffusion d'informations scientifiques et techniques issues, soit directement des investigations de recherche menées dans le cadre du présent projet, soit des contacts avec les gestionnaires partenaires du projet.

En particulier, les données obtenues sur la taxinomie des *Ludwigia*, facilitant leur différenciation, les capacités de colonisation de différents biotopes, dont les risques sur les prairies humides, la production de graines et de plantules et les risques d'extension associés, la production de biomasse en tant qu'éléments d'évaluation technique et financière des interventions à prévoir, ont fait l'objet de transferts d'informations dans différents contextes, et, autant que possible, dès que ces données étaient validées.

Les contributions des partenaires du projet à différents groupes de travail ou de pilotage, à des échelles administratives diverses (depuis des Syndicats Mixtes de gestion jusqu'à l'échelle du bassin Loire Bretagne) ont permis de proposer des protocoles communs d'acquisition de données pour faciliter leur intégration ultérieure et leur transmission à d'autres partenaires. Elles ont également permis de diffuser ces données dans les démarches de ces groupes au travers de différentes manifestations, réunions, *etc.*, destinées soit à informer en direct des publics divers, soit à coordonner des efforts de cartographie, de définition d'interventions de régulation ou d'informations au travers de plaquettes et documents divers.

Les réflexions menées en commun par les partenaires du projet entre les aspects ethnobotaniques, économiques et interventions de gestion ont enfin permis de mieux évaluer le mode de transmission souhaitable des informations sur la gestion concrète des *Ludwigia* et d'améliorer les échanges indispensables entre les acteurs de cette gestion.

Recommandations

Les objectifs du projet étaient explicitement de déboucher sur des inter-actions fortes avec les pratiques de gestion déjà en cours sur ces espèces ; les investigations menées dans ce cadre

ont démontré l'extrême variabilité subsistant dans les situations rencontrées, aussi bien en matière d'écologie des *Ludwigia* qu'en ce qui concerne les besoins de gestion. C'est pourquoi il semble indispensable que cet effort d'intégration d'approches convergentes, cumulant sciences du vivant, sciences humaines et sociales et interventions de gestion concrètes ciblé sur un tel taxon puisse continuer de manière à faciliter l'évolution des pratiques pour en améliorer l'efficacité et en limiter les impacts environnementaux.

Conclusions et perspectives

Les difficultés rencontrées dans la mise en œuvre de la gestion des *Ludwigia* restent évidemment de natures très diverses, scientifiques, techniques, réglementaires, organisationnelles, *etc.*

Les acquis en matière d'écologie de ces taxons, un des objectifs du projet, ont permis d'alimenter les bases de connaissances partagées entre les acteurs de leur gestion mais une part très importante de la relative lenteur de l'amélioration de cette gestion est la conséquence directe des difficultés de communication interpersonnelles et inter-groupes sociaux.

Ces difficultés de communication sont la conséquence des différentes représentations du problème par les partenaires de cette démarche et de la diversité des corpus de connaissances des mêmes, comme l'a bien démontré l'approche ethnobotanique réalisée pour analyser cette situation.

L'approche économique a permis d'identifier les paramètres indispensables à une meilleure prospective dans ce domaine mais devra être poursuivie en s'appuyant sur des analyses plus complètes des caractéristiques des interventions en cours pour espérer en dégager des éléments indispensables à une programmation sur du moyen terme.

En relation permanente avec le monde des gestionnaires, ce projet a démontré la nécessité d'un dialogue continu, réduisant autant que possible les solutions de continuité entre les différents domaines de recherche, d'une part, et entre recherche et actions de gestion d'autre part : la perpétuation de ce type de démarche sera très probablement garante de l'amélioration nécessaire des pratiques de gestion de nos environnements.

Principales références bibliographiques

- Dandelot A., Matheron R., Le Petit J., Verlaque R. & Cazaubon A. (2005). Variations temporelles des paramètres physico-chimiques et microbiologiques de trois écosystèmes aquatiques (Sud-Ouest de la France) envahis par des *Ludwigia*. C. R. *Biologies* 328: 991-999.
- Dandelot S., Verlaque R., Dutartre A. & Cazaubon A. (2005). Ecological, dynamic and taxonomic problems due to *Ludwigia* (Onagraceae) in France. *Hydrobiologia*, 551: 131-136.
- Dutartre A. (2004). De la régulation des plantes aquatiques envahissantes à la gestion des hydrosystèmes. *Ingénieries - E A T*, n° spécial *Ingénierie écologique*, p. 87-100.
- Dutartre A., Haury J., Dandelot S., Menozzi M.J., Ropars C., *et al.* Management of the invasion of two species of waterprimrose in France: an assessment (titre provisoire, article envisagé pour *Biological Invasions*).
- Dutartre A. & Menozzi M.J. (2005). De la gestion des plantes aquatiques envahissantes : intervenir pour quoi, pour qui, avec quelles modalités ? Ou comment agir malgré la variabilité des situations et des enjeux... Application à la gestion des jussies. Colloque International *Incertitude et Environnement, Mesures, Modèles, Gestion*, Arles, 23-25 novembre 2005. 14 p. (article soumis).
- Dutartre A., Oyarzabal J. & Fournier L. (2005). Interventions du Syndicat mixte Géolandes dans la régulation des plantes aquatiques envahissantes des lacs et des étangs du littoral landais. *Aestuarina*, n° 6, pp. 79-97.

L'invasion de la région méditerranéenne française par l'escargot *Xeropicta derbentina* : mécanismes, conséquences écologiques et agronomiques, perception socio-anthropologique

Coordinateur : Frédéric MAGNIN

Institut Méditerranéen d'Écologie et de Paléoécologie, UMR 6116 du CNRS, Université Paul Cézanne Aix-Marseille III

Participants

Sébastien AUBRY, Laurence KISS, Corinne LABAUNE, Sophie MARTIN & Thierry TATONI, IMEP - UMR, Université Paul Cézanne Aix-Marseille III

Jacques CABARET, Équipe *Écologie des Parasites*, INRA, Nouzilly

Annie-Hélène DUFOUR† & Guillaume LEBAUDY, IDEMEC, MMSH, Université de Provence

Annie GUILLER & Luc MADEC, UMR 6553 du CNRS, Université de Rennes I

Mots clés : dispersion – comportement – communautés – Holocène - cycle biologique

Summary

Xeropicta derbentina (Krynicky 1836) is a land snail in the family Helicidae, native to the eastern Mediterranean region including Croatia, Northern Greece, Bulgaria, Romania, the Caucasus and Turkey. This open-ground land snail, introduced to the south of France in the 1940s, was recorded initially in that region in 1949. Since the 1960s it has rapidly invaded most open environments in Provence, and a number of isolated and ephemeral populations have been reported hundreds of kilometres away from its current main French range.

This wide geographical range extension in a short time, coincides with large local productivity (with populations of *X. derbentina* often very dense, up to 10 350 snails m²), contradicts the classical view of the slow dispersal of land gastropods. The colonization of Provence occurred by stratified diffusion, where short-range active dispersal occurs side by side with long-range passive dispersal. Active dispersal is not as limited as previously thought. In the field, the capture–mark–recapture method recorded a maximum distance covered of 42 m in 6 months within a radius of 38 m from the original release point. Temperature and humidity, and therefore the time of year, influence the main type of dispersal. Dispersal is active during wet periods and essentially passive in dry and hot months. Heat avoidance behaviour is one of the mechanisms allowing passive dispersal. Passive dispersal via human activities is the main determinant of *X. derbentina* distribution within the landscape. In comparison to other species, *X. derbentina* is found more often in the vicinity of a communication route. Our results show that land snails can cover large distances in a lifetime.

Xeropicta derbentina possesses multiple mating and egg-laying sessions, involving successive hatching. Populations are mainly characterized by two growth stages, the first in spring when newly-hatched snails evolve into juveniles, and the second in late summer when they reach maturity. On the highest density populations, a biennial life cycle is observed for some newly-hatched snails that show an interrupted growth during summer and evolve into juveniles only in the second autumn. Moreover, this life cycle not only varies among plots but also at a 1-year interval within plots. Hence, the life span of *X. derbentina* is between 12 and 20 months, but can be extended up to 30 months according to whether hatching occurs early or late and whether they survive the first and second winters. *X. derbentina* is thus able to have various growth speeds and life spans, and appears to switch from an annual life cycle to a biennial cycle in response to population density or climatic conditions.

X. derbentina is found to be a thermophilous open-land species mostly inhabiting human-impacted habitats. It occurs in large populations in habitat characterizing the first stages of secondary successions, from cultivated crops to dense fallow lands. However, within a heterogeneous landscape and if enough time has allowed its dispersal, *X. derbentina* can be found in almost any kinds of habitat, such as garrigues and woodlands. Consequently, *X. derbentina* occurs in diverse land snail communities. At the local scale, its large populations could result in a significant decrease in species richness and diversity. At the regional scale, however, the introduction of *X. derbentina* seems to have increased land snail species richness.

In the same way, palaeoecological studies (*i.e.* Holocene snail assemblages and assemblages from more recent soil levels) allow us to situate the current *X. derbentina* invasion within a context of multiple snail invasions which have built Mediterranean open-ground communities since the Neolithic.

Résultats

1. Scientifiques

1.1 L'étude des mécanismes invasifs

Xeropicta derbentina (Krynicky, 1836) se trouve en Croatie, dans le nord de la Grèce, en Bulgarie, en Roumanie, dans le Caucase, sur la côte sud de la Crimée et en Turquie. Les populations du midi de la France correspondraient à la sous-espèce *homoleuca* Brusina, 1870, localisée en Croatie et en Istrie. Les circonstances de l'introduction dans la région d'Aix, dans les années 1940, restent totalement inconnues. Il reste également difficile de retracer pas à pas les étapes et les modalités de la colonisation. Celle-ci semble s'être accélérée depuis les années 1970 à cause d'une augmentation des flux routiers et de la fréquentation touristique estivale, conjuguée à un accroissement des friches et des zones périurbaines. *X. derbentina* se trouve aujourd'hui dans une grande partie de la région méditerranéenne française. C'est vers le sud-ouest, en Languedoc, que les populations sont plus clairsemées, probablement parce que la colonisation y est plus récente. Une petite population a été signalée en Alsace mais les possibilités d'établissement en dehors du domaine méditerranéen sont très limitées.

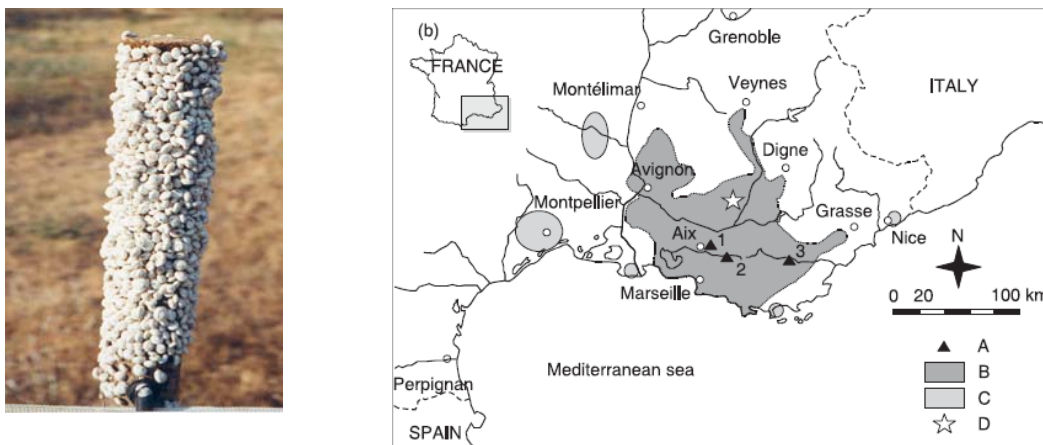


Fig. 1. (a) Estivation en grappe de *X. derbentina*. (b) Distribution de *X. derbentina* dans le sud-est de la France : A, premières mentions de présence (van regteren Altena 1960) 1 Tholonet – 1949, 2 Rousset – 1958, 3 Le Luc – 1958 ; B, répartition actuelle continue ; C, populations isolées ; D, site de Saint-Michel-l'Observatoire.

Contrairement aux colonies françaises, aucun polymorphisme n'est décelé dans chacune des deux populations croates analysées. Malgré la présence d'un même variant mitochondrial

dans la majorité des populations françaises étudiées, les clades identifiés à partir du réseau d'haplotypes obtenu révèlent l'absence d'association significative entre variation génétique et variation géographique. En raison du faible nombre de populations natives analysées et de la variabilité réduite du fragment mitochondrial retenu, aucune hypothèse ne peut être actuellement avancée concernant le nombre de points d'introduction et les moyens biologiques (flux génique / événements historiques) empruntés par l'espèce pour conquérir de nouveaux territoires. L'absence d'haplotype commun entre la France et la Croatie ne permet évidemment aucune hypothèse concernant l'origine des individus fondateurs.

X. derbentina est nettement localisée dans les milieux ouverts tels que les friches, les pelouses sèches, les pâturages, les cultures et les milieux rudéraux. Ces milieux représentent les principaux types d'habitat où *X. derbentina* former des populations très importantes. Une végétation assez ouverte pour laisser apparaître des plages de terre nue est un élément propice. Le fait que *X. derbentina* colonise les milieux rudéraux anthropisés est un élément favorisant le succès de son invasion. Lorsque le paysage est très hétérogène, des individus colonisent aussi des milieux un peu plus fermés comme les garrigues et les milieux préforestiers. Dans les habitats marginaux moins favorables, en altitude par exemple, les populations restent localisées dans les secteurs les plus fréquentés et les plus anthropisés.

Sous l'influence de la densité de la population, ou du microclimat, *X. derbentina* est capable d'adopter un cycle de vie tantôt annuel tantôt bisannuel. Notre étude suggère aussi la coexistence de ces deux cycles au sein d'une même cohorte d'individus infantiles. Un tel comportement opportuniste ajouté à un potentiel démographique très élevé, est susceptible de contribuer à l'efficacité de *X. derbentina* dans les processus d'invasion. C'est un trait que *X. derbentina* partage avec *Theba pisana*, autre escargot méditerranéen dont le succès invasif est considérable.

La capacité de dispersion active de *X. derbentina* n'est pas aussi négligeable que nous le supposions au départ. L'extension des populations en un an pourrait atteindre des valeurs bien supérieures à celles obtenues pour *T. pisana*. Notre étude détaille l'importance des conditions climatiques pour expliquer le phénomène de formation des « grappes » de *X. derbentina* en période d'estivation. Nous avons étudié également le « réflexe de perchage » de *X. derbentina* pendant cette même période : tombés au sol, ces escargots deviennent très vite actifs pour échapper à la chaleur ; ils peuvent alors monter et se fixer solidement sur n'importe quel objet (véhicule, marchandise, matériaux, sacs...) capable de les transporter plus ou moins loin. Comme conséquence de ce phénomène, nous avons montré que la présence d'une population en un lieu donné s'explique très largement par la distance aux voies de communication. 75% des relevés comportant *X. derbentina* se trouvent à moins de 100 mètres d'un chemin.

1.2 Conséquences de l'invasion

La richesse spécifique est supérieure dans les relevés contenant *X. derbentina*. Le plus souvent il n'y a pas de relation significative entre la richesse spécifique et l'abondance de *X. derbentina*. La diversité spécifique décroît de façon significative avec des effectifs de *X. derbentina* qui augmentent. Cependant cette relation n'explique en général qu'une faible part de la diversité spécifique (7 et 11%). De plus, ce sont donc bien les très grosses populations de *X. derbentina* qui peuvent avoir un effet négatif considérable au niveau local. C'est donc très localement que l'invasion par *X. derbentina* pourrait éventuellement entraîner la disparition d'espèces indigènes. Au niveau régional, il semble au contraire, que *X. derbentina* soit susceptible d'enrichir les peuplements.

Les résultats obtenus sur la succession temporelle des assemblages malacologiques contenus dans les sols reproduisent à peu près ceux de l'analyse synchronique précédente. Outre les données obtenues sur la nature des communautés préexistantes, cette méthode à

permis de confirmer, s'il en était besoin, le caractère très récent de la présence de *X. derbentina* en Provence.

L'étude des peuplements malacologiques holocènes et les changements qui les affectent, met en évidence une succession d'introductions ou de diffusion par l'homme de certaines espèces très proches de *X. derbentina* du point de vue de la systématique, de l'écologie et du comportement. Au total nous estimons à 5 ou 6 % le nombre d'espèces introduites depuis le Néolithique en France méditerranéenne. Mais ces espèces jouent un rôle particulièrement important du fait de leur caractère très commun dans les milieux ouverts et de la densité importante de leurs populations. Il est à noter qu'aucune extinction n'est venue « compenser » ces introductions.

Autre conséquence notable, *X. derbentina* apparaît comme un hôte intermédiaire très performant pour la transmission des strongles pulmonaires aux ovins. Cependant, si *X. derbentina* apparaît comme un hôte intermédiaire efficace, sa réceptivité aux protostrongles par infestations expérimentales ou en conditions naturelles, est en moyenne inférieure à celle de *Cerņuella virgata*. Il semble pourtant que la plus faible sensibilité de *X. derbentina* puisse être largement compensée, en conditions naturelles, par l'abondance de ses populations qui est sans commune mesure avec celles de *C. virgata*.

1.3 Perception socio-anthropologique de l'invasion

Comme dans tout le sud de la France, l'escargot est un animal généralement bien investi en Provence, et de longue date. *X. derbentina* a trouvé une place ambiguë, celle d'un animal inutile et porteur de symptômes du dérèglement de la nature. S'il ne porte pas de nom qui lui soit propre, il occupe cependant une place particulière, preuve que, malgré tout, l'espèce est assez bien identifiée du fait de certaines caractéristiques morphologiques et comportementales. La présence de *X. derbentina* est clairement perçue comme une invasion. Le sentiment d'envahissement diffère selon qu'on ait ou non à en subir les conséquences, et selon qu'on habite dans des zones urbaines ou à la campagne. Même lorsque les dégâts ne sont pas clairement identifiés, l'espèce reste suspecte du fait de son abondance. Il s'agit alors de prendre des mesures plus ou moins radicales.

Quel rôle peut donc avoir dans ce contexte la présence de *X. derbentina* ? Le rôle de symptôme d'un dérèglement biologique. Sur ce grand thème se développent de nombreuses rumeurs, et la prolifération serait ainsi liée à plusieurs facteurs : réchauffement climatique pollution locale ou plus globale, accident, introduction volontaire.

2. Recommandations

X. derbentina est aujourd'hui bien installée en Provence, moins en Languedoc. Il nous semble que son éradication serait aussi illusoire qu'inutile. Les conséquences agronomiques sont modestes dans un contexte de grandes cultures, ou lorsque la terre fait l'objet de labours réguliers. Si le sentiment de nuisance est surtout celui des usagers permanents ou temporaires de l'espace périurbain, c'est en partie parce que le phénomène touche avant tout les terres laissées en friche, les jardins, ou encore les environnements auxquels on réserve une « gestion minimale » qui convient parfaitement à *X. derbentina*. Cette gestion minimale élimine le labour et favorise incontestablement des populations importantes de *X. derbentina* en leur offrant un habitat optimum. L'enquête socio-anthropologique a montré que face à des populations importantes, l'une des réactions consistait à utiliser toutes sortes de produits mal adaptés et parfois peu efficaces, désherbants ou même deltaméthrine. Ce sont ces pratiques qu'il faut avant tout essayer de limiter.

Des recommandations peuvent être faites à trois niveaux pour (1) limiter la dispersion, (2) protéger les cultures et les troupeaux, (3) limiter localement la croissance des populations.

La limitation de la dispersion ne peut être aujourd'hui que très modeste : en Provence et en été, près de 1% des voitures portent au moins un individu de *X. derbentina*. Seule l'information, en particulier des touristes et des résidents temporaires, peut s'avérer utile. En agriculture, l'essentiel est de modifier autant que possible les pratiques culturales en délaissant les désherbants chimiques au profit des labours, principalement dans les cultures pérennes et les jardins d'agrément. En adaptant les pratiques de manière à ne pas créer l'habitat type « herbe rase plus ou moins sèche+sol apparent+arrosages », on n'élimine pas *X. derbentina* ; on en réduit cependant les populations à une taille raisonnable.

Conclusions et perspectives

Introduite dans le Var et les Bouches-du-Rhône à la fin des années 1940, *X. derbentina* est aujourd'hui durablement installée en Provence, et de façon plus sporadique en Languedoc. L'origine des populations françaises reste mal connue. L'analyse phylogéographique s'est heurtée à la confusion qui règne encore dans la systématique des hélicelles méditerranéennes. Une révision des espèces attribuées au genre *Xeropicta* est nécessaire. *X. derbentina* partage un certain nombre de traits biologiques et comportementaux avec *Theba pisana*, une espèce dont le succès invasif touche la quasi-totalité des régions méditerranéennes du globe.

Si la perception de l'invasion est considérable, son impact réel est en revanche modeste. *X. derbentina* est intégrée aux communautés de milieux ouverts. Seuls des populations à très forts effectifs peuvent avoir un effet défavorable sur la diversité au niveau local. Au niveau régional, et à la lumière de l'histoire des peuplements holocènes de milieux ouverts, *X. derbentina* apparaît comme une espèce de plus au crédit de la biodiversité régionale.

Principales références bibliographiques

- Aubry S., Labaune C., Magnin F., & Kiss L. (2005). Habitat and integration within indigenous communities of *Xeropicta derbentina* (Gastropoda: Hygromiidae) a recently introduced land snail in south-eastern France. *Diversity and Distributions*, 11: 539-547.
- Aubry S., Labaune C., Magnin F., Roche P., & Kiss L. (2006). Active and passive dispersal of an invading land snail in Mediterranean France. *Journal of Animal Ecology*, 75: 802-813.
- Kiss L., Labaune C., Magnin F. & Aubry S. (2005). Plasticity of the life cycle of *Xeropicta derbentina* (Krynicky, 1836), a recently introduced snail in mediterranean France. *Journal of Molluscan Studies*, 71: 221-231.
- Labaune C. (2001). L'invasion de la région méditerranéenne française par l'escargot *Xeropicta derbentina* : mécanismes, conséquences écologiques et agronomiques. *Thèse*, Aix-Marseille 3, Marseille.
- Labaune C. & Magnin F. (1999). Un escargot nouveau venu dans le Luberon et en Provence : *Xeropicta derbentina* (Krynicky, 1836). *Courrier Scientifique du Parc Naturel Régional de Luberon*, 3: 102-110.
- Lebaudy G. & Magnin F. (2006). Un petit escargot tout chaud... L'invasion de la campagne provençale par l'escargot *Xeropicta derbentina* : approche ethnologique. In *Ouvrage en hommage à Annie-Hélène DUFOUR* (eds M.-H. Guyonnet & C. Bromberger). Presses de l'Université de Provence, Aix-en-Provence.
- Magnin F., Martin S., Aubry S., Kiss L. & Labaune C. (submitted). Holocene introduced land snails in Mediterranean France: a key to the study of recent invasions? *Journal of Biogeography*.

Perception du caractère invasif attribué à certains rongeurs inféodés aux écosystèmes d'eaux douces

Coordinatrices : Catherine MOUGENOT & Laurence ROUSSEL

SEED, Sciences et gestion de l'environnement, Université de Liège, site d'Arlon (anciennement Fondation Universitaire Luxembourgeoise)

Mots clés : ragondin - rat musqué - espèce invasive - gestion des zones humides – piégeage - lutte chimique

Summary

The coypu (or nutria) and muskrat are two alien rodent species that were brought to Europe for their pelts. Having returned to the wild, they do not compete with native species (at least no study has shown this). On the other hand, they cause substantial damage to crops, river banks and river engineering works. That is why they have been classified as "vertebrate pests" and "game vermin" and French law has allowed them to be trapped and poisoned since 1979. This special situation set the guiding thread of our research, that is, the idea that people's representations of these animals cannot be separated from their representations of the measures that are taken to control them.

These pest control actions are relatively old, and the light that we shed on them could be extended to other invasive species. We show how they are organised in conjunction with two types of player – professionals and volunteers – and fit into two different worlds, namely, farming and trapping (or hunting), the former having given priority to chemical control and the latter to mechanical control methods.

Opposition to the application of toxic chemicals in the wild is increasingly frequent today. This led us to follow in real time the public debates that emerged in 2002 about the choice between traps and poison. This also gave our study an applied facet. Various questions effectively deserve to be asked, for example, "On what level should legislation be passed? With regard to which territories? Who should carry out the control measures and what techniques should be preferred?" These questions are linked to each other and our study cannot give any definitive answers to them. On the contrary, it reveals their complexity. From our observations it appears that trapping is not a "simple" alternative to chemical control and can have some unforeseen effects.

Switching from poisoning to trapping ultimately means sticking to an increasingly standardised technical approach that is out of phase with people's myriad representations of coypus and muskrats. These rodents are effectively seen to be scourges, but also cute animals, familiar animals, natural animals, wild animals, *etc.* These different representations can be expressed simultaneously by the same group, even by the same person, and the dissonance that our findings reveal raises the following fundamental question: With which animals do we wish to live in our modern society and what identities do we give them?

Our research was based on non-directed interviews of seventy-nine people whom we met in the course of four field missions carried out in the Poitou Marsh, Camargue, Brittany, the Loire Country, and northern France and belonged to the following groups: agricultural extension workers and technical organisations, wildlife managers, naturalists and/or scientists, administrators and policy-makers, hunters, trappers, and farmers. Our study also entailed bibliographic research (a search through the scientific and grey literature) and an eighteen-month review of the regional press.

Résultats scientifiques

Ragondin et rat musqué : une étude de représentations sociales.

Le ragondin et le rat musqué ont été importés en Europe, il y a une centaine d'années, pour le commerce de leurs peaux. Aujourd'hui, ils sont considérés comme espèces exotiques, mais comment ? Et par qui ? Notre travail consistait à réaliser une « *étude de perception* » (avec l'augmentation des problèmes liés à la gestion de la nature et de l'environnement, c'est là une demande qui est régulièrement adressée aux chercheurs en sciences sociales). Dans ce but, nous avons rencontré 79 personnes, lors de quatre missions dans des zones dites « *infestées* » : le Marais Poitevin, la Camargue, les pays de Loire et la Bretagne (pour le ragondin) et le Nord (pour le rat musqué).

A travers cette enquête, les représentations liées au ragondin et au rat musqué nous sont apparues plutôt négatives. En très bref : "*ils font des dégâts*" et : "*ils n'ont pas leur place dans la faune française*". Ces animaux semblent n'avoir que des ennemis et on pourrait presque là parler de consensus. Mais très vite, ces représentations nous sont aussi apparues diversement renforcées ou adoucies parce qu'elles sont imbriquées dans des liens multiples. Par exemple, dans le Marais breton, le ragondin est relié à l'attachement des habitants à leur marais et au fait qu'ils veulent régler cette question entre eux. Dans l'Avesnois, la représentation du rat musqué est connectée au programme de protection du bocage engagé par le parc régional naturel. En Camargue, la lutte contre le ragondin est à mettre en relation avec la gestion des niveaux d'eau, un problème sensible aux yeux des différents groupes de gestionnaires, *etc.*

Le premier résultat de notre étude consiste alors à dire que ces animaux sont représentés à travers des « *séries de liens* » qui articulent des éléments hétérogènes, c'est-à-dire des raisonnements pratiques autant que techniques, cognitifs, normatifs, symboliques ou identitaires. Ces séries suggèrent des visions du monde qui se partagent entre des descriptions de ce qui est, de ce qui devrait ou pourrait être. Le ragondin a ainsi été relié au campagnol terrestre lorsqu'on a fait la démonstration que les luttes chimiques menées contre ce dernier ont des effets sur la faune sauvage. Il a été associé aux cas de leptospirose, une maladie à laquelle on accorde une attention récente. En Bretagne, les actions de lutte ne peuvent être détachées de l'évaluation de la qualité des eaux de rivières, *etc.* Ces « *séries de liens* » sont assemblées sur différentes scènes, dont les échelles et les enjeux sont variables. Et chaque événement, en apportant son lot de nouvelles questions, est susceptible de bouleverser leur cohérence. Pour nous, il n'y a donc pas de représentation définitive à attribuer à ces animaux qui existent dans une toile de liens mouvants et interdépendants.

Entre piège et poison : des choix techniques et sociaux.

Les représentations liées au ragondin et au rat musqué ne sont pas non plus séparables des représentations des actions de lutte menées contre eux. Cet énoncé a occupé une place centrale dans l'ensemble de notre travail. En France, du point de vue juridique, le ragondin et le rat musqué ont été classés à la fois en tant qu'« *animaux nuisibles* » et en tant qu'« *organismes nuisibles* ». Pour ces motifs, ils peuvent être empoisonnés, piégés, mais aussi détruits par le tir (qui sont les trois modes principaux de destruction actuellement autorisés). Ces actions s'inscrivent dans les mondes que sont l'agriculture (protection des végétaux), la chasse et le piégeage. Mais aujourd'hui les pratiques d'empoisonnement et certaines pratiques de piégeage (notamment l'usage de pièges tuants) sont contestées.

Examiner l'évolution des actions de lutte contre le ragondin et le rat musqué est donc aussi une façon de comprendre les changements des modes d'encadrement du monde agricole, qui cherchent à se recentrer sur des missions liées à l'environnement et basées sur le conseil autant que sur le transfert de techniques. Et les pratiques de piégeage se transforment elles

aussi. Elles étaient auparavant centrées sur des actions de destruction individuelle, des relations de corps à corps entre un piègeur et un animal, tous deux « compétents ». Mais aujourd'hui, les piègeurs se regroupent en associations et ils revendiquent une légitimité nouvelle pour des actions en série qu'ils présentent comme une façon de lutter « écologiquement » contre les espèces invasives.

Depuis 2003, la lutte chimique est en sursis (arrêté du 8 juillet 2003). Elle n'est plus autorisée que dans des conditions « très encadrées » et en complément à d'autres moyens d'action, principalement le piégeage. Le débat et la contestation qui se sont exprimés autour de cette décision et la réorientation des actions du poison vers le piège nous ont conduites à identifier de nouvelles questions : dans quelles structures collectives ces actions peuvent-elles être mises en œuvre ? Par qui : bénévoles ou professionnels ? Et dans ce cas, par quel type de professionnels et comment seront-ils financés ? La généralisation du piégeage au moyen de cages (qui permet la sauvegarde des espèces menacées) pose aussi une interrogation cruciale : dans quelles conditions les milliers de ragondins et rats musqués sont-ils mis à mort ?

Des solutions très diverses coexistent actuellement sur le territoire français. Chacune d'elles explore à sa manière une diversité de demandes, en tentant de répondre à des questions nouvelles. Par exemple, si le piégeage est confié à des personnes en réinsertion sociale, comment celles-ci peuvent-elles être encadrées, dans un travail qui consiste prioritairement à tuer ?

Il apparaît ainsi - et c'est là notre second résultat - que toutes les solutions actuellement expérimentées engagent des choix techniques et sociaux qui sont interdépendants.

Place des connaissances scientifiques.

Notre recherche portait sur les représentations associées aux ragondins et aux rats musqués, et les actions de lutte menées contre eux en constituent un fil conducteur. Certaines de ces actions sont aujourd'hui contestées, et il nous semblait logique *a priori* d'examiner comment des connaissances scientifiques avaient pu les précéder et les évaluer. Ce point de rencontre entre connaissances et actions était pour nous à éclairer comme une étape complémentaire dans notre étude. Ce fut donc une surprise de découvrir que les études scientifiques récentes concernant ces animaux étaient peu nombreuses et/ou très localisées.

Nous avons aussi observé que le modèle classique - production des connaissances, élaboration d'une stratégie, mise en place des actions et suivi - n'était pas ou plus réellement d'application, alors que plusieurs questions restent régulièrement posées. Par exemple : ces animaux sont-ils porteurs d'un risque sanitaire significatif et font-ils des dégâts d'un niveau tel qu'ils justifient la poursuite des actions ? Et : comment vont évoluer ces populations animales en fonction du climat observé actuellement ? Dans le débat sur l'opportunité de supprimer le poison et de le remplacer presque exclusivement par des actions de piégeage et de tit, la nécessité de ces luttes apparaît comme une évidence non remise en cause.

Cette lacune nous a amenées à examiner d'autres exemples, dans lesquels les connaissances occupent, au contraire, une place centrale dans l'action. Le cas de l'éradication réussie du ragondin en Angleterre dans les années 80, l'évolution récente de la lutte contre le campagnol terrestre ou encore le suivi expérimental d'autres espèces animales montrent que la condition première de leur succès repose sur la constitution de réseaux hétérogènes de partenaires et leur implication dans la production de connaissances autant que dans leur utilisation.

Cet examen nous a amenées à un troisième résultat : lorsque les partenaires sont nombreux et très différents les uns des autres, les projets se construisent dans l'optique d'une gestion territoriale et non plus dans le cadre d'une filière spécialisée. Et surtout, ces projets se diversifient dans les dimensions qui sont prises en compte et dans les actions envisagées.

Recommandations

Actuellement, c'est le niveau national qui encadre juridiquement les conditions de toutes les actions de lutte contre le ragondin et le rat musqué. Les niveaux régionaux et départementaux assurent l'essentiel des financements ; au niveau départemental est définie la liste des espèces d'animaux nuisibles. Et au niveau local, des structures très hétérogènes (associations liées au monde agricole, syndicats mixtes, parcs, associations, *etc.*) prennent l'initiative des actions.

En fonction des résultats de notre étude, il semble que l'apport de chacun de ces différents niveaux pourrait être utilement réexaminé et reprécisé.

Le **niveau national** a pour vocation de garder un rôle central en matière de choix des méthodes à appliquer, de prévention des risques (dans l'utilisation de produits toxiques) et d'articulation avec les instances européennes. Il a aussi un rôle essentiel à jouer dans la collecte des données qui devraient porter non seulement sur les résultats des actions de lutte, mais aussi sur l'évolution des populations animales visées et sur les façons dont les actions sont menées. Toutes ces données doivent permettre d'orienter la politique nationale d'une part, et d'autre part, d'interroger et dynamiser tous les autres niveaux d'intervention.

A côtés de cela, des niveaux locaux devraient être plus résolument qu'aujourd'hui définis sur la base de **territoires**, quelle qu'en soit l'échelle. Cette dimension est cruciale car elle permet de prendre en compte les caractéristiques paysagères, biologiques, autant que les identités des habitants et des usagers. L'autonomie qui pourrait leur être accordée (dans le choix des méthodes par exemple) devrait s'accompagner d'une **double responsabilité** en matière de récoltes de données et d'actions à mener. Et ces structures devraient être constituées par des **partenariats ouverts** à tous acteurs intéressés. Elles devraient être garants de la reconnaissance des intérêts et identités de chacun, mais aussi de l'interdépendance existant entre tous et de la nécessité qu'il y a d'explorer différentes solutions et de justifier les décisions prises.

En bref, ces structures territoriales devraient pouvoir afficher une « **attitude réflexive** » par rapport aux questions : avec quels animaux veut-on vivre ? Comment ? Et si une lutte est décidée contre certains d'entre eux, à quelle échelle, avec quels objectifs et selon quelles modalités ?

Conclusions et perspectives

Ces questions interrogent les manières de vivre, les modes d'organisation sociale, les techniques, les lois et la gestion des territoires. Il apparaît alors que les débats sur les espèces invasives et le traitement qu'il faudrait leur accorder comportent une seule certitude - et c'est un paradoxe - : il n'y a pas de référence stable pour traiter ces problèmes qui sont l'objet d'arguments et de choix emboîtés. Ils sont en effet encadrés dans une interdépendance que l'on peut comprendre à partir de trois points de vue complémentaires. Elle se construit d'abord dans une histoire ou plutôt dans des histoires qui se relient les unes aux autres, comme des mémoires qui restent inscrites dans les actions qui s'esquissent. C'est aussi une interdépendance qui tient aux composantes spatiales de la dispersion de ces animaux et qui rend chacun solidaire des autres, au travers des actions de régulation qui sont éventuellement mises en place. Et puisque les choix qui sont posés ont des impacts sur la nature et sur les hommes eux-mêmes, c'est aussi une interdépendance entre choix techniques et sociaux.

En bref, nous sommes ainsi passées d'une conception engageant des représentations sociales inégalement partagées à une autre, devenue cruciale à nos yeux : la notion d'interdépendance ouvre de nouveaux chantiers et doit être travaillée en tant que telle.

Actions de transfert

Durant la durée de l'étude (2001-2004), nous avons suivi en temps réel le débat portant sur le choix entre lutte chimique et mécanique et participé à plusieurs comités techniques sur ce sujet, en apportant tous les éléments d'information que permettait de fournir notre enquête.

Communications orales

- Mougenot C. & Roussel L. "A qui appartient le ragondin ?" Marseille, séminaire *Sociologie, Anthropologie et Environnement : la place de l'animal*, 6-7 juin 2002.
- Roussel L. "Evolution of invasive population control: the case of the coypu (*Myocastor coypus* Molina) in France." 8^e colloque international *Rodens et Spacium*, Louvain-la-Neuve, 22-26 juillet 2002.
- Roussel L. "De la difficulté du contrôle des espèces invasives : le cas du Ragondin dans les espaces protégés." *Le réveil du DODO*, journées francophones de conservation de la biodiversité, Villeurbanne, France, 22-25 avril 2003.
- Roussel L. "From poisoning to trapping: some thoughts about muskrat and coypu control in France." 4th *European Pest Management Conference*, Parma, Italie, 9-12 septembre 2003.
- Mougenot C. "Ragondins, rats musqués, quelle vie ? Quelle mort ?" Séminaire sur le *Bien-être animal*, Fondation Universitaire Luxembourgeoise, Faculté agronomique de Gembloux, Université de Liège - Arlon, 5 novembre 2003.
- Roussel L. "La redécouverte du sauvage à travers une espèce envahissante : le ragondin." Colloque *Le symbolisme des animaux, l'animal "clef de voûte" dans la tradition orale et les interactions homme-nature*, Paris (Villejuif), 12-14 novembre 2003.
- Roussel L. "The management of invasive species, a scale problem? Application to the control of coypu (*Myocastor coypus*) and the muskrat (*Ondatra zibethicus*) in France." Biodiversity: state, stakes and future, Louvain-la-Neuve, 7-9 avril 2004.
- Roussel L. & Mougenot C. "Les actions de lutte contre le ragondin et le rat musqué - un répertoire multivarié, condition de leur durabilité." Colloque *Gestion durable des espèces animales*, organisé par l'O.N.C.F.S. Paris, novembre 2004.

Publications

- Roussel L. & Mougenot C. (2003). A qui appartient le ragondin ? *Espace et Société*, 110-111, pp. 225-247.
- Mougenot C. & Roussel L. (2005). To Poison or to Trap? The Ecologisation of 'Pest' Control. *Sociologia Ruralis*, 45, 1-2, 115-129.
- Mougenot C. & Roussel L. (2005). Peut-on vivre avec le ragondin ? Les représentations sociales reliées à un animal envahissant, à paraître dans *Natures, Sciences, Sociétés*.
- Roussel, L. & Mougenot C. (2003). From poisoning to trapping: some thoughts about muskrat and coypu control in France, to be issued. In C. N. Feare, E. Baldaccini & L. Nieder (Eds.), *4th European Vertebrate Pest Management Conference*. Parma: Filander Verlag eds.

Bibliographie

- Gosling M. (1989). Extinction to order. *New scientist*, 4: 44-49.
- Law J. & Hetherington K. (1998). Allegory and interference: Representation in sociology. <http://WWW.comp.lancaster.ac.uk/sociology/reskhj11.html>, 25/09/03.
- Lecomte J. (1989). Introduire, réintroduire, voilà la question. *Courrier de l'environnement de l'INRA* (6), 5.
- Magire L.A. (2004). What Can Decision Analysis Do for Invasive Species Management? *Risk Analysis*, vol. 24, 4, 859-868.
- McNeely J.A. (2001). *The great Reshuffling: Human Dimensions of Invasive alien Species*: IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.

Enjeux sociaux, politiques et culturels de la présence du Grand Cormoran (*Phalacrocorax Carbo*, L.) dans le bassin Rhénan et la zone des étangs lorrains.

Du statut d’oiseau migrateur à celui d’espèce invasive pérenne.

Coordinateurs : Colette MÉCHIN⁽¹⁾ & Maurice WINTZ⁽²⁾

⁽¹⁾ CNRS, UMR 7043 *Cultures et sociétés en Europe*, Strasbourg

⁽²⁾ Université Marc Bloch, Strasbourg

Participants

Thomas BEAUFILS, Département de néerlandais, Université Marc Bloch, Strasbourg

Yves MULLER, Ligue pour la Protection des Oiseaux (LPO) Alsace

Mots clés : bassin rhénan-Lorraine - cormoran - représentations - socio-anthropologie - politique européenne

Summary

Social, Political and Cultural Stakes of the Cormorant’s Presence in the Rhine Basin and in Lorraine’s Lakes and Ponds.

A changing status: from migratory bird to invasive perennial species.

This study suggests to consider as a “biological invasion” (in the popular sense) the increase in the population of cormorants hibernating - and currently nesting - in several non coastal areas (in Eastern France, in the Netherlands and around the Bodensee, in Germany, Switzerland and Austria). We deal with, and account for, complex situations which involve different specific factors: geographical, economical, social and cultural. These specific factors should be assessed so as to try and understand the preoccupations and expectations of each and everyone.

This research develops within a conceptual frame focusing on the study of the mentalities and tactics of specific human societies, emphasizing their discourses, their actions and their institutional structures. It is concerned with people living in areas which are remote from the seaside and their experience of birds whose migration - which to some extent was previously accepted - is now perceived as an economic risk for some people and as an “ecological” one for others.

Our approach is grounded in field studies, especially site visits (participating in bird counting, in the emptying of ponds with fish breeders, regular observation of amateur fishing contests, in situ observations with ornithologists, fishermen, *etc.*), meeting with institutional representatives (administrators, researchers, politicians), casual conversations (with wanderers, amateur ornithologists...), detailed interviews with “common people” and an in-depth study of publications on the subject. The extensive inquiry we have conducted thus accounts both for the strategic aspect of these situations and the way people perceive, analyze and experience the presence of numerous cormorants in their familiar space. Whereas our research has a resolutely transnational bias, we do not claim having been all over Europe. Such an exhaustive study would have demanded much expanded means. The regional focus on Eastern France (“Grand Est”) enabled us both to acquire an in-depth knowledge of local situations and to revisit the strategy devised in France for the past 15 years. In terms of results concerning the management of the problems generated by the increase in the number of cormorants, this study enables us to show variations concerning practices, structures (administrative, political, economic) and in the respective weight of social actors. It also

allows for a questioning of the concept of autochthonous species which underlies the social discourse when dealing with the idea of "invasion" - this is especially relevant to the concept of *heimische Arten* [indigenous species] instituted in German law. Whereas this notion is central because it underscores the construction of the theme of the invasive cormorant, it remains unseen by a type of expertise which is much too scientist and only gives a subsidiary position to the weight of society and social perceptions.

Résultats scientifiques et acquis

Cette étude permet d'exposer et de replacer dans leur contexte les variations à la fois des usages et des structures (administratives, politiques, économiques) et du poids des acteurs sociaux que génère la gestion du problème de l'augmentation du nombre de Grands Cormorans dans un espace non maritime : celui du Rhin Supérieur et de la région des étangs mosellans. De ce fait, elle a pu appréhender *in situ* des spécificités locales et élargir la réflexion par une comparaison avec les pays frontaliers (Allemagne, Suisse, Autriche et Pays-Bas) connaissant une situation identique à bien des égards. La variété des solutions adoptées (chassable dans certains cantons suisses, protégé mais chassable dans certains Länder allemands, strictement protégé aux Pays-Bas) montre que l'adaptation pragmatique aux situations concrètes, si elle ne résout pas globalement le problème, permet 1) de sortir du "tout science" (la culture d'ingénieurs définie par Lascoumes, 1994) ; 2) de considérer la négociation décentralisée (un "bricolage" de gré à gré) comme plus performante que la gestion centralisée et administrative adoptée par la France

Elle permet aussi de s'interroger sur le concept d'autochtonie des espèces qui sous tend le discours autour de l'idée "d'invasion" (particulièrement celle de *heimische Arten* [espèces indigènes] instituée dans la législation allemande). Cette notion, bien que centrale puisqu'elle rend perceptible la construction de la thématique (celle d'un cormoran "socialement invasif" alors que l'invasion biologique définie par les sciences de la nature ne concerne évidemment pas un tel migrateur) est occultée par une expertise trop résolument scientifique qui n'accepte le poids de la société (et de ses ressentis) que accessoirement. De ce fait, la situation en France semble particulièrement figée, non pas tant dans ses stéréotypes que dans son système d'appréhension de la situation : le comptage des oiseaux s'est institutionnalisé au cours des années comme enjeu de la détermination des tirs de régulation sur l'ensemble du territoire dans le but de "stabiliser les effectifs". La démarche et le mode de raisonnement mis en place pour gérer la situation sont caractérisés par un mode autoritaire et centralisateur. Ils conduisent à un dialogue de sourds entre des représentants de deux conceptions de la nature (l'une gestionnaire économique d'une nature maîtrisée, l'autre proposant une approche écologique –au sens scientifique du terme tel que défini par Barbault (2000 : 152) et accordant une place à des dynamiques spontanées de la nature). Bien plus, alors que, de l'avis unanime, ce sont les pisciculteurs, professionnels de la production de poissons d'élevage extensif qui sont en France le plus affectés par la présence du Grand Cormoran sur leurs étangs, ils sont statutairement peu audibles en dépit des "coups médiatiques" de quelques ténors dans les médias ou à l'Assemblée. Le fait que le dossier concernant le Cormoran est porté, en France, par la pêche dite "de loisirs" (sous responsabilité du Ministère de l'Ecologie) alors que les pisciculteurs sont assimilés à des agriculteurs (dépendant du Ministère de l'Agriculture) introduit une distorsion singulière dans la compréhension du problème et nuit à la cohérence de son appréciation. En terme de bilan, nous estimons que la crispation autour d'une définition dogmatique (à fonction incantatoire) de la situation ne correspond plus à la réalité : la notion des quotas de tir, établie au départ pour protéger les étangs de pisciculture extensive, a dérivé sur l'ensemble du territoire et vise à la réalisation des chiffres octroyés

(une notion d'efficacité de l'objectif de régulation des effectifs s'est substituée à celle de la légitimité des opérations)

En terme d'acquis, la démarche socio-anthropologique se place dans une perspective de maïeutique et de restitution des données plus que dans une logique de conseils directifs (en terme d'actions de transfert) ; En ce sens, outre une présence assidue aux réunions du « Comité de pilotage pour la régulation du Grand Cormoran » (Direction régionale et départementale de l'agriculture et de la forêt, Alsace) ont été réalisées des présentations dans des colloques (« Imaginaire et représentation du Grand Cormoran dans les sociétés européennes contemporaines », *Journées francophones de conservation de la biodiversité*, Villeurbanne, 22-25 avril 2003 ; « La controverse à propos d'un oiseau protégé : le grand cormoran », *Gestions durables des espèces animales*, ONCFS, Paris, 5-6 février 2004). L'équipe a également participé au séminaire *Zones humides intérieures* du Pilat 25-27 novembre 2004 par une présentation portant sur « Représentation du Grand Cormoran. Ebauche comparative entre l'Allemagne, la Suisse, les Pays-Bas et la France » et à la *Fête de la Science* à Strasbourg 14-16 octobre 2005 (poster et table ronde sous chapiteau)

Recommandations

L'intérêt de cette étude est sans doute de révéler que, sans se cacher derrière des "mentalités" irréductibles, les structures, politiques et administratives nationales en charge du dossier, semblent induire la construction même de l'objet : En France, il y a eu un déplacement sensible entre un souci de connaissance d'une population de la faune sauvage (au même titre que les comptages des différentes espèces hivernantes sur le Rhin effectués par l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage ou par des associations ornithologiques) et la constitution d'une base de données nationales permettant de déterminer *in fine* un système de quotas de tir par départements.

La dramatisation de la situation a été influencée par cette option à ambition mathématique. L'évaluation des populations hivernantes – et donc la production de chiffres "absolus" (ce n'est pas la progression, la diminution ou la stabilisation qui fait sens aux yeux de certains mais le chiffre en soi) – a pu alors être utilisée par des hommes "de terrain" qui ont alors souvent fait état, dans une utilisation rhétorique de l'arithmétique, de "progression exponentielle" des effectifs. Cette focalisation autour des nombres existe nettement moins dans les autres pays de l'espace de notre étude (Allemagne, Autriche, Suisse et Pays-Bas) où comptage et centralisation des données restent : 1) organisés par des ornithologues (le cormoran n'étant qu'une espèce comptabilisée parmi d'autres), 2) ne servent pas à déterminer un plan national annuel de tirs autorisés.

La spécificité française tient d'abord à cette gestion centralisée du problème par corps institutionnel interposé (régulation normative de type *top-down*) ; elle est ensuite, fortement marquée par l'importance des représentants de la pêche dans la mise en forme du dossier. Le débat, en effet, s'est focalisé rapidement sur un thème évidemment prioritaire (et fédérateur pour les pisciculteurs et les pêcheurs) concernant la consommation de poissons par le Cormoran. Ainsi l'estimation des dégâts provoqués dans le monde piscicole par l'abondance des cormorans est au cœur du problème, elle génère un débat de légitimité des "experts" qui court en filigrane semble-t-il dans les milieux concernés. Et c'est, pensons-nous, le mode de raisonnement, faisant appel d'une certaine manière au "sens commun" (constatation vs expérimentation) qui construit la controverse entre "experts" et la réitération de griefs autour de la pertinence des discours des uns et des autres.

L'idée qu'il faut encore et toujours plus de travaux scientifiques afin de trouver la solution aux problèmes que pose l'augmentation de la population des cormorans aboutit, dans la

logique de l'expertise telle que la définit Roqueplo (1996), à une impasse. En 1996 Lebreton et Gerdeaux concluaient déjà : « L'impact des Grands Cormorans existe, mais il n'a jamais été démontré qu'il soit préjudiciable à l'activité de pêche ou à la survie d'une espèce. La question est sans doute insoluble. Si on choisit en un site de mettre en place un dispositif expérimental irréprochable (plusieurs parcelles soumises à prédation, plusieurs témoins sans prédation...), les résultats seront satisfaisants pour les scientifiques mais ils ne seront démonstratifs, au mieux, que pour les milieux de caractéristiques très proches. Ils n'apporteront pas forcément une solution pour une politique de gestion globale. A l'inverse, *multiplier des études n'apportera jamais de résultats satisfaisants, et pas plus de solution pour des choix de gestion. Le problème est un conflit d'usages pour lequel la décision ne peut pas reposer sur la seule expertise scientifique.* » (1996 : 12).

Aborder un phénomène environnemental dans la perspective universaliste des sciences exactes aboutit donc à des postures idéologiques redoutables : comme quoi il faudrait "éduquer" les gens, voire "changer les mentalités" ; ou dit autrement, cela conduit d'une part à faire croire que s'attacher au particulier est source d'erreur méthodique, d'autre part que le social est secondaire, forcément trivial et doit se "gérer" en réunissant les partenaires, comme si la complexité des situations était soluble dans une franche discussion. (REDCAFE, 2004) Nous estimons, au contraire, que : 1) Ce n'est pas l'accumulation de connaissances sur les oiseaux (ni même sur les poissons) qui entraînera les décisions les plus appropriées que doit prendre la société et 2) qu'il convient de considérer comme central (et non comme problème périphérique) la dimension sociale et culturelle de toute approche environnementale. Ainsi, en l'occurrence, la connaissance (et la mise en débat) de la place, du rôle et des représentations des différents acteurs concernés par le grand cormoran, aurait pu contribuer à situer la problématique en d'autres termes qu'autour de la dispute à propos de la biologie de l'espèce.

Conclusions et perspectives

Cette étude résolument axée sur une démarche socio-anthropologique se situe, à sa manière dans la réflexion plus large concernant le statut des espèces sauvages (certaines protégées d'autres non). La non indemnisation des dégâts du cormoran aux pisciculteurs par l'Etat révèle le hiatus entre des postures antithétiques d'une part (producteurs de poissons vs naturalistes) mais d'autre part entre des représentations de l'oiseau jamais prises en compte dans la mise en forme du problème. Notre approche permet, entre autre, de rappeler quelques données bien oubliées de la relativité des représentations des humains touchant leur environnement. Ce souci nous permet d'affirmer qu'à propos du grand cormoran, il s'agit proprement d'un oiseau "différent" au Pays-Bas qu'en France : ici il s'agit d'une migration paradoxale parce que doublement inversée (ils viennent du Nord et en hiver) alors qu'au Pays-Bas son retour printanier est saluée au même titre que celui d'autres espèces, ici ce sont des volatiles "noirs", là des oiseaux en livrée nuptiale (soulignée de blanc) *etc.* Ce poids du rôle de l'imaginaire collectif fonctionne en filigrane dans la construction des déterminismes nationaux à l'œuvre dans la gestion du dossier « Grand Cormoran ». En cette matière notre étude transfrontalière donne des pistes non négligeables concernant la régionalisation des actions : évaluation des situations –et prise réelle de décisions– non centralisées (Suisse), gestion pragmatique des cas rencontrés (en Allemagne par exemple). L'approche non dogmatique des sujets environnementaux développée par plusieurs états est à méditer. Celui néerlandais où à des espaces strictement interdits (aux oies par exemple) correspondent des zones d'accueil obligatoires pour une gestion moins patrimonialisée du problème propose une sortie intéressante des conflits frontaux.

Principales références bibliographiques

- Méchin C. & Wintz M. La controverse en France à propos du Grand Cormoran. *Natures, Sciences, Sociétés* (en réécriture).
- Méchin C. Réflexion sur le sauvage dans les sociétés européennes. *Anthropozoologica* (en préparation).
- Wintz M. Le Grand Cormoran comme révélateur de mondes effectifs et mondes perceptifs. Actes du Colloque *Systèmes classificatoires et taxinomies* (en préparation).



Session 3

Invasions, paysages et écosystèmes

Impact du lamellibranche invasif *Dreissena* spp. dans le bassin de la Seine : modélisation écologique. **Josette GARNIER** (CNRS, Paris 6)

Invasion des marais salés intertidaux par un complexe d'espèces et d'hybrides de chiendent (appartenant au genre *Elytrigia*) et fonctionnement écologique des marais salés de la Baie du Mont Saint-Michel. **Jean-Claude LEFEUVRE, Virginie BOUCHARD & Éric FEUNTEUN** (CNRS, Université de Rennes)

Influence de la composition fonctionnelle des communautés alluviales sur leur résistance à l'invasion d'*Acer negundo*: l'exemple de la vallée du Haut-Rhône français. **Richard MICHALET** (INRA, Université Bordeaux 1)

Étude comparative de deux espèces végétales aquatiques invasives en France : *Elodea nuttallii* et *E. canadensis*. Stratégies adaptatives, facteurs écologiques, polymorphisme génétique des espèces. Contribution au contrôle du phénomène invasif. **Serge MULLER** (Université de Metz) & **Michèle TREMOLIÈRE** (CNRS, Strasbourg)

Rôle des systèmes linéaires (corridors fluviaux et routiers, cordons littoraux) dans le processus d'invasion par des végétaux exotiques. **Éric TABACCHI & Anne-Marie PLANTY-TABACCHI** (CESAC - CNRS)

La dreissène en Seine : vers la modélisation écologique de sa dynamique

Coordinatrices : Josette GARNIER & Maïa AKOPIAN

UMR *Sisyphé* 7619, UPMC, 4 place Jussieu, Boîte 123, 75005 Paris

Adresses électroniques : josette.garnier@ccr.jussieu.fr, maya.akopian@ccr.jussieu.fr

Tél. : 01 44 27 70 27 - Fax : 01 44 27 51 25

Mots clés : dynamique de populations de *Dreissena* - écosystèmes aquatiques – eutrophisation – anthropisation - modélisation

Summary

In the framework of the project « Impact of the invasive Lamellibranche *Dreissena* in the Seine River Basin : ecological modelling », we have i) studied the temporal dynamics of the larvae and adult populations of the *Dreissena polymorpha* in relation to controlling factors in the downstream sectors of the large canalized rivers of the « Marne and Seine » basins, ii) elaborated and validated a numeric tool for the estimation of benthic density and biomass of the organisms and iii) contributed to answer such questions as : What are the factors driving the emission of the *Dreissena larvae* and the colonization of the river beds ? Does the invasion modify the structure and the functioning of autochthonous benthic communities ? Studies specific to each phase of the life cycle of the *Dreissena* have been realized and links have been established between experimental results (i.e. *in situ* and from literature) and the environmental constraints (hydrology, temperature, trophic resources *etc.*). Finally the modelling approach has allowed to further analyse the results.

The study of the planktonic larvae at various stages (trochophore, D-veliger, pediveliger) consisted in analysing their fluxes and age-size structures (from 2001 to 2003) and showed that the larvae are able to cover a long distance before settling, 165 km at minimum from the spawning location. In the Seine, larvae have enough time for completing their planktonic cycle before settlement. Dispersion potential of *D. polymorpha* has remained very high despite a decrease of the larvae concentrations since 1995 : larvae annual fluxes in the downstream sector of the basin have been estimated to 10^{12} - 10^{14} larvae/year, mature larvae « ready » to settle representing 1-2 %. The main period for larvae production (April to October) often coincides with an algal development and a speed flow decrease. Taking into account the estimated growth rate (6-15 μ m/day), the water residence time and the larvae concentrations, generally increasing from downstream to upstream, the density of the larvae ready to settle is expected to be relatively higher at the outlet of the Seine sub-basins and in the median sector of its estuary.

The settling phase [*i.e.* from the planktonic to the benthic phase, *i.e.* « pediveliger » et « plantigrade »] stages] has allowed to determine (experiment with artificial substrates), dynamic parameters such as settling and mortality rates and growth rates of the benthic larvae, on the basis of the planktonic larvae ready to settle and the size distribution of the organism on the substrates (traps) exposed at the bottom for varying periods (14, 28 days and more). Short exposures (14 days) appeared to be more adapted for the calculations.

The study of the benthic population at a mesohabitat scale by dredging and diving sampling, showed a major role of the bottom substrate mosaic in the *Dreissena* distribution, possibly settling on the substrates (smooth artificial surfaces, blocks, and even coarse sands). These potentially settling surfaces reach more than 70% of the river bottom in the lower Marne Seine, up to the estuary. The benthic populations of *Dreissena polymorpha* are decreasing since 1995, a year characterised by a «demographical explosion » in the Marne.

Dreissena is accompanied by a diversified communities, mostly composed by other invasive species, recently observed in the Seine. Such species including *Corbicula*, would not significantly influence *Dreissena* populations in terms of competition, neither for the habitat, nor for the nutritional resource, at the observed densities at least.

A theoretical calculations, whose principle is to calculate the density (or biomass) of the benthic stocks of adult females from larvae fluxes, was validated by comparing the results with those obtained from dredging, a time consuming method. The calculations confirms the existence of a *Dreissena* colony in the surroundings of the Marne outlet (km 0-5), but reveal an other colony, a larger one, 50-75 km upstream. Finally, a mathematical module (DyNaMo) allows to calculate the seasonal variation of the settled adult biomass at one station, and rather well simulates the interannual variations; calculations by the model are also validated by field dredging investigations. This module has been used to explore the effect of changes in the nutritional resource and/or of the amount of larvae ready to settle.

As a whole, this study has allowed to quantitatively investigate the various steps of the life cycle of *Dreissena polymorpha*, this invasive mollusc which, besides its impact on the environment, is used as a « biological model » in other disciplines (ecotoxicology, etc.). *Dreissena polymorpha* shows a high vulnerability in unstable and disturbed lotic systems. As an « r » strategist, *Dreissena polymorpha* has been able to maintain during decades in the Seine basin, alternately proliferating or declining. Such a permanence is reinforced by human impact: connections between hydrographic networks previously isolated, chenalisation of river and regulation of water flow, etc.

Résumé

Dans le cadre du projet « Impact du Lamellibranche invasif *Dreissena* dans le bassin de la Seine : modélisation écologique », nous avons i) appréhendé la dynamique spatio-temporelle des populations larvaires et adultes de *Dreissena polymorpha* en relation avec les facteurs de contrôle des secteurs « aval » des grandes rivières canalisées du bassin « Marne et Seine », ii) construit et validé des outils numériques d'estimation des densités et des biomasses benthiques et iii) contribué à l'étude des facteurs qui conditionnent l'émission des larves et la colonisation des fonds des rivières. Nous avons également cherché à comprendre comment l'invasion modifie la structure et le fonctionnement des communautés autochtones.

Des études spécifiques ont été menées à chaque phase du cycle de vie de Dreissène avec l'objectif d'établir un lien entre les résultats expérimentaux (*i.e.* obtenus *in situ* et par la littérature) et les contraintes environnementales (hydrologie, température, ressources trophiques, etc.).

La cinétique des larves planctoniques de différents stades (trochophore, D-véligère, pédivéligère) a été étudiée par le suivi des flux larvaires et l'analyse de la structure en taille-âge (2001-2003) a montré que les larves peuvent parcourir, avant de se fixer, au minimum 165 km depuis l'endroit de la ponte. Au cours de leur trajet dans le continuum aquatique de la Seine, les larves ont suffisamment de temps pour accomplir leur cycle planctonique et sédimenter. La principale période de production larvaire (avril-octobre) coïncide souvent avec le développement algal et la baisse de la vitesse d'écoulement. Le potentiel de la dispersion de *D. polymorpha* reste très important malgré une baisse des concentrations larvaires depuis 1995, année d'« explosion démographique » dans la Marne. Les flux annuels des larves dans la partie aval du bassin sont estimés à 10^{12} - 10^{14} larves / an, les larves matures « compétentes » à la fixation représentant 1-2 %, les densités des larves compétentes étant les plus importantes au niveau des exutoires et de l'estuaire moyen de la Seine.

L'étude de la phase d'implantation [*i.e.* le passage de la phase planctonique à la phase benthique (stades « pédivéligère » et « plantigrade »)] a permis de déterminer (par pose de

substrats artificiels), des paramètres dynamiques tels que les taux de recrutement et de mortalité, la vitesse de croissance des larves benthiques sur la base de l'abondance des larves « compétentes » et de la distribution en classes de taille des densités des larves pour des expositions courtes de 14 jours, plus adaptées à ce type de calculs.

L'étude de la population benthique à l'échelle mésohabitationnelle (par dragage et prélèvements en plongée) a montré le rôle important de la qualité des fonds dans la distribution des *Dreissena*, les substrats favorables (surfaces lisses artificielles, blocs, et même sables grossiers) étant estimé à 70% des fonds dans la basse Marne et dans la basse Seine, jusqu'à son estuaire.

Une méthode théorique, basée sur la recherche des stocks benthiques des géniteurs à partir des flux larvaires, est validée par comparaison avec les résultats obtenus par la méthode de dragage, techniquement lourde et coûteuse en temps. Ce calcul semble confirmer l'existence d'une colonie de Dreissènes aux environs de l'exutoire de la Marne (km 0-5), mais situe une autre colonie plus importante à l'amont (km 50-75). Un module monostationnel permet en outre de calculer l'évolution saisonnière de la biomasse des adultes fixés en une station, calcul qui rend également bien compte des variations interannuelles, et est aussi validé par les investigations de dragages. Ce module a pu ainsi être utilisé pour explorer l'effet d'une modification de la ressource nutritionnelle et / ou de la quantité de larves aptes à se fixer.

Dreissena est accompagnée d'un peuplement diversifié et en grande partie composé d'espèces invasives récemment arrivées dans le bassin de la Seine. L'existence de ces espèces, *Corbicula* compris, ne semble pas influencer de manière significative les populations de *Dreissena* en termes de compétition, ni pour l'espace, ni pour la ressource nutritive aux effectifs actuels.

Invasion des marais salés interditaux par un complexe d'espèces et d'hybrides de chiendent (appartenant au genre *Elytrigia*) et fonctionnement écologique des marais salés de la baie du Mont Saint Michel

Coordinateur : Jean-Claude LEFEUVRE, professeur émérite
Muséum National d'Histoire Naturelle et Université de Rennes 1

Co-responsables : Virginie BOUCHARD⁽¹⁾, assistant professor & Eric FEUNTEUN⁽²⁾, professeur

⁽¹⁾ School of Natural Resources, The Ohio State University

⁽²⁾ Université de La Rochelle.

Coordination opérationnelle : Alain RADUREAU, ingénieur de recherche
ERT52 *Biodiversité fonctionnelle et gestion des territoires*, INRA, Université de Rennes 1

Participants

Alain BOUCHEREAU, Laurent LEPORT & Joan BAUDRY, UMR 6026 *Interactions cellulaires et moléculaires*, Université de Rennes 1

Marie-Andrée ESNAULT, Marie-Christine EYBERT, Thomas GESLIN, Aïcha REFOUFI & Loïc VALÉRY, UMR 6553, Université de Rennes 1

Alain CANARD, Frédéric YSNEL, Pascal LAFAILLE & Julien PÉTILLON, ERT52 *Biodiversité fonctionnelle et gestion des territoires*, Université de Rennes 1

Hervé FRITZ, UPR 1934, CEB de Chizé, CNRS

Emmanuel PARLIER, Université de La Rochelle

Mots clés : *Elytrigia pycnantha* (*Elymus athericus*) - espèce envahissante autochtone - marais salés - baie du Mont-Saint-Michel - fonctionnement des écosystèmes - gestion marais salés

Summary

The research that were conducted in Mont Saint-Michel Bay over more than 20 years have outlined a number of changes that are due on the one hand to « natural » erosion – sedimentation processes which provoke an increase of salt marsh surfaces and, on the other hand, to human activity that have direct effects (pastures, overgrazing) or indirect effects as eutrophication due to agricultural intensification in the catchments. Among these changes, the invasion of *Puccinellia maritima* low marsh plant community and of mid marsh *Atriplex portulacoides* communities by *Elytrigia pycnantha*, species usually characteristic of high marsh communities, represents a marking event of these last 10 years.

Genetic analysis showed that the *Elytrigia* population is homogeneous and capable of adapting to flood / ebb variations that characterise these marshes, from high marsh to low marsh. The resistance of this species to haline stress mainly depends upon the synthesis of an osmoprotector which concentration in the plant increases with the duration of the submersion. The ability of the plant to produce such molecules depends on the concentration and the availability of nitrogen in the water. In other words the biosynthesis is favoured by eutrophication as suggested by Dutch research teams which showed a relation between nitrogen storage and invasions by *Elytrigia* in Northern Europe.

The consequences are important in terms of biodiversity of invertebrates (intrusion of continental species and regression of some halophilic groups), and birds (invasion is favourable for the nesting of quails while larks are penalised). The global functioning of the bay is also modified as the high content of lignin limits decays processes and export of organic matter from marshes to coastal areas which induces changes in outwelling processes and, in turn, on shellfish culture. Nursery functions could also be curtailed by the invasion:

Elytrigia community appears to be less suitable habitats for *Orchestia gammarella*, a resident detritivorous resident amphipode which is the main prey for fish as the Sea bass (*Dicentrarchus labrax*). Therefore fish that forage in invaded salt marshes consume less food than in non invaded areas.

Simberloff recently outlined the originality of an approach that considers native species as invasive and, more particularly, that evaluates the impacts of this invasion at an ecosystemic level.

Principaux résultats

1. Résultats scientifiques

Depuis 1985, les marais salés de la baie du Mont-Saint-Michel, considérés comme les plus étendus des côtes atlantiques françaises, caractérisés par la diversité végétale la plus élevée, ont fait l'objet de recherches approfondies, destinées à compléter les recherches américaines initiées par Teal (1962) et formalisées par Odum et de la Cruz (1967) sur le rôle des marais salés -considérés comme abritant des communautés végétales parmi les plus productives du monde- dans le transfert de la matière organique décomposée et de nutriments vers le milieu marin, phénomène connu sous le nom d'outwelling. Ces recherches sur le long terme ont été menées dans le cadre de programmes soutenus en particulier par le CNRS (site-atelier puis zone-atelier) et par l'Europe (Lefeuvre 1993, 1996 ; Lefeuvre et Dame, 1994 ; Lefeuvre et Feunteun, 2004 ; Lefeuvre *et al.* 1994, 2000, 2003). C'est cette observation continue qui a permis de mettre en évidence au cours des 15 dernières années une extension de plus en plus rapide de l'espèce *Elytrigia pycnantha*, espèce dominante du haut marais vers les moyens et bas marais (Valéry, 2001). Cette propagation vers des zones soumises à des durées d'inondation plus importantes lors des cycles de marées est actuellement observée dans un grand nombre de zones humides côtières européennes au sein desquelles cette espèce forme un groupement monospécifique dense (Bockelman et Newhaus, 1999). La progression de cette graminée clonale indigène constitue l'une des modifications les plus spectaculaires au cours des 15 dernières années en zone littorale.

Les causes de l'envahissement

La taxonomie de ce chiendent maritime est compliquée par l'existence de nombreux hybrides intergénériques et l'absence de caractères évidents permettant de distinguer aisément les genres (au point que cette espèce a été désignée souvent en France sous les noms successifs *d'Agropyrum pungens*, *d'Elytrigia aethetica*, *d'Elymus aetheticus*, *Elymus pycnanthus*). Refoufi *et al.* (2001), utilisant la technique GISH, propose de désigner l'espèce envahissante en baie sous le nom *d'Elytrigia pycnantha* (= *Elymus aetheticus*). Des études antérieures ayant montré, grâce à l'utilisation des isoenzymes et des marqueurs RAPD, que la diversité génétique des espèces de chiendent tétraploïde (*Thinopyrum junceiforme*) et hexaploïde (*Elytrigia pycnantha*) est faible, Refoufi et Esnault (2005) ont estimé que l'évaluation de la diversité génétique inter et intrapopulation de l'espèce envahissante serait plus aisée en utilisant des marqueurs hautement polymorphiques tel les microsatellites. D'après elles, les *E. pycnantha* répartis sur les marais salés de la baie semblent former une population homogène. L'analyse PCA confirme une absence d'isolement par la distance qui est probablement due au fait que les graines originaires d'un même parent peuvent être dispersées par les courants de marée tout autour de la baie. La similitude génétique des populations de la baie suggère que ces populations n'ont pas été isolées pendant de longues périodes de temps. L'hypothèse de la différenciation génétique d'une population ou d'un hybride résistant mieux au stress halin que la population originelle du haut marais ayant été

écartée, plusieurs hypothèses pouvaient permettre d'expliquer cet envahissement. Parmi la toute première, figure l'exhaussement du sol des marais tel que le pensait Levasseur (1999). On sait en effet que la végétation peut atténuer l'énergie des marées et de la houle, ce qui favorise le dépôt de particules sédimentaires et empêche leur remise en suspension. En réalité, cette dissipation d'énergie (qui peut atteindre 4% par mètre) s'opère dans les 10 à 15 premiers mètres depuis les rives des chenaux et la limite inférieure des marais salés, provoquant des dépôts inégalement répartis à la surface des marais. Valéry (2006) a effectivement démontré que l'installation du chiendent se traduit par une élévation annuelle du sol de 2,12 mm supplémentaires par rapport aux secteurs toujours recouverts par *Atriplex portulacoïdes*, espèce dominante du moyen marais. Mais comme il existe un décalage d'environ 10 cm entre les deux phytocénoses, l'invasion actuelle du chiendent si elle était liée à une surélévation du marais correspondrait au minimum à plus d'un demi-siècle de sédimentation alors que l'invasion a débuté depuis seulement moins de 15 ans. Par contre pour Valéry, à plus long terme, l'augmentation de la vitesse d'élévation du marais salé consécutive à l'invasion du chiendent sera un agent majeur de l'évolution du système.

Il reste donc comme autre hypothèse, une capacité d'adaptation de l'espèce à un environnement changeant. Il s'agit en effet de comprendre comment cette graminée à priori peu tolérante à de fortes salinités peut coloniser des zones de moyen et bas marais, plus fréquemment recouverts par la marée. Leport *et al.* (2006) ont constaté que parmi les composés inorganiques, la teneur en potassium reste stable quelque soit la localisation des individus tandis que la teneur en sodium est plus élevée dans les feuilles âgées des individus situés en zone pionnière que dans celle des individus du haut marais. En ce qui concerne les composés nitrogenés pouvant être considérés comme jouant le rôle d'osmoprotecteurs, à savoir les principaux acides aminés libres détectés par HPLC -proline, glutamate, glutamine, aspartate, asparagine, et l'acide γ -aminobutyrique (GABA)- seule, la proline montre un accroissement significatif du haut marais (trace) vers le moyen marais ($10 \mu\text{mol.g}^{-1}\text{DW}$) et la zone pionnière ($35 \mu\text{mol.g}^{-1}\text{DW}$). Comme Olff (1992) considère que l'avantage compétitif d'*Elytrigia pycnantha* résulterait d'un enrichissement du sédiment en azote (fait confirmé par les expériences de fertilisation – NO_3^- et NH_4^+ - menées par Leendertse *et al.*, 1997 et par Van Wigen et Bakker, 1997), Leport *et al.* (2006) ont mis en culture des individus d'*E. pycnantha* dans différents milieux caractérisés par des teneurs nulles ou très élevées (200 mM) en NaCl et différentes concentrations en nitrate et ammoniac. Ils montrent ainsi que les plants soumis à de hautes concentrations en NaCl sont capables d'ajuster leur teneur en ion inorganique, gardant le potassium dans les parties jeunes, où la photosynthèse s'exprime pleinement et utilisant les autres parties de la plante, tiges et feuilles sénescentes, comme lieu de stockage pour le sodium. Cette stratégie permet à *Elytrigia* de maintenir un rapport K^+/Na^+ (environ 1 dans les plants recevant N) dans les tissus actifs sur le plan métabolique. En réponse à cette distribution d'ions inorganiques, *Elytrigia* semble accumuler principalement deux osmoprotecteurs, la proline et la glycine bêtaïne. Lorsque l'azote est déficient, les plants sont incapables d'accumuler de la proline dans un environnement salin et de synthétiser plus de glycine bêtaïne, surtout dans les organes âgés. Parallèlement, dans ces conditions, le rapport K^+/Na^+ descend en dessous de 0,6. Il semble par ailleurs que les plantes sont encore mieux à même de résister au stress salin lorsqu'elles utilisent de l'ammonium plutôt que des nitrates.

La tolérance au sel d'*Elytrigia* est clairement liée à une disponibilité en azote, vu à la fois sous l'angle quantitatif et qualitatif. La résistance au stress halin est associée à l'accumulation de composés nitrogenés connus comme osmoprotecteurs, à savoir la proline et la glycine bêtaïne. Cette analyse semble confirmer que l'augmentation des teneurs en composés azotés dans l'eau des rivières de la baie (passage de moins de 10 mg/l de NO_3^- à plus de 50 dans les eaux du Couesnon) ainsi que dans la nappe (remplacement des prairies naturelles des polders

récents par des cultures, en particulier maraîchage de plein champ) peut être largement impliquée dans cette invasion par *Elytrigia*, indicatrice d'un phénomène plus global qui a transformé en moins de 40 ans une baie sub-oligotrophe en système en voie d'eutrophisation (apparition également de marées vertes dans la partie Nord-Est de la baie).

Analyse des impacts au niveau des communautés et de l'écosystème.

Les conséquences de cette invasion sont nombreuses tant sur le plan du maintien de la biodiversité d'origine que celui du fonctionnement des marais salés modifiés par l'espèce autochtone envahissante *Elytrigia pycnantha*. (la désignation « d'espèce autochtone envahissante » ayant reçu l'agrément du spécialiste reconnu qu'est D. Simberloff, conférence MNHN, 2006).

Le peuplement d'Arthropodes, en particulier caractérisé par une faible richesse spécifique mais une originalité certaine résultant des fortes contraintes s'exerçant sur ce milieu (inondation périodique, salinité, ...), évolue d'une manière très contrastée selon les groupes :

- chez les araignées, la diversité et la densité totale sont plus fortes que dans le marais d'origine (Pétillon, 2005). Cette augmentation de la diversité est due au maintien (pour l'instant) des espèces présentes avant l'invasion et à la progression générale d'un grand nombre d'espèces continentales ;
- chez les insectes carabiques, quelques espèces halophiles sont favorisées par le nouvel habitat « chiendent » mais la progression d'espèces continentales est très faible ;
- chez les crustacés, la population du décomposeur *Orchestia gammarella* subit une forte diminution.

Ce dernier constat permet de mettre l'accent sur les changements fonctionnels induits par l'invasion des marais salés par le chiendent. Ainsi, la diminution du nombre d'*Orchestia* et les difficultés d'accès à la ressource (tiges « serrées ») font que cette espèce qui constituait l'essentiel de l'alimentation des jeunes bars de première année (Lefeuvre *et al.* 2000), est remplacée par l'espèce marine *Neomysis integer*, de même le polychète *Hediste diversicolor* remplace les *Orchestia* dans le régime alimentaire des gobies *Pomatoschistus minutus*. Dans les 2 cas la réplétion du tube digestif est moindre chez les animaux quittant le marais à *Elytrigia* que ce qu'elle est dans un marais à obione (Lafaille *et al.* 2005).

Chez les oiseaux nichant en marais salé, deux espèces au statut de conservation précaire sont différemment concernées. Il s'agit de la caille des blés, déjà inféodée au haut marais à *E. pycnantha* et qui bénéficie de l'extension de cette espèce à la fois pour la nidification et l'élevage des jeunes (régime alimentaire à base d'arthropodes). L'alouette des champs, très inféodée au marais moyen à *Atriplex portulacoïdes* et dont la population nicheuse était 4 à 5 fois supérieure à celle des autres marais salés connus voit les ressources en arthropodes nécessaires aux jeunes augmenter mais perd son habitat de nidification (Geslin *et al.* 2006).

En ce qui concerne les oiseaux migrateurs, l'espèce protégée d'oie *Branta bernicla bernicla* présente jusqu'à maintenant une constance de fréquentation sur l'un des marais salés de la baie depuis 10 ans, en dépit de la diminution d'un tiers de la population mondiale pendant cette même période. Toutefois, Valéry (2006) montre que les surfaces palatables disponibles sur ce marais (marais de Vains) n'ont cessé de diminuer, passant de 130 ha en 1984 à 86 ha en 2002, la progression du chiendent constituant le principal moteur de la diminution des surfaces propres à l'alimentation des bernaches. Pour cet auteur, la relative stabilité de la fréquentation dans de telles conditions révélerait la qualité du site d'hivernage (dérangement minime, sous-exploitation du gagnage à hauteur de 12% en 2002 et 25% en 2003-2004). Cependant, dans l'hypothèse du maintien de la vitesse d'avancée du chiendent de 5m/an, la capacité locale d'accueil du marais serait atteinte dans 10 à 20 ans.

Le non conformisme d'une approche (thèse Valéry, 2006) osant admettre qu'une espèce autochtone peut être considérée comme espèce envahissante est associée à une autre

démarche encore rarement développée à l'échelon international, l'approche écosystémique de l'impact de cette invasion. En ce qui concerne les flux de matières organiques (les échanges avec le milieu marin ont été évoqués ci-dessus à partir d'exemples pris chez les poissons), le phénomène prend davantage d'ampleur si l'on considère que « les marais salés sont la richesse de la mer », en clair si l'on évalue les conséquences de l'invasion sur le phénomène d'outwelling (Valéry *et al.* 2004 ; Valéry 2006). En effet, si la production primaire d'*Elytrigia* est supérieure de 50% à celle des marais supplantés à obione (*Atriplex portulacoïdes*) et rend possible l'exportation vers les eaux côtières de 2,25 kg/m² de matière organique sous différentes formes (figurées, MOP, MOD,...)(soit environ 400 g/m² de plus qu'*A. portulacoïdes*), l'hypothèse d'une altération qualitative est loin d'être négligeable : la teneur en lignine d'*Elytrigia* est très forte or l'efficacité du transfert du C vers la biomasse microbienne est très faible. La modélisation de ce flux de carbone révèle que seulement 30% du C contenu dans la lignocellulose sont convertis en biomasse microbienne. Seuls 8% du carbone constituant la biomasse des métazoaires proviennent de la lignocellulose, cette molécule représentant une source minime de carbone pour les chaînes trophiques malgré son importance quantitative.

2. Actions de transferts

Les scientifiques participants au projet, et tout spécialement les coordinateurs Jean-Claude Lefeuvre, Alain Radureau et Eric Feunteun, sont depuis longtemps impliqués dans des actions de transferts des connaissances acquises dans le cadre du site-atelier devenu zone-atelier « baie du Mont-Saint-Michel et ses bassins versants ». S'agissant spécifiquement du volet marais salés du programme de recherches, incluant donc les travaux sur l'invasion par le chiendent, l'investissement de l'équipe a concerné :

- l'opération de rétablissement du caractère maritime du Mont-Saint-Michel (sous la responsabilité de JC Lefeuvre (membre du C. Scientifique), participation à de nombreuses études depuis 1983) ;
- le « chantier » AOC moules et moutons de prés-salés : participation aux groupes d'experts diligentés par l'INAO ;
- Natura 2000 (site incluant la totalité des marais salés de la baie) : participation au comité de pilotage (installé le 31/03/2006) chargé de la mise en place du documents d'objectifs (DOCOB) ;
- Implication et soutien scientifique des coordinateurs dans de nombreuses instances (comité inter-bassins, association interdépartementale Manche-Ille-et-Vilaine,), se traduisant par un travail d'information en continu auprès des gestionnaires de la baie (élus, administrations, associations, ...).

3. Recommandations

L'importance des enjeux qu'il s'agisse de la conservation de la biodiversité, la protection d'espèces menacées, le maintien d'activités économiques comme l'élevage ovin, impose que des mesures curatives urgentes visant à contrôler l'extension rapide du chiendent soient prises, sans perdre de vue le fait que de vraies mesures sont nécessaires sur les bassins versants de la baie pour contrôler la qualité des eaux douces.

Parmi elles, il faut mettre en avant l'expérimentation qui est menée depuis 1996 dans la réserve maritime de chasse (qui englobe 700 ha de marais salés très concernés par le phénomène d'envahissement). Sur un site d'une cinquantaine d'hectares ayant fait l'objet d'aménagements destinés à améliorer l'accueil des oiseaux migrateurs, un broyage des zones de végétation haute (chiendent notamment) est effectué chaque année en fin d'été. Un entretien par le pâturage ovin vient en appui. Les résultats obtenus montrent clairement une régression des zones envahies (vitesse de recul d'un hectare/an, à comparer à la vitesse de

progression du chiendent dans le reste de la réserve de chasse qui est de 3,9ha/an sur la période 1991 / 2001).

Par ailleurs, au moment où une AOC moutons de prés-salés doit être obtenue pour la baie, il est important d'insister sur le fait que le pâturage par le bétail remet continuellement à zéro « l'horloge successionale », en maintenant les phytocénoses de début de succession caractérisées par la faible hauteur de leur canopée et par un couvert végétal riche en espèces palatables. Toutefois, les bovins semblent contrarier davantage la progression du chiendent. Par ailleurs, les communautés végétales pâturées par les bovins ont un rapport biomasse / nécromasse plus élevé que celles parcourues par les ovins. Enfin, l'évitement par les bernaches des secteurs pâturés par les moutons a souvent été évoqué. En définitive, un abaissement du niveau du sol de marais pour permettre à terme la recréation de marais « naturels » à obione combiné dans l'espace avec un ensemble de mesures telles que la réduction de la charge ovine sur certains secteurs, le fauchage, le développement du pâturage bovin seraient de nature à contrecarrer l'extension du chiendent en attendant que des mesures appropriées soient prises sur les bassins versants (limitation des flux de nutriments, azote en particulier).

Conclusions et perspectives

L'ensemble des conséquences évoquées, qui portent sur les changements structurels et organisationnels du marais, les modifications des réseaux trophiques, les régressions d'habitats compromettant l'expression de certains comportements et bloquant des phases essentielles du cycle biologique d'espèces inféodées à des marais salés naturels conduit à la mise en place de ce que définissent Hobbs *et al.* (2005) comme des « emerging ecosystems » ou « novel ecosystems ». Cette transformation profonde se traduit par des nouvelles relations avec les écosystèmes voisins, terrestres et marins.

Ce constat nécessite la poursuite sur le long terme du suivi des conséquences de cette perturbation du processus d'outwelling qui, outre des problèmes de changement qualitatif et quantitatif de la production marine des vasières et des systèmes sablo-vaseux pourrait avoir des incidences sur la production des ressources marines commercialisables.

Principales références bibliographiques

- Geslin T., Eybert M.C. & Radureau A. (2006). Influence of natural and anthropic perturbations on the distribution of salt marsh breeding birds in the Mont-Saint-Michel bay. Pages 23-30. In Feunteun E. & P. Miramand (guest ed.) Colloquium Ecological functioning of salt marsh estuarine systems and human societies. *Cah. Biol. Mar.* 47: 1-130.
- Lafaille P., Pétilion J., Parlier E., Valéry L., Ysnel F., Radureau A., Feunteun E. & Lefeuvre J.C. (2005). Does the invasive plant *Elymus athericus* modify fish diet in tidal salt marshes? *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 65: 739-746.
- Leport L., Baudry J., Radureau A. & Bouchereau A. (2006). Biochemical traits related to the adaptation to salinity of *Elytrigia pycnantha*, an invasive plant of the Mont-Saint-Michel bay. Pages 31-38. In Feunteun E. & P. Miramand (guest ed.) Colloquium Ecological functioning of salt marsh estuarine systems and human societies. *Cah. Biol. Mar.* 47: 1-130.
- Parlier E., Albert F., Cuzance P.A., Don J. & Feunteun E. (2006). Impact of vegetation structure dynamics and usage on the nursery function of West European tidal salt-marshes. Pages 47-62. In Feunteun E. & P. Miramand (guest ed.) Colloquium Ecological functioning of salt marsh estuarine systems and human societies. *Cah. Biol. Mar.* 47: 1-130.
- Pétilion J. (2005). Evolutions structurales, conservatoires et fonctionnelles de marais salés envahis par le chiendent : études de communautés d'Arthropodes en baie du Mont-Saint-Michel. *Thèse*, Université Rennes1, 171 pp.

- Pétilion J., Ysnel F., Canard A. & Lefeuvre J.C. (2005). Impact of an invasive plant (*Elymus athericus*) on the conservation value of tidal salt marshes in western France and implications for management: responses of spider populations. *Biological Conservation* 126: 103-117.
- Refoufi A. & Esnault M.A. (2006). Genetic diversity and population structure of *Elytrigia pycnantha* (Godr.) (Triticeae) in Mont Saint-Michel bay using microsatellite markers. *Plant Biol.* 8: 1-9.
- Valéry L. (2006). Approche systémique de l'impact d'une espèce invasive. Le cas d'une espèce indigène dans un milieu en voie d'eutrophisation. *Thèse*, Muséum National d'Histoire Naturelle, 261 pp.
- Valéry L., Bouchard V. & Lefeuvre J.C. (2004). Impact of the invasive native species *Elymus athericus* on carbon pools in a salt marsh. *Wetlands*, vol. 24, n° 2, June 2004: 268-176.

Influence de la composition fonctionnelle des communautés alluviales et de l'histoire des perturbations sur l'invasion d'*Acer negundo* : l'exemple des vallées du Haut Rhône français et de la Basse Garonne

Responsable : Richard MICHALET

UMR INRA 1202 *BIOdiversité, GÈnes et COmmunautés*, Équipe *Écologie des Communautés*,
Université Bordeaux 1, Bâtiment B8, Avenue des Facultés, 33405 Talence, France
Tél. : 05 40 00 88 95 - Fax : 05 40 00 33 26

Participants

Sylvain DELZON, Université Bordeaux 1

Jean-Jacques BRUN & Patrick SACCONI, CEMAGREF, Grenoble

Éric TABACCHI & Anne-Marie PLANTY-TABACCHI, UMR *LADYBIO*, Toulouse

Mots clés : approche historique - compétition – écophysiologie - forêts alluviales - modélisation spatiale

Summary

Acer negundo, a North-American maple introduced in Europe, has invaded the lower and middle parts of the Garonne and Rhone rivers. The upper parts of the rivers are characterized by a different functional composition and in particular the presence of common ash in both the Alps and the Pyrenees and of white alder in the Alps only. The invasive species occurs in the successional dynamic at the ecotone between pioneer willows communities and mature ash communities. The objective of our work was to check if the invasion of the lower parts of the rivers was due to a particular functional community composition and its competitive effects or its ability to tolerate disturbances. Two complementary approaches were conducted in order to test for these hypotheses: (i) an historical study of the colonization dynamic of the invasive coupled with spatial modelling, (ii) a field experimental approach of the competitive effects and responses of all tree species coupled with an ecophysiological analysis of species responses to fertilization, shade and disturbance, simulated in a common-garden experiment. The historical study was conducted on the Garonne and Adour River by the South-West team, whereas the field experimentations were designed on the Rhone River by the Bordeaux-Grenoble team.

Results from the South-West team showed that the alien was restricted to the lower and middle parts of the Adour and Garonne rivers, and rarely coexists with *F. excelsior*. The successional niche of the invasive maple appeared to be similar to that described on the Rhone River, at the ecotone between pioneer and mature species. The conclusions from the dendrochronological study were limited by the short lifetime of *Acer negundo*; however we did not observe an obvious actual colonization towards the upper part of the valleys from its centre of distribution localized in the middle part of the river. Overall community richness was not negatively affected by the alien, although there was an increase in the ruderal component of the community and a decrease in native tree species abundance with increasing alien's cover. Experimental results from the Bordeaux-Grenoble team demonstrated that the success of the alien was due to both a strong morphological plasticity in full resource conditions and a high shade-tolerance. Its ability to tolerate both shade and disturbance allows the species to arrive in advance to ash species below the canopy of willows where it is facilitated. Later on, *A. negundo* out competes the willows and facilitates itself. The alien remains in the succession in the lower and middle parts of the rivers together with *F. angustifolia* which exhibited a similar competitive ability. Our study brought evidences showing that the higher competitive ability of common ash might explain the invasion limit of

A. negundo in the Alpine foothills. However, the relative higher ability of the invasive to tolerate disturbances should allow it to dominate these environmental positions with increasing anthropogenic disturbances and in particular the opening of the ash community. Future studies should focus on the monitoring of the alien's dynamic at its upper limit on the valleys, together with experimentations designed on each side of this ecotone. An ecophysiological comparison of the native and introduced populations of the species will allow us to search for a likeable genetic basis to the particular functional traits of the species observed for the French populations.

Résultats scientifiques

1. Rappel succinct des objectifs

Acer negundo, espèce native d'Amérique du nord, s'est largement répandue dans les plaines alluviales de la Garonne et du Rhône. Des travaux préliminaires indiquent qu'*Acer negundo* occupe, dans la dynamique des communautés alluviales, une niche à l'interface entre les groupements pionniers (saulaies) et les formations matures (frênaies). Sur le Rhône l'espèce est peu répandue en amont de Lyon ainsi que dans les vallées alpines en général ; ces dernières se différencient de l'aval par une composition fonctionnelle des communautés originale et en particulier l'apparition d'*Alnus incana* et le remplacement de *Fraxinus angustifolia* par *Fraxinus excelsior*. Dans les vallées du sud-ouest l'invasion d'*Acer negundo* semble plutôt favorisée par l'histoire des perturbations. Le projet vise à tester deux hypothèses : l'invasion est-elle déterminée : (i) par la structure fonctionnelle des communautés et plus précisément par l'absence de compétiteurs ? (ii) par les perturbations et la « rudéralité » de l'espèce ? Deux approches furent proposées pour tester ces hypothèses : (i) une approche expérimentale de la compétition entre l'invasive et les natives, (ii) une approche historique de la dynamique d'installation d'*Acer negundo*, associée à une modélisation de sa distribution spatiale. L'équipe de Bordeaux s'est intéressée en priorité à la vallée du Rhône avec le CEMAGREF de Grenoble et l'équipe de Toulouse aux vallées de la Garonne et de l'Adour. Les deux équipes ont mis l'accent, soit sur l'approche expérimentale (atelier Bordeaux-Grenoble), soit sur l'approche historique et la modélisation (atelier Sud-Ouest).

2. Aspects méthodologiques

L'objectif de l'atelier « Sud-Ouest » est de replacer l'espèce dans le contexte successional : (i) l'érable se positionne-t-il en début ou en milieu de succession, (ii) sa distribution amont-aval s'explique-t-elle par la structure des communautés qu'il occupe, en particulier par la présence d'espèces concurrentes. Cette opération s'appuie sur deux démarches (i) l'analyse de la composition floristique des communautés envahies et la modélisation spatiale de l'érable, (ii) l'analyse dendrochronologique de la dynamique de colonisation de l'espèce. L'objectif de l'atelier « Bordeaux-Grenoble » est de répondre à la question suivante : le succès de l'invasive réside-t-il dans ses capacités de colonisation après perturbations ou dans ses capacités compétitives par rapport aux espèces indigènes. Nous avons choisi d'étudier expérimentalement : (i) les aptitudes compétitives de ces espèces *in situ*, en transplantant des semis des différentes espèces dans les différentes communautés alluviales, avec et sans strate arborescente, (ii) les performances des espèces le long des gradients abiotiques (ombrage, perturbation, fertilité), simulées en conditions semi contrôlées.

3. Résultats

Atelier Sud-ouest

Dans le Sud-ouest la distribution amont aval de la probabilité d'occurrence de l'érable *negundo* devient significative (> 0.1) au niveau du piémont et très significative (> 0.5) en aval. L'analyse des communautés envahies sur l'Adour et la Garonne révèle une coexistence avec les saules blancs en situation pionnière, et une coexistence avec les frênes (*F. angustifolia*, secondairement *F. excelsior*) et le peuplier noir (*P. nigra*) en situation post-pionnière. A l'échelle régionale l'impact de la présence de l'érable sur la richesse spécifique végétale n'est pas perceptible. La structure des communautés envahies signale en revanche un accroissement de la rudéralité. Sur l'Adour, l'érable *negundo* se distribue sur le cours médian avec une densité non nulle en deçà de 100 m d'altitude et une absence totale au-delà de 300 m d'altitude. L'espèce représente en moyenne 59% des arbres observés. La densité moyenne de l'espèce est de 489 individus par ha. Sa densité relative atteint un maximum au centre de son aire de distribution. Le diamètre moyen des troncs est relativement faible (16,7 cm), mais suit une tendance similaire. La densité des érables est négativement corrélée à la densité et à la richesse spécifique des autres espèces arborées. L'influence négative de l'espèce sur le couvert et la richesse de la strate herbacée est à peine significative. En revanche, il n'y a pas de relation significative entre la densité locale de l'érable et la richesse spécifique régionale du corridor. Les peuplements de l'Adour sont relativement jeunes (moyenne d'âge maximal : 30,5 ans). La croissance radiale moyenne sur le long terme est de 6,8 mm / an. Au cours du temps, cette croissance a significativement progressé (de 2 à 8 mm / an) entre les années 60 et les années 90, puis a diminué (de 8 à 5 mm / an) au cours des dix dernières années. Alors que les patrons de distribution des individus le long de la Garonne ne permettent aucune conclusion quant à l'existence d'un front de colonisation, il est probable que l'érable ait pu progresser simultanément vers l'amont et vers l'aval de l'Adour à partir du cours médian. La faible durée de vie des individus observés induit cependant une réserve quant à ces conclusions. La similitude des données dendrochronologiques obtenues sur l'Adour et la Garonne, deux bassins distincts, suggère que la croissance de l'espèce est davantage contrôlée par les conditions (en particulier le climat et l'hydrologie) régionales que locales (Fig. 1).

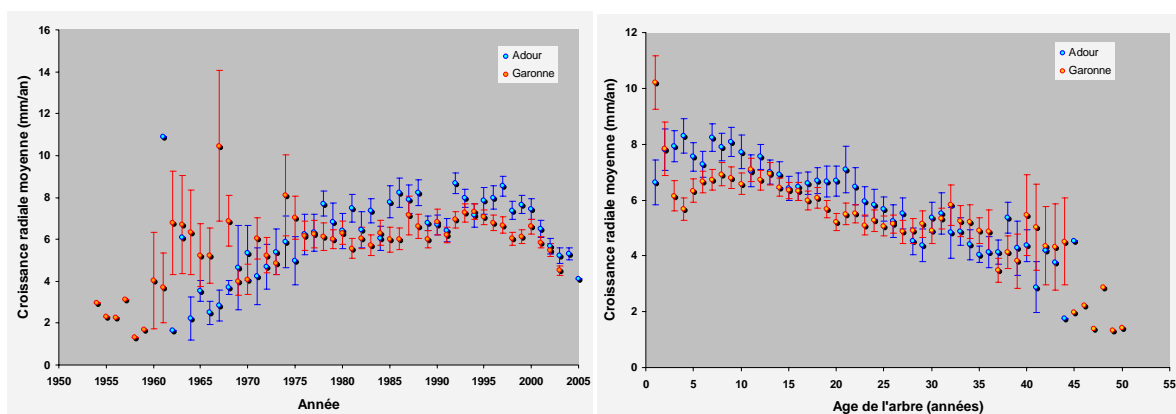


Figure 1. Croissance radiale moyenne d'*Acer negundo* sur l'Adour et la Garonne pour la période 1960-2006 (gauche) et évolution de la taille moyenne des cernes avec l'âge des individus (droite).

Atelier Bordeaux-Grenoble

Les résultats provisoires de l'expérimentation sur le Rhône montrent que l'érable répond de façon intermédiaire à l'effet de la canopée forestière, avec une réponse positive à la canopée (facilitation) dans le milieu le plus perturbé (saulaie) et dans sa propre communauté et une réponse faiblement négative (compétition) dans la frênaie et dans l'aulnaie (Figure 2).

Le saule lui a toujours une réponse négative à la canopée, qui s'accroît le long du gradient successional, alors que le frêne a une réponse globalement neutre à la canopée, voir positive dans la saulaie. L'aulne n'a été transplanté que dans sa propre communauté mais il répond de manière équivalente au frêne dans cette communauté. Les effets compétitifs (ou facilitants) des espèces sont en accord avec leurs réponses aux interactions. En effet, l'érable intercepte la lumière de façon intermédiaire entre d'une part le saule et d'autre part le frêne et l'aulne (Figure 2).

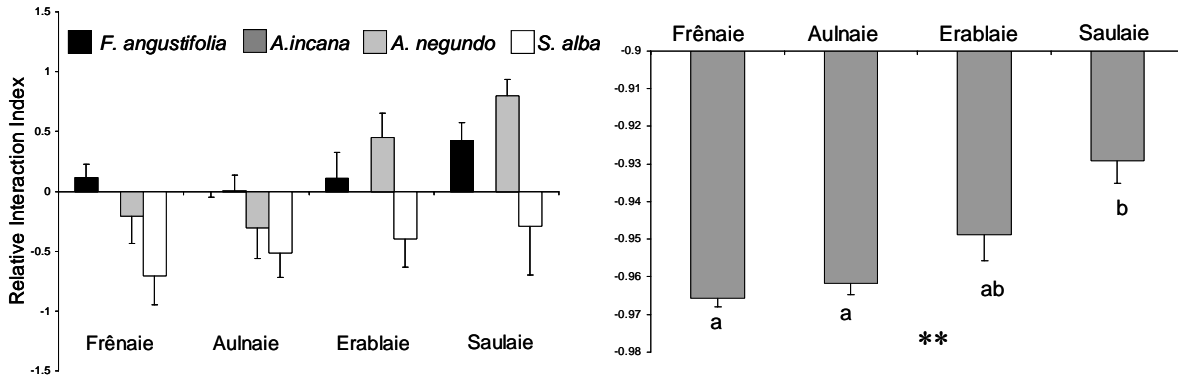


Figure 2. Réponse compétitives des transplants à la canopée forestière (survie, à gauche) et effets compétitifs des arbres adultes (RII calculé sur la lumière transmise, à droite).

En conditions contrôlées le taux de croissance de l'invasive est supérieur à celui des natives dans des conditions de ressources non limitantes (pleine lumière et fertilisé, Fig. 3). Nous avons observé une interaction *perturbation* * *espèce* significative ($F = 4$, $P < 0.01$), due à une plus faible diminution de performance de l'érable negundo sous perturbation (excision foliaire). Cet effet est particulièrement marqué dans les lots fertilisés. *Populus*, *Salix* et *F. angustifolia* ont des taux de croissance négatif dans le traitement d'ombrage extrême, alors que ceux de l'érable et de *F. excelsior* sont respectivement proches de zéro et positifs (Figure 3).

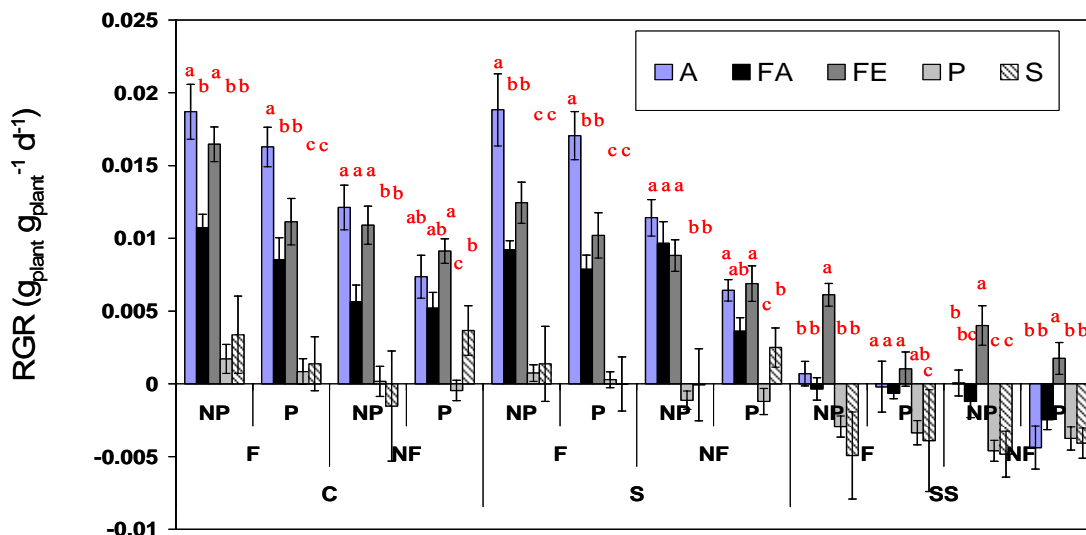


Figure 3. Taux de croissance de d'*Acer negundo* (A) et de quatre espèces natives (FA, *Fraxinus excelsior* ; FE, *F. angustifolia* ; P, *Populus nigra* ; S, *Salix alba*). C, contrôle ; S, simple ombrage et SS, double ombrage ; F, fertilisé et NF, non fertilisé ; P, perturbé et NP non perturbé.

Les mesures écophysiologicals effectuées en conditions contrôlées et en conditions naturelles mettent en évidence que les performances photosynthétiques de l'érable negundo sont plus faibles que celles des espèces natives (résultats non présentés) et que les teneurs en azote par unité de surface foliaire étaient plus faibles chez l'espèce invasive que chez les espèces natives, aussi bien en conditions contrôlées qu'en conditions naturelles (résultats non présentés). Force est de constater que le taux de croissance élevé de l'espèce invasive ne peut pas être expliqué par les traits physiologiques (A_{\max} et N_a). Les mesures de biomasse ont permis de montrer que la surface foliaire totale et la surface massique des plants étaient supérieures chez l'invasive, particulièrement en pleine lumière avec fertilisation (résultats non présentés). Nous pouvons donc affirmer que le fort taux de croissance de l'érable est expliqué par une grande surface foliaire, lié à une plus grande allocation du carbone à la partie aérienne et particulièrement à la surface assimilatrice. La grande surface foliaire de l'érable doit lui permettre d'exclure par compétition les espèces natives (effet d'ombrage).

Actions de transferts

Ce travail fut réalisé en collaboration avec l'ONF (site de Brégnier-Cordon) et la Réserve Naturelle de la Platière pour le Rhône. Une présentation orale fut effectuée au démarrage de notre expérimentation devant le Conseil Scientifique de la réserve. Lors de la remise du rapport final, nous exposerons les résultats aux gestionnaires et aux collectivités locales dans le cadre de conférences.

Recommandations

La recommandation principale qui ressort de notre travail est de proscrire les coupes forestières notamment dans les frênaies (*F. excelsior*) et aulnaies (*A. incana*) de la partie amont des vallées, afin d'éviter l'invasion de l'espèce dans un secteur où la composition fonctionnelle des forêts matures ne devrait pas lui permettre de s'installer en absence de perturbation. Dans la partie planitiaire des vallées l'espèce peut s'implanter en absence de perturbations de par une composition fonctionnelle plus favorable, mais les coupes forestières ne peuvent qu'accentuer son invasion.

Conclusions et perspectives

Les résultats de l'atelier Sud-Ouest ont permis de confirmer que l'espèce invasive se localise en aval du Piémont Pyrénéen et ne coexiste ainsi que rarement avec *F. excelsior*, espèce plutôt caractéristique des vallées Pyrénéennes. Dans ces vallées du Sud-ouest la niche successionnelle de l'espèce est assez conforme à celle décrite sur le Rhône, à l'interface entre les espèces pionnières et les espèces de fin de succession. L'approche dendrochronologique, aux conclusions cependant limitées par la faible durée de vie des individus, n'a pas montré de colonisation actuelle évidente vers l'amont depuis son centre d'introduction qui semble se situer au cours moyen des cours d'eau. L'espèce n'affecte globalement pas la biodiversité des communautés mais entraîne leur rudéralisation et la diminution de l'abondance relative des autres espèces arborescentes. Les résultats expérimentaux de l'atelier Bordeaux-Grenoble ont démontré, en accord avec les patrons décrits par l'atelier Sud-ouest, que le succès de cette espèce invasive réside dans sa dualité fonctionnelle, une forte plasticité morphologique en condition de ressources non limitantes et une forte tolérance à l'ombre. Sa tolérance à l'ombre et son aptitude à tolérer les perturbations lui permettent de devancer les frênes sous le couvert des saules où sa survie est facilitée. Elle élimine par la suite les saules par effet compétitif et se facilite elle-même. Elle peut persister sur le long terme dans la partie aval des cours d'eau

en coexistant avec le frêne à feuilles étroites à aptitude compétitive similaire. Notre étude a clairement démontré que la plus forte tolérance à l'ombre et aptitude compétitive du frêne élevé pouvaient expliquer la limite de colonisation de l'invasive au niveau des piémonts pyrénéens et alpins. Cependant la plus forte aptitude de l'espèce à profiter des perturbations devrait lui permettre d'occuper ces communautés en cas de perturbations d'origine anthropique (coupes forestières de la frênaie). Au niveau des perspectives, nous proposons de privilégier un suivi de la dynamique de l'espèce au niveau de sa limite amont de distribution, associé à des expérimentations de part et d'autre de cette limite pour éventuellement confirmer ses premiers résultats. Une comparaison écophysiological des populations de l'espèce dans son aire d'origine et dans les vallées d'introduction est également envisagée pour rechercher d'éventuelles bases génétiques à cette dualité fonctionnelle démontrée dans notre étude pour les populations françaises.

Principales références bibliographiques

- Dréan J.-M. (2004). Réponse de l'érable exotique invasif *Acer negundo* L. et des frênes autochtones *Fraxinus excelsior* L. et *F. angustifolia* Vahl. à quelques facteurs environnementaux. DEA *Écologie des Systèmes Continentaux*, Université Paul Sabatier, Toulouse III (responsables A.-M. Planty-Tabbachi & R. Michalet).
- Lamarque L. (2006). Comparaison des aptitudes écophysiological d'une espèce invasive, *Acer negundo*, à celles des espèces natives associées. Rapport de stage de Master 2 *Fonctionnement et Modélisation des Ecosystèmes Terrestres*, Université Bordeaux 1 (responsable S. Delzon).
- Pagès J.-P. (2003-2004). Approche expérimentale de l'invasion biologique d'*Acer negundo* dans la vallée du Haut Rhône français. Post-Doc CEMAGREF Grenoble (responsable J.-J. Brun).
- Saccone P. (2006). Place de feuillus non conservatifs dans la dynamique d'anthroposystèmes perturbés : cas d'un système alluvial et d'un système montagnard. *Thèse*, Université Joseph Fourier, Grenoble (responsables J.-J. Brun et R. Michalet).
- Signarbieux C. (2005). Etude comparée de la croissance et de la tolérance à l'ombre d'une espèce invasive *Acer negundo* et des espèces alluviales natives. Rapport de stage de Master 2 *Fonctionnement et Modélisation des Ecosystèmes Terrestres*, Université Bordeaux 1 (responsables R. Michalet et S. Delzon).
- Tessier M. (2002-2003). Analyse régionale de la diversité des communautés à *Acer negundo* sur la vallée de la Garonne. Post-Doc UMR CNRS 5172 LADYBIO, Université Paul Sabatier, Toulouse III (responsable E. Tabbachi).

Étude comparative de deux espèces végétales aquatiques
invasives en France : *Elodea nuttallii* et *E. canadensis*.
Stratégies adaptatives, facteurs écologiques, polymorphisme génétique
des espèces, contribution au contrôle du phénomène invasif

Coordinateur scientifique : Gabrielle THIEBAUT

Université Paul Verlaine de Metz, Laboratoire *Biodiversité, Fonctionnement des Ecosystèmes*, Avenue
du Général Delestraint, 57070 Metz

Adresse électronique : thiebaut@univ-metz.fr.

Tél. : 03 87 37 84 26 - Fax : 03 87 37 84 23

Responsables scientifiques : Serge MULLER⁽¹⁾ & Michèle TREMOLIÈRES⁽²⁾

⁽¹⁾ Université de Metz, EA3939 Laboratoire LBFE

⁽²⁾ Université de Strasbourg, UMR MA 101 ULP / ENGEES, Centre d'Ecologie Végétale et
d'Hydrologie

Participants

M. H. BARRAT-SEGRETAIN, G. BORNETTE, B. CELLOT & A. ELGER, Université de Lyon, UMR
5023 *Écologie des Hydrosystèmes Fluviaux*, Équipe *Dynamique des communautés végétales*

G. THIEBAUT & F. DI NINO, Université de Metz, EA3939 Laboratoire LBFE (doctorant, sur fonds
propres)

P. LAURENT & G. HAAN-ARCHIPOF, Université de Strasbourg, UMR MA 101 ULP / ENGEES,
Centre d'Ecologie Végétale et d'Hydrologie

Mots clés : élodées - dynamique - répartition - stratégies adaptatives - polymorphisme
génétique

Summary

E. nuttallii colonizes nowadays all metropolitan France ponds and streams, except all
around the Mediterranean Coast, whereas *E. canadensis* is widespread in France. The
monitoring of *Elodea* species for several years did not show any phase of new colonization by
the well-established populations in the East of France, but both *Elodea* are still spreading
species in some localities.

A genetic polymorphism was established at interspecific and at intraspecific levels.
The colonization dynamics and the success of these two invasive species depend both on the
plant species and on the features of habitat. For example *E. nuttallii*'s populations growing in
oligotrophic water were long and thin, while plants growing in mesotrophic water were
shorter and more robust, with a greater leaf surface.

The success of invasive species has also been attributed to the ability to displace other
species by direct competition. Particularly, the biological traits of *E. nuttallii* enable it to out
compete its congeneric species:

Laboratory experiments have established a rapid vertical growth for *E. nuttallii* to quickly
reach the water surface, whereas *E. canadensis* had a lateral development. The morphological
variation of *E. nuttallii* was also investigated along an eutrophication gradient in a stream. *E.*
nuttallii has also a higher growth rate than *E. canadensis* in most trophic and light conditions
tested. These characteristics enable this species to form a canopy shading the other
macrophytes.

E. nuttallii is less sensitive to intra and interspecific competition than *E. canadensis*, as
demonstrated through indoor experiments. Moreover, *E. nuttallii* is more resistant to
drawdown than *E. canadensis*. When detached from the parent plant, fragments have a higher

survivorship and higher flotation time than fragments from *E. canadensis*; these traits are essential for the dispersal and colonization abilities of the species.

Introduced plant species that became successful invaders appear often more vigorous and taller than their conspecifics in the native range. We conducted field surveys to investigate whether populations of the invasive aquatic plant in Europe *E. nuttallii* differ with respect to their morphology in the native and introduced range, respectively. Despite considerable variation between populations within continents, there were pronounced differences between continents. The populations were taller in Europe than in North America. The apparently better performance of this invasive species in Europe may be the result of changed selection pressures.

Control of aquatic plant invasions is often very difficult. In the case of *E. nuttallii*, which spreading causes some disagreements in aquatic ecosystems, hand-pulling caused a drastic reduction of biomass during only one year. The species also recolonized quickly channels submitted to a several weeks drawdown. Moreover, despite a higher palatability of *E. nuttallii*, herbivory did not reduce significantly the surface colonized by this species.

In the context of the global changes, *Elodea* species could be replaced by more thermophilous invasive aquatic plants such as *Ludwigia sp* or *Lagarosiphon major* in the North of France. Stronger enforcement of laws and an intensive education and outreach effort are needed to prevent further introductions of invasive aquatic plants.

Résultats

1. scientifiques

1.1. Distribution et dynamique de colonisation des élodées en France

Les résultats de notre enquête ont montré que *E. canadensis* est présent dans 44 départements et *E. nuttallii* dans au moins 31 départements (Figure 1). Les peuplements d'élodées sont le plus souvent de petite taille. Toutefois des proliférations récentes importantes d'élodées ont été signalées, empêchant la pratique d'activités nautiques. 14% des sites ne sont colonisés que par une espèce (*E. canadensis* ou *E. nuttallii*). Sur les autres sites, la diversité floristique est plus importante, et peut aller jusqu'à 9 espèces d'hydrophytes tels que *Myriophyllum spicatum*, *Callitriche sp.*, *Potamogeton sp.*, *Lemna sp.*, *Ranunculus peltatus* ou encore *Zannichellia palustris*. Ces données soulignent la colonisation de tout le territoire français par *E. nuttallii*, exception faite du pourtour méditerranéen et de la Corse.

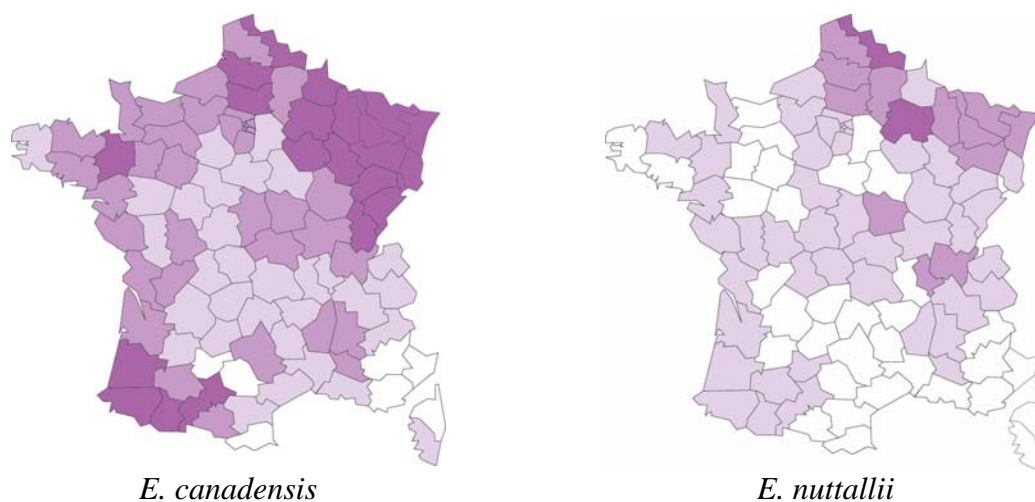


Figure 1. Estimations de la répartition des élodées en France. Rose clair : moins de 10 localités ; rose moyen : de 10 à 100 localités ; rose sombre : plus de 100 localités dans le département. Source : Muller et Thiébaud, 2004.

1.1.1. Zone Atelier : bassin rhodanien

E. nuttallii est en progression sur de nombreuses stations du bassin rhodanien, et elle remplace parfois rapidement *E. canadensis*. Cependant cette dernière réapparaît parfois sur des stations où il avait disparu depuis plusieurs années, sans doute grâce à la dynamique des crues qui assure une répartition des espèces en mosaïque de taches, empêchant les espèces a priori les plus envahissantes comme *E. nuttallii* d'envahir tout l'espace disponible.

1.1.2. Zone Atelier : Vosges du Nord

La dynamique de colonisation d'*E. nuttallii* se traduit non pas par une augmentation du nombre de sites colonisés dans les Vosges du Nord mais par une augmentation de l'abondance des peuplements de cette espèce et par le remplacement localement des populations d'*E. canadensis* par *E. nuttallii*. L'extension actuelle d'*E. nuttallii* peut conduire l'espèce à constituer à elle seule la strate inférieure d'une communauté végétale et à s'opposer ainsi au développement des autres espèces autochtones.

1.1.3. Zone Atelier : Plaine d'Alsace

Dans 3 stations de la Plaine d'Alsace sur les 11 recensées, on note une progression de *E. nuttallii* au cours de la période d'étude au détriment des autres espèces. Dans d'autres stations, on note un taux d'accroissement nul, voire une diminution des peuplements. Dans la plupart des sites étudiés, il n'y a pas eu d'expansion de *E. nuttallii* au cours de la période d'étude (2003-2005); l'espèce est parfois même en régression par rapport aux autres macrophytes présents. *E. nuttallii* est favorisé par une alimentation fluviale et un substrat plus vaseux, les deux variables apparaissant corrélées dans la zone d'étude. En revanche les variables chimiques et notamment la trophie ont peu d'influence sur la colonisation des sites par l'une ou l'autre des espèces d'élodée.

1.2. Etude génétique des populations

Les populations des Vosges du Nord sont clonales. Dans le cas de la Plaine d'Alsace, il existe un polymorphisme génétique important avec 6 populations différentes de *E. nuttallii* identifiées dans 9 sites échantillonnés. Le nombre de chromosomes de *E. canadensis* et de *E. nuttallii* est de 52 pour chacune des espèces.

Une étude de la variation du protéome en fonction du niveau trophique a été conduite chez les deux espèces d'élodées dans des eaux peu minéralisées (Vosges du Nord). Elle a montré des modifications dans l'accumulation des polypeptides. Chez les populations d'*E. nuttallii* prélevées dans le milieu le plus eutrophe, 50 polypeptides voient leur concentration augmenter alors que seulement 15 voient leur concentration diminuer, mais le fait le plus remarquable reste l'apparition de deux polypeptides supplémentaires (Bianchi 2003). Sur les 32 couples de primers, 4 primers *EcoR1* (*EcoRI*-AGA, *EcoRI*-ATG, *EcoRI*-AGT et *EcoRI*-ATC) et 5 primers *MseI* (*MseI*-CAC, *MseI*-CAT, *MseI*-CTT, *MseI*-CTG et *MseI*-CAG) mettent en évidence du polymorphisme génétique interspécifique et intraspécifique.

1.3. Réponses adaptatives des élodées aux contraintes environnementales

- *Trophie* : Des études sur le terrain ont montré que les élodées poussant dans les eaux oligotrophes sont longues et minces, alors que les plantes se développant dans les eaux mésotrophes sont plus petites et plus robustes et possèdent une surface photosynthétique plus importante. Des expériences en laboratoire ont montré que des stratégies d'occupation du milieu diffèrent en fonction de la phénologie et de la trophie. *E. nuttallii* colonise la colonne d'eau avant d'atteindre la surface, alors que *E. canadensis* se développe latéralement. Le taux de croissance de *Elodea nuttallii* est supérieur à celui de *E. canadensis*. *E. canadensis* produit davantage de ramifications et *E. nuttallii* davantage de racines.

- *Lumière* : Dans des conditions de laboratoire, la croissance de *E. canadensis* est ralentie par une diminution de l'intensité lumineuse, contrairement à celle de *E. nuttallii*. L'augmentation de la trophie n'affecte pas la longueur des tiges mais permet l'augmentation de biomasse de *E. nuttallii*. Il est probable qu'en conditions eutrophes c'est la compétition pour la lumière qui influence fortement le remplacement de *E. canadensis* par *E. nuttallii*, les différences dans l'alimentation en nutriments venant en seconde position. La croissance rapide de *E. nuttallii* doit lui permettre de former une canopée faisant de l'ombre à *E. canadensis* et inhibant ainsi le développement de cette dernière.

- *Flottaison* : La capacité de flottaison de fragments végétatifs des deux espèces d'Elodées a été testée en laboratoire. Pour tous les types de fragments, *E. nuttallii* a un temps de survie et un temps de flottaison significativement plus longs que ceux de *E. canadensis*. Ces capacités constituent évidemment un facteur très favorable à l'hydrochorie et sont donc un facteur supplémentaire d'explication des capacités invasives de *E. nuttallii*.

- *Résistance à l'exondation* : des tests en laboratoire ont montré que *E. nuttallii* résiste mieux à l'exondation que *E. canadensis*. D'autre part la période de canicule de l'été 2003 a eu pour conséquence l'exondation quasi-totale d'un ancien chenal de l'Ain (affluent du Rhône) colonisé par *E. nuttallii* qui y est habituellement une des espèces les plus abondantes, avec un recouvrement proche de 100% sur de grandes surfaces (Figure 2). Des relevés réguliers de l'abondance de la végétation dans cet ancien chenal avant et après cet épisode ont permis de montrer que la recolonisation de *E. nuttallii* a été extrêmement rapide (quelques semaines).

1.4. Compétitions intra et interspécifiques

Lorsque les deux espèces *E. canadensis* et *E. nuttallii* poussent ensemble, la croissance de l'une limite la croissance de l'autre espèce par interactions compétitives. *E. nuttallii* est moins sensible que *E. canadensis* à la compétition inter- et intraspécifique. Les traits morphologiques d'histoire de vie peuvent expliquer la plus grande compétitivité et la plus grande efficacité de *E. nuttallii* dans la colonisation et l'occupation d'un habitat.

Les deux espèces d'Elodées ont des stratégies compétitives assez différentes. La figure 3 montre que l'augmentation de la vitesse de croissance de *E. nuttallii* se traduit par un accroissement de la longueur des entre-nœuds, de la longueur totale et par une diminution de la masse volumique et de l'investissement foliaire. En conditions favorables, *i.e.* quand le recouvrement par *E. canadensis* est faible, *E. nuttallii* accélère donc sa croissance alors que *E. canadensis* augmente son nombre de tiges. L'avantage compétitif de *E. nuttallii* par rapport à *E. canadensis* pourrait provenir de cette différence de comportement.

1.5. Comparaison biogéographique entre les populations européennes et nord-américaines

Une comparaison basée sur les traits morphologiques mesurés sur le terrain, entre les populations dans leur aire d'indigénat (Canada, Etat de New-York) et dans leur aire d'introduction (France, Belgique, Suisse), a été effectuée. Les populations nord-américaines apparaissent moins vigoureuses que les populations européennes. Elles se caractérisent notamment par une plus petite taille et par une surface foliaire plus faible que celles des populations introduites.

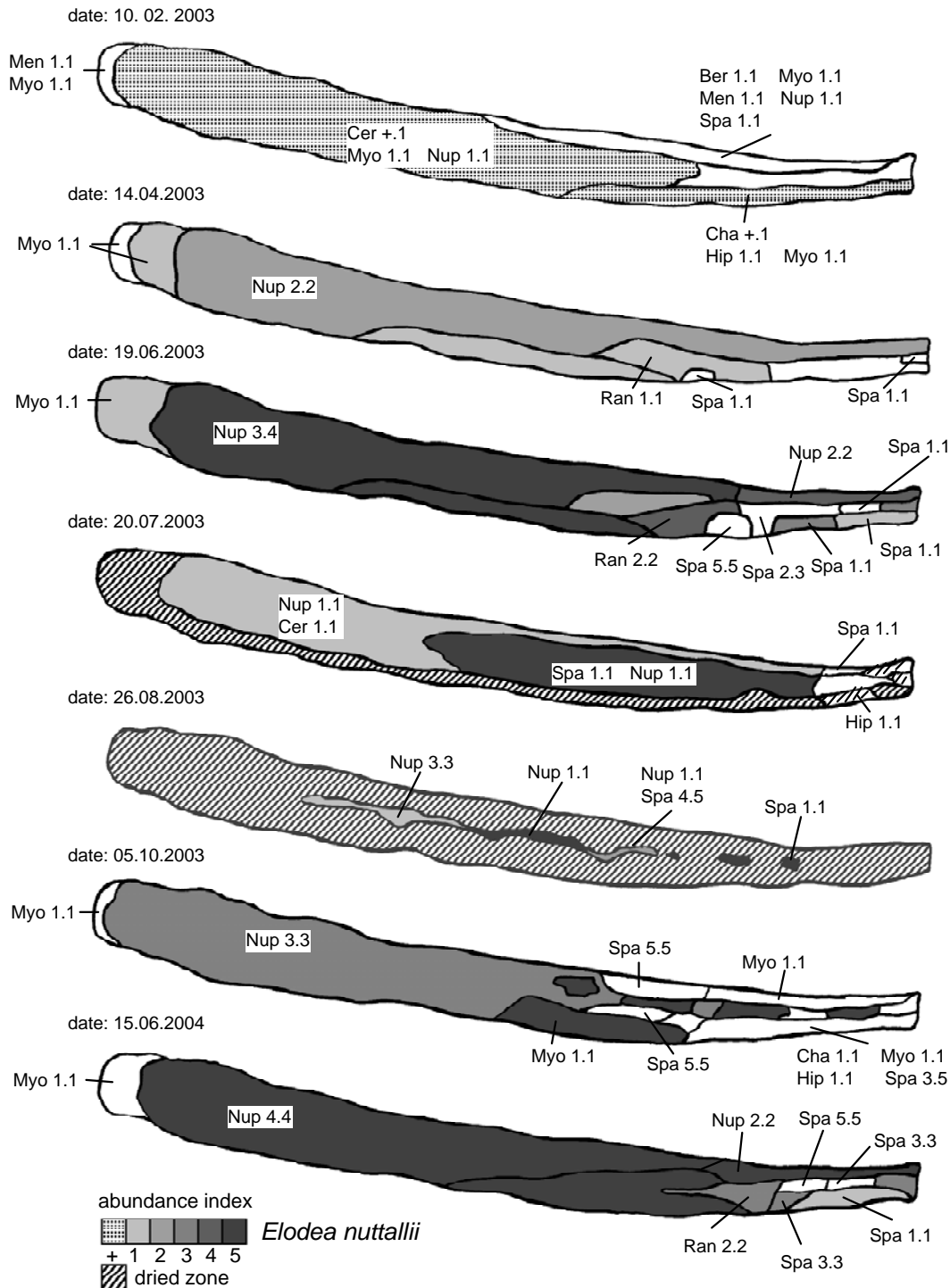


Figure 2. Cartographie de l'abondance de *Elodea nuttallii* et d'autres espèces de macrophytes sur la station du Planet en 2003 et 2004. Barrat-Segretain & Cellot, en préparation.

1.6. Essai de régulation des populations d'élodées

E. nuttallii est plus sensible aux herbivores que *E. canadensis*. Ainsi en laboratoire la présence des herbivores Gastéropodes (*Lymnaea stagnalis* L.) a diminué les enracinements et la biomasse finale de *E. nuttallii*, et dans une moindre mesure la surface colonisée par *E. nuttallii*, par rapport aux témoins cultivés sans herbivores. Cependant, la palatabilité de *E. nuttallii* est relativement faible par rapport à d'autres espèces (Elger *et al.* 2004). En milieu naturel, il est probable que les herbivores généralistes ne consomment pas *E. nuttallii* dans des proportions importantes (figure 4). L'herbivorie ne constitue donc sans doute pas un agent de

contrôle biologique efficace en soi. En revanche il serait intéressant de l'utiliser en complément d'autres techniques de contrôle. L'arrachage manuel à la fin de l'hiver, permet de réduire très fortement le développement des élodées dans la rivière et de maintenir une faible colonisation du site par *E. nuttallii* la première année, mais dès l'année suivante le site est recolonisé à 80%. Une exondation de plusieurs semaines ne permet pas non plus de limiter l'invasion de *E. nuttallii* sur les stations envahies par cette espèce.

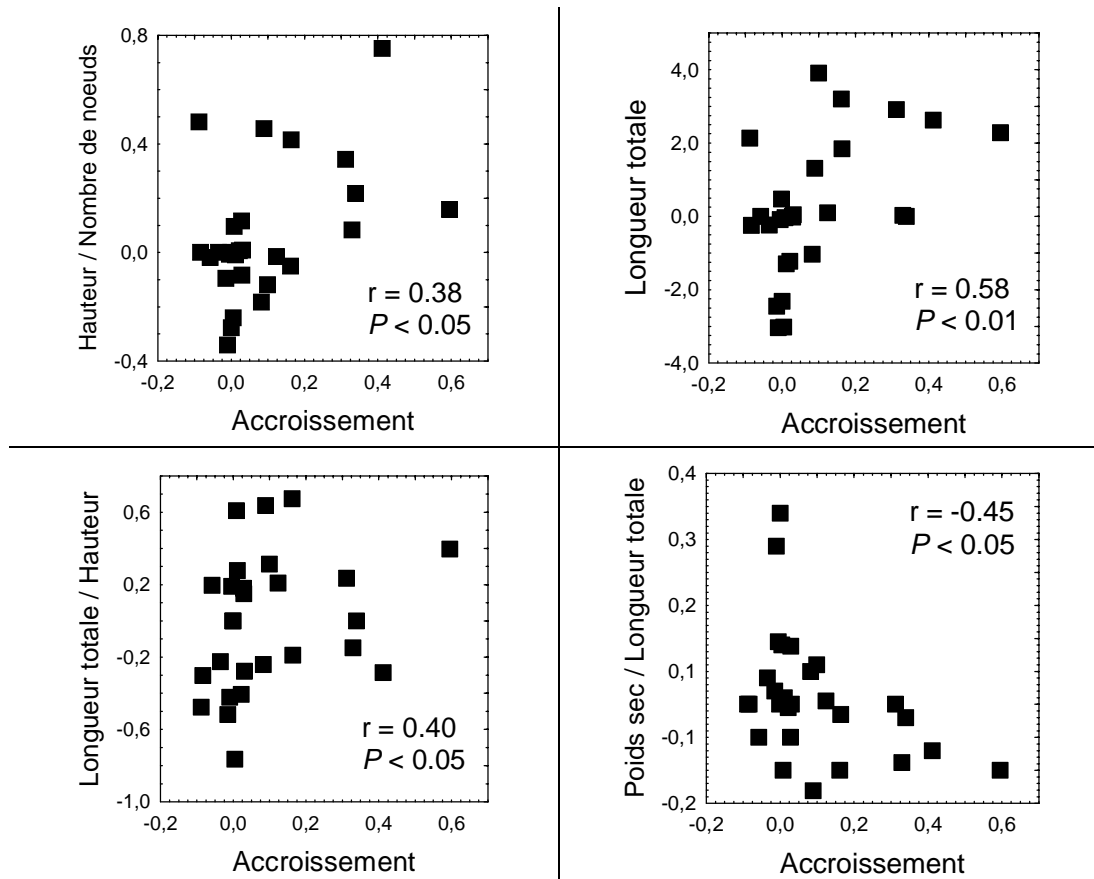


Figure 3. Relations taux d'accroissement de *Elodea nuttallii* et les traits d'histoire de vie. Toutes les variables ont été corrigées pour les variations inter-annuelles (soustraction de la médiane). Ceci explique l'apparition de valeurs négatives.

2. Actions de transferts

- Rédaction d'une plaquette : *Plantes invasives des milieux aquatiques et des zones humides du Nord-Est de la France : une menace pour notre environnement.*

Cette plaquette sur les espèces invasives a été réalisée en partenariat avec l'Agence de l'Eau Rhin-Meuse et a été diffusée aux gestionnaires et aux collectivités territoriales.

- Participation à un ouvrage collectif Muller (coord.), 2004.

Muller S. & Thiébaud G., 2004. *Elodea canadensis* Michaux, *E. nuttallii* (Planchon) St. John, *E. callitrichoides* (L.C.M. Rich) Caspari. In Muller (Coord.), Plantes invasives en France. Museum National d'Histoire Naturelle Paris, pp 60-63.

- Rédaction de 6 publications parues ou sous presse, de 2 en révision et de 5 en préparation ou soumise

- Participation à 4 colloques internationaux (CILEF 2003, IUBS 2004, INWAT 2005, EMAPI 2005) et à 2 colloques nationaux (Association Française de Limnologie 2003, Congrès d'écologie des communautés végétales 2006). Ces participations ont donné lieu à 11 communications.

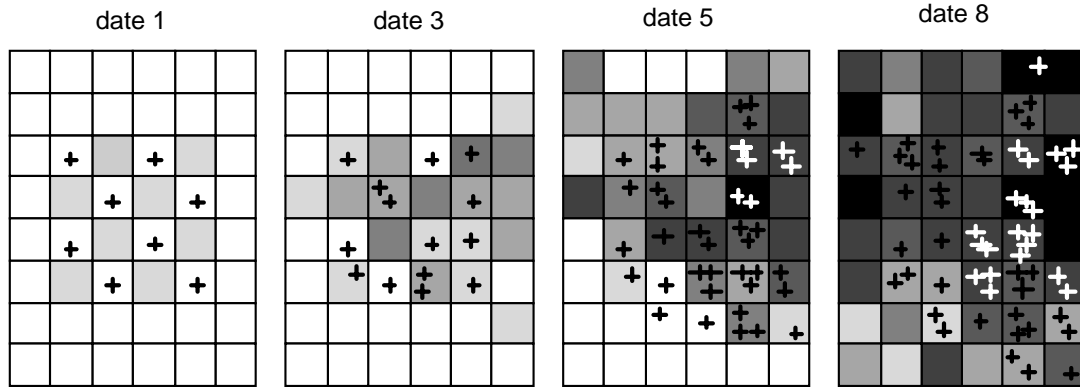
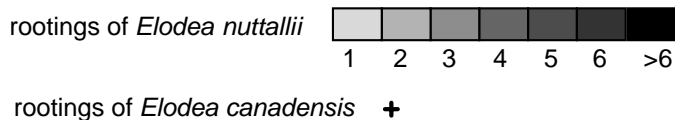
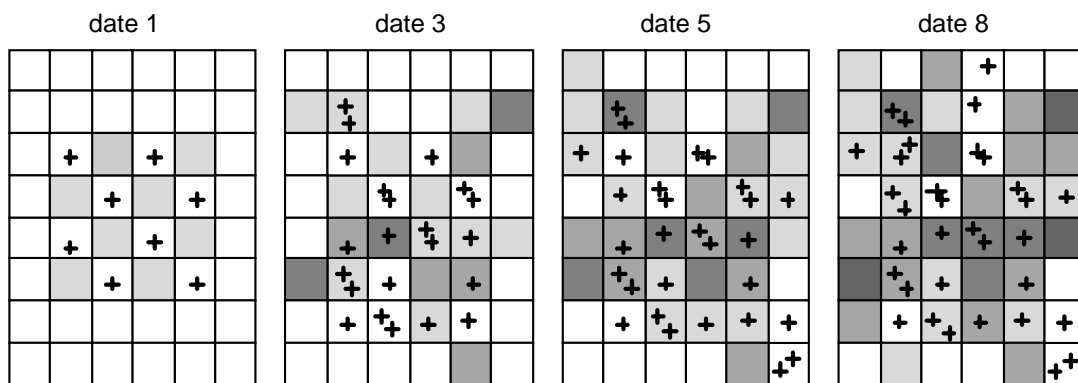
Without *Lymnaea*With *Lymnaea*

Figure 4. Exemples de colonisation de bacs de culture (48 x 64 cm) par *Elodea canadensis* et *Elodea nuttallii* cultivées ensemble en présence ou non d'herbivores généralistes du genre *Lymnaea* pendant 10 semaines. On observe que la présence de *Lymnaea* diminue la surface colonisée par *E. nuttallii* et son nombre d'enracinements, mais que cette espèce reste dominante par rapport à *Elodea canadensis*. Extrait de Barrat-Segretain & Lemoine, soumis.

3. Recommandations

- Tester différents protocoles de gestion des proliférations d'élodées afin de répondre aux sollicitations des gestionnaires et d'aider à la prise de décision.
- Réaliser un suivi des dynamiques de recolonisation de la végétation aquatique lors des projets de restauration (reconnexion des bras déconnectés au fleuve par exemple dans la plaine rhénane), afin d'éviter le risque d'introduction et de propagation d'espèces invasives ;
- Mettre en place des actions de sensibilisation de la population, des professionnels (jardinerie) et des gestionnaires des espaces naturels sur le risque invasif.

Conclusions et perspectives

Au terme de plusieurs années de recherches portant sur *E. canadensis* et *E. nuttallii*, sur le terrain et en laboratoire, nos connaissances sur ces deux espèces ont largement progressé.

Ces deux espèces d'élodées ont colonisé de nombreux milieux aquatiques en France métropolitaine. Le suivi de populations installées depuis au moins une décennie dans l'Est de la France n'a pas mis en évidence de colonisation importante de nouveaux sites. Nos études ont montré les stratégies efficaces développées par les élodées, notamment *Elodea nuttallii*, pour s'adapter aux contraintes environnementales. *Elodea nuttallii* est une espèce aquatique très plastique et très compétitive, et son caractère invasif s'explique par un grand nombre de traits biologiques (croissance, compétitivité dans des conditions variées de lumière et de trophie, adaptation à l'hydrochorie, résistance à l'exondation...). Ces traits biologiques expliquent aussi que la lutte biologique, l'arrachage manuel ou l'exondation ne sont pas des méthodes efficaces de régulation des populations d'élodées. *E. nuttallii* risque de proliférer encore dans les années qui viennent et de poser ponctuellement des problèmes de gestion, notamment pour la pratique des activités nautiques. Comme *E. canadensis* et *E. nuttallii* ont des stratégies invasives relativement proches et que *E. canadensis*, après avoir suivi une phase d'invasion importante, a régressé de façon spectaculaire et s'est finalement intégré dans la plupart des biocoenoses, on peut donc s'attendre à ce que la dynamique de colonisation de *E. nuttallii* suive la même voie.

E. canadensis est connu pour préférer les eaux fraîches, alors que *E. nuttallii* se développe bien dans des eaux de 20 à 30°C. Dans le cadre du réchauffement global, on peut prévoir que la température moyenne des eaux douces françaises augmentera de un à quelques degrés au cours des prochaines décennies. Il est donc possible que la dynamique d'invasion de *E. nuttallii* soit accélérée, alors que celle de *E. canadensis* poursuivra sa phase de régression. Cependant dans l'optique des futurs changements climatiques, on risque également d'assister au remplacement des élodées par d'autres espèces plus thermophiles, une introduction suivie d'une phase exponentielle de croissance. Ces espèces déjà présentes en milieu méditerranéen (par exemple : *Ludwigia sp.*, *Eichhornia crassipes*, *Egeria densa*, *Lagarosiphon major*...) pourraient remonter vers le nord de la France. L'introduction de ces espèces thermophiles est par ailleurs facilitée par la vente dans les jardinerie et leur développement est accentué suite à la dégradation de la qualité des milieux. Ces hypothèses du remplacement des élodées par d'autres espèces envahissantes devraient être testées par des expériences de compétition interspécifiques à différentes températures par exemple.

Principales références bibliographiques

- Barrat-Segretain M.H. (2004). Growth of *Elodea canadensis* and *Elodea nuttallii* in monocultures and mixture under different light and nutrient conditions. *Archiv fur Hydrobiologie* 161: 133-144.
- Barrat-Segretain M.H. (2005). Competition between invasive and indigenous species: impact of spatial pattern and development stage. *Plant Ecology* 180: 153-160.
- Di Nino F., Thiébaud G. & Muller S. (2005). Response of *Elodea nuttallii* (Planch.) H. St. John to manual harvesting in the north-eastern-France. *Hydrobiologi*, 551: 147-157.
- Greulich S. & Trémolières M. (2006). Present distribution of the genus *Elodea* in the Alsatian Upper Rhine floodplain (France), with special focus on the expansion of *Elodea nuttallii* during recent decades. *Hydrobiologia*, sous presse.
- Thiébaud G. (2005). Does competition for phosphate supply explain the invasion pattern of *Elodea* species? *Water research*, 39: 3385-3393.
- Thiébaud G. Invasion success of exotic aquatic plants in their native and introduced ranges. A comparison between their invasiveness in North America and in France. *Biological invasions*, sous presse.

Rôle des systèmes linéaires (corridors fluviaux et routiers) dans le processus d'invasion par des végétaux exotiques

Coordinateurs : Éric TABACCHI & Anne-Marie PLANTY-TABACCHI

Laboratoire *Dynamique de la Biodiversité*, UMRC5572, Toulouse

Participants

Marie ROUÉ, Muséum National d'Histoire Naturelle, UMR 8575 *Appropriation et Socialisation de la Nature*

Jean-Jacques LAZARE, Centre d'Etude et de Conservation des Ressources Végétales, Bayonne-Anglet

Mots clés : communautés végétales – corridors – perturbation - biodiversité

Summary

Implication of River and Road Corridors for Invasion of Plant communities by Introduced Species

Landscape corridors have been often cited as hotspots for species invasion or spread. The purposes of the project were: 1. to update the knowledge on the introduced flora of south-western France along road and river corridors; 2. to understand the regional upstream-to-downstream changes in the roadside and riparian plant community structure with respect to their invisibility; 3. to examine the implication of disturbance regimes in the local invasion of these communities.

About 840 exotic plant species were identified along the road and river corridors of the studied region, among which only 1.5% (of 286 species) and 5% (of 839 species) were recognized as truly invasive, respectively. Eighteen species were identified as possible future invaders. About 50% of the species were formerly ornamental plants (41% originated from the American continent, 24% from Asia, 23% from Europe and 6% from Africa). Initial use, geographical origin and phylogenetic resemblance were not correlated to invasion intensity, whereas some biological traits (mainly, ruderal strategy) could explain the regional success of invaders.

The comparison of community structures at the intersection of road and river corridors (19 bridges) along the Adour River ecosystem demonstrated that regional patterns were similar between the both corridors whereas the overall community response to the disturbance regime differed among the distinctive zones within each corridor. While the inner (channel) part of the river corridor exhibited high percentages in exotic species (21%), the stress constraints along the roadway balanced the disturbance effect (17% on both roadway side and verge levee). At the regional scale, the richness of exotic species was proportional to the number of native species richness. This correlation increased with exposure to disturbance. The climate appeared as the major factor controlling the exotic species richness. The community structure of external edges of both systems appeared as significantly dependent at the regional scale. Hence, bridges are suspected to represent hotspots of contamination.

We tested the effect of addition of moderate (mowing) and intense (herbicide) disturbance on natural communities exposed to moderate or intense disturbance (flood or harvesting) along each corridor. Initially disturbed areas responded with highest resilience than initially stable areas. Formerly highly colonized by many exotic species, disturbed communities quickly recovered after disturbance addition, but they remain equally invaded. In contrast, formerly stable communities were quickly invaded with long-lasting effect. The significant implication of seed fluxes in this process suggest that corridor functioning would create

favourable conditions for sustaining potential invaders.

Despite a high number of exotic species colonizing river and road corridors in SW France, few true invaders were found in our study. The disturbance level has been pointed out as a favouring factor for invasion initialisation at the colonization phase. However, the presence of certain levels of disturbance in natural conditions does not lead to a decrease in plant diversity, but simply increase the potential of spread of the exotics. This could explain why such corridors exhibit high levels of biodiversity, and why biodiversity can drop locally as a consequence of invasion, but remain at high levels at the regional scale as far as the natural disturbance regime is preserved.

Résultats scientifiques

1. Un bilan floristique pour les corridors routiers et fluviaux du Sud-Ouest

Réaliser un inventaire actualisé et documenté des espèces exotiques présentes sur notre territoire devient une nécessité dans l'optique de la mise en place d'une structure de veille efficace. Les tentatives de réalisation d'un tel inventaire se heurtent en premier lieu à des problèmes d'homogénéité d'échantillonnage (maillage géographique) et d'expertise (identification des populations). En l'absence de référentiels structurés, il est donc difficile de fournir un bilan exhaustif, objectif et non biaisé de la flore étrangère des corridors routiers et fluviaux de la région inscrite dans le bassin administratif Adour-Garonne (« Grand Sud-Ouest»). Notre travail n'est donc qu'une contribution visant à compléter un premier bilan établi par Planty-Tabacchi (1993) et l'information une littérature éparsée (notamment, notes de Vivant et Jovet). L'inventaire établi ici s'appuie exclusivement sur nos observations. La base de données ainsi constituée répertorie 840 taxa auxquels ont été assignés six niveaux qualitatifs d'abondance/fréquence. Les critères de description des taxa sont : l'origine géographique, la période d'introduction en France, l'usage initial principal, les modalités de dispersion et de multiplication, le type biomorphologique et la distance phylogénétique (apprécié au niveau de la famille d'après Bergmann & Sengbusch, 1998).

Au total, 839 taxa ont été distingués et identifiés (à deux exceptions près) à l'espèce, dont 285 ont été observés sur les corridors routiers. Les espèces très potentiellement ou réellement envahissantes (importances 5 et 6) ne représentent que 5% des taxa identifiés au sein des corridors fluviaux et 1.5% des espèces représentées au sein des corridors routiers. A l'opposé, les espèces possiblement accidentelles ou anecdotiques représentent respectivement 76 et 27% des espèces identifiées. L'examen des caractéristiques des espèces confirme une grande diversité de traits et une très faible spécificité par rapport à un type donné de corridor. Cependant, aucun lien statistique entre l'agressivité estimée des espèces et les caractères étudiés n'a pu être mis en évidence, démontrant la diversité des stratégies mises en œuvre. La dominance statistique des stratégies opportunistes (rudérales) n'est en fait que le reflet de la distribution de fréquence des espèces par classes d'abondance. Au final, cet inventaire a doublé le nombre de taxa introduits connus dans la nature mais n'a permis de mettre en évidence ni un assemblage caractéristique de caractères propres aux types envahissants, ni une spécificité non-triviale (par ex. espèces aquatiques) pour chacun des corridors étudiés. Il semblerait que la relative pauvreté des corridors routiers soit liée à la pauvreté en habitats de ces systèmes.

2. Structuration régionale des communautés routières et fluviales : spécificités et interactions

Les corridors représentent des structures paysagères pouvant favoriser la dispersion des espèces exotiques à l'échelle régionale. A ce titre, les deux corridors étudiés peuvent

fortement interagir par complémentarité des réseaux, les ponts se présentant comme des nœuds stratégiques d'échange d'espèces. Cependant, ces deux corridors diffèrent par leur nature (naturel ou artificialisé) ainsi que par le type de perturbation (crue ou entretien mécanique) qui génèrent leur dynamique. L'axe fluvial de l'Adour, déjà fortement documenté, a été choisi comme modèle d'investigation. De la source à l'embouchure, 19 ponts ont été sélectionnés. La structure des communautés végétales du fleuve a été analysée sur chaque berge, en amont et en aval des ponts, selon trois niveaux d'exposition aux crues (zones interne, médiane et externe du corridor). Une procédure similaire a été appliquée aux corridors routiers (avant et après les ponts) sur deux zones (zone attenante à la chaussée et talus de berme à l'extérieur du corridor routier).

Au total, les deux corridors se sont révélés extrêmement riches en espèces (1734 espèces pour le fleuve, 1001 pour les routes). Les richesses spécifiques locales sont en revanche très différentes (respectivement, de l'ordre de 100 espèces et de 50 espèces pour 250 m²). La contribution des espèces exotiques à cette richesse floristique est plus importante (22%) et variable le long du fleuve que le long du réseau routier (18%). Sur l'ensemble des 380 observations, la richesse en espèces exotique est positivement corrélée de façon linéaire à la richesse en espèces autochtones ($R^2 = 0.49^{***}$). Cette corrélation linéaire diminue, mais reste significative, lorsque l'on va de l'intérieur à l'extérieur du corridor fluvial). Alors que ce patron persiste en bordure de chaussée, il disparaît lorsque l'on considère le talus de berme ($R^2 = 0.02$, *n.s.*). Ce patron est singulier et directement corrélé au niveau de perturbation (coefficient de variation des débits) le long du fleuve. Les tendances émergentes au sein des autres zones prospectées intègrent progressivement les influences climatiques et anthropiques. Une nette corrélation des patrons structuraux des communautés routières avec ceux observés à l'extérieur du couloir fluvial est mise en évidence, suggérant une forte interaction point-à-point entre ces corridors au niveau des ponts. Inversement, des corrélations significatives ont été mises en évidence entre la structure des communautés routières et des variables strictement « fluviales ». Cette similitude structurale nous a conduits à revisiter l'interprétation des tendances d'invasion observées auparavant le long des cours d'eau, et à envisager un plus grand impact du contexte paysager sur la présence des espèces exotiques dans les écosystèmes riverains.

3. Perturbations et invasion : une approche expérimentale *in situ*

Les perturbations sont souvent évoquées comme un facteur facilitant la colonisation, et parfois le maintien d'espèces allochtones dans les écosystèmes naturels et anthropisés. Notre analyse régionale a partiellement confirmé l'importance de ce facteur dans la structuration des communautés des corridors routiers et fluviaux, susceptibles de stimuler la dispersion des diaspores. Cependant, cette appréciation, fondée sur la richesse spécifique, ne permet d'apprécier ni la part relative des diverses populations, ni la dynamique de réponse, ni les mécanismes mis en jeu. Aussi, une approche expérimentale préliminaire a été concrétisée dans le cadre du programme INVABIO sur les corridors routiers et fluviaux. L'objectif de cette investigation est de tester si le niveau de perturbation « naturel » (initial) du milieu, *a priori* principal contrôle de l'abondance des espèces exotiques, constituait un déterminant important de la capacité de résilience (ou de résistance) des communautés. Sur chacun des corridors (routier et fluvial), deux niveaux de perturbation (respectivement, crue / inondation et fauche/vent) ont été spatialement définis. Sur chacune des quatre zones, trois séries de placettes correspondent à un contrôle (communauté non manipulée), à l'ajout d'une perturbation modérée et strictement mécanique limitant le développement d'espèces annuelles (fauche), et à l'ajout d'une perturbation intense de nature chimique (herbicide à faible rémanence) susceptible d'être préjudiciable à l'ensemble des espèces à l'état juvénile et adulte. Les traitements ont été appliqués tous les deux mois durant la première saison de

croissance, puis ont été interrompus sur la saison suivante où la dynamique naturelle (estimation de la diversité et de l'abondance des populations adultes, flux de diaspores) a continué à être analysée mensuellement. L'effet instantané (première saison) et différé (seconde saison) des perturbations sur la structure des communautés a été analysé, entre autres en relation avec les flux et les banques de graines.

Au total, 232 espèces ont été recensées durant l'étude. La zone fluviale témoin naturellement perturbée compte 173 espèces, dont 63% d'exotiques (21 espèces et 2,5% pour la zone non perturbée). Les deux zones routières témoins sont homologues en termes de richesse spécifique (83 espèces, avec respectivement 7,5 et 2,9% d'espèces exotiques). A l'issue des traitements, les richesses des zones initialement perturbées ont significativement décliné puis ont retrouvé leurs ordres de grandeurs originaux la saison suivante. Seule l'addition de fauche en bord de chaussée routière se traduit par une augmentation rapide et persistante de la richesse et de la diversité végétales. Pour les milieux stables, l'aspersion répétée d'herbicide se traduit par un effondrement de la diversité à court terme, la fauche se soldant au contraire par une légère stimulation. A plus long terme, l'effet « herbicide » négatif persiste sur le site routier, mais est compensé par un doublement de diversité sur le site fluvial. Une telle stimulation est également constatée après la fauche des communautés initialement stables pour les deux corridors.

L'analyse de la dynamique de l'abondance relative des espèces exotiques traduit une grande résilience des parcelles initialement perturbées, en particulier fluviales. La proportion d'exotiques, comprise entre 25 et 50%, y retrouve ce niveau après la période de perturbation, et traduit une très forte résilience à court terme durant cette période. Cette réaction est voisine, mais moins significative pour les communautés des bords de chaussée. L'application d'herbicides sur ces milieux à la fois perturbés (fauche, déplacement des véhicules) et stressés (pollution, chaleur édaphique) favorise fortement et durablement l'implantation d'espèces exotiques. Les milieux initialement stables des deux systèmes fournissent une réponse très significative à l'addition des deux types de perturbation. Si la colonisation par des exotiques qui suit l'ouverture du milieu par chaque perturbation additionnelle est immédiatement détruite par la perturbation suivante, l'arrêt des traitements se solde par une invasion persistante durant la seconde saison de croissance. L'intensité de l'invasion (déviance par rapport au témoin) est multipliée par un facteur 5 à 20 par rapport au taux d'invasion originel (saison précédente et témoin). Cependant, ces constats restent valables pour les espèces autochtones rudérales. Les changements de composition peuvent être importants durant la phase de résilience ou de déviance. L'analyse des flux et des banques de propagules donne à penser que ces composantes sont fortement impliquées dans les processus observés.

En conclusion, l'approche expérimentale menée sur les deux corridors confirme : i) que la perturbation physique joue un rôle majeur dans les premières phases (colonisation) de l'invasion par des espèces exotiques ; que ce comportement est caractéristique des types rudéraux, plus que de l'origine des espèces ; iii) que les milieux naturellement perturbés sont totalement (fleuves) ou partiellement (routes) résilients en termes d'invasion ; iv) que l'invasion amorcée par la perturbation de communautés herbacées initialement stables peut durablement persister et dévier la trajectoire de succession ; v) que les bermes entretenues des routes pourraient tolérer un surcroît de fauche sans incidence pour leur invasion, mais qu'en revanche l'emploi d'herbicide, même à faible rémanence, leur serait préjudiciable.

4. Actions de transfert

Les résultats de ce travail ont été communiqués dans le cadre de conférences et de formations continues au niveau de gestionnaires (DIRENS, DDE, Agences de l'Eau, Cellules Départementales Environnement, CATERs...). Un vidéogramme est en cours de réalisation (ACVideo, Programme Européen Leader+) à destination des gestionnaires et du grand public.

Un transfert vers les gestionnaires des espaces naturels (PN et CBNs, notamment) est engagé.

5. Recommandations

L'importance des espèces exotiques dans la flore du Sud-Ouest hérite de processus historiques mais est fortement liée aux caractéristiques macro-climatiques. La prise en compte de l'interaction routes-cours d'eau dans la gestion de l'extension des espèces végétales exotiques devrait compter parmi les priorités des plans de gestion. Le risque associé à de nouvelles introductions et à la diminution locale de biodiversité induite par les invasions (sensu stricto) des chenaux et des zones riveraines fluviales doit être confrontée à une vision plus régionale. L'évaluation du risque doit intégrer le niveau de préservation du régime naturel de perturbation qui permet souvent une absorption de la flore introduite par les communautés autochtones. Dans ces conditions, la gestion des invasions fluviales pourrait se limiter à un nombre restreint d'espèces et aux systèmes naturellement stables ou fortement modifiés. Cette capacité d'accueil semble beaucoup plus limitée dans le cas de corridors artificiels comme les réseaux routiers. Dans ce cas, une analyse formelle des pratiques de gestion (nature, calendrier) pourrait largement faciliter la limitation, sinon des invasions, au moins des propagations d'espèces potentiellement nuisibles.

Conclusions et Perspectives

Un inventaire des espèces végétales introduites pouvant coloniser les couloirs routiers et fluviaux du Sud-Ouest suggère, par le nombre considérable d'espèces, un risque important. Ce risque est potentiellement accru par les relations démontrées entre ces deux types de réseaux. Du point de vue du contexte, la région signale un potentiel très voisin du pourtour méditerranéen. Mais la prise en compte des degrés d'agressivité observés traduit la règle des trois « dix » (Williamson 1998), réduisant considérablement le cadre opérationnel de gestion. On peut toutefois s'interroger sur la nécessité d'un suivi cohérent et exhaustif de la flore compte tenu des potentialités de dispersion des espèces au sein de ces écosystèmes linéaires, fortement connectés aux autres entités paysagères et soumis à de grandes mutations environnementales. Ce projet s'est focalisé sur l'importance des perturbations physiques dans le processus d'invasion de ces corridors. Ce facteur apparaît clairement comme un facteur d'induction, voire de persistance du phénomène. Il apparaît également comme un facteur de résilience structurelle des communautés naturellement perturbées, et souligne l'intérêt de préservation des processus naturels (peut-être davantage que celle des structures) dans le cadre de la gestion de la biodiversité. L'analyse de la coexistence d'espèces introduites et autochtones ne minimise pas l'impact potentiel des invasions. Elle soulève une fois de plus la question de la pertinence du caractère « étranger » comme critère de discrimination des espèces problématiques, et pose celle de la pertinence de l'acceptation, dans de nombreux cas, d'un changement quasi-irréversible de biodiversité à la suite d'héritages historiques ou de changements majeurs. Du point de vue fondamental, il serait souhaitable d'élargir le champ d'investigation de ce projet : i) en confrontant des types introduits et autochtones ; en associant au rôle de la perturbation celui des ressources ; iii) en incluant les processus socio-économiques (pression d'introduction, impact de la perception sur les pratiques de gestion...).

Sélection de références bibliographiques liées au projet

- Tabacchi E. & Planty-Tabacchi A.M. (2005). Exotic and native plant community distributions within complex riparian landscapes: A positive correlation. *Ecoscience*, 12 (3): 423-434.
- Tabacchi E., Planty-Tabacchi A.M., Roques L. & Nadal E. (2005). Seed inputs along riparian zones: implications for plant invasion. *River Research and Applications* 21 (5): 299-313.
- Tabacchi E. & Planty-Tabacchi A.M. (2003). Recent changes in riparian vegetation: possible

- consequences on dead wood processing along rivers. *River Research and Applications* 19: 251-263.
- Tabacchi E. & Planty-Tabacchi A.M. (2001). Functional significance of species composition in riparian plant communities. *J. Am. Wat. Res. Assoc.*, 37(6): 1629-1637.
- Brousseau C. (2003). Viabilité de la banque de graines alluviale de la Garonne moyenne. Conséquences sur la résilience des communautés. DEA Université Paul Sabatier, Toulouse III.
- Marsaux M. (2002). Dynamique de colonisation et invasions des couloirs routiers et fluviaux par des végétaux. Approche expérimentale comparative. DES Université Paul Sabatier, Toulouse III.
- Nadal E. (2001). Mécanismes de dispersion des végétaux riverains de la Garonne Moyenne : importance relative des crues et conséquences sur la structuration de la banque de graines alluviale. DEA Université Paul Sabatier, Toulouse III.

Session 4

Gestion des invasions

Invasion de plantes ornementales : modalités d'introduction et mécanismes biologiques déclenchant l'invasion de *Baccharis halimifolia* et *Cortaderia selloana*. **Anne CHARPENTIER** (Station biologique de la Tour du Valat)

Mécanismes et conséquences de l'invasion de *Senecio inaequidens* en région méditerranéenne. **Jacques MAILLET** (ENSA Montpellier)

Facteurs écologiques, évolutifs et sociologiques impliqués dans l'invasion du littoral méditerranéen par *Carpobrotus spp.* (Aizoaceae) ; éléments pratiques pour leur limitation. **Frédéric MEDAIL** (IMEP, Marseille)

Invasion de peuplements forestiers par des insectes séminiphages exotiques : mécanismes, conséquences écologiques et moyens de surveillance. **Alain ROQUES** (INRA Orléans)

Invasions par les plantes exotiques dans une île océanique : impact écologique à La Réunion et valeur patrimoniale des écosystèmes indigènes envahis. **Dominique STRASBERG & Bernard CHERUBINI** (Université de La Réunion)

Invasion de plantes ornementales : modalités d'introduction et mécanismes biologiques déclenchant l'invasion de *Baccharis halimifolia* et *Cortaderia selloana*

Coorsdinatrice : Anne CHARPENTIER

CEFE – CNRS, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier cedex 5

Adresse électronique : anne.charpentier@cefe.cnrs.fr

Tél.: 04 67 61 33 08

Participants

Volet biologie : John THOMPSON, CEFE - CNRS

Volet sociologie : Cécilia CLAEYS-MEKDADE, Université de la Méditerranée, DESMID - UMR Espace 6012

Bernard PICON, DESMID - UMR Espace 6012

Volet gestion : Marc THIBAUT, Fondation Sansouire

Mots clés : *Baccharis halimifolia* - *Cortaderia selloana* - biologie - sociologie - horticulture

Summary

The horticultural trade represents one of the most important sources of species introduction in the world. In this study we focus on 2 ornamental plants, *Cortaderia selloana* and *Baccharis Halimifolia* which both colonize the Camargue. The survey of 38 French nurseries shows that *C. selloana* is produced and sold as “the classic” Pampa grass plus about 12 cultivars selected for differences in foliage and flower. The classic Pampa grass and the cultivar “rosea”, which largely dominated the French production, are mainly produced by seed sown. As a result, the ornamental plantations are composed of a mixture of males and females with a high risk of seed production and dissemination. The species is abundantly planted in the villages (1173 planted individuals recorded). The number of colonizing (*i.e.* naturalized) individuals was by 3 times higher than the number of planted individuals. *C. selloana* was found to be mainly colonizing semi-natural habitats (abandoned fields, hedges, canal banks, roadsides) located around the villages. At the difference of *C. selloana*, *B. halimifolia* was rarely used as an ornamental plant in the study area. Nevertheless more than 70 colonizing stands of *B. halimifolia* were recorded, mainly found in reedbeds, *i.e.* natural habitats with high conservation value. Furthermore, our study suggests a high population growth rate and an efficient long-distance propagation of the species. *B. halimifolia* may thus represent a higher risk than *C. selloana* for the conservation of natural areas in the Camargue.

Because our contemporary world is the product of complex interactions between natural and anthropic processes, human sciences are more and more incited to analyse issues previously restricted to biological sciences. The understanding of these two case studies, *Cortaderia Selloana* and *Baccharis*, by sociology means to analyse in a larger way the social processes implemented: who are the stakeholders involved in the management of these two species and also to invasive species in general? What are their discourses and attitudes? What are the social, economic and symbolic stakes? And, last but not least, what does or doesn't the public know about invasive species? This sociological research is based on a qualitative survey, mainly consisting of interviews. Interviews with horticultural professionals revealed that the production of particular species is very closely related to changes in taste and is influenced by fashion. That is the case of pampas grass. It was fashionable in the 1980s, since demand has dropped off. This result from the sociological survey feeds directly into biological studies regarding latency times. The question of taste raised by certain

professionals also highlighted the importance of social actors who have a role as “taste maker”, particularly landscape gardeners. The interviews with the local inhabitants show that they know little or nothing about the process of biological invasion. Several residents even thought pampas grass was a typical local species. In contrast, the ongoing survey of managers of natural and urban green spaces reveals a range of responses ranging from total uninvolvedness with the corollary of a minimisation of any danger, through to very marked involvement with the corollary of a dramatisation of the problem of “pest”. These varying degrees of involvement make and unmake alliances between social actors.

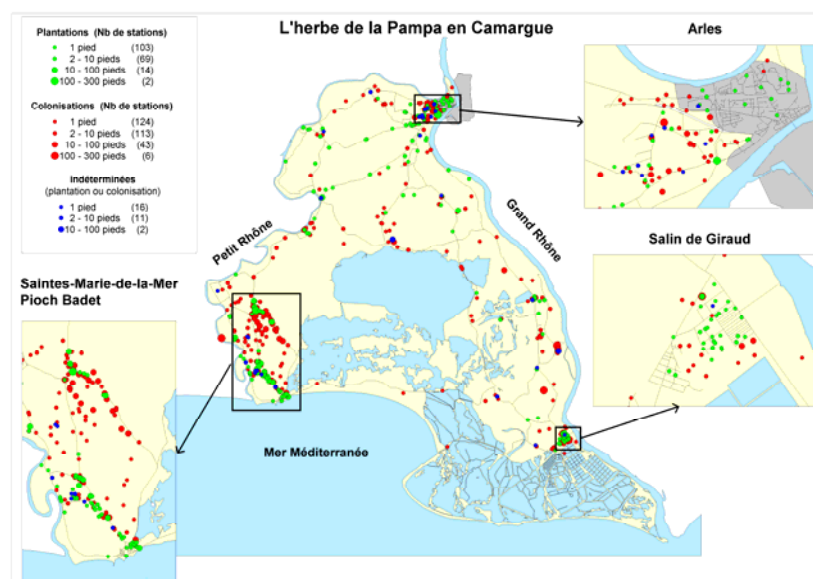
Résultats

1. Résultats scientifiques

1.1. Volet biologique

1.1.1. Rôle de la filière horticole dans la phase d'introduction des plantes ornementales

Une enquête réalisée au près 38 pépiniéristes français producteurs de *Cortaderia selloana* a montré que cette espèce est vendue en France sous la forme de "la plante type" (syn. "espèce") et d'une douzaine de « cultivars » (syn. "variétés horticoles") comme par exemple *Cortaderia selloana pumila*. La "plante type" et le cultivar *rosea* sont très largement produits par semis et peuvent donc être assimilés à deux « populations horticoles » présentant une certaine diversité génétique, composées chacune d'individus mâles et femelles, et ayant donc de fortes potentialités de production de graines à partir des plantations et donc de dissémination. En revanche, tous les autres cultivars sont produits uniquement par multiplication végétative, et sont donc probablement composés chacun d'un clone unique (ou d'un très faible nombre de clones) avec des potentialités de production de graines beaucoup plus limitées. Aujourd'hui, la production de la "plante type" (et dans une moindre mesure du cultivar *rosea*) est largement dominante dans la filière horticole française, ce qui laisse envisager des risques élevés de production et dispersion de graines à partir des plantations.



Une prospection systématique réalisée en Camargue à partir du réseau routier a permis d'identifier 189 plantations de *C. selloana* (soit un total de 1173 individus plantés). Les plantations relèvent principalement du domaine privé (jardins) mais des plantations de grandes tailles sont aussi observées dans le domaine public (rond-points, espaces verts). Le

sex-ratio des individus plantés est proche de 50 % de mâles - 50 % de femelles, se qui correspond au sex-ratio observé dans les populations naturelles de cette espèce. Ceci montre qu'il n'y a pas de sélection horticole en faveur d'un sexe ce qui est en accord avec les résultats de l'enquête au près des pépiniériste (production majoritairement par semis).

1.1.2. Dynamique de colonisation à partir des plantations

Concernant *C. selloana* plus de 3000 individus « colonisateurs » (*i.e.* non plantés) ont été dénombrés en Camargue, soit trois fois plus que le nombre de pieds plantés. La distribution spatiale des individus « colonisateurs » montre une dynamique de diffusion à partir des zones de plantation (*i.e.* villages) (voir carte 1). Les habitats colonisés sont essentiellement des milieux fortement anthropisés (ex. jardins, espaces verts, bords de route) ou semi-naturels (ex. bords de canal, haies). *C. selloana* est pour le moment très faiblement présente dans les habitats naturels en Camargue. Les individus colonisateurs sont regroupés en stations de taille relativement limitée: 85 % de stations de 1 à 10 individus, 14 % jusqu'à 100 individus et 1% de plus de 100 individus (la plus grosse station comprenait 280 individus).

A la différence de *C. Selloana*, aucune plantation de *Baccharis halimifolia* n'a été identifiée avec certitude dans le delta du Rhône alors que quelques plantations existent à l'est et à l'ouest de celui-ci. En revanche, soixante dix stations « colonisatrices » (*i.e.* non plantées) ont été découvertes dans le delta du Rhône (chiffre non exhaustif en raison de la difficulté de détection de l'espèce dans le paysage camarguais). Ce résultat suggère une forte capacité de propagation de cette espèce dans le milieu camarguais. De plus, les stations de *B. halimifolia* sont plus grosses que celles de *C. selloana* (50 % de stations de 1 à 10 individus, 32 % jusqu'à 100 individus, et 17 % de plus de 100 individus), avec notamment 4 stations de plusieurs milliers d'individus qui peuvent former une véritable formation végétale. Les individus de *B. halimifolia* colonisent préférentiellement les roselières (33 %) ou leurs bordures (28 %). Ils sont également préférentiellement présents dans des milieux perturbés (friches : 16 %, bords de canaux ou de chemin : 14 %). L'âge des individus a été mesuré par comptage des stries de croissance du bois sur un échantillon de 1789 individus répartis dans 35 stations. La pyramide d'âges obtenue laisse envisager un fort accroissement de la population de *B. halimifolia* dans les années à venir (fig. 1).

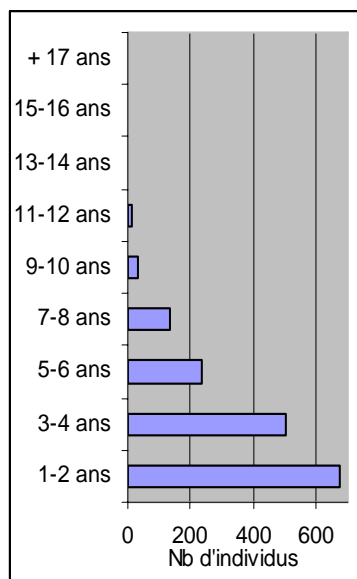


Fig. 1. Structure d'âge de *Baccharis halimifolia*

1.2. Volet sociologique

L'approche sociologique avait pour objectif premier de vérifier et d'argumenter l'hypothèse selon laquelle le processus invasif contemporain aurait des origines à rechercher dans des changements socio-économiques. Ces changements résulteraient du développement de l'utilisation ornementale de ces espèces végétales dans le cadre privé (jardins) et dans le cadre de la gestion des espaces publics (jardins publics, rond-points routiers, ...). Les entretiens avec les professionnels révèlent en effet que la production des espèces est très directement liée à l'évolution des goûts, dans une logique "d'effets de mode". A ce titre, plusieurs professionnels ont souligné que l'herbe de la pampa aurait été à la mode dans les années 1980 et que la demande depuis est moins importante. Ce résultat issu de l'enquête sociologique vient directement nourrir les analyses biologiques sur les questions relatives au temps de latence. La question du goût soulevée par certains professionnels a aussi mis en lumière l'importance d'acteurs sociaux qui jouent le rôle de "faiseurs de goût végétal", notamment les paysagistes relayés en cela par un travail de vulgarisation opéré par la presse grand public. On retrouve aussi l'importance du rôle de ces "faiseurs de goût" dans le cadre de la gestion des espaces publics. En effet, le mode de fonctionnement accru en termes d'appels d'offres dans le cadre de la création, mais aussi de la gestion, des espaces publics a pour conséquence le recours à des paysagistes (architectes paysagistes ou entreprises de jardinage- conseillères paysagistes, ...).

Les entretiens réalisés auprès de riverains ayant un ou plusieurs pieds d'herbe de la Pampa dans leur jardin révèlent un décalage entre les préoccupations des écologues et écologistes et celles de la population locale. Les habitants rencontrés ne connaissent pas ou peu le processus d'invasion biologique. Lorsque l'expression est introduite dans la discussion par l'enquêteur, certains mettent rapidement un sens sur cette dernière sans toutefois considérer que l'herbe de la pampa puisse être concernée. Cette dernière est appréciée par ces derniers pour ses qualités esthétiques, sa résistance et son intégration visuelle dans le paysage local. Plusieurs habitants, en effet, pensent qu'il s'agit d'une espèce locale.

Si les degrés d'information et d'intéressement² sont faibles chez l'ensemble des habitants rencontrés, en revanche les gestionnaires interrogés se caractérisent par des degrés d'intéressement très différents de l'un à l'autre. L'enquête auprès des gestionnaires et aménageurs d'espaces (naturels ou urbains) donne à voir un éventail allant du plus grand désintérêt, et de façon corollaire des logiques de minimisation du danger, jusqu'à des intérêts extrêmement marqués ayant pour corollaire des logiques de dramatisation du problème des ainsi nommées "pestes végétales". Ces différents degrés d'intéressement font ou défont des alliances entre les acteurs sociaux. Ainsi, des alliances se sont forgées entre des biologistes préoccupés par les invasions biologiques et des chasseurs gestionnaires d'espaces voyant l'accès de leur terrain limité par la prolifération de *Baccharis* et de *Selloana Cortaderia*. Inversement, des tensions sont observables entre certains biologistes et paysagistes. Deux communautés se détachent, l'une appelant à la conservation, à la protection contre les "agressions" de l'homme vis-à-vis de la nature, l'autre appréhendant l'homme comme un "animal agité en mouvements incessants, libre échangeur de la diversité" (Clément 2002). Les mésalliances les plus rudes sont souvent celles qui font s'opposer des acteurs ayant des centres d'intérêts proches. Biologistes de la conservation et paysagistes ont en effet en commun une volonté de sublimer la nature et notamment le végétal. Ils ont en commun l'héritage des sociétés savantes d'acclimatation des siècles passés. Pour certains biologistes, cet héritage est vu comme une erreur de jeunesse de leur discipline, qu'ils tentent de corriger (de racheter ?) en luttant contre la prolifération des exotiques. Pour certains paysagistes, cet

² Le terme intéressement est ici utilisé dans son sens conceptuel, tel que définit par Michel Callon (1986), c'est-à-dire en tant que dispositif scellant des alliances.

héritage constitue au contraire les prémices du “jardin planétaire” (Clément 1997), élargissant la palette végétale à la disposition de leurs créations (débridée ?).

Une recherche exploratoire sur Internet à partir de l'appellation “herbe de la Pampa”, révèle deux mondes qui semblent s'ignorer totalement. D'un côté, les sites naturalistes alertent des méfaits des invasions biologiques en citant le cas de l'herbe de la Pampa et du Sénéçon en arbre, tandis que d'un autre côté des sites horticoles (professionnels ou amateurs) soulignent les qualités esthétiques et de robustesse de ces mêmes espèces, herbe de la Pampa en tête. Toutefois, des ponts commencent à se construire entre ces deux univers apparemment antinomiques. Ainsi, des naturalistes ont préféré la stratégie d'intéressement à celle de stigmatisation, essayant donc d'impliquer le monde horticole dans leurs actions. C'est dans cet esprit qu'a vu le jour le guide des plantes envahissantes de la région méditerranéenne (AME, Conservatoire Botanique Méditerranéen de Porquerolles et ARPE 2003). Réciproquement certains acteurs du monde horticole pourraient trouver dans ces campagnes de sensibilisation des arguments de ventes dans une logique en plein développement qu'est la consommation engagée (Hayden Reichard and White 2001). Ainsi dans la région de Mèze un horticulteur a retiré de façon explicite les espèces envahissantes de son catalogue de vente, faisant la publicité de sa démarche sur son site Internet.

2. Actions de transfert

2.1. Information et sensibilisation de la filière horticole sur les risques d'invasion biologique

En 2003, Anne Charpentier a participé au comité de pilotage du guide "Plantes envahissantes de la région méditerranéenne" (48 p.) publié par l'Agence Méditerranéenne de l'Environnement et le Conservatoire Botanique National Méditerranéen de Porquerolles. Ce guide est destiné en priorité aux professionnels de la filière horticole (pépiniéristes, horticulteurs, paysagistes), aux services "espaces verts" des collectivités et aux gestionnaires d'espaces naturels. Il est constitué de quinze fiches techniques présentant chacune une espèce végétale envahissante de la région méditerranéenne, parmi lesquelles une fiche sur *Cortaderia selloana* et une fiche sur *Baccharis halimifolia*.

2.2. Contrôle de l'expansion de *B. halimifolia* en Camargue

En 2004, un projet destiné à évaluer la faisabilité d'un programme de lutte contre *B. halimifolia* en Camargue a été initié par le Parc National Régional de Camargue (PNRC) et la Tour du Valat. Ce projet s'est déroulé en 3 étapes: 1. Rédaction et envoi d'une plaquette d'information sur *B. halimifolia*. 2. Proposition à tous les propriétaires chez qui *B. halimifolia* avait été observé de participer au programme de lutte. 3. Chez les propriétaires volontaires : coupe des pieds de *B. halimifolia* à la base du tronc et badigeonnage des souches avec un herbicide pour limiter les repousses. Après deux années (2004 et 2005) près de 2000 pieds de *B. halimifolia* ont été coupés. Ainsi sur les 70 stations de *B. halimifolia* connues en Camargue : 29 ont été coupées entièrement, 9 ont été coupées partiellement et il n'y a pas eu d'intervention sur 32 stations. L'évaluation de l'efficacité de cette méthode, réalisée au cours du printemps 2006 (rendu du rapport : fin juin 2006), permettra au PNRC de décider de la poursuite éventuelle du contrôle de *B. halimifolia* en Camargue.

3. Recommandations

Les résultats de cette étude montrent des différences importantes entre la dynamique de *Cortaderia selloana* et de *Baccharis halimifolia* en Camargue, ce qui implique des niveaux de risques différents pour le maintien des milieux naturels. *C. selloana*, fortement plantée dans les villages camarguais, « diffuse » pour le moment principalement dans les habitats

anthropisés et perturbés environnants, mais est très peu présente dans les habitats naturels et ne pose donc pas à l'heure actuelle de problème de conservation des milieux naturels camarguais. En revanche quelques rares plantations de *B. halimifolia* dans la région ont suffi à générer une dynamique de colonisation qui semble aujourd'hui en pleine explosion démographique et s'étend sur de grandes distances. De plus, cet arbuste peut former des stations très denses (véritables formations arbustives) et colonise préférentiellement les roselières qui sont des milieux remplissant plusieurs fonctions écologiques en Camargue et contribuant au maintien de la biodiversité locale en raison du nombre d'espèces rares et vulnérables qu'elles accueillent. L'arrivée et l'implantation de *B. halimifolia* en Camargue représentent donc aujourd'hui un risque écologique nettement plus conséquent que pour *C. selloana*.

Conclusions et perspectives

Le commerce des plantes ornementales est un secteur économique en expansion et aujourd'hui une des sources majeures d'espèces envahissantes dans le monde (Perrings *et al.* 2005). Les plantes ornementales combinent plusieurs facteurs facilitant les phénomènes d'invasion : une sélection et multiplication avant l'introduction, une introduction pouvant être massive et associée à une mise en culture, et la présence de milieux anthropisés perturbés à proximité. Le cas des plantes ornementales envahissantes illustrent ainsi à quel point l'interaction entre processus socio-économiques et écologiques est au cœur même de la définition des invasions biologiques, un aspect jusque là très peu considéré par les biologistes travaillant sur ce thème (Colautti *et al.* 2006). Ainsi, la question des invasions biologiques nécessite de croiser les regards disciplinaires. Processus biologique, pouvant affecter l'écosystème, les invasions biologiques trouvent une partie de leurs causes et de leurs conséquences dans les sociétés humaines (McNeely 2001). La mise en œuvre de collaborations interdisciplinaires nécessite que les SV n'ignorent pas les dimensions idéologiques, culturelles et sociales inhérentes aux questions environnementales et réciproquement que les SHS ne minimisent pas la matérialité des processus biophysiques observés. La *pratique interdisciplinaire du doute méthodologique* serait une voie possible. Pour ce faire, le sociologue devrait abandonner le monopole de la critique, de même que le biologiste devrait abandonner le monopole de l'exactitude scientifique. L'équité, le respect et la confiance mutuelle sont dès lors indispensables. L'arrivée des SHS dans l'analyse des invasions biologiques est porteuse de relativisme socio-historique. Ce relativisme n'a pas pour vocation de nier la matérialité des processus biophysiques observés par les SV. Les SHS ne devraient avoir pour objectif ni de délégitimer la notion d'invasion biologique, ni de la légitimer. Il s'agit davantage d'analyser le sens que les acteurs sociaux donnent à leur action, scientifiques inclus.

Principales références bibliographiques

- Colautti R.I., Grigorovich I.A. & MacIsaac H.J. (2006). Propagule pressure: a null model for biological invasions. *Biological Invasions* (8) in press.
- Perrings C., Dehnen-Schmutz K., Touza J. & Williamson M. (2005). How to manage invasive species under globalization? *Trends in Ecology and Evolution* 20: 212-215.
- Claeys-Mekdade C. (2005). A sociological analyse of biological invasions in Mediterranean France. *Invasive plants in Mediterranean type regions of the world*, Proceedings of the workshop of Mèze (France), 25-27 May 2005, Council of Europe, Environmental encounters Series, N° 59, pp. 209-220.

Mécanismes et conséquences de l'invasion de *Senecio inaequidens* en région méditerranéenne

Coordinateur : Jacques MAILLET
 ENSAM, Place Viala, 34060 Montpellier cedex
 Adresse électronique : maillet@ensam.inra.fr
 Tél. : 04 99 61 24 58

Participants

ISEM de l'Université de Montpellier 2
 Université de Barcelona
 ENSA Montpellier
 Laboratoire Méditerranéen de Sociologie du CNRS

Mots clés : système de reproduction – polyploïdie – compétition – germination - gestion

Summary

Since the 1970's, *Senecio inaequidens* DC, an invasive alien plant that originates from South Africa, has undergone rapid spread in Europe, and particularly in disturbed areas of Languedoc-Roussillon. Various studies were undertaken in order to explain its success as an invasive.

Only tetraploid individuals occur in Europe, whereas both diploids and tetraploids were found in S. Africa and diploids invade S. America and Australia, so polyploidy doesn't seem to be a main explicative factor of invasiveness. In opposition with theoretical knowledge, in Europe, plants remain mostly self-incompatible even during the invasive phase and the role of genetic drift seemed to be limited as there was little effect on genetic variance and only a slight reduction of variance among chloroplastic markers. Plants of populations from several origins were extensively characterized for life history, overall there were no evidence of evolution in character value, but rather for changes in plasticity.

Diverse ecological characteristics may contribute to the invasiveness of the species: at seedling stage a high RGR contributes to make *S.i* a very competitive species in disturbed habitats, while the dormancy of buried seeds allows seed bank to persist at least 3 years and causes staggered germination and emergence. In the absence of water stress *S.i* is more competitive than native *S. malacitanus* in Spain, but it was not demonstrated that there might be an effect on natural populations.

Surveys showed that the main problems linked to *S.i* proliferation are not found in natural areas but in pastoral systems. Costly individual solutions are applied to control *S.i*. Different herbicides were tested and proved to be efficient and easy to use in meadows. Since a few years, *Aphis jacobaeae* Schrank has moved from *Senecio jacobaea* L., the native host used predominantly, to *S. inaequidens*, and might be a good biocontrol agent as in the laboratory high aphid densities reduced growth and survival of *S. i*.

Socio-anthropological studies showed that the perception of invasive processes by scientists changed during the last 50 years and that no general theory is available. Medias focuses mostly on invasions risk and contributes to diffuse alarming information. However, people faced with *S.i*. invasion on their land do not reflect media's opinion but react depending on their social profile.

Principaux résultats scientifiques

Le *Senecio inaequidens* (Asteraceae) est originaire d'Afrique du Sud et envahit une bonne partie de l'Europe, dans des conditions édaphiques et climatiques variées. Nous avons cherché l'origine exacte de la plante, les facteurs explicatifs de son succès et des moyens de lutte, biologique ou via les pratiques culturales.

1. Les mécanismes qui sous-tendent les phénomènes invasifs

1.1. Evolution des populations invasives

Des plantes de la zone d'origine (Lesotho) ainsi que de deux transects d'invasion (France et Belgique–Pays-Bas) ont été étudiées.

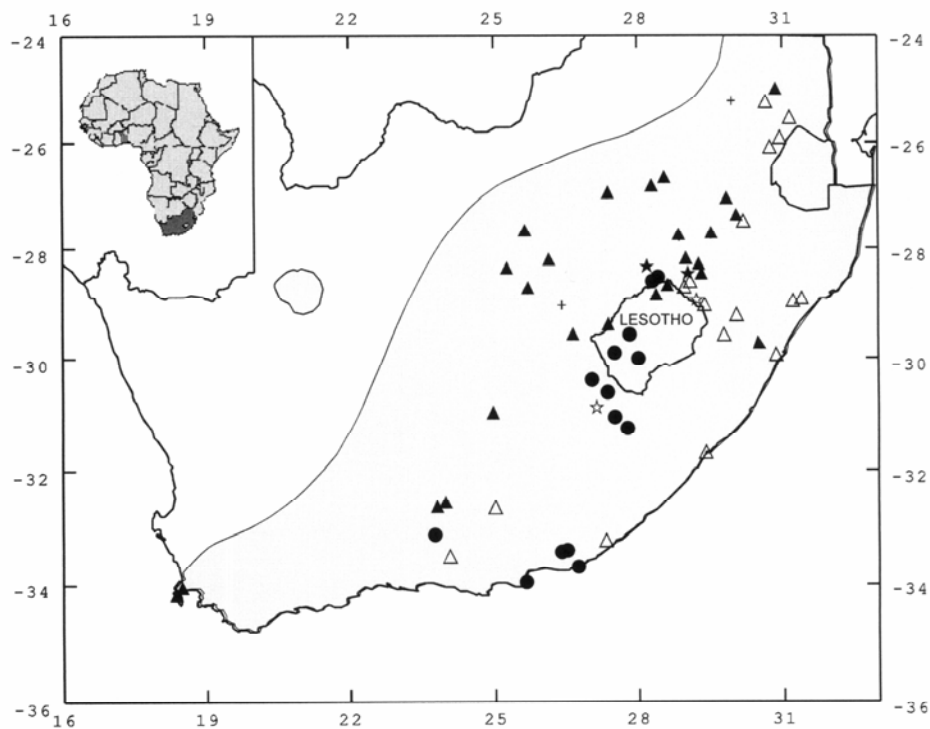


Figure 1.

Répartition des cytotypes dans le complexe *S. inaequidens*, *S. madagascariensis* et *S. harveianus* en Afrique du Sud.

- fait référence aux populations tétraploïdes,
- ▲ et △ font référence aux populations diploïdes
 - où ▲ signale une population diploïde avec plus de 1,26 pg d'ADN
 - et △ signale une population diploïde avec moins de 1,26pg d'ADN.
- ★ et ☆ font référence aux populations avec les deux cytotypes
 - où ★ signale que le cytotypé diploïde contient plus de 1,26 pg d'ADN
 - et ☆ que le cytotypé diploïde contient moins de 1,26 pg d'ADN.
- + indique que nous n'avons pas pu déterminer le niveau de ploïdie pour les individus de ces populations.

Des individus diploïdes et tétraploïdes du complexe d'espèces de *Senecio inaequidens* existent dans l'aire d'origine (Figure 1). Seules les formes tétraploïdes ont envahi l'Europe, alors que l'Amérique du Sud et l'Australie sont envahies par les formes diploïdes. Ceci implique que les différents pays européens importaient tous leur laine de la région tétraploïde et/ou que seuls les tétraploïdes réussissent à s'installer dans le climat européen.

Malgré les goulots d'étranglement démographique que le sénéçon a dû subir à son arrivée en Europe depuis l'Afrique du Sud et ensuite lors de son expansion en Europe, les plantes sont

restées fortement auto-incompatibles. Les effectifs initiaux étaient donc assez importants pour permettre la reproduction. La colonisation s'est en revanche accompagnée d'une augmentation du nombre de croisements compatibles, l'augmentation du nombre d'allèles d'incompatibilité par rapport à l'aire d'origine paraissant peu probable, ce résultat s'expliquerait plutôt par une sélection sur la dominance des allèles d'incompatibilité.

A part une réduction de variance sur les marqueurs chloroplastiques dans les populations du transect Belgique-Pays-Bas par rapport à l'aire d'origine, nous n'avons pas mis en évidence d'effet des goulots d'étranglement démographique sur la variance génétique, ni lors de l'arrivée d'Afrique en Europe, ni lors de l'extension de la plante en Europe.

Nous n'avons pas mis en évidence une évolution de divers caractères associés au potentiel invasif (indice de dispersion, vigueur des individus, réponse à l'irrigation) dans l'aire d'introduction mais plutôt une évolution de la plasticité de certains traits dont des traits de reproduction intervenant directement dans la valeur sélective des individus.

1.2. Caractéristiques du phénomène invasif

1.2.1. Caractéristiques de *S. inaequidens*

La caractérisation des habitats envahis révèle l'importance de l'ouverture du milieu récepteur et des perturbations comme facteurs facilitateurs. En revanche les conditions édapho-climatiques ne semblent pas être limitantes.

La persistance au moins pendant trois ans d'une partie de la banque de graines et les quantités importantes de celle-ci induisent des possibilités de recolonisation de parcelles non négligeables si l'on ne maintient pas une pression de désherbage pendant plusieurs années. En revanche, il apparaît que les chances de survie à la surface du sol, en absence de perturbation, sont très faibles.

Le RGR élevé et la rapidité de mise à fleur apparentent cette espèce à une annuelle colonisatrice, très compétitive dans les milieux perturbés.

L'allélopathie ne joue pas de rôle en conditions naturelles, même à des densités de *Senecio inaequidens* élevées.

1.2.2 Comparaison de deux espèces envahissantes *S. inaequidens* et *S. pterophorus* et d'une espèce autochtone, *S. malacitanus*

La comparaison de *S. inaequidens* avec une espèce autochtone espagnole *S. malacitanus*, espèce cantonnée aux cours d'eau temporaires (« ramblas ») des zones côtières méditerranéennes a montré que l'espèce allochtone n'est pas plus autogame que l'autochtone. Cependant, l'espèce autochtone est légèrement, mais significativement, plus sensible aux effets de la dépression de consanguinité que l'espèce allochtone. De ce fait *S. inaequidens* était plus compétitif que *S. malacitanus* quand les deux espèces étaient confrontées à la végétation naturelle. La distinction ne semblait pas provenir des différences physiologiques entre les deux espèces, puisque confrontées à un milieu sans compétition, on ne constatait pas des mortalités différentes.

L'installation naturelle des espèces est largement facilitée par les arbres et arbustes de l'écosystème envahi qui améliorent par leur ombrage, les conditions hydriques du substrat. Cependant, la survie des individus des trois espèces est largement compromise à moyen terme dans les écosystèmes forestiers. Les perturbations n'améliorent pas toujours le succès de l'installation. D'après les expériences, *S. inaequidens* est l'espèce ayant le plus gros succès d'installation et l'espèce la plus compétitive. En conditions contrôlées et sous contrainte hydrique, elle domine *S. malacitanus*, une espèce qui se développe naturellement dans des écosystèmes soumis à des sécheresses périodiques très sévères (Figure 2). Ces expériences ne permettent pas cependant d'affirmer que *S. inaequidens* pourra remplacer l'espèce autochtone dans l'écosystème de cette dernière.

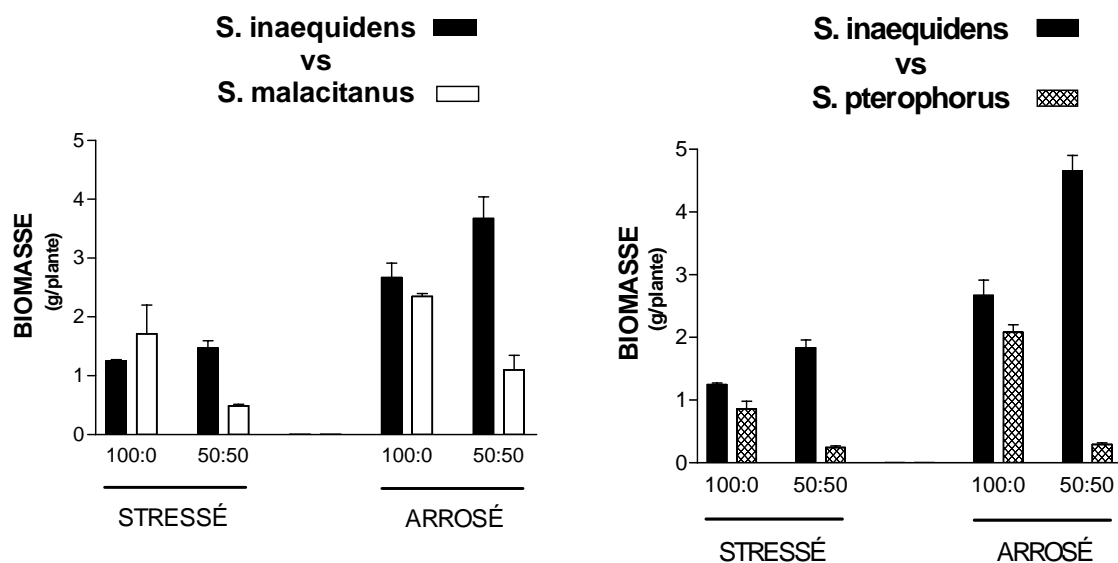


Figure 2. Biomasse moyenne (\pm SE) par individu de trois espèces en monoculture et en compétition (50:50) pour deux traitements hydriques.

1.2.3. Dynamique de *Senecio* dans les espaces protégés

Que ce soit sur le massif de la Clape, à Roquehaute ou dans la réserve de Blagnas, le suivi de la démographie de *S. inaequidens* montre que celle-ci n'est pas explosive. Les risques créés par la présence du *Senecio* ne sont donc pas considérés comme majeurs et ne justifient pas une éradication.

Les expériences réalisées in situ dans la réserve de Nohèdes ont permis de montrer qu'en pâturage, les germinations de *Senecio* s'étalent sur une longue période, interviennent indépendamment de la constitution de la couverture végétale et aboutissent dans moins de 5% des cas à des pieds florifères, ce qui reste suffisant pour permettre une production semencière locale importante. La fermeture progressive du milieu après abandon du pâturage a un effet négatif sur la germination. La survie possible d'une partie du stock semencier durant 3 ans ainsi que la capacité de développement de quelques plantules, même dans des conditions de fermeture du milieu de 100%, laissent supposer que la maîtrise de l'invasion par la végétation naturelle seule nécessiterait plusieurs années, ce qui est incompatible avec les besoins en territoire pastoral et justifie la recherche d'autres moyens de contrôle.

2. Stratégies de lutte contre *S. inaequidens*

2.1. Etude du système hôte-parasite *Puccinia lagenophorae* / *S. inaequidens*

P. lagenophorae est une rouille difficile à multiplier et donc à étudier sur *S. inaequidens*. Les nombreuses observations effectuées et les essais menés prouvent que la rouille est mal adaptée à cet hôte qu'elle ne peut contaminer que lors de rares occasions climatiques sont réunies. Cela constitue un frein pour une réelle efficacité de cet organisme en lutte biologique.

2.2. *Aphis jacobaeae* : un agent potentiel de contrôle de *S. inaequidens* ?

Les premiers résultats indiquent un effet marqué du puceron sur *S. inaequidens*, avec une forte mortalité dans les premières semaines de développement. Selon l'étude d'impact, *S. inaequidens* est plus sensible aux attaques du puceron *Aphis jacobaeae* que *S. jacobaea*. Les expériences d'antibiosis montrent qu'*Aphis jacobaeae* produit plus de larves sur des pieds de *S. inaequidens* que sur ceux de *S. jacobaea*. La qualité de la plante joue un rôle important pour la reproduction des pucerons qui dépendent notamment de l'état de la

croissance et du niveau d'azote soluble de la plante hôte, plus riche dans les phases de pleine croissance ou de floraison. Or, *S. inaequidens* a une croissance beaucoup plus rapide que celle des *S. jacobaea* (cf étude sur les RGR). L'expérience d'antixenosis prouve que les stimuli olfactif et gustatif de *S. jacobaea* attirent plus de pucerons que ceux de *S. inaequidens*. Néanmoins *S. inaequidens* est accepté comme plante hôte par plus de 20% des pucerons, même en présence de *S. jacobaea*. *S. inaequidens* est une plante exotique qui n'a pas co-évolué avec *Aphis jacobaeae* et qui phylogénétiquement est assez éloignée de *S. jacobaea*. *Aphis jacobaeae* pourrait donc avoir fait un « saut » de spécificité entre les deux espèces. Des variations phénotypiques progressives ont peut-être permis une adaptation à *S. inaequidens* au bout de plusieurs générations, ce qui expliquerait l'ampleur récente des infestations. La plus grande sensibilité de cette espèce à *Aphis j.* pourrait s'expliquer par un manque de défense physique ou chimique permettant une croissance rapide des populations de pucerons. Une poursuite des études est nécessaire pour mieux connaître le cycle du puceron et les caractéristiques de l'infestation en milieu naturel.

2.3. Désherbage chimique

Les essais de désherbage chimique ont permis d'inventorier des produits efficaces et facilement utilisables dans des prairies temporaires ou permanentes. Ils peuvent constituer une pratique alternative à intégrer dans le système de production pastoral.

3. Aspects socio-anthropologiques et économiques

3.1. Les modes de gestion et leurs coûts dans les pâturages et les espaces naturels

Afin de mieux appréhender la gêne réelle occasionnée par *Senecio inaequidens*, et les coûts de gestion, des enquêtes ont été réalisées soit dans des réserves naturelles, soit chez des éleveurs du Languedoc-Roussillon.

La présence de *Senecio* peut induire des charges supplémentaires importantes chez les éleveurs. Des solutions techniques existent, mais elles sont mises en place individuellement. L'absence de réponse collective est regrettée. A quelques exceptions près cependant, l'invasion par le *Senecio* est considérée comme acceptable, et ce d'autant plus que l'éleveur dispose d'un espace important permettant une meilleure gestion pastorale.

3.2. Les aspects socio-anthropologiques

L'analyse des textes scientifiques publiés depuis 1950 sur le phénomène invasif a permis de mettre en évidence une structuration progressive de la pensée scientifique évoluant de monographies descriptives vers un essai de conceptualisation des invasions biologiques dans les années 80. Cette "théorie générale de l'invasion" est remise en cause par les travaux les plus récents qui tendent à montrer la diversité des mécanismes explicatifs et la complexité des processus en oeuvre, ainsi que la difficulté de prévoir l'issue d'une invasion.

Dans ce contexte, la vulgarisation du "savoir scientifique" s'avère difficile puisqu'il n'y a pas de réponse simple à un phénomène perçu de façon amplifiée par l'émergence de la sensibilité "environnementale" dans le corps social. La diffusion de cette pensée scientifique évolutive peut être caractérisée selon 3 types de modalité. Un "processus d'entonnoir" opère une réduction quantitative et qualitative de l'information. Un processus de "filtre" procède par sélection avec censure/oubli d'informations ou argumentations, dans un esprit de logique démonstrative généralement axée sur la dangerosité du *Senecio*. Une "mise en scène dramaturgique", oubliant les éléments biologiques, insiste sur les périls associés à l'invasion.

Malgré l'avancée des connaissances, la presse de vulgarisation se caractérise par une grande "fixité". Ainsi en face d'un savoir scientifique en constante évolution (bien que soumis lui aussi aux processus socio-historiques qui l'encadrent), le passage quasi obligé par l'intermédiaire d'une vulgarisation pose-t-il problème quant à la nature des modes de

perception et de réaction des acteurs " de terrain" en face de phénomènes naturels auxquels ils sont confrontés "au premier chef".

Cependant, face à cette "fixité" qui risque d'engendrer des modes de perception et des comportements assez stéréotypés et uniformes, l'enquête de terrain montre que les éleveurs et autres acteurs, en fonction de leur place et de leur profil social, s'adaptent en tenant compte des contraintes spécifiques des milieux et activités et des objectifs d'efficacité maximum et de minimisation des risques de nuisance relatifs aux espèces envahissantes. Le "poids" de la pression médiatique est relatif dans le mode d'intégration qu'en ont les acteurs de base, à quelques catégories qu'ils appartiennent. Car si l'on en juge par le degré de connaissance concret concernant la nature des milieux préférentiels, l'histoire de l'expansion locale, les techniques concrètes de lutte (arrachage avant floraison, recouvrement, rotation, *etc.*), les moyens permettant de "maintenir en marge" sont assez bien connus et pratiqués de fait et sont, dans bon nombre de cas, exempts de "visions dramatisées" du phénomène tels que peuvent le colporter certains médias.

De ce constat, on peut déduire que les stratégies d'intervention, les outils de vulgarisation et les moyens matériels et humains mis en oeuvre pour gérer une invasion auraient intérêt à partir des connaissances concrètes pour les analyser et – pourquoi pas, les intégrer – plutôt que de "parachuter" des solutions toutes prêtes ... que personne (ou presque) n'applique !

Action de transfert

Participation à des ouvrages de vulgarisation présentant l'espèce, son comportement en milieu naturel ou cultivé, les moyens de gestion : plantes envahissantes de la région méditerranéenne (AME, ARE PACA, 2003) et plantes envahissantes sur le territoire français (Muller, 2001)

Publications dans des colloques professionnels pour informer des moyens de lutte (ANPP, 2001)

Rencontre d'acteurs sur le terrain (réunion en Cerdagne, en Montagne noire, avec des gestionnaires de réserves naturelles, avec des pépiniéristes).

Recommandations

Le *Senecio inaequidens* reste une espèce préoccupante dans les milieux dégradés ou surpâturés, toutefois il semble que ces dernières années sa prolifération soit affaiblie notamment du fait du développement d'*Aphis jacobaeae*. La répartition et l'abondance de l'espèce rendent illusoire toute tentative d'éradication, il convient de continuer à surveiller certains espaces protégés mais le risque d'impact semble limité en dehors des zones perturbées. Les connaissances concrètes des acteurs de terrain sont à valoriser, les propositions de gestion sont à élaborer avec eux.

Conclusions et perspectives

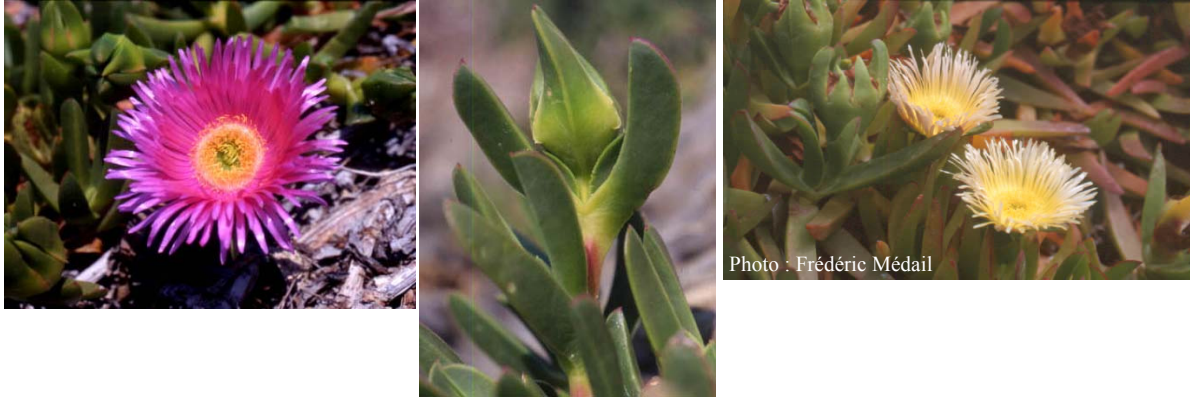
Les études réalisées ont permis d'apporter des connaissances nouvelles sur les mécanismes d'invasion du *Senecio*. En définitive l'espèce n'apparaît pas comme une espèce aussi « dangereuse » que le laissaient penser les premières études. Ce sont plus les performances physiologiques et biologiques de l'espèce et sa grande plasticité phénotypique qu'une évolution génétique qui semblent avoir favorisé l'invasion. L'étude d'un plus grand nombre de populations serait cependant nécessaire pour valider cette hypothèse. D'un point de vue plus fondamental, il serait intéressant de poursuivre une étude de phylogéographie au niveau mondial afin d'identifier les populations sources à l'origine des invasions, notamment en Europe. L'accroissement de la compatibilité entre individus dans les populations

envahissantes, contrairement aux prédictions, justifie une étude approfondie du système de reproduction. Enfin la compréhension des interactions *Aphis/Senecio* est nécessaire pour évaluer l'impact à terme du puceron sur les populations de *Senecio*.

Principales références bibliographiques

- Agence méditerranéenne pour l'environnement, CBNM Porquerolles (2003). Plantes envahissantes de la région méditerranéenne. 48 pp.
- Fort N., Brunel S., Maillet J. & Sheppard A. (2004). Etudes préliminaires à l'utilisation du puceron *Aphis jacobaeae* Schrank comme agent de lutte biologique contre une plante envahissante : le Sénéçon du Cap, *Senecio inaequidens* DC. 12^{ème} colloque international sur la biologie des mauvaises herbes, Dijon.
- Lafuma L., Balkwill K., Imbert E., Verlaque R. & Maurice S. (2003). Ploidy level and origin of the European invasive weed *Senecio inaequidens* (Asteraceae). *Plant Syst. Evol.* 243: 59-72.
- Lopez-Garcia M.C. & Maillet J. (2005). Biological characteristics of an invasive south African species. *Senecio inaequidens* DC. *Biological invasions*, 7: 181-194.
- Maillet J. (2001). *Senecio inaequidens* in Muller *et al.* *Les invasions biologiques causées par les plantes exotiques sur le territoire français métropolitain. Etat des connaissances et propositions d'actions*. Mate, 171 pp.
- Maillet J., Planes G. & Tach M. (2001). Stratégies de lutte chimique contre *Senecio inaequidens* dans des zones de parcours et de pâturages. ANPP – 18^{ème} conférence du Columa, Toulouse.
- Maurice S., Alleaume-Benharira M., Lafuma L., Ronce O. & Olivieri I. (2003). Comparative population genetics of native and invasive populations of *Senecio inaequidens*: models and data. *Invasive Plant in Natural and Managed Systems: Linking science and management*. Fort Lauderdale (USA), novembre 2003.
- Pino J., Afán I., Sans X. & Gutiérrez C. (2000). *Senecio pterophorus* DC., a new alien species in the European mainland. *Anales Jardín Botánico de Madrid*, 58: 188-189.

Facteurs écologiques, évolutifs et sociologiques impliqués
dans l'invasion du littoral méditerranéen par *Carpobrotus* spp.
(*Aizoaceae*). Eléments pratiques pour leur limitation



À gauche : *Carpobrotus* aff. *acinaciformis*, au centre : fruit de *C. aff. acinaciformis*, à droite : *C. edulis* (photos F. Médail).

Coordinateur : Frédéric MÉDAIL

Institut Méditerranéen d'Écologie et de Paléoécologie (IMEP), UMR CNRS 6116, Université Paul Cézanne / Aix-Marseille III, Europôle méditerranéen de l'Arbois, BP 80, F-13545 Aix-en-Provence cedex 04, France

Adresse électronique : f.medail@univ.u-3mrs.fr

Participants

Laurence AFFRE, Geoffroy BARRAL, Philippe BUGÈS, Karen BOURGEOIS, Stéphane CHARPENTIER, Franck DER KASPARIAN, Katia DIADEMA, Lucie FAULQUIER, Laurianne GARRAUD, Virginie GONCALVES, Jérôme ORGEAS, Sébastien PACCHIARDI, Christiane ROLANDO, Carey SUEHS, Régine VERLAQUE & Eric VIDAL, Institut Méditerranéen d'Écologie et de Paléoécologie (IMEP), UMR CNRS 6116

Jean MAHAUD, École Nationale Supérieure de la Nature et du Paysage (ENSNP) de Blois

Philippe ROBERT, Patrice D'ONOFRIO & Patrick VANDENBROUCK, Parc National de Port-Cros

François BOILLOT, Conservatoire Botanique National Méditerranéen de Porquerolles

Gilles CHEYLAN, Museum d'Histoire Naturelle d'Aix

Mots clés : invasion biologique – insularité - interactions biotiques – hybridation - endozoochorie

Summary

Despite the fact that *Carpobrotus edulis* and *C. affine acinaciformis* have been introduced in southern France for over 200 years, few studies have addressed the invasion processes of these South Africa succulents. Investigations of their genetic traits, reproductive systems, a high frequency of hybridization, native pollinators, seed dispersal by introduced mammals, as well as links with insularity, suggest that the invasion by *Carpobrotus* spp. is a complex and evolutionary process, which results in profound changes of the invaded ecosystems. The latter includes a decrease in the percent abundance of various plant groups, soil transformation in the case of *C. affine acinaciformis*, a restructuration of pollinator webs, and facilitation with introduced mammals. The fact that *C. edulis* is more common in south east France compared to *C. affine acinaciformis* can potentially be explained by genetic and reproductive differences between the two taxa. Recurrent indications of hybridization could partly explain the invasive nature of these two alien plants, their differences with populations from their

native distributions, as well as their strong evolutionary potential and the possibility of polyploidization. Together, these results suggest that the evolutionary biology of invasive species is necessary for a better understanding of the invasion process and contemporary evolution.

Résultats scientifiques

Les griffes-de-sorcière (*Carpobrotus spp.*, famille des Aizoaceae) comptent parmi les végétaux exotiques les plus envahissants du littoral méditerranéen, et leurs impacts sont particulièrement marqués sur les systèmes insulaires. En effet, les îles abritent souvent des espèces endémiques et des communautés très originales sur le plan de la composition spécifique et des processus fonctionnels. L'objectif de ce programme a donc été d'analyser les caractéristiques biologiques et évolutives des *Carpobrotus spp.* en situation insulaire et leurs impacts écologiques, en particulier sur la végétation et sur d'autres composantes des écosystèmes envahis (vertébrés disséminateurs des graines, guildes des pollinisateurs). Les griffes-de-sorcière constituent un modèle d'étude intéressant pour déterminer les divers facteurs écologiques et évolutifs responsables de leurs capacités exceptionnelles de colonisation et d'invasion. La présence en sympatrie de deux taxons (*Carpobrotus edulis* et *C. aff. acinaciformis*) a ainsi offert l'opportunité de réaliser des comparaisons directes sur leurs potentialités d'invasion et d'examiner leur évolution en situations micro-insulaires, en se focalisant sur le site-atelier des îles d'Hyères (Provence, Var) qui inclut le Parc national de Port-Cros et son île satellite, l'île de Bagaud (40ha).

Les divers résultats, basés sur le polymorphisme des marqueurs génétiques (AFLPs), sur les caractères morphologiques et caryologiques (formules chromosomiques et nombre de satellites), démontrent qu'il existe au moins deux entités taxonomiques différentes sur les îles provençales, distinctes des taxons parentaux indigènes d'Afrique du Sud. Ces deux entités taxonomiques dériveraient, de surcroît, des deux taxons sud-africains, *C. edulis* et *C. acinaciformis*. Les analyses génétiques mettent aussi en évidence l'existence de plusieurs événements d'introduction dans le bassin méditerranéen, avec des épisodes de sympatrie entre les différents taxons de *Carpobrotus* ayant pu occasionner des phénomènes d'hybridation / introgression complexes. Au final, tous ces aspects suggèrent un potentiel évolutif très important des *Carpobrotus spp.* dans l'une de leurs régions d'introduction, le bassin méditerranéen, ce qui explique en partie leurs conséquences néfastes dans les écosystèmes naturels ou semi-naturels littoraux.

La forte capacité d'implantation et le pouvoir compétitif très élevé des *Carpobrotus* s'expliquent aussi par la conjonction de plusieurs attributs biologiques déterminants dans la reproduction et la dispersion, traits d'histoire de vie qui caractérisent souvent les végétaux envahissants.

Des stratégies reproductives variées (Suehs *et al.* 2003, 2004 a, b, 2005)

C. edulis peut se reproduire soit par voie sexuée (autogamie spontanée ou facilitée par les insectes, allogamie), soit par voie asexuée (agamospermie facultative, reproduction végétative) ; il ne présente aucune évidence de dépression de consanguinité et une faible vigueur hybride. Par contre, *C. aff. acinaciformis* est très faiblement agamospermique, très peu auto-fertile et auto-compatible, et il possède une faible dépression de consanguinité et une vigueur hybride très élevée ; il présente de bonnes performances en hybridation inter-taxons. Les anomalies méiotiques en métaphases I et II et la présence de diplogamètes viables à plus de 90% suggèrent que les potentialités de formations des polyploïdes sont grandes chez ces deux taxons, même si de tels individus n'ont pas encore été décelés en situation naturelle (Diadema, 2002).

Les stratégies de reproduction très contrastées entre les deux taxons suggèrent différentes dynamiques d'établissement et d'invasion sur les îles étudiées. *C. edulis* présente un système de reproduction mixte, optimal dans le succès des espèces envahissantes, c'est-à-dire (i) des modalités de reproduction « indépendantes » (propagation végétative, agamospermie, auto-fertilité et auto-compatibilité) assurant son établissement dans une nouvelle région et (ii) des modalités de reproduction dépendantes (allogamie et hybridation) favorisant ensuite son expansion. Le système de reproduction de *C. affine acinaciformis* se caractérise par une croissance clonale importante, qui favorise son implantation et ce taxon peut rapidement occuper l'espace local. Cette croissance clonale est particulièrement agressive sur l'île de Bagaud puisque *C. affine acinaciformis* s'étend actuellement vers l'intérieur de l'île au sein du matorral sclérophylle à *Pistacia lentiscus*, *Erica arborea*, et *Myrtus communis*, alors que *C. edulis* reste actuellement cantonné aux ceintures halophiles et halorésistantes du littoral. En outre, les hybridations peuvent engendrer des changements génétiques, et une "flexibilité génétique" favorables à l'adaptation des individus dans de nouveaux environnements (Rieseberg & Carney 1998, Vilà *et al.* 2000). Ce phénomène va donc contribuer à faciliter leur expansion, ce qui est le cas de *C. affine acinaciformis*. Finalement, au travers des phénomènes d'introgession, certains gènes « avantageux » de *C. edulis* peuvent être incorporés dans le génome de *C. affine acinaciformis*, ce qui peut créer de nouvelles combinaisons génotypiques avec de fortes potentialités d'invasion, aggravant ainsi l'impact de *C. affine acinaciformis*.

De grandes capacités de dispersion des graines par les animaux (Bourgeois *et al.* 2004, 2005)

Les très nombreuses graines (1000-1800 / fruit chez *C. edulis*, 650-750 / fruit chez *C. aff. acinaciformis*) sont presque obligatoirement dispersées par les animaux, puisque la décomposition des fruits charnus indéhiscents dépasse trois ans (D'Antonio, 1990). Les fruits de *Carpobrotus* présentent des caractéristiques morphométriques et biochimiques très attractives pour les vertébrés (richesse en eau, sucre et protéines). En Provence, le pourcentage de fruits consommés par les rats et les lapins est significativement plus élevé en milieu insulaire (68%) que sur le continent (29%) ; ces fruits représentent sans doute une ressource cruciale pour la survie des populations de ces vertébrés introduits sur les îles. D'autre part, l'ingestion des fruits (endozoochorie) favorise la propagation des graines de griffes-de-sorcière puisque les rats et lapins peuvent les transporter jusqu'à 100 m des taches des *Carpobrotus*. Enfin, une dissémination secondaire des graines par myrmécochorie où sont impliquées des fourmis moissonneuses *Messor barbarus* (ca. 740 graines transportées par heure et par colonne avec 64 % de fourmis portant une graine) a aussi été mise en évidence sur les îles d'Hyères (J. Orgeas, ined.).

Toutes ces caractéristiques évolutives et biologiques expliquent le dynamisme de ces deux xénophytes qui engendrent des changements dans la structure et la dynamique des communautés et des modifications d'interactions biotiques (dispersion, pollinisation).

Changements au niveau des communautés végétales

Le suivi sur trois ans de paires de placettes (absence ou présence des *Carpobrotus*) a montré que la présence des *Carpobrotus* entraîne une diminution de la richesse et de la diversité des végétaux indigènes, à la fois pour le nombre d'espèces et pour les groupes fonctionnels (Figure 1). Les différences relatives entre les placettes de référence et celles occupées par *Carpobrotus spp.* sont de - 43,2 % pour la richesse spécifique et - 11,5 % pour les groupes fonctionnels. Ces résultats s'expliquent par les fortes capacités compétitrices (compétition par exclusion) des *Carpobrotus spp.*, capables de s'étendre même dans les maquis littoraux denses, grâce à leur forte croissance végétative. La croissance clonale s'avère

très variable selon les individus considérés, mais *C. aff. acinaciformis* a un développement végétatif significativement plus fort que celui de *C. edulis* (Suehs *et al.* 2003, 2004a) : en valeurs brutes, les rameaux de *C. aff. acinaciformis* peuvent croître de 0 jusqu'à 177 cm par an, avec une moyenne annuelle de $69,6 \pm 54,1$ cm ; pour *C. edulis*, l'extension varie entre 0 et 174 cm par an, avec une moyenne de $50,4 \pm 43,1$ cm. Ainsi, au moins une trentaine de végétaux à haute valeur patrimoniale (végétaux rares, endémiques ou protégés) sont localement concurrencés par *Carpobrotus spp.* sur les côtes de Provence. De plus, l'expansion des *Carpobrotus spp.* entraîne une réduction significative de l'abondance des herbacées annuelles et pérennes, et des ligneux bas, sachant que les petites plantes à cycle de vie court sont les plus affectées par les *Carpobrotus spp.*

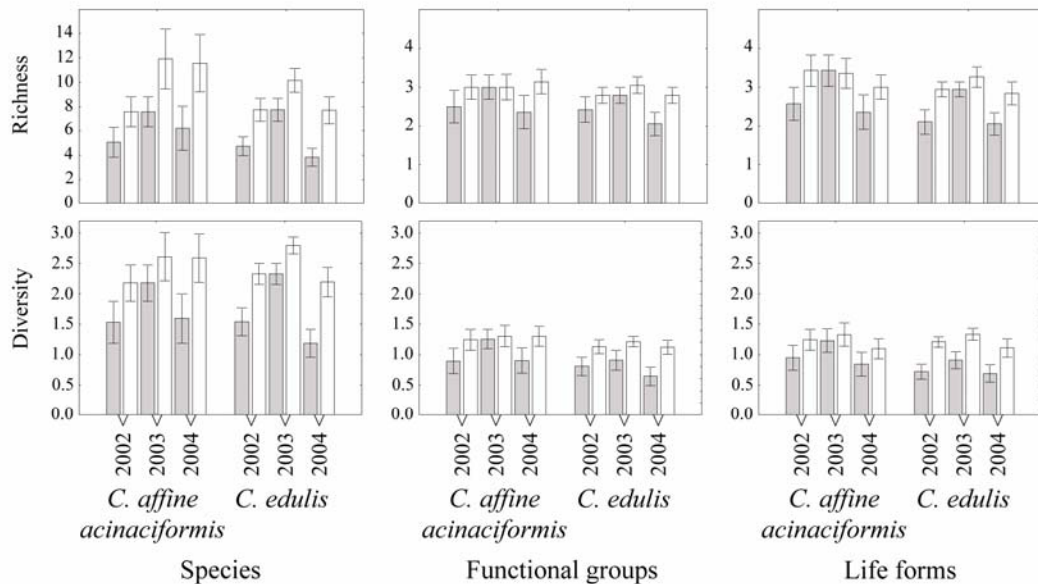


Figure 1. Moyennes de la richesse et de la diversité en espèces végétales, en groupes fonctionnels et en types biologiques *sensu* Raunkiaer au sein des quadrats envahis (gris) par *Carpobrotus aff. acinaciformis* ou *C. edulis*, et des quadrats non envahis (blanc) ; résultats obtenus sur des quadrats suivis sur les îles d'Hyères, en juin-juillet 2002, avril-mai 2003 et avril-mai 2004.

En ce qui concerne les modifications édaphiques - même si les interactions restent complexes - les deux taxons, et plus particulièrement *C. aff. acinaciformis*, transforment de façon significative les sols avec (Figure 2) : (i) une diminution des valeurs de pH (acidification des sols), (ii) une augmentation des teneurs en Carbone et Azote d'où une augmentation des ratios C/N ; ces changements édaphiques notables modifient les cycles de nutriments. L'acidification des sols et l'augmentation des ratios C/N peuvent résulter de la présence d'une abondante litière de feuilles de *Carpobrotus spp.* faiblement dégradables. Les feuilles des *Carpobrotus spp.* sont caractérisées par de forts taux en tannins et des propriétés anti-bactériennes, et des propriétés allélopathiques ont aussi été mises en évidence *in vitro*. Au final, ces modifications édaphiques liées à la présence des *Carpobrotus spp.* induisent des changements profonds dans la composition spécifique et dans les successions des communautés végétales indigènes du littoral. La restauration de ces communautés serait toutefois assez rapide après une éradication de *C. edulis*, au moins si l'on considère les herbacées annuelles qui persistent souvent sous formes de diaspores à l'état latent dans le sol. Par contre, malgré un pourcentage de recouvrement moins important pour *C. aff. acinaciformis*, les impacts associés à ce taxon sont, en moyenne, plus importants. Il est possible que la restauration des sols modifiés par la présence de *C. aff. acinaciformis* soit plus longue par rapport à *C. edulis*, car la restauration des contenus en azote disponibles dans le sol est un processus lent. En raison de ces impacts sur les communautés végétales indigènes *via*

les changements du sol, *C. aff. acinaciformis* représente potentiellement une xénophyte transformatrice.

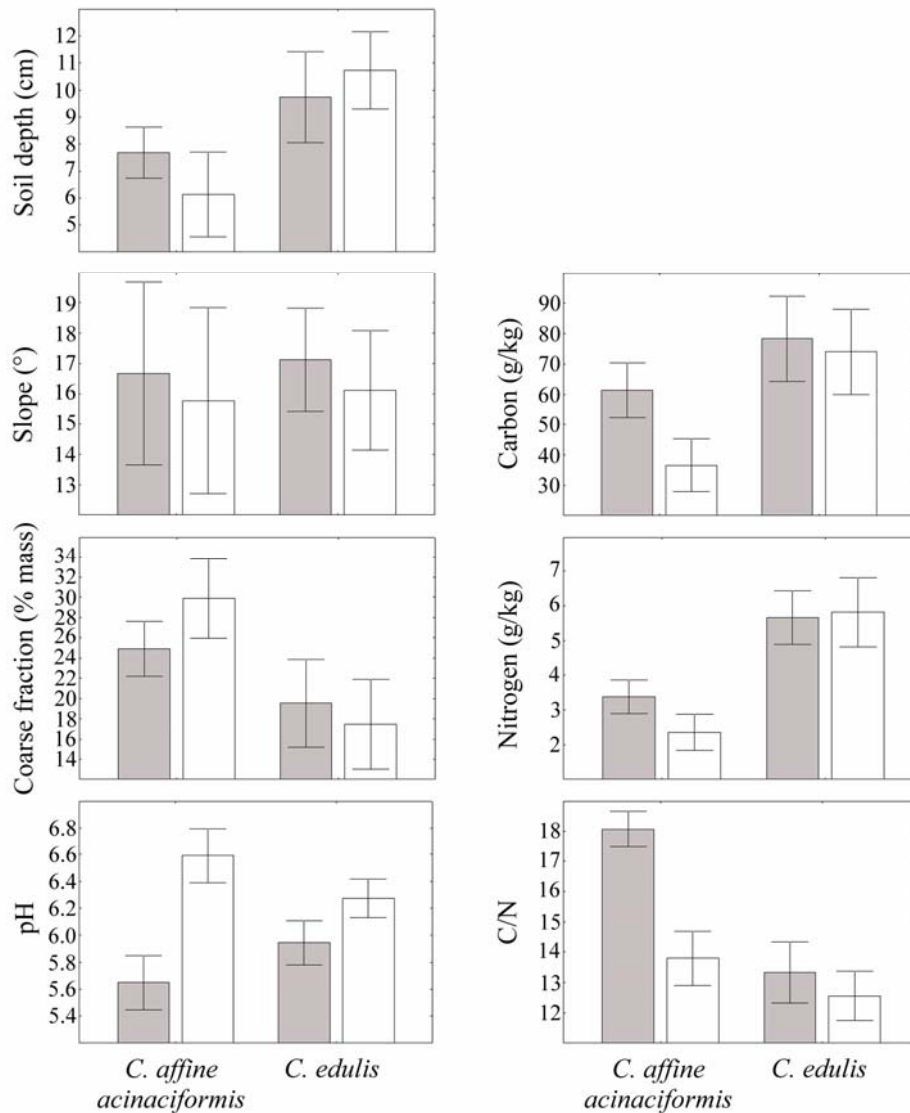


Figure 2. Comparaisons des moyennes de plusieurs paramètres abiotiques du sol (profondeur du sol, pente, fraction grossière du sol, pH, teneurs en carbone et azote, rapport carbone / azote) au sein des quadrats envahis (gris) par *Carpobrotus aff. acinaciformis* ou *C. edulis* et des quadrats non envahis (blanc), suivis sur les îles d'Hyères.

Modifications des interactions biotiques (Bourgeois *et al.* 2004, 2005 ; Moragues *et al.* 2004 ; Suehs *et al.* 2006)

L'ingestion des fruits charnus indéhiscents de *Carpobrotus* par les vertébrés (lapins, rats) conduit à une nette augmentation des capacités germinatives des graines (Figure 3) : le pourcentage de germination des graines de *C. edulis* après ingestion par le rat sur les îles d'Hyères est de 65 % mais seulement de 41 % pour les graines non ingérées. Ces vertébrés favorisent la dispersion et les capacités de germination des griffes-de-sorcière et ces dernières permettent à leur tour le maintien de densités très élevées de rats en situation micro-insulaire. De plus les chats haret peuvent jouer aussi un rôle de disperseur secondaire, via les rats qu'ils consomment. L'ensemble forme un réseau mutualiste d'espèces exotiques co-adaptées (Figure 3), phénomène dénommé *invasional meltdown* (Simberloff & Von Holle, 1999), et ces

nouvelles interactions biotiques complexes se sont mises en place en moins de 150 ans sur ces îles.

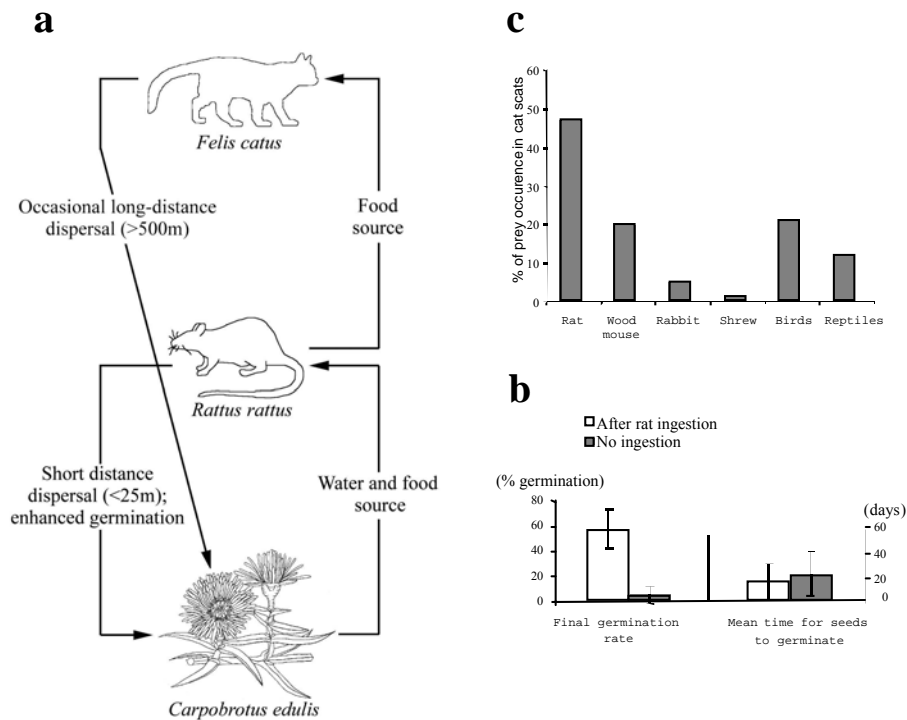


Figure 3. a. Schéma des interactions trophiques à trois niveaux (de type *invasional meltdown*) en situation insulaire, nouées entre *Carpobrotus edulis*, le rat noir (*Rattus rattus*) herbivore consommateur et disperseur des graines, et le chat haret (*Felis catus*) prédateur du rat noir. b. Augmentation des capacités germinatives des graines de *Carpobrotus* (de $5.0 \pm 6.8\%$ à $57.7 \pm 15.5\%$; $U = 2.0$, $p < 0.001$) et diminution significative des délais de germination (de 21.9 ± 17.7 jours à 15.7 ± 14.5 jours; $U = 13\ 588.5$, $p < 0.001$) après ingestion des graines par les rats. c. Les chats harets, prédateurs des rats, dispersent secondairement des graines intactes et viables de *Carpobrotus* à des distances 20 fois supérieures par rapport aux rats.

Les agents pollinisateurs jouent un rôle très important dans les stratégies de reproduction sexuée chez les *Carpobrotus* spp. (cf ci-dessus), et leur capacité d'attirer les pollinisateurs a été testée par rapport à certains végétaux indigènes, abondantes et ayant la même phénologie de floraison que les *Carpobrotus* : *Cistus monspeliensis*, *Senecio leucanthemifolius* et *Lotus cytisoides*. Il s'avère que les *Carpobrotus* spp. n'attirent pas un cortège de pollinisateurs aussi riche ni aussi divers que les plantes indigènes. Cependant, les abondances relatives de pollinisateurs, les taux de visite des fleurs et les temps de visites des Hyménoptères sont plus importants chez les *Carpobrotus* spp. comparativement aux végétaux indigènes. Les *Carpobrotus* spp. attirent principalement les bourdons (*Bombus terrestris*) qui représentent 34 % des visites pollinisatrices, et les petites abeilles solitaires - deux groupes de pollinisateurs les plus abondants sur la petite île de Bagaud (Figure 4). Ainsi, les *Carpobrotus* spp. présentent souvent un plus fort taux de pollinisation comparé aux plantes indigènes. De surcroît, les services pollinisateurs des bourdons semblent être monopolisés par *C. aff. acinaciformis* par rapport aux végétaux indigènes. Ce «vol» des pollinisateurs généralistes représente, à peu près, un tiers des visites pollinisatrices sur l'île de Bagaud, et il s'agit donc d'une modification biotique importante par rapport au réseau pollinisateur total. Cette diminution des services pollinisateurs pourrait avoir des conséquences néfastes sur les flux de gènes et le succès reproducteur des végétaux indigènes. Au final, ces tendances suggèrent une forte potentialité pour les *Carpobrotus* spp. introduits de déstructurer les réseaux plantes-

pollinisateurs en limitant – pour certains aspects – la pollinisation / reproduction des végétaux indigènes du littoral et ainsi, leurs potentialités de survie.

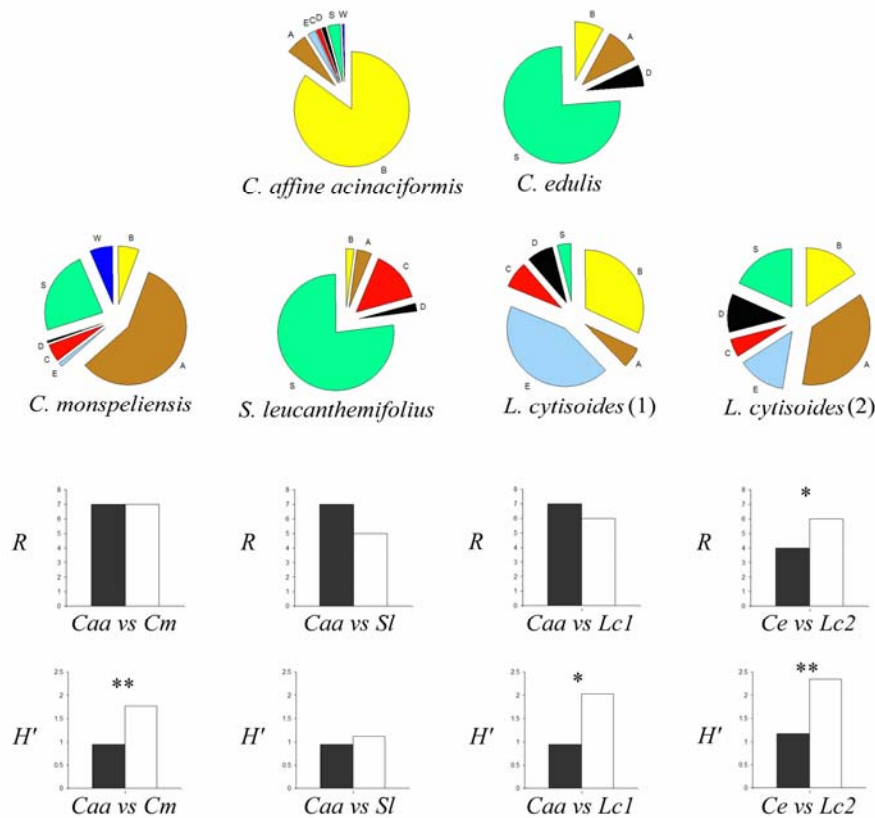


Figure 4. Diagrammes à secteurs décrivant les communautés de pollinisateurs pour *Carpobrotus aff. acinaciformis* et *C. edulis* et pour trois taxons indigènes communs sur le littoral des îles d'Hyères (*Cistus monspeliensis*, *Senecio leucanthemifolius*, *Lotus cytisoides*); histogrammes de la richesse (R) et de la diversité (H') des pollinisateurs au sein de quadrats avec un des deux *Carpobrotus* (noir) et une des trois plantes indigènes (blanc). B = *Bombus terrestris*, A = *Apis mellifera*, E = *Eucera sp.*, C = Coleoptera, D = Diptera, S = petites abeilles halictoides, W = guêpes. (1) et (2) font référence aux comparaisons entre (1) *L. cytisoides* et *C. affine acinaciformis* et (2) *L. cytisoides* et *C. edulis*. Caa = *C. affine acinaciformis*, Ce = *C. edulis*, Cm = *C. monspeliensis*, Sl = *S. leucanthemifolius*, Lc = *L. cytisoides*. * représentent les comparaisons significatives à $p < 0.05$ (*) et $p < 0.01$ (**).

Actions de transferts

Les nombreux résultats de ce programme ont fait l'objet de 14 publications, dont 6 dans des revues scientifiques internationales indexées (*Biological Journal of the Linnean Society*, *Ecosciences*, *Evolutionary Ecology*, *Heredity* (2), *Plant Molecular Biology Reporter*), et dans quatre chapitres d'ouvrages à diffusion internationales (Backhuys Publisher, Millpress Science Publisher). En outre, les principaux résultats ont été synthétisés dans deux synthèses réalisées dans le cadre de l'ouvrage *Plantes invasives en France*, coordonné par Serge Muller et publié en 2004 par le Muséum National d'Histoire Naturelle.

Les actions engagées dans le cadre de ce programme ont fait l'objet de nombreux échanges d'expérience avec les gestionnaires de milieux naturels, en France et à l'étranger (Sardaigne, Portugal, Baléares).

Dans le cadre d'un tournage (15 et 16 avril 2002) sur l'île de Porquerolles par une équipe de télévision (France 2), dont le reportage a été diffusé le 18 avril 2002 au journal de 13h, les aspects techniques posés par l'éradication et le suivi des expérimentations ont été exposés

(F. Médail et C. Suehs) puis ont été évoqués les problèmes socio-anthropologiques engendrés par ces arrachages (J. Mahaud).

Les résultats de ce programme ont aussi été présentés dans divers articles parus dans la presse écrite :

- 1) "Les plantes exotiques terrestres concurrencent la flore locale" par Catherine Tastemain, *Le Monde*, 06 novembre 2002.
- 2) "Mondialisation botanique en Méditerranée" par Vincent Tardieu, *Terre Sauvage*, juillet 2003, n° 185, pp. 64-67.
- 3) "Une plante rampante à la conquête de nos îles" par Célia Sampol, *Marseille l'Hebdo*, 16 juillet 2003, n° 146, p 12.

De nombreuses communications orales ont été réalisées, à la fois dans des colloques internationaux ou nationaux et lors d'interventions destinées à des gestionnaires (Parc National de Port-Cros, Conservatoire Botanique National Méditerranéen de Porquerolles). En particulier, et afin de synthétiser les principaux résultats du programme, une présentation orale a été faite lors du Comité Scientifique du Parc National de Port-Cros en février 2006, suivie par une journée d'échange d'expériences sur le terrain avec les agents de ce Parc National.

Recommandations

Vu les grandes surfaces couvertes rapidement par les *Carpobrotus spp.* et la multitude de changements qu'ils sont capables de provoquer au sein des écosystèmes envahis, ces deux taxons peuvent être considérés comme des xénophytes potentiellement « transformateurs » (*sensu* Richardson *et al.* 2000). Leur contrôle est donc essentiel pour la pérennité et la conservation de ces écosystèmes littoraux (dunes, pentes et falaises côtières, matorrals thermophiles).

L'éradication ou la limitation de l'extension des populations de griffes-de-sorcière repose sur des techniques mécaniques (arrachage, passage du feu, limitation de la lumière), chimiques (emploi d'herbicides) ou biologiques (herbivorie, lutte biologique). A la lueur des diverses expérimentations réalisées, l'arrachage manuel des individus, représente la technique la plus facile à mettre en œuvre, mais il faut prendre soin de ne laisser aucun fragment sur place. En pratique, il est cependant impossible d'éradiquer en totalité et en une seule fois une population de *Carpobrotus* car de petites racines persistent après l'arrachage et des plantules émergent plusieurs années après éradication grâce à la banque de graines présentes dans le sol. Ainsi, après éradication complète du *Carpobrotus edulis* de l'îlot du Petit Langoustier (2,5 ha), des germinations massives de l'espèce (jusqu'à 500 plantules par mètre carré) ont eu lieu durant les trois années suivantes, et huit années après l'éradication, une soixantaine d'individus issus de repousses ou de germinations ont encore été éradiqués (Aboucaya, 2004). Quand les populations se situent sur des pentes accusées, il est possible de rouler la matre et de jouer sur le poids de celle-ci pour éradiquer une grande partie de la zone envahie. Mais dès que les taches de *Carpobrotus* ont une surface importante ou se situent dans des falaises, cette méthode devient délicate à mener, et il faut se résoudre à essayer de simplement limiter l'extension des *Carpobrotus*. Le problème majeur après éradication des griffes-de-sorcière réside dans les phénomènes d'érosion des sols qui surviennent dès que la pente est forte. Dans certaines situations, l'éradication des *Carpobrotus* peut donc constituer un remède pire que le mal, si des opérations de cicatrisation écologique utilisant des végétaux indigènes ne sont pas menées en parallèle.

Dans la perspective d'une éradication efficace et durable des griffes-de-sorcière, la compréhension des interactions mutualistes établies entre les *Carpobrotus* et les vertébrés phytophages présents localement est importante à évaluer, car les potentialités de

dissémination des graines ingérées par les animaux (endozoochorie) sont élevées. De plus, il est nécessaire de considérer les effets post-éradications, car elles sont susceptibles d'occasionner des réactions trophiques en chaîne qui impliquent des espèces indigènes et qui peuvent engendrer des effets secondaires indésirables. Ces aspects sont particulièrement marqués dans le cas des petits systèmes insulaires envahis par les *Carpobrotus*. Ainsi, si les *Carpobrotus* qui constituent une source de nourriture essentielle pour les rats noirs insulaires disparaissent, ces derniers pourront se focaliser sur une autre ressource afin de maintenir leurs effectifs.

Enfin, les différences observées dans les stratégies de reproduction des deux taxons (*C. edulis* et *C. aff. acinaciformis*) et leurs niveaux d'hybridation suggèrent des préconisations de gestion différentes. Une des priorités consiste à distinguer les situations où les deux taxons sont en sympatrie afin d'éviter les impacts négatifs liés aux phénomènes d'hybridation et d'introgression. *C. edulis* nécessite plus particulièrement un contrôle de la production importante de graines car il présente un fort succès pour toutes les modalités de reproduction sexuée et en agamospermie. Au contraire, en raison de sa forte expansion clonale, le contrôle de *C. affine acinaciformis* dépend en premier lieu de l'arrachage manuel des larges tapis uniformes.

Conclusions et perspectives

Dans le cas de l'invasion des *Carpobrotus spp.* dans le bassin méditerranéen, la prise en compte à la fois du rôle des caractères génétiques et reproducteurs, de la forte fréquence d'hybridation, du rôle très important des pollinisateurs, de la dissémination des fruits/graines par des mammifères – tout ceci dans une perspective liée à l'insularité – suggère que l'invasion des *Carpobrotus spp.* constitue un phénomène complexe et évolutif qui a pour conséquence de multiples et profonds changements dans la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes littoraux envahis. Il est évident que ces deux *Carpobrotus spp.* possèdent toutes les "armes" intrinsèques pour devenir envahissantes – et potentiellement « transformatrices » – dans d'autres secteurs littoraux à climat méditerranéen. Suite aux expérimentations et aux nombreuses missions de cartographie réalisées sur les côtes du bassin méditerranéen occidental, on peut estimer que l'invasion par les *Carpobrotus* représente la plus forte menace biotique vis à vis des écosystèmes littoraux terrestres. Véritables "Caulerpes terrestres", les griffes-de-sorcière représentent aussi un modèle biologique de tout premier plan en écologie des invasions, qu'il convient d'approfondir afin de mieux comprendre les processus globaux et locaux liés à l'invasion des espèces végétales exotiques.

Des perspectives intéressantes à développer consistent (i) à analyser les réactions des *Carpobrotus* face aux changements climatiques car ces taxons risquent d'être encore plus dynamiques sous des conditions de sécheresse accrues et de réchauffement des températures, et (ii) à étudier, par le biais de translocations réciproques, les capacités dynamiques respectives des *Carpobrotus* naturalisés sur le pourtour méditerranéen par rapport aux taxons indigènes en Afrique du Sud, afin de mieux estimer la part des paramètres évolutifs et des capacités adaptatives dans la dynamique d'expansion de ces xénophytes. Des collaborations sont d'ailleurs envisagées sur ces thèmes avec des équipes en Afrique du Sud (R. M. Cowling, D. M. Richardson) suite à une première mission dans ce pays en 2003.

Publications réalisées dans le cadre de ce programme

Bourgeois K., Vidal E., Suehs C.M. & Médail F. (2004). Extreme invasional meltdown: multi-trophic interactions catalyse Mediterranean island invasions. In: Arianoutsou M. & Papanastasis V.P. (eds.). *Proceedings of the 10th MEDECOS Conference. Ecology, conservation and management of Mediterranean climate ecosystems*. Millpress Science Publishers, Rotterdam, pp. 1-5.

- Bourgeois K., Suehs C.M., Vidal E. & Médail F. (2005). Invasional meltdown potential: facilitation between introduced plants and mammals on French Mediterranean islands. *Ecosciences*, 12: 248-256.
- Diadema K., Baumel A., Lebris M. & Affre L. (2003). Genomic DNA isolation and amplification from callus culture in succulent plants, *Carpobrotus* species (Aizoaceae). *Plant Molecular Biology Reporter*, 21: 1-5.
- Médail F. (2004). Changement global et invasions biologiques causées par les végétaux terrestres en région méditerranéenne. In : Pilorge T. (ed.). *Biodiversité et changement global, dynamique des interactions. Actes des deuxièmes Journées de l'Institut Français de la Biodiversité*. Marseille, 25-28 mai 2004. Institut Français de la Biodiversité, Paris, pp. 78-80.
- Médail F. (2004). Les actions possibles de contrôle de *Carpobrotus* sp. (griffes-de-sorcière). In : Muller S. (ed.). *Plantes invasives en France*. Collection Patrimoines Naturels vol. 62, Publications scientifiques du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, pp. 162-163.
- Médail F., Affre L. & Suehs C.M. (2004). *Carpobrotus* sp. [*C. edulis* (L.) N.E. Br., *C. aff. acinaciformis* (L.) L. Bolus], les griffes-de-sorcière. In : Muller S. (ed.). *Plantes invasives en France*. Collection Patrimoines Naturels vol. 62, Publications scientifiques du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, pp. 52-55.
- Moragues E., Traveset A., Suehs C.M., Affre L. & Médail F. (2004). Effect of *Carpobrotus* spp. on the pollination success of native species. Interspecific pollen transfer as a mechanism of competition. In: Arianoutsou M. & Papanastasis V.P. (eds.). *Proceedings of the 10th MEDECOS Conference. Ecology, conservation and management of Mediterranean climate ecosystems*. Millpress Science Publishers, Rotterdam, pp. 1-8.
- Suehs C.M., Médail F. & Affre L. (2001). Ecological and genetic features of the invasion by the alien *Carpobrotus* plants in Mediterranean island habitats. In: Brundu G., Brock J., Camarda I., Child L., Wade M., (eds.). *Plant invasions: species ecology and ecosystem management*. Backhuys Publisher, Leiden, pp. 145-158.
- Suehs C.M., Médail F. & Affre L. (2003). Invasion by South African *Carpobrotus* (Aizoaceae) taxa in the Mediterranean Basin: the effects of islands on plant reproductive systems. In : Child L.E., Brock J.H., Brundu G., Prach K., Pysek P., Wade P.M. & Williamson M. (eds.). *Plant invasions : ecological threats and management solutions*. Backhuys Publisher, Leiden, pp. 247-263.
- Suehs C.M., Affre L. & Médail F. (2004). Invasion dynamics of two alien *Carpobrotus* (Aizoaceae) taxa on a Mediterranean island: I. Genetic diversity and introgression. *Heredity*, 92: 31-40.
- Suehs C.M., Affre L. & Médail F. (2004). Invasion dynamics of two alien *Carpobrotus* (Aizoaceae) taxa on a Mediterranean island: II. Reproductive strategies. *Heredity*, 92: 550-556.
- Suehs C.M., Affre L. & Médail F. (2004). Dynamique d'invasion de deux végétaux introduits dans le bassin méditerranéen, *Carpobrotus* spp (Aizoaceae) sur l'île de Bagaud (Parc National de Port-Cros, S.E. France) : hybridation, structure clonale et stratégies de reproduction. *Scientific Reports of the Port-Cros National Park*, 20: 19-46.
- Suehs C.M., Affre L. & Médail F. (2005). Unexpected insularity effects in invasive plant mating systems: the case of *Carpobrotus* (Aizoaceae) taxa in the Mediterranean Basin. *Biological Journal of the Linnean Society*, 85: 65-79.
- Suehs C.M., Charpentier S., Affre L. & Médail F. (2006). The evolutionary potential of invasive *Carpobrotus* (Aizoaceae) taxa: Are pollen-mediated gene flow potential and hybrid vigor levels connected? *Evolutionary Ecology*, 20: sous presse.

INVAGRAINES - Invasions de peuplements forestiers par des insectes séminiphages exotiques : mécanismes, conséquences écologiques et moyens de surveillance

Coordinateur : Alain ROQUES

Unité de Zoologie Forestière, INRA, Orléans

Participants

Marie-Anne AUGER-ROZENBERG & Solen BOIVIN, Unité de Zoologie Forestière, INRA, Orléans

Marie- Louise CARIOU & Jean-François SILVAIN, Laboratoire *Populations, Génétique et Evolution*, CNRS, Gif / Yvette

Bruno FADY, Unité de Recherches Forestières Méditerranéennes, INRA, Avignon

Mots clés : invasion – insecte – forêt – graines - régénération naturelle

Summary

The project aimed at contributing to understand the ecological and genetic mechanisms underlying the possibilities of establishment of exotic insects in the genus *Megastigmus* (Hymenoptera: Torymidae), specialized in the exploitation of forest seeds, and at defining suitable methods of monitoring and management of the invasive insect populations. For that, we intended to compare two distinct models host seed/ *Megastigmus*, crossing different first date of invasion and taxonomic structure of the forests: (i) true firs (*Abies*)/*Megastigmus* where the resource, indigenous, is exploited by a native species, *M. suspectus*, in competition with at least 5 invasive species of North American origin, and (ii) true cedars (*Cedrus*)/*Megastigmus* where the resource, itself exotic, is exploited by 2 invasive species without native candidates.

In a large seed sampling, involving 169 *Abies* stands in France and 55 in other European countries (Germany, Belgium, Bulgaria, Denmark, Spain, Greece, Italy, Norway, Poland, Romania, Switzerland, Tchèque) and from the Middle East (Lebanon, Turkey), 90% of the seed lots presented chalcid damage, with a rate of attack higher than 50% in ca. 1/3 of them. On the whole, 5 invasive species coming from North America were observed (*M. rafni*, *M. pinus*, *M. milleri*, *M. specularis*, and *M. lasiocarpae*) beside the native species *M. suspectus*. At present, exotic chalcids largely predominate in Western Europe, displacing the native seed chalcids. *M. rafni* appears to be the most important species especially in natural fir stands with a much larger range than in the 1990s. In a similar way on Cedar, the exotic species *M. schimitscheki*, largely expanded since its introduction in the early 1990s and it supplants from now the other species introduced since a longer date (years 1950), *M. pinsapinis*, who was the only species observed in the years 1980.

Several biological features likely to be implied in the apparent competitive superiority of both *M. rafni* and *M. schimitscheki* were examined in comparison to these of native species and dominated exotic species: length of female ovipositor, capability of developing in unpollinated seeds, parthenogenesis, phenology of adult emergence, prolonged diapause. These elements appear relatively contradictory between them to explain the statute dominating of *M. rafni*, at least. For instance the species has the longest ovipositor, allowing it to oviposit in all cone species independently of cone size, and is capable of developing until adult in unpollinated seeds. However, it is the latest species to emerge and it is not a thelytokous species conversely to the native *M. suspectus*. Bag tests were carried out using simultaneously or not the different species to look for resource sharing but the results will be available only during summer 2006 following adult emergence. On cedar, the same bagging experiments showed a division of the niche between *M. schimitscheki* and *M. pinsapinis*. Both

prefer the apical part of the cone in non-competition situation but when the two species are placed in the same bag, their attacks added on the apical part rather than distribute on the cone.

When insects from North America were compared with these of Europe using mtDNA sequencing (cyt b), it appeared with no doubt that the individuals present in Europe belong well to North-American species, in particular *M. milleri* who was regarded as absent from Europe until the end of 1990s. This study in addition showed that the species *M. pinus*, presents in many European sites, has two haplotypes very different, suggesting two cryptic species. A phylogeographic study of *M. rafni* using both mitochondrial and nuclear markers (EF-1 α elongation gene, ITS2) showed the existence of two distinct clades separated by strong genetic distances (3.5%), suggesting different routes of invasion. A set of 6 microsatellite markers was used to analyse the genetic structure of the populations of *M. rafni* in the areas of origin and invasion. The results suggested an absence of structure according to the fir host species, but a clear differentiation of the Danish populations, which have a very low variability, suggesting a probable bottleneck. On *Cedrus*, 5 loci microsatellites were used to study the genetic structuring of the populations of *Megastigmus schimitscheki*. Populations of the native zone (Cyprus, Turkey) were highly polymorphic and spatially structured, and largely differentiated from those of the introduction zone of southeastern France, fewly polymorphic. We suggested a strong bottleneck connected to a recent and limited introduction, even limited to only one origin. Only two of these populations show a stronger differentiation however, and are both located on the current face of expansion in direction of the Alps of the South. The invasive history of the exotic species on Cedar and fir trees thus appears largely different.

The additional impact of the invasive exotic species on the potential of natural regeneration of the European fir plantations is quantitatively consequent. Whereas in the years 1980, seed damage by *M. suspectus* very seldom exceeded 15%, percentages of attack higher than 50% are not rare any more (17.6% of the cases) due to the addition of the exotic species. On the other hand, the qualitative impact on the genetic pool of the fir plantations seemed much more limited. In particular, self-fertilized fir trees were equally infested as cross-fertilized trees.

On a more general level, the taxonomic closeness of the native trees with respect to original host of the exotic insect seemed to constitute a relevant criterion to estimate the probability of establishment of exotic insects associated to forest trees. We also developed simple and cheap methods for monitoring insect infestation in seed lots at importation, based on differential flotation in solvents related to seed density. A booklet will be published gathering these data. We expect it could help in defining regulations at importation of forest seeds whereas such regulations do not exist in the European Union yet, and thus favour invasion of exotic seed insects.

Résultats

Le projet se proposait de contribuer à la compréhension des mécanismes écologiques et génétiques sous-tendant les possibilités d'installation durable des insectes exotiques du genre *Megastigmus*, spécialisés dans l'exploitation des graines forestières, et de définir des méthodes appropriées de surveillance et de gestion de ces populations d'insectes. Pour cela, nous entendions comparer deux modèles distincts graine-*Megastigmus*, croisant ancienneté d'invasion et structure taxonomique des forêts, dans le but de pouvoir décortiquer les différentes étapes du processus d'invasion, d'installation et de colonisation de nouveaux hôtes : (i) Sapin (*Abies*)/ *Megastigmus* où la ressource, autochtone, est exploitée par une espèce native, *M. suspectus*, en compétition avec au moins 5 espèces invasives d'origine nord-américaine, et (ii) Cèdre (*Cedrus*)/ *Megastigmus* où la ressource, elle-même exotique

introduite, est exploitée par 2 espèces invasives sans compétiteurs natifs. Le premier modèle devait faire l'objet des expérimentations de ce projet alors que le second était traité par une thèse de Doctorat menée en parallèle (Boivin, 2006). Les objectifs généraux du projet étaient donc les suivants :

- Préciser l'aire de distribution actuelle en France et en Europe des différentes espèces invasives sur Sapins et Cèdre comparée à l'aire des insectes autochtones
- Définir le potentiel compétitif des espèces invasives pour l'utilisation de la ressource- graine en regard de celui des seminiphages autochtones ;
- Caractériser à l'aide de marqueurs moléculaires la différenciation des populations introduites en France et en Europe par rapport à des populations des zones d'origine, et tenter de retracer l'histoire de ces introductions, ainsi que les possibilités d'hybridation entre espèces natives et introduites de *Megastigmus*;
- Analyser les conséquences de l'invasion sur les potentialités, et l'orientation de la régénération naturelle dans les peuplements forestiers envahis;
- Définir des outils méthodologiques généraux pour la gestion des seminiphages forestiers invasifs et mettre au point des méthodes de surveillance à l'importation des graines forestières.

1. Résultats scientifiques

1.1. Large dominance des chalcidiens exotiques introduits en Europe de l'Ouest

Des récoltes standardisées de graines ont été réalisées entre 2002 et 2005 de sorte à couvrir l'aire naturelle des sapins natifs en France et en Europe, mais aussi leur aire d'introduction incluant celle de certaines autres espèces exotiques plantées en Europe. Un échantillon de 200 à 500 graines prélevées au hasard par site, a été ainsi obtenu pour 169 sites répartis sur l'ensemble de la France et pour 55 sites européens (Allemagne, Belgique, Bulgarie, Danemark, Espagne, Grèce, Italie, Norvège, Pologne, Roumanie, Suisse, Tchéquie) et du Proche-Orient (Liban, Turquie). Tous les échantillons de graines ont été radiographiés et on a compté le nombre de graines saines, vides et infestées par les insectes afin d'estimer le pourcentage global d'attaque par les chalcidiens, puis les graines infestées ont été placées en tubes d'élevage individuel jusqu'à l'émergence des adultes, identifiés alors au niveau spécifique. Au total, 7363 graines infestées ont ainsi été élevées individuellement. Près de 90% des peuplements échantillonnés (195 sur 224) présentaient une infestation par des larves de chalcidiens, avec un taux d'attaque supérieur à 50% des graines pleines dans environ un tiers d'entre eux sans que l'on puisse identifier de différences significatives entre régions géographiques.

D'importants phénomènes de diapause prolongée ont limité les émergences en 2003 et 2004, En relation avec l'évolution de l'abondance annuelle des graines- hôtes, les insectes peuvent en effet prolonger leur développement larvaire sur plusieurs années sans émerger à l'état d'adultes. En revanche, des sorties massives d'adultes ont eu lieu durant les années 2005 et 2006, et ainsi permis d'estimer la proportion relative de chaque espèce sur les différents sites. Au total, 5 espèces invasives en provenance d'Amérique du Nord ont été observées (*M. rafni*, *M. pinus*, *M. milleri*, *M. specularis*, et *M. lasiocarpae*) à côté de l'espèce native *M. suspectus*. Les trois premières espèces exotiques ont désormais envahi l'ensemble de l'Europe de l'Ouest (France, Allemagne, Belgique, Danemark) mais semblent encore absentes de l'Europe centrale, septentrionale (au-dessus du Danemark) et méridionale, où seule l'espèce native a été observée. Sur la plupart des sites d'Europe de l'Ouest, et en particulier dans l'aire naturelle du sapin pectiné, *M. rafni* apparaît largement dominer la faune des chalcidiens des graines de sapins. *M. pinus* et *M. milleri* sont moins abondants à l'exception de quelques peuplements du Morvan, du Jura et du nord- Aveyron. Les deux autres espèces exotiques sont

encore anecdotiques (Danemark). L'espèce native n'a été majoritairement observée que dans une seule plantation de sapin du nord-est de la France, alors qu'elle était partout largement dominante dans les années 1980 (Roques, 1983). Alors que *M. rafni* n'a été détecté en France qu'au début des années 1990, son aire s'est donc très largement étendue durant la dernière décennie (Figure 1), et cette espèce exotique semble avoir déplacé la faune autochtone sur sapin.

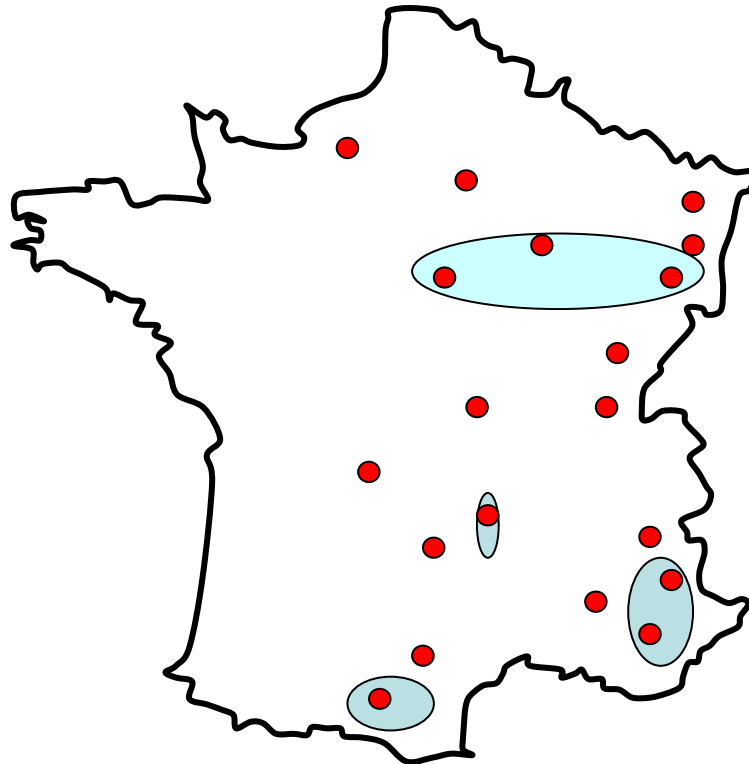


Figure 1. Carte de la présence de *M. rafni* en France comparée à la distribution connue en 1992 (grisé).

De manière similaire sur Cèdre, l'espèce exotique *M. schimitscheki*, introduite au Mont Ventoux au début des années 1990 en provenance de Turquie, a vu son aire d'expansion s'étendre rapidement sur la quasi-totalité du Sud-Est de la France (Boivin, 2006). Elle supprime désormais largement l'autre espèce introduite depuis plus longue date (années 1950), *M. pinsapinis*, qui était la seule espèce observée dans les années 1980 (Fabre *et al.* 2004).

1.2. Supériorité compétitive de certaines espèces exotiques

L'étude comparative du potentiel compétitif des espèces natives et exotiques invasives a consisté à tester la pertinence de plusieurs traits biologiques susceptibles d'être impliqués. On a ainsi examiné la variabilité de la longueur de l'ovipositeur femelle en relation avec les dimensions du cône et l'accessibilité des graines chez différentes espèces de sapins. Il a été mis en évidence que *M. rafni* présente l'ovipositeur le plus long en moyenne (5.2 mm contre 5.0 mm chez *M. suspectus*) mais aussi que de très fortes variations affectent la longueur de cet ovipositeur chez cette même espèce (2,61 - 6,29 mm). Ce polymorphisme est principalement dû au polymorphisme de taille des graines où a évolué la larve, et peut constituer un paramètre important dans l'adaptabilité de ce chalcidien invasif. Les premiers résultats concernant les relations de la taille de l'ovipositeur avec l'épaisseur du cône montrent que les femelles issues d'espèces de sapins à graines volumineuses seraient susceptibles de coloniser un grand nombre d'espèces de sapins alors que les femelles issues de petites graines de

certaines sapins américains (*Abies grandis*) pourraient être limitées à la colonisation d'espèces à petits cônes peu épais.

A partir d'expériences sous bonnettes prévenant la pollinisation, nous avons démontré que *M. rafni* présente un avantage important, celui de pouvoir se développer complètement dans des graines non pollinisées et non fécondées. Dans une étude menée en parallèle, mais de façon reliée, chez une espèce voisine également invasive en Europe (*Megastigmus spermotrophus* du sapin de Douglas), nous avons démontré que la larve modifie le devenir de l'endosperme supposé très vite avorter en l'absence de pollinisation, en induisant une néosynthèse de composés protéiques et d'amidon de manière identique à l'activité d'un embryon végétal (Rouault *et al.* 2004 ; Van Aderkas *et al.* 2005a, 2005b). Il reste cependant à voir si ce processus est complètement identique chez *M. rafni* et si les autres espèces en compétition, notamment *M. suspectus*, l'exhibent ou non. Un des autres avantages supposés essentiels pour une espèce invasive consiste dans la capacité à se développer sans nécessiter la rencontre des sexes. Si les *Megastigmus* sont capables de parthénogénèse arrhénotoque, certains dont l'espèce native *M. suspectus*, ainsi que *M. pinsapinis* sur Cèdre, sont thélytoques et capables de produire en continu des lignées femelles. A ce titre, elles devraient donc être avantagées. Or dans les deux cas, les espèces dominantes, *M. rafni* (mais aussi *M. pinus* et *M. milleri* sur sapin) et *M. schimitscheki*, présentent un sex-ratio à peu près équilibré.



Figure 2. Ponte simultanée de *M. schimitscheki* et *M. pinsapinis* sur cône de cèdre.

La phénologie comparative d'émergence des adultes des différentes espèces de *Megastigmus* en relation avec l'apparition des stades sensibles des cônes a été étudiée par le placement *in situ* de graines infestées, et l'enregistrement des paramètres climatiques correspondants via des micro-capteurs climatiques. Une séquence d'émergence standard a été mise en évidence, avec de manière successive dans le temps sur environ 1 mois : *M. pinus* - *M. milleri* - *M. suspectus* - *M. rafni*. L'espèce dominante, *M. rafni*, est donc toujours l'espèce la plus tardive, ce qui pourrait la défavoriser si l'abondance des hôtes est très limitée. Sur cèdre à l'inverse, l'espèce dominante *M. schimitscheki*, est toujours la plus précoce (Fabre *et al.* 2004 ; Boivin 2006). On doit cependant prendre en compte la possibilité de diapause prolongée différentielle entre espèces, certaines espèces émergeant massivement quand d'autres restent en diapause prolongée et vice-versa. Les données que nous avons obtenues sur sapin le suggèrent, avec une forte émergence de *M. rafni* en 2005 et de *M. suspectus* en 2006. Il en est de même sur cèdre (Fabre *et al.* 2004). Mais la durée limitée du projet comparé à celle possible pour la diapause prolongée (4-5 ans) ne permet pas encore de conclure.

Ces éléments paraissent donc relativement contradictoires entre eux pour expliquer le statut dominant de *M. rafni*. Afin d'avoir une appréciation globale des processus de compétition, et aussi d'éventuels partages de la ressource- cône en fonction de la taille de l'ovipositeur (aptitude à pondre dans les zones les plus larges du cône), des expérimentations de ponte forcée sous bonnettes ont donc visé à apprécier la distribution spécifique des larves dans le cône en fonction de l'importance de la compétition. En utilisant toutes les espèces natives et invasives (*M. suspectus*, *M. lasiocarpae*, *M. milleri*, *M. pinus*, *M. rafni*, *M. specularis*), des situations impliquant une seule à 3 espèces en compétition ont été testées, avec ou sans mâles d'une autre espèce pour également les possibilités d'hybridation. En raison de faibles fructifications, ces expérimentations n'ont pu se dérouler en vraie grandeur qu'en 2005, et on ne disposera donc des résultats qu'à l'été 2006 après émergence des adultes.

Sur cèdre, les mêmes expériences d'ensachement démontrent un partage de la niche entre *M. schimitscheki* et *M. pinsapinis*. Toutes deux préfèrent la partie apicale du cône en situation de non- compétition. Mais lorsque les deux espèces sont placées dans la même bonnette, leurs attaques s'additionnent sur la partie apicale plutôt que de se distribuer sur les autres parties du cône (Boivin, 2006).

1.3. Une faible différenciation des populations invasives mais présence vraisemblable d'espèces cryptiques

L'aire naturelle nord-américaine des sapins a été partiellement échantillonnée en 2002, 2004 et 2006 (Colombie Britannique, Québec, Washington, Orégon, Californie, Nouveau-Mexique, Caroline du Nord) avec des prélèvements sur différentes espèces de sapins- hôtes (*Abies grandis*, *A. procera*, *A. lasiocarpa*, *A. concolor*, *A. fraseri*, *A. balsamea*) des 5 espèces de chalcidiens supposés introduits en Europe. Le séquençage d'une partie du gène du cytochrome *b* de l'ADN mitochondrial (ca. 715pb) chez les spécimens américains obtenus comparé à celui de leurs homologues européens a montré avec certitude que les individus présents en Europe appartiennent bien à des espèces nord-américaines, notamment *M. milleri* qui était considérée comme absente d'Europe jusqu'à la fin des années 90, et qui a clairement été identifiée dans les peuplements de sapins gérés par l'ONF dans le Cantal et le Doubs. (Auger- Rozenberg *et al.* 2006). Cette étude a par ailleurs montré que l'espèce *M. pinus*, présente dans de nombreux sites européens, possède deux haplotypes très différents, suggérant deux espèces cryptiques.

Au niveau populationnel, l'analyse génétique comparative des populations introduites et des populations des zones d'origine a porté essentiellement sur l'espèce exotique dominante en Europe de l'Ouest, *M. rafni*. Une étude phylogéographique des populations a été effectuée à l'aide de marqueurs mitochondriaux (cyt *b*) et nucléaire (régions introniques du gène codant pour le facteur d'élongation EF-1 α et la région intergénique ITS2 localisée entre les gènes ribosomiques 5,8S et 28S, toutes deux supposées évoluer rapidement). Les résultats obtenus à partir de l'ADN mitochondrial montrent l'existence de deux clades distincts séparés par de fortes distances génétiques (3.5%), le premier regroupant tous les insectes issus du Danemark et quelques populations françaises (Cantal, Normandie, Aisne) et le second regroupant la population native californienne et les autres populations françaises. Il est possible que cette différenciation soit due à une introduction provenant de sites très distincts de la zone d'origine qui s'étend sur plusieurs milliers de kilomètres sur la côte Ouest de l'Amérique du Nord, de la Colombie Britannique à la Californie. Au niveau nucléaire, la recherche d'un gène candidat à l'étude phylogéographique des populations a permis la mise en évidence d'une structure originale du gène EF-1 α chez *M. rafni*, où l'amplification de deux fragments de taille différente chez un certain nombre d'individus suggère la présence de deux gènes alors qu'il est connu en copie unique chez la plupart des Arthropodes.

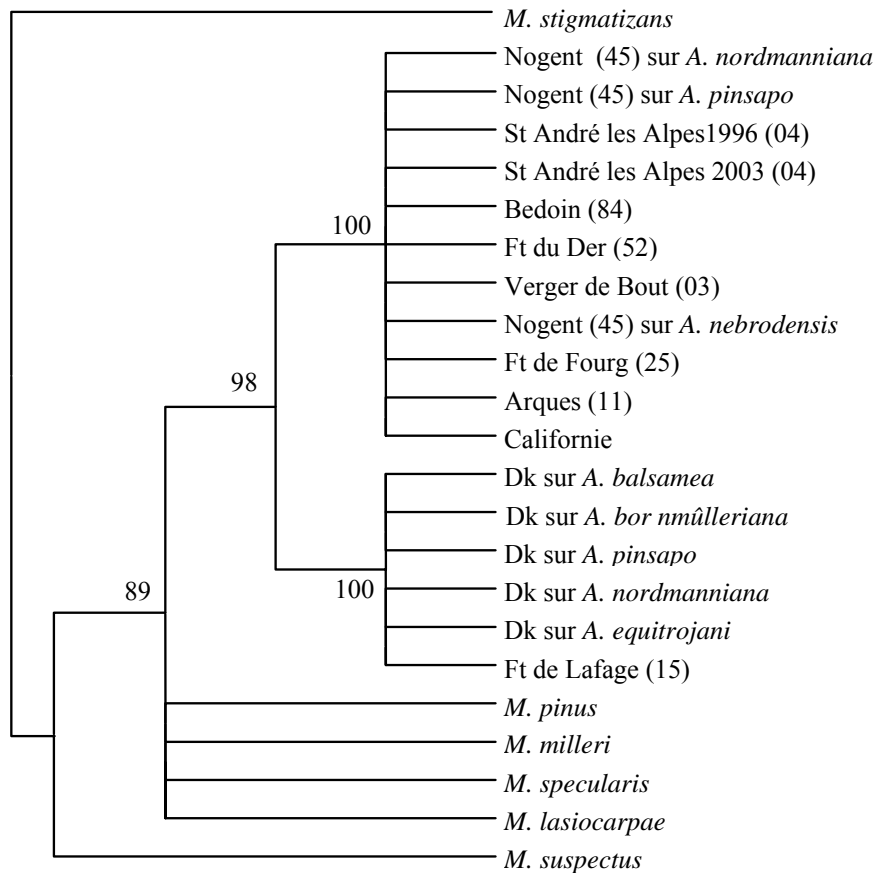


Figure 3. Arbre des individus obtenus par Neighbor-Joining sur séquence de mtADN (cyt. *b*) pour différents spécimens de *M. rafni* et d'autres espèces invasives de *Megastigmus* (Dk = individus prélevés au Danemark. Les valeurs de bootstrap ont été calculées sur 1000 répliques).

L'analyse de la structuration génétique des populations de *M. rafni* dans les zones d'origine et d'invasion a été menée à partir de l'identification de 6 loci microsatellites, qui se sont révélés suffisamment variables. Les résultats suggèrent une absence de structuration des populations d'insectes en fonction des espèces de sapin-hôtes, mais une nette différenciation des populations danoises, qui présentent une très faible variabilité, suggérant l'existence probable de phénomènes de bottleneck dans cette zone d'introduction. A l'inverse, la seule population de la zone d'origine (Californie) disponible en nombre montre une très forte variabilité. Une population récoltée dans le Jura est aussi polymorphe que celle de Californie et les deux populations ne présentent pas de différenciation génétique significative. L'absence de différenciation entre ces deux populations laisse penser que le Jura pourrait correspondre soit à un point d'introduction récent en provenance éventuelle de Californie, soit à une population présentant de nombreux flux de gènes avec d'autres populations, issues des mêmes zones. Globalement, on observe un excès d'hétérozygotes dans la majorité des populations étudiées. Au final, la faible variabilité moléculaire des séquences analysées chez *M. rafni* pourrait signifier qu'une durée d'un siècle environ n'est pas suffisante pour permettre la différenciation significative des populations introduites avec cependant une interrogation pour la population du Danemark. Elle pourrait également signifier que toutes les populations présentes en France sont issues d'une seule introduction alors que celle du Danemark pourrait résulter d'un événement de colonisation distinct. L'inclusion dans l'analyse de populations complémentaires issues d'autres peuplements de la zone d'origine, qui sont en train d'émerger en 2006, devrait une meilleure compréhension de la structuration des populations de l'espèce invasive.

Sur Cèdre, où 5 loci microsattelites ont été utilisés pour étudier la structuration génétique des populations de *Megastigmus schimitscheki*, on a pu mettre en évidence une large différenciation entre populations de la zone native (Chypre, Turquie), très polymorphes et spatialement structurées, et celles de la zone d'introduction du sud-est de la France, très peu polymorphes. On a établi un fort effet dépressif relié à une introduction récente et limitée, voire limitée à une seule origine. Seules deux de ces populations montrent cependant une différenciation plus forte, et sont toutes deux situées sur le front actuel d'expansion en direction des Alpes du Sud. L'histoire invasive des espèces exotiques sur Cèdre et sapins apparaît donc largement différente.

1.4. Impact avant tout quantitatif sur la régénération naturelle des peuplements forestiers

L'impact additionnel des espèces exotiques invasives sur le potentiel de régénération naturelle des sapinières européennes est conséquent au plan quantitatif. Alors que dans les années 1980, l'attaque de l'espèce native *M. suspectus* dépassait très rarement 15% des graines pleines d'un peuplement (Roques, 1983), des pourcentages d'attaque supérieurs à 50% ne sont plus rares (17.6% des cas), dus à l'arrivée des espèces exotiques. Il convient cependant de prendre en compte la possibilité de développement dans les graines non fécondées qui peut aboutir à une surestimation du taux d'attaque (cf. ci-dessus).

En revanche, l'impact qualitatif sur le pool génétique des sapinières semble plus limité. On a ainsi cherché à savoir si certains génotypes et / ou certains systèmes de reproduction sont préférentiellement attaqués par l'espèce invasive et si cela peut modifier la structure génétique du peuplement. Sur deux sites expérimentaux (Montagne de Lure et Mt Ventoux), où sont présents *Megastigmus suspectus* et *M. rafni*, on a génotypé séparément l'endosperme et de l'embryon de 240 graines pleines non infestées sur 12 arbres à l'aide de quatre marqueurs microsattelites chloroplastiques afin de préciser de préciser le système de reproduction (allogamie vs allogamie, nombre de pères contribuant à la descendance). Les tests génétiques sur ces arbres ont révélé que la plupart des semenciers sont allofécondés, notamment dans les zones de faible densité en sapin où l'on s'attendait au contraire à ce qu'il soit fort, mais aussi que les arbres les plus autofécondés ne sont pas plus sensibles à la pression des *Megastigmus* que les autres.

1.5. Définition de méthodes de surveillance à l'importation des graines forestières infestées

Sur un plan général, on a montré que l'éloignement taxonomique des essences natives vis-à-vis de l'hôte d'origine constitue un critère pertinent pour estimer la probabilité d'installation et l'importance des dégâts prévisibles des différentes espèces d'insectes exotiques associées aux arbres forestiers (Roques *et al.* 2006).

La législation européenne n'implique pas de contrôle systématique de l'infestation éventuelle des lots de graines importées. Nous avons compilé l'ensemble des interceptions d'organismes exotiques de 1995 à 2004 en Europe et montré que la liste ne comporte que 4 interceptions de *Megastigmus* ! (Roques et Auger-Rozenberg, 2006). On a mis au point des méthodes simples de surveillance à l'importation de graines forestières infestées. Cela a consisté à radiographier des lots de graines importées depuis d'autres continents et identifier l'état sanitaire des graines (pleines, vides, infestées par des insectes). Des lots de 50 graines de chaque catégorie ont ensuite été pesés et leur volume mesuré par analyse d'image afin de déterminer leur densité. On a ensuite cherché des liquides ou mélanges de liquides de densité permettant une séparation simple et non onéreuse des graines infestées en fonction de leur densité propre, et testé leur innocuité pour les graines. Des graines de 43 espèces appartenant aux genres *Abies*, *Pinus*, *Picea*, *Larix*, *Pseudotsuga*, *Tsuga*, *Cedrus*, *Juniperus*, et *Rosa*, en provenance de Chine, du Mexique, des USA et du Canada, et du Liban. Dans la grande majorité des cas (30), le non-recouvrement des densités de graines pleines et infestées a

permis cette séparation à partir de liquides simples (éthanol à différents degrés alcooliques). Dans d'autres cas, la trop faible densité n'a pas permis de trouver de solvants ad hoc ou n'attaquant pas les graines. On dispose maintenant de moyens simples de tri des graines infestées pour un grand nombre d'espèces forestières.

2. Actions de transfert

Un fascicule est en cours d'élaboration pour transférer les méthodes de surveillance à l'importation définies ci-dessus. Pour chaque essence, il y aura une fiche montrant la radiographie des différents types de graines, et le détail des mesures techniques à prendre pour séparer facilement ces graines. Les contraintes éventuelles (*e.g.* durée maximale de séjour dans le solvant pour ne pas perturber la germination ultérieure) seront indiquées. Ce fascicule sera mis à disposition des services de quarantaine.

Le travail a aussi généré 5 rapports (1DEA, 1DESS, 2 Master, 1BTS), 4 communications dans des colloques consacrés aux espèces invasives et à leur gestion (IPPC, EPPO, Congrès Mondial Entomologie, Neobiota), et une thèse de Doctorat (partiellement, Boivin, 2006).

3. Recommandations

Alors qu'il n'existe aucune réglementation pour le commerce des graines et leur importation en Europe, la définition de nouvelles méthodes de surveillance devrait pouvoir être inclus dans les dispositifs de quarantaine et permettre une re-définition des réglementations à l'importation des graines forestières.

Conclusions et perspectives

Alors qu'il n'existe encore aucune réglementation pour l'importation des graines forestières en Europe, les espèces de chalcidiens exotiques associées aux sapins et aux cèdres semblent accélérer leur expansion au détriment de la faune européenne native. Sur sapin, celle-ci est largement dominée à l'heure actuelle dans l'ouest de l'Europe, mais l'arrivée de nouvelles espèces semble plus se traduire par un effet additionnel et une pression renforcée en défaveur de la régénération naturelle des peuplements forestiers que par un déplacement de niche. Le statut observé de compétiteur supérieur pour ces espèces exotiques apparaît encore relativement difficile à expliquer, les éléments de différenciation biologique par rapport aux espèces natives apparaissant relativement contradictoires entre eux (phénologie, longueur de l'ovipositeur, parthénogénèse thélytoque ou non, diapause prolongée, capacité de développement dans les graines non fécondées). C'est sur ce point qu'il faudrait concentrer les études à venir en prenant en compte d'autres aspects pouvant être importants (fécondité notamment). L'étude génétique a donné des résultats intéressants au plan interspécifique mais il s'avère relativement difficile de tracer l'origine des individus invasifs dans ce cas où la multiplicité des échanges commerciaux laisse présager des introductions multiples. Pour avancer, l'analyse d'un nombre beaucoup plus important, et divers géographiquement, de populations de la zone d'origine s'avère indispensable comme la définition d'un nombre plus important de marqueurs hypervariables. Pour compléter la relation qui peut exister entre taux d'attaque de *Megastigmus* et diversité génétique de l'hôte et de son système de reproduction, il convient maintenant d'analyser la diversité génétique des descendants de chaque semencier (c'est-à-dire le nombre de pères potentiels responsables d'une descendance) en fonction de la pression locale de *Megastigmus* et de la densité du peuplement forestier.

Enfin, les résultats issus de ce travail ont déjà permis à l'équipe INRA de faire valoir ses compétences en matière d'étude des invertébrés invasifs pour être inclus dans deux importants programmes européens récemment consacrés aux invasions biologiques (ALARM- « Assessing Large-Scale Environmental Risks with tested Methods », et DAISIE-

« Delivering Alien Invasive Species Inventories in Europe »), qui courent jusqu'en 2009. Nous avons entre autres la responsabilité d'établir une liste européenne de l'ensemble des invertébrés exotiques actuellement établis en Europe, de travailler à préciser les voies (pathways) d'invasion, à définir des outils moléculaires pouvant permettre de retracer l'historique de l'invasion et notamment son origine, et de mesurer l'impact écologique direct et indirect sur les faunes et flores autochtones.

Principales références bibliographiques issues

- Fabre J.-P., Auger-Rozenberg M.-A., Chalon A., Boivin S. & Roques A. (2004). Competition between exotic and native insects for seed resources in trees of a Mediterranean forest ecosystem. *Biological Invasions*, 6: 11-22.
- Rouault G., Turgeon J.J., Candau J.N., Roques A. & Von Aderkas P. (2004). Oviposition strategies of conifer seed chalcids, *Megastigmus* spp., in relation to host phenology. *Naturwissenschaften*, 91: 472- 480.
- Aderkas P.V., Rouault G., Wagner R., Rohr R. & Roques A. (2005a). Seed parasitism redirects ovule development in Douglas-fir. *Proc. Royal Soc. London B*, 272: 1491-1496.
- Aderkas P.V., Rouault G., Wagner R., Chichowa S. & Roques A. (2005b). Multinucleate storage cells in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirbel) Franco) and the effect of seed parasitism by the chalcid *Megastigmus spermotrophus* Wachtl. *Heredity*, 94: 616-622.
- Auger-Rozenberg M.A., Kerdelhué C., Magnoux E., Turgeon J., Rasplus J.Y. & Roques A. (2006). Molecular phylogeny and evolution of host-plant use in conifer seed chalcids in the genus *Megastigmus* (Hymenoptera: Torymidae). *Systematic Entomol.*, 31: 47-64.
- Roques A., Auger-Rozenberg M.A. & Boivin S. (2006). A lack of native congeners may limit colonization of introduced conifers by indigenous insects in Europe. *Can. Journal For. Research*, 36: 299-313.
- Solen S. (2006). Potentialités invasives et structure génétique des populations d'insectes : étude comparative de *Megastigmus spermotrophus* et *Megastigmus schimitscheki*, ravageurs de graines de conifères. *Thèse de Doctorat en Sciences*, Université Paris 11, 30 janvier 2006.
- Roques A. & Auger-Rozenberg M.A. (2006). Tentative analysis of the interceptions of nonindigenous organisms in Europe during 1995-2004. *EPPO Bulletin*, sous presse.

Invasion par les plantes exotiques dans une île océanique : impact écologique à la Réunion et valeur patrimoniale des écosystèmes indigènes envahis.

Coordinateur : Christophe LAVERGNE

Pôle Scientifique du Conservatoire Botanique National de Mascarin, 2 rue du Père Georges, Colimaçons F-97436 Saint Leu

Adresse électronique : clavergne@cbnm.org

Tél. : 02 62 24 92 27 - Fax : 02 62 24 85 63

Participants

Dominique STRASBERG, UMR 53 CIRAD *Peuplements végétaux et bio agresseurs en milieu tropical*, Université de la Réunion

Bernard CHÉRUBINI, UMR 5185 CNRS *Aménagement, développement, environnement, santé et sociétés* (ADES), Université Victor Segalen Bordeaux 2 et Centre Interdisciplinaire de Recherche sur la Construction Identitaire (CIRCI), Université de la Réunion

Vincent BOULLET & Soudjata RADJASSEGARANE, Pôle Scientifique du Conservatoire Botanique National de Mascarin, Réunion

Autres participants

Julien TRIOLO et Jacques GAUVIN, Office National des Forêts de La Réunion

Vincent FLORENS, Department of Biological Sciences, University of Mauritius, Mauritius

Luc GIGORD, Département d'Écologie et d'Évolution, Université de Lausanne, Suisse

Thomas LE BOURGEOIS, Gérard LEBRETON & Johnny BOYER, CIRAD - CA Réunion

Mots clés : impact écologique - plantes exotiques envahissantes – biodiversité - écosystèmes insulaire indigènes - perception anthropologique

Summary

Ecological impact of the removal of the invasive species is a question, which remains unexplored on Reunion Island. Many operation of control was undertaken without monitoring before and after control. Thus, it was not possible to measure the positive or negative effects and the efficiency of the intervention. The main objective was to determine the impact of the control on biodiversity at the ecosystem scale. From an anthropological point of view, the objective was to study the exploited environment by man.

The impact was monitored before and 16 months after applying four different treatments on 12 plots (3 repetitions) of 200 m² invaded by the invasive alien herb *Hedychium gardnerianum* (Zingiberaceae): (1) total weeding, (2) cut of the stems only, (3) total weeding and shade induced by shading, (4) control (non-intervention). The abundance and specific richness of plant and mollusc species, seedlings mortality, germination, growth rate, litter decomposition, as well as microclimatic parameters were measured. The anthropological approach is based on the analysis of the speeches, which the users hold on the plants, on the concepts of "pest plant" and "nature conservancy", but also on the social representations of the managers.

The results show clearly that the removal of the invasive alien plant causes modifications of the biodiversity and a quick return to the initial situation. The *H. gardnerianum* removal involves the mortality of many seedlings, the decrease of two native herbaceous species abundance, the appearance of four new invasive plant species, as well as the decrease in the abundance and the specific richness of native molluscs. The abundance of 12 plant species increased after treatments, whereas the abundance of 11 plant species and 13 mollusc species, the germination, the growth rate and the litter decomposition did not change. Some fragments

of rhizomes forgotten after treatments causes the vegetative multiplication of *H. gardnerianum*. The initial density of seedlings is observed 7 months after treatments.

By contrast, maintaining the invasive plant (non-intervention), few disturbances are caused. In the invaded plots, the abundance of molluscs and plant species is respectively 206 and 23 individuals / m². The specific richness is also important: 10 and 5 species / m² respectively. The leaves of *H. gardnerianum* absorb more than 85% of the sunlight. The experiments constitute a pilot site of reference of the impact of eradication. The impact should be monitored at larger scale during a longer period. The monitoring before and after intervention can be reproduced in other invaded habitats by using the most relevant ecological indicators. In the case of the very low-invaded native ecosystems, recommendation would be the least of disturbance as possible. In the other hand, when the invasion is not important, recent or occupies a small area, then early detection and rapid eradication are of interest.

The anthropological perception of the invasions depends on the exploitations of the environment and is little influenced by the public awareness, which is directed towards the nature conservancy. The farmers do not understand the actions of the local authorities regarding the control of the invasions. The policy is little coordinated regard to agriculture and forest practices. The local knowledge remains of a necessary richness likely to improve various actions of prevention or awareness.

Résultats

1. Scientifiques

1.1. Impact écologique

Les travaux d'arrachage ou de coupe des tiges de l'herbacée exotique envahissante *Hedychium gardnerianum* (Zingibéracée) dans le sous-bois d'une forêt tropicale humide à moyenne altitude (Les Makes, réserve biologique localisée à 900 m d'altitude), indigène à l'île de la Réunion, ont permis de suivre pendant 16 mois les impacts suivants :

- (i) Modifications du nombre de plantules d'espèces ligneuses et herbacées
 - L'abondance de 12 espèces a augmenté significativement, celle de 2 espèces herbacées indigènes sciaphiles a diminué et celle de 10 autres espèces n'a pas réagi aux traitements d'arrachage et de coupe des tiges de *H. gardnerianum*.
 - L'apparition de nouvelles espèces exotiques envahissantes opportunistes : *Ardisia crenata*, *Lantana camara*, *Rubus alceifolius* et *Solanum mauritianum*.
 - La réinfestation importante de *H. gardnerianum* par la multiplication végétative de fragments de rhizomes (1-2 / m²) oubliés après traitement, la germination (7-8 plantules / m²) de graines du sol ou la repousse des tiges (traitement coupe). Un retour à la situation initiale est observé au bout de 7 mois.
 - La mortalité brutale de plantules d'espèces ligneuses et herbacées indigènes.
- (ii) Modifications du nombre de mollusques arboricoles et présents dans la litière
 - L'abondance de 3 espèces de mollusques indigènes (*Hyalimax maillardii*, *Omphalotropis rangii* et *Omphalotropis rubens*) chute significativement après l'arrachage de *H. gardnerianum*. Cette diminution se maintient ou parfois s'accroît un an après l'application des traitements. L'abondance de 13 espèces n'a réagi à aucun traitement : cas notamment de l'ensemble des mollusques exotiques.
 - La simple coupe des tiges de *H. gardnerianum* est le traitement qui a le moins d'impact sur l'abondance des mollusques arboricoles.

- La richesse spécifique moyenne diminue très significativement, et plus particulièrement le nombre d'espèces indigènes après arrachage. En moyenne, deux espèces indigènes sur six disparaissent.
- Le nombre d'espèces de mollusques exotiques arboricoles diminue après arrachage. Le nombre d'espèces exotiques de la litière n'a subi aucun effet.

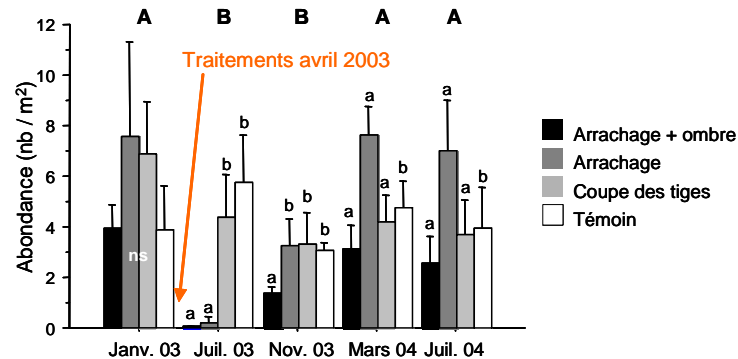


Figure 1. Abondance (\pm écartype) des plantules de *Hedychium gardnerianum* sur des placettes soumises à différents traitements contre *H. gardnerianum* ; mesures avant l'application des traitements (janvier 2003), puis 3 (juillet 2003), 7 (novembre 2003), 11 (mars 2004) et 15 mois (juillet 2004) après les traitements ; 30 quadrats de 1 m² par traitement. Les valeurs moyennes suivies de la même lettre ne diffèrent pas significativement (test de Tuckey, $P=0,05$) ; lettres majuscules : test sur les dates ; lettres minuscules : test sur les traitements ; ns = non significatif.

Par contre, dans le sous-bois envahi par *Hedychium gardnerianum*, l'abondance moyenne des plantules d'espèces ligneuses et des herbacées et celle des mollusques sont relativement élevées : respectivement 23 ± 2 plantes / m² et 206 ± 34 mollusques / m² (moyenne \pm erreur standard). La richesse spécifique moyenne des plantes et des mollusques est également élevée : respectivement $5,3 \pm 0,4$ et $9,6 \pm 0,5$ espèces / m² (moyenne \pm erreur standard).

Modifications de la germination, croissance, décomposition de la litière et des facteurs microclimatiques

- Les traitements n'ont eu aucun effet significatif sur la germination des espèces étudiées, sur la croissance de l'arbuste endémique *Chassalia corallioides* et sur la décomposition de la litière.
- Les feuilles de *H. gardnerianum* absorbent 85 à 95 % du flux lumineux qui arrive au sol. L'élimination de *H. gardnerianum* a pour effet d'augmenter de 3 à 15 fois la radiation photosynthétiquement active au niveau du sol, et d'augmenter de 0,5 à 2 °C la température de l'air et du sol.

1.2. Approche anthropologique

Le croisement des données ethnographiques (entretiens, observations, relevés, etc.) concernant les « savoirs populaires » et les « savoirs professionnels » sur les espèces envahissantes et les modes d'exploitation du milieu vient confirmer l'extrême complexité des solutions envisagées et des possibilités évoquées pour mener une lutte efficace contre les plantes envahissantes dans le contexte insulaire réunionnais. Les enquêtes réalisées auprès des exploitants agricoles proches des méthodes de l'agriculture biologique viennent confirmer le manque de coordination entre le politique de protection de l'environnement et la politique agricole locale, en particulier en ce qui concerne les pratiques agricoles et forestières. Les enquêtes réalisées autour des sites de protection de l'environnement et de mise en valeur du patrimoine naturel et culturel (Parc national des Hauts et Ecomusée Salazie) illustrent les hésitations rencontrées chez certains acteurs soucieux de développer des modes de gestion spécifiques de l'espace (agriculture traditionnelle ou biologique, aménagement des espaces publics et des voies de communication, sentiers de randonnées et espaces touristiques et

patrimoniaux). Le savoir local du Réunionnais reste dans ce contexte une richesse incontournable et de nature à alimenter différentes actions de prévention ou de sensibilisation.

2. Actions de transferts

D'un point de vue pédagogique, le dispositif expérimental de la forêt des Makes sert actuellement de démonstration et de support au transfert des connaissances et des pratiques de gestion. Plus de 60 personnes ont pu visiter le site et se rendre compte directement sur le terrain de la difficulté d'éliminer une plante exotique envahissante, ainsi que des effets visuels des différents traitements appliqués.

Une dynamique importante entre les acteurs de l'environnement est apparue dès le début du projet de recherche en 2002. Les questions scientifiques de l'impact de la lutte ont pu être posées et orienter les essais expérimentaux en cours, et notamment ceux menés dans les réserves biologiques par l'Office National des Forêts. La Direction Régionale de l'Environnement a initié en 2003 un comité sur le problème des invasions biologiques. Ce comité a été officialisé en 2005 par un groupe technique au sein du Conseil Scientifique Régional de la Protection de la Nature.

Des documents et actions de valorisation ont contribué à la sensibilisation, la vulgarisation et au transfert des connaissances : 17 articles parus dans la presse locale et internationale ; 4 articles parus dans des newsletters ; le tournage d'une série documentaire pour FRANCE 5 (*L'île miracle*, TéléImage Nature, 2006) ; 7 conférences publiques ; 4 posters sur le thème des invasions exposés de façon permanente au public. Un atelier de travail sur la restauration écologique, organisé dans le cadre de la Semaine du Développement Durable (mai 2006), a permis le transfert des connaissances produites aux différents gestionnaires des espaces protégés de l'île.

Les résultats de cette étude ont montré aux décideurs et financeurs que la politique de gestion des espèces exotiques envahissantes, focalisée depuis les années 1990 principalement vers une lutte curative, doit d'avantage s'orienter vers des actions préventives de surveillance, de détection précoce et d'interventions rapides.

Un atelier de travail régional sur les « *espèces exotiques envahissantes et la restauration des écosystèmes terrestres des îles de l'ouest de l'océan Indien* » (Seychelles, 2003) est à l'origine d'un réseau régional informel reliant des institutions, organismes et individus actifs dans la lutte contre les espèces exotiques envahissantes et la restauration écologique pour coordonner et organiser les différentes actions dans chacune des îles et entre les îles de l'océan Indien.

Les données anthropologiques sont en premier lieu utilisables dans le cadre de la mise en place des structures d'exposition prévues à l'intérieur du périmètre du Parc national des Hauts (« îlots du patrimoine » de l'Écomusée de Salazie, par exemple) et pour toute action de formation qui concerne les personnels affectés à ces structures. Une connaissance plus précise des actions à développer en matière d'agriculture biologique et de développement durable devrait permettre aussi de poursuivre le dialogue amorcé avec le monde agricole, les autorités responsables du développement touristique et de la protection des espaces naturels.

3. Recommandations

Dans le cas d'écosystèmes indigènes très envahis, il est préconisé de ne pas intervenir ou de mener des actions de contrôle progressives et non perturbantes, associées à une restauration écologique sur du long terme.

Par contre, lorsque l'écosystème indigène est peu envahi, l'invasion est récente et / ou la surface envahie est réduite, l'éradication précoce de l'espèce exotique envahissante est préconisée. Cette action préventive devient prioritaire lorsque les moyens financiers sont limités.

Afin d'éviter tout effet secondaire inattendu, il est important de mener des expérimentations à petite échelle en intégrant l'écosystème, avant d'appliquer une stratégie de lutte à l'échelle de l'île. Ces précautions sont d'autant plus importantes que le fonctionnement et la dynamique des écosystèmes indigènes de la Réunion restent encore très peu connus.

D'autres recommandations aux gestionnaires des milieux naturels sont détaillées dans les annexes du rapport final du projet de recherche (Lavergne 2005).

Conclusions et perspectives

L'élimination d'une espèce exotique envahissante d'un écosystème indigène insulaire entraîne à court terme des modifications importantes de la diversité biologique, un retour rapide de l'envahissement et l'apparition de nouvelles espèces exotiques envahissantes.

Contrairement aux objectifs recherchés, l'élimination de l'espèce envahissante provoque plus d'effets négatifs que positifs sur l'écosystème. De plus, l'intervention dans un milieu indigène complexe est coûteuse et contraignante. La non-intervention provoque moins de perturbations. Lorsqu'un écosystème indigène est très envahi, il est préférable de ne pas éliminer brutalement, mais graduellement l'espèce envahissante, de manière à minimiser les impacts sur l'écosystème.

Le dispositif expérimental des Makes pourrait servir de site-pilote et de référence pour d'autres dispositifs similaires à mettre en place dans le futur. L'impact de l'élimination de *H. gardnerianum* a été mesuré sur une surface de 2400 m² et suivi régulièrement sur un pas de temps relativement court de 16 mois. Une perspective intéressante serait de maintenir le dispositif actuel pour suivre l'impact sur une période plus longue, mais également sur des surfaces plus grandes, à l'échelle d'une réserve biologique par exemple. Les résultats obtenus ont permis d'identifier les bio-indicateurs les plus pertinents pour suivre l'impact de l'élimination d'espèces exotiques envahissantes : (1) abondance et (2) richesse spécifique des plantules d'espèces ligneuses, des herbacées, et des mollusques indigènes arboricoles ; (3) mortalité des plantules d'espèces ligneuses indigènes. Un protocole simple de suivi a été élaboré et est utilisable sur d'autres sites. Afin d'aider les gestionnaires à évaluer leurs interventions et à prendre des décisions, ce dispositif expérimental est en projet d'être reproduit dans d'autres types d'habitats indigènes envahis et pour d'autres cas d'invasion.

Pour limiter l'envahissement par *H. gardnerianum* sans trop perturber le milieu, une des solutions serait de couper régulièrement les tiges afin de réduire la vigueur de la plante (croissance et reproduction). De plus, il s'agit de l'intervention la moins coûteuse (4700 € versus 24000 € / ha / an pour l'arrachage) et ayant le moins d'impact négatif sur l'écosystème.

L'arrachage et la coupe des tiges de *H. gardnerianum* ne sont pas les techniques de lutte les plus efficaces. D'autres techniques peuvent être améliorées et testées. Des techniques efficaces et peu préjudiciables pour l'écosystème sont pratiquées en Nouvelle-Zélande et à Hawaï : injection dans les rhizomes de metsulfuron méthyle (phytocide) ; pulvérisation de la bactérie *Ralstonia solanacearum* (bio-herbicide) sur les rhizomes.

Les résultats de ces recherches auront probablement des retombées sur la gestion des invasions dans les espaces naturels de l'île, tels que le futur Parc National des Hauts, les Espaces Naturels Sensibles, le réseau de Réserves Naturelles et Biologiques Domaniales et les espaces littoraux.

Principales références bibliographiques

Articles scientifiques

Baret S., Rouget M., Richardson D.M., Lavergne C., Ego B., Dupont J. & Strasberg D. (in press). Patterns of alien plant invasion on La Reunion (Indian Ocean, Mascarene islands) - modelling distribution of the most threatening species. *Austral Ecology*.

Lavergne C., Radjassegarane S., Gigord L., Florens V. & Strasberg D. (in prep.). The impact of *Hedychium gardnerianum* elimination on the biological diversity of the native ecosystem of La Reunion Island. *Restoration Ecology*.

Tassin J., Lavergne C., Muller S., Blanfort V., Baret S., Le Bourgeois T., Triolo J. & Rivière J.-N. (2006). Bilan des connaissances sur les conséquences écologiques des invasions de plantes à l'Île de La Réunion (archipel des Mascareignes, océan Indien). *Revue d'Écologie (La Terre et la Vie)* 61: 35-52.

Communications et actes de colloques nationaux ou internationaux

Lavergne C., Radjassegarane S., Boulet V., Strasberg D., Florens V. & Triolo J. (2003). Apport de la recherche dans les programmes de restauration écologique : l'exemple du projet de recherche "Invasions Biologique INVABIO" à la Réunion. In *Terrestrial ecosystem rehabilitation workshop for Western Indian Ocean Island States - Sharing Experience, Identifying Priorities and Defining Joint Action*. 13-17th October 2003, (J.R. Mauremootoo Eds), pp. 54-61, Mahé, Seychelles. En ligne <http://www.issg.org>.

Lavergne C., Florens V. & Strasberg D. (2004). Eradication of invasive alien plants has consequences on biodiversity: the case study of *Hedychium gardnerianum* in la Réunion Island - INVABIO Programme. In *Proceedings of the International Workshop on Biodiversity Dynamics on Réunion Island*, 29th November – 5th December 2004 (Baret S., Rouget M., Nänni I. & Le Bourgeois T. Eds), Saint-Pierre & Saint-Denis, la Réunion.

Tassin J., Blanfort V., Triolo J., Lavergne C., Le Bourgeois T., Strasberg D. & Meyer J.-Y. (2005). Le rôle des collectifs dans la lutte contre les plantes exotiques envahissantes dans l'Outre-mer français. Conférence Internationale *Biodiversité, Science et Gouvernance*. 24-28 janvier 2005, Paris.

Rapports techniques et newsletters

Kueffer C., Vos P., Lavergne C. & Mauremootoo J. (2004). Woody Invasive Species in the Western Indian Ocean: A Regional Assessment. *Forest Genetic Resources Bull.* N° 31: 25-30, FAO, Rome. En ligne <http://www.fao.org/forestry/site/11547/en>.

Lavergne C. (2005). Invasion par les plantes exotiques envahissantes dans une île océanique : Impact écologique à la Réunion et valeur patrimoniale des écosystèmes indigènes envahis. *Rapport final, Programme de Recherche sur les Invasions Biologiques INVABIO*. Conservatoire Botanique National de Mascarin et Université de la Réunion, 153 pp. + annexes.

Lavergne C. (2005). L'éradication des espèces exotiques envahissantes a-t-elle un impact ? *Zones humides Infos* n° 46: 22-23.

Illustrations



Sous-bois de forêt indigène envahi par le Longose à fleurs jaunes *Hedychium gardnerianum* (Zingibéracées) à la Réunion (Photo C. Lavergne).



Escargot arboricole indigène *Omphalotropis rubens*, dont l'abondance chute significativement 13 mois après l'élimination de *H. gardnerianum* (photo E. Schumacher).

Session 5

Invasions, insularité et écosystèmes marins

Les Mollusques invasifs des bassins conchylicoles du littoral Manche-Atlantique : diversité et structure génétiques des populations invasives, compétition avec les taxons indigènes, gestions du risque pour les écosystèmes et la conchyliculture. **Guy BACHELET** (CNRS / UMR 5805 EPOC Université Bordeaux)

Invasion de la Nouvelle Calédonie par la tique du bétail *Boophilus microplus* : Interactions avec les bovins et le cerf rusa, conséquences génétiques et écologiques. **Thierry DE MEEÛS** (CNRS - IRD Montpellier)

Rôle des espèces invasives dans la résistance d'un écosystème côtier face aux perturbations d'origine anthropique. **Aude LEYNAERT** (CNRS, Brest)

Invasion des îles basses des Tuamotu (Polynésie Française) par l'algue brune *Turbinaria ornata*. Etude des flux géniques et de la structuration génétique des populations. **Claude PAYRI** (Université de la Polynésie française, Tahiti)

Démographie comparée des invasions et relations envahisseurs - espèces locales : le cas de Thiaridae aux Antilles françaises. **Jean-Pierre POINTIER** (Ecole Pratique des Hautes Etudes, Perpignan)

Des interactions individuelles au phénomène invasif : une approche nouvelle. **Régis FERRIÈRE** (ENS, Paris 6)

Les Mollusques invasifs des bassins conchylicoles du littoral Manche-Atlantique : diversité et structure génétiques des populations invasives, compétition avec les taxons indigènes, gestions du risque pour les écosystèmes et la conchyliculture

Coordinateur : Guy BACHELET

Station Marine d'Arcachon, UMR 5805 CNRS, Université Bordeaux 1, 2 rue du Professeur Jolyet, 33120 Arcachon

Participants

X. de MONTAUDOUIN, C. DESCLAUX, G. MAIRESSE, H. RAIGNÉ & K. RANDRIAMBAO, Station Marine d'Arcachon, UMR 5805 *EPOC* CNRS, Université Bordeaux 1

P. GARCIA-MEUNIER, C. MARTEL, P. Y. PASCAL, P. G. SAURIAU & B. SIMON-BOUHET, Centre de Recherche sur les Écosystèmes Littoraux Anthropisés, UMR 6217 CNRS, IFREMER, Université de la Rochelle

S. ROBERT, P. GEAIRON, P. GOULLETQUER, K. GRANGERÉ, P. GUILPAIN, O. Le MOINE, N. ROSSI, J. L. SEUGNET & P. SOLECHNICK, Laboratoire *Environnement Ressources des Pertuis Charentais*, Station IFREMER de La Tremblade

G. THOUZEAU, Y. M. PAULET & J. RICHARD, UMR 6539 *LEMAR*, CNRS, Université de Bretagne Occidentale, Plouzané

F. CHLOUS-DUCHARME & B. CAPITAINE, Centre de Recherches Bretonne et Celtique, Université de Bretagne Occidentale, Brest

J. BONCOEUR, F. ALBAN & M. FRÉSARD, Centre de Droit et d'Economie de la Mer, Université de Bretagne Occidentale, Brest

F. VIARD, D. BERNAS, T. CARIOU, C. DAGUIN, L. DUPONT, D. JOLLIVET, I. KRUSE & D. MCGLASHAN, Station Biologique de Roscoff, UMR 7144 *AD2M* CNRS, Université P. & M. Curie, Paris

Mots clés : mollusques - bassins conchylicoles - invasions biologiques - écologie moléculaire - traits de vie

Summary

Shellfish areas usually receive a large number of introduced species. During the present project, we specially focused on 4 marine benthic molluscs introduced in shellfish areas along the Channel and Atlantic coasts of France: the gastropods *Crepidula fornicata*, *Ocenebrellus inornatus* and *Cyclope neritea*, and the bivalve *Ruditapes philippinarum*. Our study was conducted according to three main axes:

(i) the characterization of introduction and expansion patterns of species within their newly colonized area. In the three invasive gastropods *C. fornicata*, *C. neritea* and *O. inornatus*, a high level of genetic diversity was detected in the French populations which indicated a complex process of introduction (with multiple population sources or secondary introductions) and the absence of bottlenecks, whereas the life history traits of these species and their supposed dates of introduction are different ;

(ii) the study of some life history traits potentially involved in the successful settlement of introduced species, compared with 'similar' indigenous species. In *C. neritea* and *R. philippinarum*, we found a much weaker parasite load than in the closely related native species. In the three invasive gastropods studied, we also found some biological characters that gave them a reproductive or trophic competitive advantage over the similar natives;

(iii) an inventory of introduced marine and brackish water species along the French Atlantic coasts confirmed the major role of shellfish farming areas (mainly through accidental release with commercial oyster industry) in the introduction of exotic species, together with maritime transport.

These scientific results were applied to two cases in which invasive species endanger the stocks of commercial molluscs (oysters and scallops). For the oyster drill *O. inornatus*, we proposed an active control of the populations by burning deposited egg masses or collecting adult specimens. An analysis of the cost of eradicating *C. fornicata* in the Bay of Brest showed the financial and social interest of this project.

Résultats

Résultats scientifiques

Ce projet était axé sur le phylum des Mollusques, dont 4 espèces benthiques littorales, introduites dans les bassins conchylicoles du littoral atlantique, ont été retenues pour modèles : les gastéropodes *Crepidula fornicata*, *Ocenebrellus inornatus* et *Cyclope neritea*, et le bivalve *Ruditapes philippinarum*. Outre le fait que ces espèces posent des problèmes d'ordre fondamental pour la connaissance des phénomènes invasifs, les deux premières représentent un danger pour l'environnement et les stocks d'autres mollusques exploités. Ce projet reposait sur une conception pluridisciplinaire, permettant de placer dans une perspective commune écologie des populations, génétique des populations, ethnologie et socio-économie. Les objectifs généraux du projet étaient (1) d'accroître nos connaissances des mécanismes sous-jacents aux phénomènes invasifs dans le milieu marin côtier et (2) d'évaluer le rapport coût-bénéfice des invasions, à la fois d'un point de vue biologique (impact sur la biodiversité et l'équilibre trophique dans les écosystèmes) et d'un point de vue socio-économique (perception des mesures de gestion, prise en compte sociétale). Trois objectifs opérationnels ont sous-tendu ce projet : (1) caractériser, grâce à une approche d'écologie moléculaire, les grands traits de l'histoire des introductions (origine des espèces introduites, nombre d'événements d'introduction) et analyser les profils de colonisation des espèces exogènes en relation avec leurs traits de vie dans l'aire nouvellement colonisée ; (2) définir la niche écologique occupée par les espèces introduites, en regard des taxons de même fonction, des taxons proies et des taxons parasites ; (3) proposer des recommandations pour faire face aux nuisances subies par les cheptels conchylicoles.

Schémas d'introduction et d'expansion dans l'aire nouvellement colonisée

Chez *Crepidula fornicata*, l'utilisation conjointe de locus microsatellites et de séquences mitochondriales dans les populations naturelles (côte Atlantique d'Amérique du Nord) et introduites (Europe et côte Pacifique d'Amérique du Nord) a montré une grande complexité résultant de processus historiques de recolonisation post-glaciation dans l'aire native qui ont « effacé la signature » dans l'aire naturelle. Cependant, des techniques d'assignation statistique ont permis d'exclure le sud de l'aire de distribution naturelle de la crépidule comme origine des populations européennes. Par ailleurs, les importants niveaux de diversité génétique et l'absence de traces de goulots d'étranglement dans les populations introduites en France soulignent que l'introduction de cette espèce a été le fait d'un (ou de plusieurs) événement(s) ayant impliqué un très grand nombre d'individus. La phase initiale de l'introduction de la crépidule a été particulièrement efficace, tout autant que la colonisation de la façade atlantique française. Si les mouvements trans-bassins conchylicoles ont eu un impact indéniable et visible en terme de structure génétique des populations, nos résultats

mettent également en évidence le rôle majeur joué par la phase larvaire dans l'efficacité de colonisation de cette espèce.

Le bigorneau perceur *Ocenebrellus inornatus* a probablement été introduit, en même temps que d'autres espèces, au cours d'importations massives d'huîtres japonaises. La source de son introduction en France est probablement localisée aux Etats-Unis, car la population française est génétiquement plus proche de la population nord-américaine échantillonnée sur la côte Pacifique que des populations asiatiques échantillonnées en Corée et au Japon. L'introduction en France serait ainsi une introduction secondaire depuis une zone d'introduction primaire (Etats-Unis). L'introduction sur les côtes françaises n'est pas accompagnée d'effets fondateurs sévères et ne résulte pas de plusieurs événements d'introduction provenant de sources génétiquement différenciées. La faible capacité de dispersion d'*O. inornatus* semble avoir été contrebalancée par les activités de transferts entre bassins aquacoles.

Cyclope neritea est un modèle atypique : l'apparition récente et brutale de nouvelles populations s'est produite dans la continuité de son aire de distribution naturelle (Péninsule Ibérique, bassin méditerranéen, Mer Noire). Comme pour les deux espèces précédentes, les populations de *C. neritea* installées le long de la façade atlantique française présentent une forte diversité génétique nucléaire et mitochondriale. Ces patrons de diversité et les niveaux de divergences moléculaires intra-populations s'opposent complètement aux observations réalisées dans les populations de l'aire naturelle de l'espèce. *C. neritea* représente ainsi un cas d'école permettant d'illustrer un processus d'introduction depuis de multiples sources génétiquement différenciées. De façon surprenante, ces profils de mélanges (« admixture ») ont également été observés dans une population en limite d'aire naturelle de l'espèce (nord de la Péninsule Ibérique), illustrant le fait que les activités humaines d'échanges entre bassins conchylicoles peuvent également avoir un impact dans les populations naturelles, en particulier dans ces zones en limite d'aire connues pour l'instabilité des populations qui s'y trouvent.

La comparaison des résultats obtenus sur les trois espèces de gastéropodes étudiées montre des schémas d'introduction complexes (impliquant de multiples sources ou des introductions secondaires) et sans goulots d'étranglement, et ce alors que leurs traits d'histoire de vie et leurs dates supposées d'introduction sont différents. Il semble ainsi que les conditions d'introduction en milieu marin côtier (*i.e.* introduction généralement accidentelle et liée à l'importation de mollusques cultivés) et l'intensité des transferts entre bassins conchylicoles sont une composante essentielle du processus d'installation et d'invasion dans ce milieu.

Des traits d'histoire de vie potentiellement impliqués dans le succès de l'installation

Depuis son apparition sur le littoral atlantique français à la fin des années 1970, *Cyclope neritea* a vu ses populations s'accroître fortement, ce qui pose la question du devenir de l'espèce autochtone *Nassarius reticulatus*, appartenant à la même famille des Nassariidés et possédant le même régime trophique (nécrophage). L'analyse de l'habitat préférentiel des deux espèces a indiqué un chevauchement partiel de leur niche écologique (mesurée en termes de salinité, de bathymétrie et de sédiment). Des expériences de laboratoire sur la compétition trophique interspécifique ont montré que, dans des conditions d'hydrodynamisme nul, l'espèce introduite *C. neritea* est plus active et atteint sa proie plus vite que l'espèce indigène *N. reticulatus*, disposant ainsi d'un avantage compétitif sur cette dernière ; cependant, dans des conditions de courant, *N. reticulatus* devient plus active et atteint sa proie avec une efficacité similaire à celle de *C. neritea*.

Le mode particulier de reproduction (hermaphrodisme protandre) de *Crepidula fornicata* a certainement largement contribué au succès de son installation. L'ajustement du sex ratio et l'association pérenne d'individus des deux sexes (sous forme de chaînes) permet une

fécondation des femelles essentiellement « intra-chaînes » mais par plusieurs mâles, ainsi qu'un brassage génétique entre différentes classes d'âge ; l'ensemble de ces caractéristiques augmente la probabilité de reproduction des individus et limite la variance du succès reproducteur des individus chez cette espèce.

Apparue sur nos côtes en 1995, *Ocenebrellus inornatus* entre en contact avec l'espèce autochtone *Ocenebra erinacea*, proche par sa position systématique et son mode d'acquisition des ressources (prédation sur les huîtres). Or, l'étude des traits d'histoire de vie a montré qu'*O. inornatus* possédait des traits favorables à son établissement mais aussi à son expansion, tels des taux de croissance moyen et un effort reproductif plus élevés qu'*O. erinacea*. Le comportement trophique des deux espèces de bigorneaux perceurs (*Ocenebrellus inornatus*, introduit, et *Ocenebra erinacea*, indigène) a été étudié. La préférence alimentaire de ces espèces pour les huîtres de petites tailles a été confirmée, et leur attirance par chimiotactisme vers les huîtres mortes a été clairement établie. La mise en évidence d'une pression de prédation moins forte chez *Ocenebrellus* est contrebalancée par une technique de recherche aléatoire plus forte, un nombre supérieur de pontes annuelles et un renforcement de l'occupation locale par des larves benthiques. Par ailleurs, l'étude de la sensibilité au gel, réalisée sur les deux espèces de perceurs, souligne la résistance de ces animaux aux températures négatives. L'espèce indigène apparaît plus sensible aux gelées que l'espèce invasive. Les modèles établis montrent, cependant, que des températures inférieures à - 10 °C sont nécessaires pour atteindre efficacement les deux espèces ; or, de telles conditions climatiques, associées à des coefficients de marée permettant cette action, sont très rares sur les côtes charentaises.

Parmi les mécanismes pouvant expliquer le succès de certaines espèces accidentellement introduites, l'absence de parasite a été évoquée : l'espèce introduite indemne d'infestation aurait un « avantage » par rapport à une (ou des) espèce(s) indigène(s) ayant coévolué avec des parasites. Cette théorie a été testée et vérifiée avec *Nassarius reticulatus* (espèce indigène) et *Cyclope neritea* (espèce introduite) dans le Bassin d'Arcachon, avec, pour la première, une atteinte par cinq familles de Trématodes Digènes et des prévalences pouvant atteindre 18 %, et, pour la seconde, une quasi-absence de parasites. De même, les palourdes *Ruditapes philippinarum* sont apparues moins infestées par des parasites, par rapport à trois autres espèces de bivalves autochtones, ce qui pourrait avoir favorisé l'expansion de cette espèce introduite sur nos côtes.

Etat des lieux sur les espèces marines invasives

Un inventaire des espèces marines invasives nous a, en outre, permis de recenser 102 espèces introduites en milieu naturel sur les côtes Manche-Atlantique françaises : 2 protistes, 8 espèces phytoplanctoniques, 21 macroalgues, 4 végétaux supérieurs, 68 invertébrés (dont 22 mollusques) et 1 vertébré. Le taux d'invasion s'est considérablement accru durant les 40 dernières années, avec 61 % des premières signalisations d'introduction postérieurs à 1960, et, malgré une législation plus rigoureuse, encore 14 espèces introduites durant les années 1990. Plus de la moitié des espèces introduites sont originaires du Pacifique (59 %). Treize d'entre elles ont été introduites volontairement, à des fins d'aquaculture. En ce qui concerne les introductions accidentelles, les principaux mécanismes probables d'introduction sont les activités liées à la navigation (42 %, soit par les eaux ou sédiments de ballast, soit en tant que salissures sur les coques des navires) et les importations via les transferts d'huîtres. Les bassins conchylicoles apparaissent ainsi comme des points d'entrée privilégiés pour l'introduction d'espèces allochtones sur nos côtes.

Actions de transferts et recommandations

D'une manière générale, il apparaît absolument nécessaire d'effectuer des suivis précis et importants des peuplements *in situ* en milieu marin, où les conditions d'observation limitent notre capacité à détecter les espèces dès les premiers stades de leur introduction.

Dans le domaine de la gestion des phénomènes invasifs, le cas des bigorneaux perceurs a particulièrement retenu notre attention. Les observations réalisées en 2000 et 2001 ont confirmé la forte présence de l'espèce introduite *Ocenebrellus inornatus* au centre de la baie de Marennes-Oléron. La réussite d'*O. inornatus* est fortement liée aux activités ostréicoles, qui en plus d'être responsables de son introduction, représentent un facteur déterminant de son expansion le long des côtes françaises. La gestion ou l'éradication des perceurs d'huîtres doit prendre en compte les activités conchylicoles pour éviter leur dispersion et limiter les dégâts sur les huîtres. Plusieurs observations nous orientent vers un constat pessimiste quant à l'élimination naturelle d'*O. inornatus* : (1) l'orientation de la prédation des deux espèces de perceurs (*Ocenebrellus inornatus* et *Ocenebra erinacea*) vers les petites huîtres se trouve grandement favorisée dans une région de captage naturel, (2) la possibilité de s'alimenter sur des huîtres moribondes pénalise doublement l'occupation des sites d'élevage à plat, du fait d'une mortalité « naturelle » double de celle d'un élevage en poche, (3) la résistance aux gelées des perceurs adultes limite l'action de régulation que pourrait avoir la nature sur les perceurs. La solution de contrôler activement l'évolution des deux espèces de perceurs demeure la seule envisageable : soit par brûlage des capsules ovigères, soit par ramassage, ou encore par une capture en casiers.

L'expérience d'éradication de la crépidule en rade de Brest, par nettoyage des fonds (dragages des crépidules par les professionnels) sur une surface délimitée, couplée à un suivi de la recolonisation des fonds et à un suivi des changements observés au niveau du sédiment (charge en particules fines, DBO et DCO du sédiment, flux de sels nutritifs, ...), n'a pu être menée à bien dans le cadre de ce projet, par suite de reports successifs de l'obtention des subventions nécessaires à la couverture du coût de cette expérimentation « en grandeur nature ». Une analyse économique du coût de la prolifération de la crépidule en rade de Brest et du projet d'élimination-substitution a cependant été réalisée. Pour une valeur de la pêche (coquille Saint-Jacques essentiellement) en rade estimée à 30 M€ environ, le coût de l'invasion par la crépidule a été estimé à 28 M€ environ, constitué pour l'essentiel par un coût indirect, résultant de la réduction progressive des surfaces exploitables. L'analyse coût-avantage du projet d'élimination de la crépidule a fait apparaître un rendement social positif du projet, même dans l'hypothèse où la recolonisation des zones nettoyées serait rapide. Finalement, l'analyse ethnologique de la prolifération de la crépidule en rade de Brest a mis en évidence des différences importantes quant à la perception du phénomène invasif et du caractère « espèce introduite » de la crépidule, de la part des scientifiques, des professionnels de la mer, et des usagers non professionnels.

Conclusions et perspectives

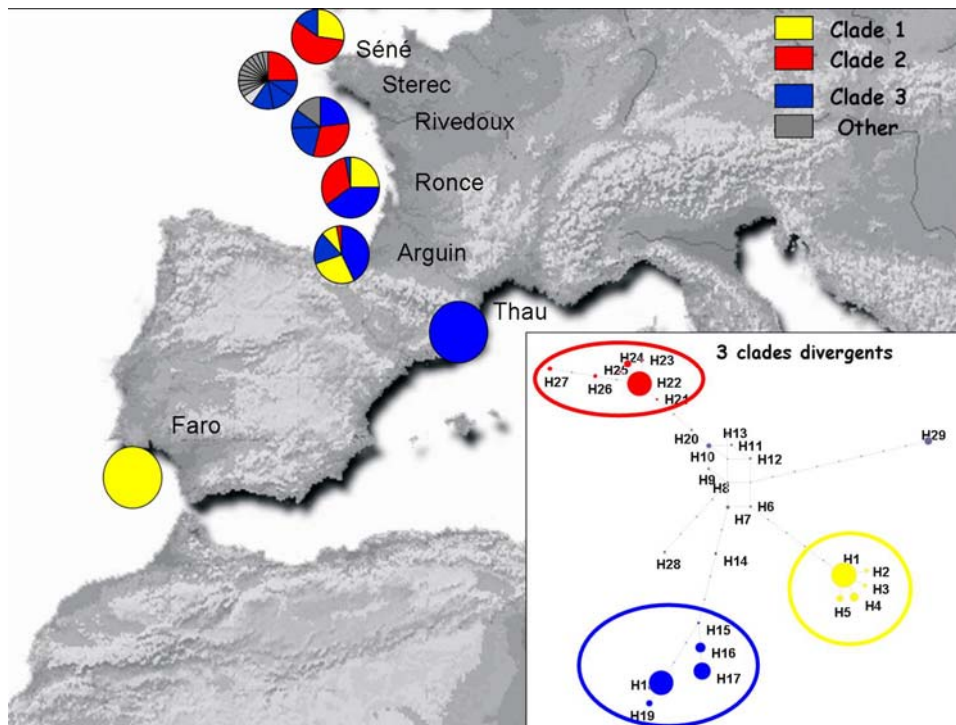
Les études réalisées au cours de ce projet avaient pour objectif essentiel de donner des schémas généraux caractérisant les introductions biologiques dans les bassins conchylicoles français et de proposer des plans d'intervention sur des espèces modèles. Certaines caractéristiques générales ressortent particulièrement. On peut citer notamment : (i) des processus d'introductions récurrents sans effets de goulots d'étranglement, (ii) des capacités d'expansion locale efficace (dispersion des larves chez *Crepidula fornicata*, vitesse de *Cyclope neritea*), (iii) des capacités compétitives conférées par les caractéristiques biologiques (par exemple, de faibles charges parasitaires). La dimension globale du projet ne

nous a cependant pas permis d'affiner notre compréhension des mécanismes sous-jacents, par exemple concernant les interactions inter-spécifiques à l'échelle de la communauté, les capacités d'adaptation des populations introduites, ou les facteurs abiotiques/biotiques qui permettraient une régulation des populations. Ces différents axes forment la base de nouvelles perspectives de recherche.

Principales références bibliographiques

- Bachelet G., Simon-Bouhet B., Desclaux C., Garcia-Meunier P., Mairesse G., de Montaudouin X., Raigné H., Randriambao K., Sauriau P.G. & Viard F. (2004). Invasion of the eastern Bay of Biscay by the nassariid gastropod *Cyclope neritea*: origin and effects on resident fauna. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 276: 147-159.
- Dupont L., Bernas D. & Viard F. (accepté). Sex and genetic structure across age groups in populations of the European marine invasive mollusc, *Crepidula fornicata* L. (Gastropoda). *Biol. J. Linnean Soc.*
- Dupont L., Jollivet D. & Viard F. (2003). High genetic diversity and ephemeral drift effects in a successful introduced mollusc (*Crepidula fornicata* : Gastropoda). *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 253: 183-195.
- Dupont L., Richard J., Paulet Y.M., Thouzeau G. & Viard F. (sous presse). Gregariousness and protandry promote reproductive insurance in the invasive gastropod *Crepidula fornicata*: evidence from assignment of larval paternity. *Mol. Ecol.*
- Dupont L. & Viard F. (2003). Isolation and characterization of highly polymorphic microsatellite markers from the marine invasive species *Crepidula fornicata* (Gastropoda: Calyptraeidae). *Mol. Ecol. Notes*, 3: 498-500.
- Garcia-Meunier P., Martel C., Pigeot J., Chevalier G., Blanchard G., Gouletquer P., Robert S. & Sauriau P.G. (2002). Recent invasion of the Japanese oyster drill along the French Atlantic coast: identification of specific molecular markers that differentiate Japanese, *Ocenebrellus inornatus*, and European, *Ocenebra erinacea*, oyster drills. *Aquat. Liv. Res.*, 15: 67-71.
- Gouletquer P., Bachelet G., Sauriau P.G. & Noel P. (2002). Open Atlantic coast of Europe – A century of introduced species into French waters. In : Leppäkoski E., Gollasch S. & Olenin S. (eds), *Invasive aquatic species of Europe: distributions, impacts and management*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, pp. 276-290.
- Martel C., Guarini J.M., Blanchard G., Sauriau P.G., Trichet C., Robert S. & Garcia-Meunier P. (2004). Invasion by the marine gastropod *Ocenebrellus inornatus* in France. III. Comparison of biological traits with the resident species *Ocenebra erinacea*. *Mar. Biol.*, 146: 93-102.
- Martel C., Viard F., Bourguet D. & Garcia-Meunier P. (2004). Invasion of the marine gastropod *Ocenebrellus inornatus* in France I. Scenario for the source of introduction. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 305: 155-170.
- Martel C., Viard F., Bourguet D. & Garcia-Meunier P. (2004). Invasion by the marine gastropod *Ocenebrellus inornatus* in France. II. Expansion along the Atlantic coast. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 273: 163-172.
- Simon-Bouhet B., Daguin C., Garcia-Meunier P. & Viard F. (2005). Polymorphic microsatellites for the study of newly established populations of the gastropod *Cyclope neritea*. *Mol. Ecol. Notes*, 5: 121-123.
- Simon-Bouhet B., Garcia-Meunier P. & Viard F. (2006). Multiple introductions promote range expansion of the mollusc *Cyclope neritea* (Nassariidae) in France: evidence from mitochondrial sequence data. *Mol. Ecol.*, 15: 1699-1711.
- Viard F., Ellien C. & Dupont L. (2006). Dispersal ability and invasion success of *Crepidula fornicata* in a single gulf: insights from genetic markers and larval-dispersal model. *Helgoland Mar. Res.*, 60: 144-152.

Illustrations



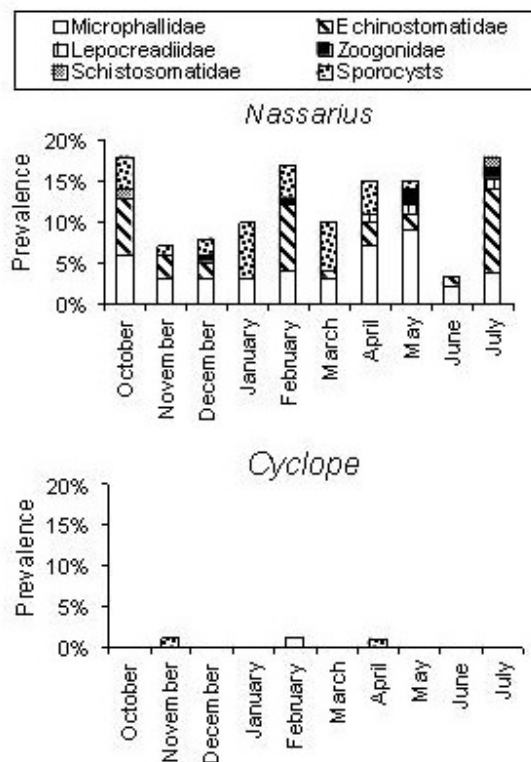
Cyclope neritea : récurrence d'introduction depuis des sources génétiquement divergentes. La carte permet de comparer la distribution des haplotypes mitochondriaux dans 5 populations introduites françaises (Arguin, Ronce, Rivedoux, Sénéc, Sterec) et 2 populations de l'aire naturelle (Faro et Thau). Les couleurs dans les cercles font référence à l'appartenance des haplotypes à un clade tel qu'identifié par une analyse des relations phylogénétiques entre haplotypes (cf encadré). L'encadré en bas à droite représente les relations généalogiques entre haplotypes identifiés sur un jeu de données de 20 populations (610 individus) de *C. neritea*. Trois clades ont été identifiés (groupes représentés par des couleurs différentes). La population de Faro est monomorphe (un seul haplotype présent H1 appartenant au clade 1 (jaune) dans le réseau) de même que Thau (H18 du clade 3 (bleu)). Les populations introduites sont diversifiées et présentent un mélange d'haplotypes des trois clades.



Deux *Ocinebrellus inornatus* en phase de ponte, déposant leurs capsules ovigères sur un rocher.



Chaîne de *Crepidula fornicata*. Dans chaque empilement en chaîne, les individus les plus jeunes (en haut de chaîne) sont des mâles, les plus âgés (en bas de chaîne) sont des femelles (cas d’hermaphrodisme protandre).



Chez l’espèce indigène *Nassarius reticulatus*, la prévalence (% d’individus infectés) en digènes (trématodes parasites) est élevée durant toute l’année et constitue une source de mortalité. Chez l’espèce introduite *Cyclope neritea*, la charge parasitaire est quasiment nulle, ce qui représente un avantage en terme de survie par rapport à l’espèce autochtone.

Invasion de la Nouvelle Calédonie par la tique du bétail *Boophilus microplus* : Interactions avec les bovins et le cerf rusa ; conséquences génétiques et écologiques

Coordinateur : Thierry de MEEÛS

Laboratoire *Génétique & Evolution des Maladies Infectieuses*, UMR CNRS - IRD 2724, Campus IRD, 911 avenue d'Agropolis, BP 64501, 34394 Montpellier cedex 5

Adresse électronique : demeeus@mpl.ird.fr

Tél. : (33) 467 41 63 10 - Fax : (33) 467 41 62 99

Participants

Christine CHEVILLON, Patrick DURAND, Brou Basile KOFFI, Céline ARNATHAU & Dominique JOULIA, sous-équipe SGASS de l'UMR CNRS - IRD 2724

Nicolas BARRÉ, Michel de GARINE-WICHATITSKY & Sophie DUCORNEZ, Institut Agronomique néo-Calédonien (IAC), Institut Agronomique néo-Calédonien

Mots clés : tique du bétail – adaptation – résistance - génétique des populations - Nouvelle-Calédonie

Summary

The cattle tick, *Rhipicephalus (Boophilus) microplus* has been a successful invader in many tropical agrosystems. Our study was aimed at investigating the mechanisms involved in these invasive successes through a focus on the situation of New Caledonia Island. Australian cattle ticks were accidentally introduced there in 1942. Since then, it has invaded all *Bos taurus* herds in this island, and has developed resistance there to any acaricide used in tick-control. *R. microplus* has also been found exploiting the rusa deer (*Cervus timorensis rusa*), an invasive mammal introduced for game hunting in 1870. Initially a bad host for *R. microplus*, the rusa deer is very abundant and acaricide-free.

We investigated the population genetics of *R. microplus* to evaluate its population sizes and dispersal capacities and to investigate the relative importance of its main host-species (*B. taurus*) and of the invasive dynamics of the rusa deer in its evolution. We studied the variation of polymorphic neutral (non-coding) DNA markers (microsatellites) within individual ticks, between individuals within individual-hosts, within and between bovine herds. We also compared the genetic differentiation between sympatric ticks exploiting either *B. taurus* or *C. timorensis rusa*.

In bovine cattle, we showed that the pertinent population scale of *R. microplus* was not the individual-host but the herd it belongs to, the tick dispersal range was restricted to a few hundred meters and that tick population sizes were huge. A small genetic heterogeneity was found within farms as if the corresponding tick populations were composed of different sub-units or as if sexual pairs took place between genetically related adults. However, the study of paired individuals demonstrated that males and females mate randomly relatively to their genetic relatedness. Meanwhile, the sympatric co-existence of two strains of ticks, one more adapted to cattle and the other to rusa deer, was unveiled. The observation of within-populations genetic heterogeneity in rusa deer ticks too confirmed that the on-going divergence between host-races is not completed yet.

Our population genetics survey suggested that tick-control in bovine herds failed to promote local extinctions. This information was completed by investigating the diversity in the tick mortality responses towards a long-used (deltamethrin) and a recently-used (amitraz) acaricides. We revealed an ubiquity of deltamethrin-resistance genes, even in farms that have abandoned its uses for years, and the apparition of different physiological changes conferring

resistance to amitraz. Obtaining homozygous strains for sensibility and resistance to either acaricide remains a desirable goal to further precise the genetic diversity involved in such adaptations.

These results illustrate the remarkable speed with which this parasite species can evolve.

Résultats

Résultats scientifiques

Mise au point de marqueurs codominants polymorphes

Nous avons cherché à adapter les marqueurs microsatellites publiés pour *R. microplus* (Chigagure *et al.* 2000). Ces marqueurs s'étant avérés inexploitable, nous avons développé nos propres marqueurs. Ce travail a fait l'objet d'une publication (Koffi *et al.* 2006).

Structure génétique des tiques dans et entre élevages bovins

Ce travail correspond à un sous échantillon de 596 tiques adultes de 30 vaches des huit élevages de la Figure 2. Ces tiques ont été génotypées sur les huit loci exploitables décrits dans Koffi *et al.* (2006). Aucun déséquilibre de liaison n'a pu être mis en évidence pour chacune des paires de loci testées, suggérant une information indépendante donnée par chaque locus. L'analyse des distributions d'allèles intra-individuelles, inter-individuelles et inter-élevages a imposé l'exclusion de deux loci au comportement particulier. Les six loci restants ont permis de déterminer un certain nombre de caractéristiques inédites et surprenantes de la biologie de *R. microplus*. Tout d'abord aucun effet ponte/cycle n'est observé. Le déficit en hétérozygotes intra-échantillon reste en effet faible (entre 0.03 et 0.07 par rapport à une rencontre au hasard des gamètes) que l'on considère les tiques de chaque individu hôte comme une population ou l'ensemble des tiques de l'élevage. Ces déficits ne peuvent être expliqués par des causes techniques comme les allèles nuls. Par ailleurs la distribution des fréquences alléliques entre fermes reflète un isolement par la distance très significatif (méthode de Rousset, 1997, P -value = 0.0002). En utilisant les données disponibles (Bianchi & Barré 2003) nous parvenons à une estimation grossière de quelques centaines de tiques reproductrices par km² et une dispersion efficace de l'ordre de quelques centaines de mètres par génération de tique (trois mois environ). Ce travail a fait l'objet de la rédaction d'un article soumis pour publication (Koffi *et al.* soumis).

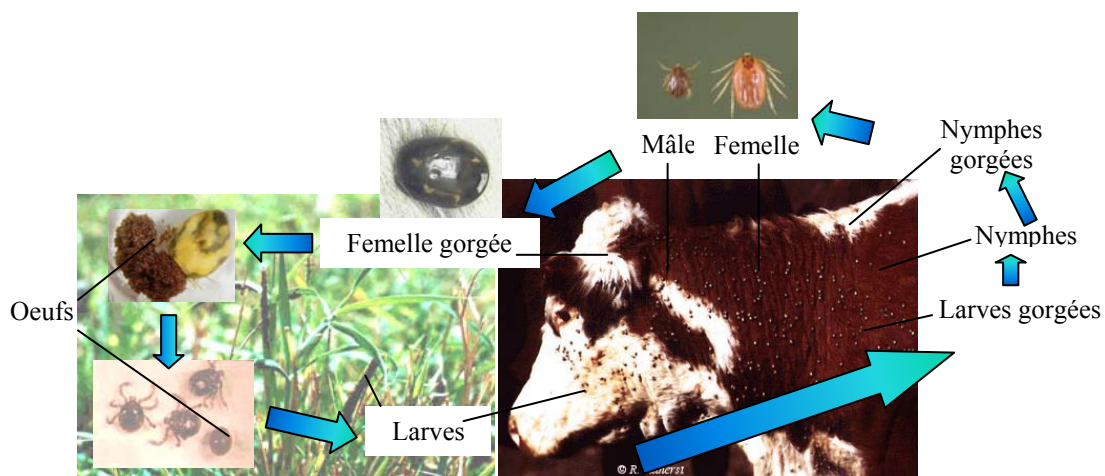


Figure 1. Cycle biologique de *Rhipicephalus (Boophilus) microplus*. L'ensemble des stades (larve, nymphe et adulte) se nourrissent sur le même individu hôte.

Nous avons utilisé l'indice de Wang (2002) pour mesurer l'apparementement entre individus mâles et femelles. Ceci permet de montrer que les couples se forment au hasard : aucune corrélation n'est mise en évidence entre le statut accouplé ou non-accouplé et l'apparementement des tiques femelles avec les tiques mâles, et ce quel que soit le niveau populationnel considéré (couples dans chaque individus hôte ou couples dans chaque ferme). L'appariement des adultes n'explique donc pas l'hétérogénéité locale observée (déficits locaux d'hétérozygotes). Cette hétérogénéité pourrait provenir d'un effet Wahlund dû à la coexistence de plusieurs stocks de tiques. Ce travail fait l'objet de la rédaction d'un article à soumettre (Chevillon *et al.* en préparation).

Structure génétique des tiques entre bovins et cerfs

La non-pertinence du niveau "individu hôte" a été vérifiée là où plusieurs cerfs arboraient plus d'une dizaine de tiques. Dès lors, ce niveau n'a plus été pris en compte. Notons que chez les cerfs beaucoup de larves et de nymphes ont été prélevées et génotypées afin de parvenir à des effectifs acceptables (Figure 2). En utilisant une procédure hiérarchique nous trouvons une différenciation entre tiques de cerfs et de bovins (dans chaque ferme) faible mais très significative ($F_{\text{bovin-cerf/ferme}} = 0.008$, P -value $< 10^{-4}$). Il est remarquable que cette différenciation s'accompagne d'une structuration génétique des tiques de cerfs rigoureusement identique à celle trouvée chez les bovins, avec un déficit local d'hétérozygotes de $F_{is} = 0.05$ et une faible différenciation génétique entre fermes ($F_{st} = 0.02$), les deux étant très significatifs (P -value < 0.002) au sein de chaque espèce-hôte. On retrouve chez les cerfs un isolement par la distance significatif (P -value = 0.024) et du même ordre de grandeur que celui trouvé chez les bovins.

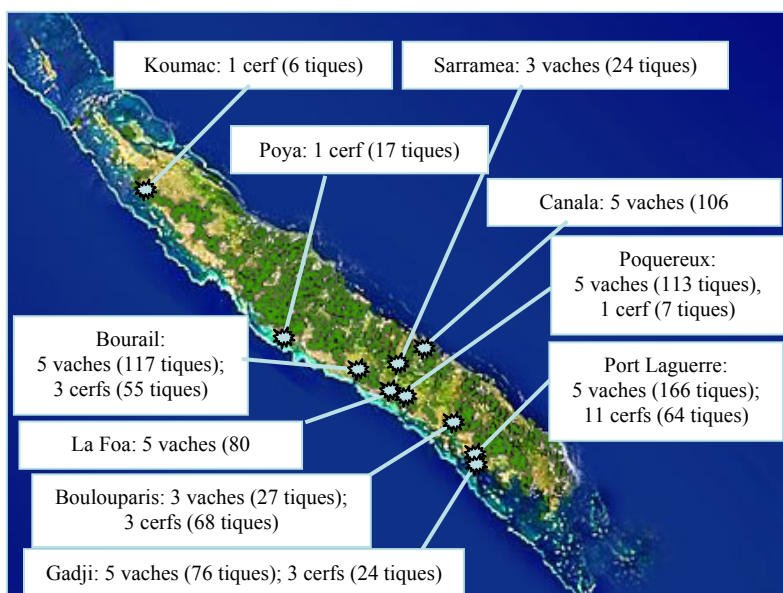


Figure 2. Sites d'échantillonnages de *Rhipicephalus (Boophilus) microplus*, avec les espèces hôtes, le nombre d'individus hôtes et le nombre de tiques échantillonnées.

Evolution de la résistance aux acaricides

Deux souches de tiques sont en cours de sélection à l'IAC dans le but d'obtenir des souches homozygotes de référence pour la susceptibilité et la résistance aux deux acaricides utilisés. La souche *TQUOTINE* a été créée à partir des pontes de deux femelles collectées en 2003 dans une ferme dont les tiques étaient sensibles à la deltaméthrine, et qui n'avait encore jamais utilisé l'amitraz. La souche *VACHE3* a été créée en 2003 à partir de tiques de Gadji, une ferme dont les tiques avaient depuis longtemps cessé d'être sensibles à la deltaméthrine et où venait d'apparaître le premier cas de résistance à l'amitraz (Ducornez *et al.* 2005). En avril 2005, des

femelles gorgées ont été prélevées dans 36 fermes provenant des régions ouest et nord de l'île. La mortalité de leurs descendants vis-à-vis des 2 acaricides a été analysée selon le protocole de Ducomet *et al.* (2005), et comparée à celles des souches *TIQUOTINE* et *VACHE3*. Ces tests ont été répliqués en présence de l'un ou l'autre de trois synergistes: TPP (triphenylphosphate), PB (pyperonyl butoxide) et ME (diethyl maleate), inhibant respectivement les activités de trois familles d'enzymes susceptibles d'être impliquées : les estérases (TPP), P450 oxydases (PB) et glutathion-S-transférases (ME). L'ajustement des modèles linéaires log-probit aux données de mortalité et la comparaison des taux de résistance s'est faite classiquement au travers des estimations de ratios RR de résistance à 50%, 90% et 95% (Robertson and Preisler, 1992). L'effet d'un synergiste a été estimé par le changement de RR induit par le synergiste.

Nous avons montré que la résistance à la deltaméthrine persistait partout où ce produit a été abandonné, sans jamais y être fixé. Malheureusement, l'hétérogénéité de mortalité au sein des souches *TIQUOTINE* et *VACHE3* ne nous ont pas fourni les références nécessaires à la caractérisation de la diversité des mécanismes physiologiques impliqués. *TIQUOTINE* s'est aussi avérée une mauvaise référence de la susceptibilité à l'amitraz (rejet du modèle log-linéaire, P -value = 0.004). Toutefois, ici, nous avons pu lui substituer une population de tiques du nord de l'île pour lequel l'ajustement log-linéaire était accepté ($P > 0.1$). *TIQUOTINE* fournit alors des estimations de RR compris entre 1 and 2.5, permettant donc de considérer qu'une véritable résistance se caractérise par $RR > 2.5$. Ce critère permet d'identifier la présence, non fixée, de résistance à l'amitraz dans 10 fermes (Figure 3). La variabilité des impacts des synergistes sur les résistance ratios obtenus pour ces 10 échantillons résistants a révélé la co-existence d'au moins deux mécanismes différents. Un article décrivant ces résultats sur la résistance aux acaricides est en cours de rédaction.

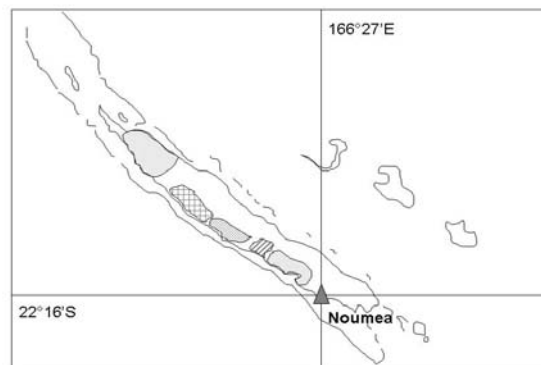


Figure 3. Zones échantillonnées pour les tests de résistance aux acaricides avec le nombre d'échantillons prélevés et entre parenthèses le nombre d'échantillons résistants à l'Amitraz.

Actions de transfert

Un premier acquis, crucial pour toute future gestion de la diffusion de résistances acaricides dans l'île, tient en la détection et la caractérisation de l'apparition des premières résistances néo-calédoniennes à l'amitraz.

La multiplicité de résistance à l'amitraz détectée est parfaitement cohérente avec nos résultats de structuration génétique. Tous deux concluent que le souci de contrôle démographique de ce parasite invasif n'est pas lié à une forte capacité de dispersion mais à ses grandes populations facilitant la rapidité d'apparition de nouveaux mutants adaptatifs.

Les problèmes techniques que nous avons résolus en ce qui concerne les marqueurs microsatellites seront profitables à nos collègues qui travaillent sur cette espèce d'importance économique majeure en zone tropicale, et qui pourront mettre à profit nos acquis pour étudier

leurs populations invasives. Les méthodologies d'analyses statistiques que nous avons dû utiliser et adapter pour nos travaux ont contribué à une partie d'un article de synthèse sur ces questions (De Meeûs *et al.* soumis). En tout, le projet aura permis la rédaction de six articles, la réalisation d'un poster et d'une communication en congrès international.

Articles parus et soumis

Koffi B.B., Risterucci A.M., Joulia D., Durand P., Barré N., de Meeûs T. & Chevillon C. (2006). Characterization of polymorphic microsatellite loci within a young *Boophilus microplus* metapopulation. *Mol. Ecol. Notes*, 6: 502-504.

Koffi B.B., de Meeûs T., Barré N., Durand P., Arnathau C. & Chevillon C. (Soumis). Between and within herds genetic differentiation in the cattle tick *Boophilus (Rhipicephalus) microplus*: How much do humans determine the parasite's traits?

De Meeûs T., McCoy K.D., Prugnolle F., Durand P., Chevillon C., Hurtrez-Boussès S. & Renaud F. (Soumis). Population genetics and molecular epidemiology or how to "débusquer la bête".

Poster

Koffi B.B., de Meeûs T., Barré N., Ducornez S., de Garine-Wichatitsky M. & Chevillon C. (2004). The cattle tick *Boophilus microplus* in New Caledonia Island: An invasive pathogen developing pesticide-resistance on cattle while colonizing an invasive host-species, *Cervus timorensis russa*. Poster présenté au cours de la conférence *IX European Multicolloquium of Parasitology*, Valencia (Espagne) du 18 au 23 juillet 2004.

Communication orale

Chevillon C., Koffi B.B., Durand P. & de Meeûs T. (2005) Population structure of the southern cattle tick, *Boophilus microplus*, in New Caledonian island. 5th International Conference on *Ticks and Tick-Borne pathogens*. Neuchâtel, Suisse, 29/08/05-02/09/05.

Recommandations

Les marqueurs microsatellites publiés pour *Rhipicephalus (Boophilus) microplus* (Chigagure 2003) se sont avérés inutilisables. Après développement de nos propres marqueurs, le rendement d'extraction d'ADN sur tique unique s'est montré faible et a demandé un temps de mise au point qui a retardé l'acquisition de résultats publiables. L'obtention de souches de tiques résistantes et sensibles reste un problème à résoudre si nous voulons caractériser précisément les mécanismes de résistance des tiques de Nouvelle Calédonie et leur diversité.

Conclusions et perspectives

Malgré les difficultés rencontrées le bilan de nos recherches est globalement très positif. Nous avons en effet pu mettre en évidence que les populations de *R. microplus* de nouvelle Calédonie conservent de grandes tailles (faibles niveaux de différenciation entre sites) malgré les traitements intenses aux acaricides et des capacités de dispersion relativement faibles. Les pressions de sélections semblent cependant suffisamment fortes pour que nous ayons pu mettre déjà en évidence une différenciation entre tiques de bovins et tiques de cerfs à partir de nos marqueurs a priori neutres (non codants). De concert avec l'évolution des résistances, ceci témoigne d'une dynamique adaptative spectaculaire chez cette espèce parasite.

Les mécanismes et les gènes impliqués dans la résistance aux acaricides apparaissent complexes et nécessiteront d'autres expérimentations. Sachant que les tiques néo-calédoniennes proviennent d'Australie, nous cherchons à monter une collaboration solide avec nos collègues australiens.

Littérature citée

- Bianchi M. & Barré N. (2003). *Vet. Parasitol.*, 112: 325-336.
- Chigagure N.N., Baxter G.D. & Barker S.C. (2000). *Exp Appl Acarol*, 24: 951-6.
- Ducornez S., Barré N., Miller R.J. & De Garine-Wichatitsky M. (2005). *Vet. Parasitol.*, 130: 285–292.
- Koffi B.B., Risterucci A.M., Joulia D., Durand P., Barré N., de Meeûs T. & Chevillon C. (2006). *Mol. Ecol. Notes*, 6: 502-504.
- Koffi B.B., de Meeûs T., Barré N., Durand P., Arnathau C. & Chevillon C. (Soumis). Between and within herds genetic differentiation in the cattle tick *Boophilus (Rhipicephalus) microplus*: How much do humans determine the parasite's traits?
- Robertson J.L. & Preisler H.K. (1992). *Pesticide Bioassays with Arthropods*. CRC Press.
- Rousset F. (1997). *Genetics*, 145: 1219-1228.
- Wang J. (2002). *Genetics*, 160: 1203-1215.

Rôle des espèces invasives dans la résistance d'un écosystème côtier face aux perturbations d'origine anthropique (approche d'une gestion globale de l'écosystème)

Responsable scientifique : Aude LEYNAERT

LEMAR, UMR 6539 IUEM, Technopôle Brest-Iroise, Place N. Copernic, 29280 Plouzané

Adresse électronique : Aude.Leynaert@univ-brest.fr

Tél. : 02 98 49 86 57 - Fax : 02 98 49 86 45

Participants

A. MASSON, E. AMICE, Ph. PONDAVEN, P. FOUILLARON P. HUONNIC, S. NI LONGPHUIRT, J. GRALL, G. THOUZEAU, L. CHAUVAUD & Y. M. PAULET, LEMAR, UMR CNRS 6539, IUEM, Plouzané

G. GORSKY & M. PICHERAL, UMR 9073 Laboratoire d'Océanographie de Villefranche / Mer

F. DUCHARME, Centre de Recherche Bretonne et Celtique (CRBC), UPRES-A 6038 du CNRS, Université de Bretagne Occidentale, Brest

M. FRÉSARD & J. BONCOEUR, Centre de Droit et Économie de la Mer (CEDEM), Université de Bretagne Occidentale, Brest

T. TANAKA, Laboratoire de Biologie, Université de Bergen, Norvège

S. L'HELGUEN, J. F. MAGUER, V. DAM & D. DAM, Laboratoire de Chimie Marine (LCM), UMR 7127, Observatoire Océanologique de Roscoff

V. MARTIN JÉZÉQUEL, EA 2663 *Écophysiologie Marine Intégrée*, Faculté des Sciences et Techniques, Université de Nantes

Mots clés : phytoplancton – crépidule – mésocosmes – modèle - socio économie - rade de Brest

Summary

The bay of Brest (France) is a coastal ecosystem affected by both, an increase of anthropogenic N-input, and the invasion of an exotic gastropod (*Crepidula fornicata*). Fishermen have proposed the removal of *C. fornicata* as it perturbs the development of the native Great Scallop (*Pecten maximus*). However, in the present context of excessive N inputs, previous studies demonstrated that the proliferation of this benthic gastropod is involved in the resistance of the ecosystem to eutrophication. The removal of *C. fornicata* could clearly be associated with a potential risk of harmful algal blooms during summer months.

The INVABIO 2 program was initiated in order to study how the modification of benthic fluxes, induced by the proposed removal of *C. fornicata* may change the resistance of the Bay and affect the phytoplankton dynamics. As it concerns scientists, fishermen, farmers, it proposed to deal with all the scientific, economic and sociologic aspects of the problem.

Three mesocosm experiments were carried out in spring, summer and autumn 2004. At each time, six mesocosms (5500 L) were enriched using gradients of nutrients that simulated the benthic fluxes measured along the density gradient of *C. fornicata*. The results indicated that diatoms always developed whatever additions. Modifications of additions seemed to change quantitatively the phytoplankton biomass while no qualitative change in species was observed. Strong additions that corresponded to 4 times the highest density of *Crepidula*, induced a massive sedimentation that may perturb the benthic community (especially *P. maximus*). All the data collected were transferred to a database and used to develop a planktonic food web model.

At the same time, a bioeconomical model was developed to test how the removal of *C. fornicata* affects the fisheries. Results highlighted the irreversible aspect of the invasion but suggest that the fisheries could be maintained at an economical profitable level if an immediate control is put in place. They recommended that the removal should be carefully controlled as harmful algal blooms are dramatically damaging to fisheries.

The sociologic aspect of the program pointed out the different points of view, as regards of the various activities concerned (scientists, fisheries, farming and tourism). In that sense, fishermen are directly affected while farmers are only involved through fertilization and river discharges. The “time” notion also differs with the communities as fishermen can rapidly change their way of working while scientists need many years to understand what process is involved in the resistance of the Bay.

In conclusion, the INVABIO 2 program allowed important advances in the understanding of the functioning of the Bay of Brest and how it is comprehended by all the communities. The large amount of experimental, economical and sociological data collected is now available for further investigations. These data will be very useful for the new programs that develop in the Bay (MOITEM, EU-SPICOSA).

Résultats

1. Scientifiques

1.1. Aspect expérimental

L’objectif général était d’étudier l’influence des flux benthiques, modifiés par la crépidule, sur la succession des espèces phytoplanctoniques et le fonctionnement du système pélagique. Pour cela, trois expériences en mésocosmes ont été réalisées (Figure 1).



Figure 1. Sacs expérimentaux (diamètre : 1,60 m ; hauteur : 4 m) et ponton (longueur 25 m sur 5 m de large) mis en oeuvre pour les études en mésocosmes.

Un jeu de données exceptionnel (plus de 9000 données) a été obtenu, dont la majeure partie a été soumise au Centre de Données Mondial WDC-MARE (www.wdc-mare.org) pour archivage, distribution et publication. Ces données sont disponibles à l'adresse : <http://pangaea.de/PangaVista?query=invabio>.

Face à cette importante quantité de données, l’interprétation est longue et délicate. Mais les résultats ont d’ores et déjà permis de grandes avancées dans la compréhension de la réponse des communautés phytoplanctonique aux modifications des apports en nutriments. Les plus marquantes sont les suivantes :

- Contrairement à ce qui est souvent observé, la dominance des diatomées n'est pas uniquement liée à la concentration en silice dissoute dans l'eau. Les résultats ont montré que pour comprendre la dynamique phytoplanctonique, il est important de considérer simultanément les apports (flux) de sels nutritifs (apports fluviaux, flux benthiques). Ces résultats sont primordiaux si l'on veut définir des lignes de conduite pour la surveillance des écosystèmes côtiers, notamment en ce qui concerne la détection et l'analyse des éléments nutritifs potentiellement limitants pour la production primaire.
- Les différents enrichissements effectués dans les mésocosmes, dans la gamme des flux mesurés en Rade au niveau de l'interface eau- sédiment ont eu un effet sur la quantité de la biomasse phytoplanctonique produite mais non sur sa qualité.
- Les apports élevés en nutriments ont entraîné des déséquilibres se traduisant par une accumulation massive de matière organique, suivie d'une sédimentation brutale des particules. Dans l'écosystème, ces fortes exportations de matière organique vers le fond peuvent nuire aux communautés benthiques (hypoxie, colmatage branchial...).
- Enfin, un modèle d'écosystème simple a été développé afin d'étudier dans son ensemble la structure et le fonctionnement du réseau trophique pélagique. Il reste maintenant à confronter ce modèle aux mesures expérimentales.

1.2. Aspect économique

D'un point de vue économique, la crépidule, considérée comme l'Espèce Exotique Envahissante (EEE) et compétiteur spatial de la coquille Saint-Jacques, constitue une menace pour l'activité professionnelle de pêche coquillière en rade de Brest. Elle remet en cause, en particulier, le programme de production aquacole de juvéniles de coquille Saint-Jacques qui a favorisé un redémarrage significatif de la pêcherie dans la seconde moitié des années 90 (Boncoeur *et al.* 2003). Parallèlement, la prolifération de la crépidule semble favoriser la résistance de l'écosystème de la rade de Brest, soumis à des apports azotés excessifs. Ce dernier aspect conditionne donc les possibilités de gestion de l'invasion, c'est-à-dire la biomasse qu'il est possible d'extraire sans modifier la résistance de l'écosystème aux perturbations azotées.

Notre travail a consisté, dans un premier temps, à développer un modèle bioéconomique intégrant la dynamique des stocks en compétition (coquille Saint-Jacques et crépidule), la fonction de production de la pêcherie et un programme de contrôle de l'invasion. La pêcherie exploite le stock de coquilles Saint-Jacques et peut contrôler le stock de crépidules par des captures. Le modèle est appliqué de manière illustrative à la baie de Saint-Brieuc en raison d'un nombre de données disponibles plus important. Il pourra par la suite être appliqué à la rade de Brest. Les résultats montrent que la prolifération de la crépidule constitue une menace majeure pour la pêcherie de coquille St-Jacques en baie de Saint-Brieuc, sous les hypothèses considérées. Ainsi l'hypothèse d'« hyperdéplétion » permet de rendre compte du caractère irréversible de l'invasion. En revanche, la mise en place d'un programme de contrôle peut permettre une activité de pêche soutenable. Une mise en place immédiate génère la valeur actualisée la plus élevée, tant que le taux d'actualisation est inférieur à 15%. Il existe cependant des limites au modèle (manque de connaissance de la dynamique de population de la crépidule, hypothèse de croissance logistique du stock de coquille St-Jacques relativement inadapté à une espèce dont la variabilité du recrutement est très élevée, effort de pêche et prix qui sont des variables exogènes du modèle).

Dans un deuxième temps, l'analyse coût-avantage a été étendue par la prise en compte d'une perturbation de l'écosystème (blooms de micro-algues toxiques), dans une optique d'aide à la décision. Nous nous sommes concentrés sur les blooms de *Karenia mikimotoi*, dinoflagellé dont les effets sur la coquille Saint-Jacques sont les mieux documentés en rade de Brest. Ces blooms toxiques ont été observés dans les eaux de la rade depuis le début des

années 1980 et ont été responsables, en 1995, de mortalités massives de post-larves et de juvéniles de coquilles Saint-Jacques en milieu naturel et en éclosierie (Chauvaud *et al.* 1998). Nos résultats montrent que les blooms toxiques affectent la pêche coquillière, et plus particulièrement le programme de repeuplement (R-Pg), via leur effet négatif sur les coquilles Saint-Jacques.

1.3. Aspect sociologique

L'étude sociologique a principalement mis l'accent sur la notion de « temps », variable d'un groupe social à un autre. Ainsi le temps long nécessaire à la stabilisation des connaissances scientifiques est difficilement compatible au temps court de réaction des professionnels de la pêche, capables de réagir d'une année sur l'autre en fonction des contraintes climatiques et de la santé des différentes espèces. *A contrario*, les discours des agriculteurs montrent toute la difficulté que ces professionnels rencontrent pour agir rapidement sur le milieu. La transformation des pratiques est déjà complexe et longue pour des raisons culturelles et économiques mais lorsque celle-ci est effectuée, les effets sur l'écosystème ne sont perçus que beaucoup plus tard.

Mais le problème de la crépidule ne fait pas intervenir, uniquement la science ou la technique, le problème relève également de la sphère économique et sociale. A ce niveau, il existe également une grande diversité des perceptions des phénomènes invasifs. Si la prolifération des algues vertes marque les esprits sur l'ensemble des côtes bretonnes, l'invasion de la crépidule reste plutôt l'affaire plus des professionnels et des scientifiques. Pourtant ces derniers ont largement communiqué sur la fragilité de la rade de Brest et les articles de journaux montrant l'importance de ce phénomène au niveau de la pêche à la coquille Saint-Jacques, pêche emblématique de la rade de Brest, existent ! On peut se demander pourquoi ce phénomène invasif n'est pas devenu un enjeu plus important : est-ce car cette espèce est invisible du bord de mer ou car, mis à part son nom (*fornicata*), elle ne possède pas de caractéristiques qui excitent les imaginations ?

Cette étude pose également le problème (qui semble central) de la gestion concertée, c'est-à-dire de qui doit être au centre des débats. Si cette question peut être définie de manière conjointe par les acteurs, il n'en demeure pas moins qu'elle reste une question sociale qui mobilise des savoirs partagés et des enjeux même multiples. Les connaissances apportées par les études scientifiques pourront permettre de construire cette gestion.

2. Actions de transfert et valorisation des travaux

Articles dans des journaux régionaux

- Des chercheurs du CNRS se penchent sur l'écosystème de la rade (Ouest-France 19/04/04). <http://www.pangaea.de/Projects/INVABIO/Documents/040419ouestfrance.pdf>
- La diminution du nombre de crépidules à l'étude (Le télégramme 14/04/04) consultable sur <http://www.pangaea.de/Projects/INVABIO/Documents/040414telegramme.pdf>

Participation aux « Journées de la Science » (Novembre 2004)

Vulgarisation des expériences réalisées sur le terrain, exposition d'un mésocosme

Animation à l'école de Lanvéoc

Présentation d'un DVD, sources de pollution en Rade de Brest, installation d'un aquarium (Gérard Thouzeau et Erwan Amice).

Contribution à la formation d'étudiants

Master 1 (Saget, 2006), Master 2 (Lejard, Guilloux, 2005), Thèse (Fouillaron, Frésard, 2006) et Post doc (Dham, 2004).

Publications dans des revues à comité de lecture

- Frésard M. & Boncoeur J. (2004). Cost-Benefit Analysis of a project concerning the management of an invasive species in a coastal fishery : the case of *Crepidula fornicata* in the Bay of Brest (France). *Proceedings of the 12th Biennial conference of the IIFET*, Tokyo, 20-30 July 2004. JIFRS / TUMSAT (CD-ROM).
- Frésard M. & Boncoeur J. (2005). Controlling the biological invasion of a commercial fishery by a space competitor : a bioeconomic model with reference to the bay of St-Brieuc scallop fishery (France). *Agricultural and Resource Economics Review* (accepté, en cours de publication).
- Frésard M. & Boncoeur J. (2005). Managing the spread of an invasive species in a coastal shellfish fishery under ecosystemic uncertainty: a cost-benefit analysis with reference to the Bay of Brest (France). *Aquatic Living Resources* (soumis).
- Martin S., Thouzeau G., Chauvaud L., Jean F., Guérin L. & Clavier J. (2006). Respiration, calcification and excretion of the invasive limpet, *Crepidula fornicata* L.: implications for carbon, carbonate and nitrogen fluxes. *Limnology & Oceanography* (sous presse).

Autres publications

- Lejart M. & Le Guilloux E. (2004). Modèle d'écosystème pélagique dans un système semi fermé de type mésocosme en Rade de Brest: Influence des apports en nutriments (N et Si) et de la présence de crépidules. Rapport de stage, Master 2 *Sciences Biologiques Marines*, UBO, Brest.
- Saget A. (2006). Variabilité de la structure de communautés zooplanctoniques en mésocosmes en réponse à des apports de nutriments. Rapport de stage de Master 1ère année, *Sciences Biologiques Marines*, UBO, Brest.
- Foullaron P. (2006) Rôle de la crépidule sur la dynamique des successions phytoplanctoniques en rade de Brest. *Thèse de doctorat*, soutenance prévue en novembre 2006.

Participation à des colloques nationaux ou internationaux

- Foullaron P. (2004). Diatoms succession and silicic acid limitation: a mesocosm experiment. Meeting final du projet *EU DANLIM (Detection and Analysis of Nutrient Limitation : Impacts of Loading on Coastal Plankton Communities across a Hierarchy of Temporal and Physiological-Systemic Scales)*, Copenhague, Danemark, 29 novembre au 1 décembre 2004.
- Frésard M. & Boncoeur J. (2004). Cost-Benefit Analysis of a project concerning the management of an invasive species in a coastal fishery: the case of *Crepidula fornicata* in the Bay of Brest (France). *Proceedings of the 12th Biennial conference of the IIFET*. Tokyo, 20-30 July 2004.
- Frésard M. & Boncoeur J. (2005). Controlling the biological invasion of a commercial fishery by a space competitor: a bioeconomic model with reference to the bay of St-Brieuc scallop fishery (France). Northeastern Agricultural and Resource Economics Association. *Workshop on Economics of Invasive Species*. Annapolis (Md, USA), 12-15 juin 2005.
- Frésard M. & Boncoeur J. (2005). Managing the spread of an invasive species in a coastal shellfish fishery under ecosystemic uncertainty: a cost-benefit analysis with reference to the Bay of Brest (France). *8th International Conference on Shellfish Restoration*. Brest, 2-5 octobre 2005.

Conclusions et Perspectives

Les principaux objectifs scientifiques du projet ont été atteints. Jusqu'à présent l'effort s'est concentré sur l'analyse et l'interprétation des données acquises dans le cadre des expérimentations en mésocosmes. L'étape suivante consiste à transférer les résultats obtenus à l'ensemble de la rade de Brest pour pouvoir prédire la réponse de cet écosystème, en terme de structure et de fonctionnement, à une perturbation associée à l'apparition de la crépidule. Nos

résultats expérimentaux ont également servi de base à l'élaboration d'un modèle de réseau trophique pélagique simple.

Dans la continuité directe des travaux réalisés lors du programme INVABIO 2, la prochaine étape consistera à incorporer ce modèle dans un modèle plus complexe de la rade de Brest, en cours de développement. Ce dernier a été développé dans le cadre du projet européen Si-WEBS, coordonné par le LEMAR, en étroite collaboration avec l'université d'Utrecht (Pays-Bas). Il s'agit d'un modèle 2D, couplant hydrodynamique et biogéochimie et incluant une description détaillée du couplage pélagos-benthos ; un effort particulier a été entrepris, dans le cadre de ce projet, pour bien représenter la crépidule, aussi bien dans sa distribution spatiale que dans son rôle sur le contrôle des flux de nutriments à l'interface eau-sédiment. Dans le cadre du Projet de Recherche d'Intérêt Régional (PRIR) MOITEM (Modélisation des interactions Terre – Mer : approche interdisciplinaire en rade de Brest), le modèle Rade sera couplé à un modèle de rivière décrivant les variations temporelles dans les apports de nutriments en provenance des bassins versants. Le modèle de rivières, RIVERSTRAHLER est développé par G. Billen à l'UMR Sisyphe (Paris VI) ; il est lui-même relié à des modèles décrivant les activités humaines sur les bassins versants, leurs conséquences en termes d'apports de nutriments à l'hydrosphère et le transport de ces nutriments vers les cours d'eau, en surface ou par les voies souterraines. Le développement d'un tel modèle permettra de mieux comprendre le fonctionnement de l'écosystème Rade de Brest, en particulier la réponse du phytoplancton à des variations temporelles dans les apports de nutriments en provenance des bassins versants et ce, à différentes échelles temporelles et spatiales.

Bien évidemment, la fiabilité des conclusions qui pourront être déduites de l'utilisation de ce modèle intégré sera fortement dépendante de la qualité de la validation de ce modèle. C'est en particulier à ce stade que les résultats expérimentaux obtenus dans ce projet INVABIO 2 pourront être valorisés.

Dans le cadre de MOITEM, ce modèle sera également utilisé comme outil d'aide à la décision dans la perspective d'une gestion durable de l'écosystème Rade de Brest. Des scénarii pourront être testés, qui mêleront éradication partielle ou totale de la crépidule avec des modifications dans les pratiques agricoles ou dans le traitement des effluents urbains et agricoles. Dans cette perspective, une cellule de concertation est actuellement mise en place, impliquant l'ensemble des acteurs concernés par la gestion durable de la Rade (collectivités territoriales, SAGE de l'Aulne, DIREN, mais également des professionnels (pêcheurs, agriculteurs) et des associations (Eaux et Rivières de Bretagne). L'idée de cette cellule de concertation est en particulier d'intégrer l'ensemble des acteurs dans cette démarche, très tôt dans le projet, afin d'élaborer ensemble des scénarii réalistes, c'est-à-dire qui tiennent aussi compte des contraintes économiques et sociales, au-delà des seuls aspects environnementaux.

Les études sociologiques et économiques réalisées dans le cadre d'INVABIO 2 formeront le socle de cette approche interdisciplinaire entre les sciences naturelles et les sciences humaines et sociales, avec une volonté claire d'aller ensemble vers les acteurs d'une gestion intégrée de l'écosystème.

L'approche décrite ici (INVABIO – Si-WEBS – MOITEM) s'appuie fortement sur les résultats obtenus au cours de notre projet INVABIO 2, aussi bien dans son aspect expérimental (paramétrisation du modèle intégré) que dans ses volets socio-économiques. Elle devrait conduire à l'élaboration de scénarii concrets, renforçant ainsi l'aspect réaliste des simulations et permettant, nous l'espérons, un transfert efficace des connaissances vers le public et l'ensemble des acteurs de l'écosystème Rade de Brest.

Invasion des îles basses des Tuamotu (Polynésie française) par l'algue brune *Turbinaria ornata*. Etude des flux géniques et de la structuration génétique des populations

Coordinatrice : Claude PAYRI

Université de la Polynésie française en délégation à l'IRD de Nouméa, Nouvelle-Calédonie

Participants

Audrey ROHFRIETSCH, Jeune Equipe *Terre Océan*, Université de Polynésie française, Laboratoire *Génomés, Populations, Interactions, Adaptation* UMII, CNRS, Ifremer UMR 5171

François BONHOMME, Laboratoire *Génomés, Populations, Interactions, Adaptation* UMII, CNRS, Ifremer UMR 5171

Valérie STIGER, *LEBHAM* EA 3877, IUEM, Université de Bretagne Occidentale

Mots clés : biologie des populations – phylogénie – phylogéographie - génétique des populations – *Turbinaria* - espèce invasive

Summary

In the 1980s, the Indo-Pacific brown alga *Turbinaria ornata* underwent a population explosion in the high islands of the Society archipelago (French Polynesia). The alga has recently spread into the Tuamotu atolls, indicating that it has become invasive. Drifting algal thalli from the Societies has been suggested as the means of colonisation of the Tuamotu, while the settlement of a population is then controlled locally by short-distance dispersal of germlings released by fixed thalli.

Population biology has been explored in terms of maturity, size structure, density and sex-distribution and the results were congruent with those published by Stiger and Payri (1999, 2005). Populations of this gynodioecious species are characterized by a high frequency of female thalli and recruits. Morphology and phenology are controlled by environment factors such as hydrodynamism and open surfaces for fixation. This apparent plasticity led us to investigate the phylogenetic relationships between the different species of *Turbinaria*.

The phylogeny has confirmed *T. ornata*, *T. conoides*, *T. decurrens*, *T. turbinata* and *T. foliosa* as true species and allowed a re-interpretation of some morphological characters erroneously considered to distinguish species.

The genetic structure of *T. ornata* was explored at different geographic scales (reef, island, archipelago and world wide), to identify the origin of the Tuamotu populations and quantify gene flow. Phylogenies based on *ITS2*, *Rubisco* large subunit and spacer, chloroplast elongation factor *TufA* and mitochondrial sequences data were constructed at a larger geographical scale with four other *Turbinaria* species. Two of them (*T. ornata* and *T. decurrens*) show very small divergences (less than 0.44%) at very large scales (more than 15 000 km). This weak divergence testifies to large dispersal capabilities that underscore the potentially invasive nature of the species.

Mitochondrial, chloroplast, ribosomal and nuclear markers with different evolutionary rates were used together with RAPD to estimate gene flow through French Polynesia. All these markers were monomorphic at the Polynesian scale, except one *Anonymous* locus with two alleles that indicated a strong genetic structure and high heterozygote deficiencies. A significant correlation between allele frequency and hydrodynamism was revealed. This locus might be linked to a gene under selection but the structure could also be due to habitat fragmentation and genetic drift. Our results do not allow us to infer the origin of the population that has invaded the Tuamotu. Nevertheless, the fact that a specimen from Rangiroa (Tuamotu) differs for three loci from all the other samples of French Polynesia

might even allow us to hypothesise that the Rangiroa populations are not of purely Tahitian origin.

Résultats

Scientifiques

Éléments de biologie des populations de T. ornata en Polynésie française

L'analyse des classes de taille a révélé un effet possible de la zone géomorphologique avec une distribution bimodale (présence de deux cohortes) sur les récifs frangeants et une distribution unimodale sur le récif-barrière et la crête. Certaines populations montrent un profil en L très marqué. Ce profil indique un cycle de disparition des plus grandes classes de taille (par arrachage lors des fortes houles) et d'apparition de petites classes de taille qui atteste d'une forte capacité de reproduction assurée par la coexistence des modes asexué et sexué.

Les populations sont composées majoritairement d'individus femelles (> 80,95%) et d'individus monoïques (< 19,5%). Les mâles sont très rares, seuls deux ont été prélevés dans les quadrats (un pour la crête et l'autre pour le récif-barrière de Bora Bora). Cette répartition confère à cette espèce les caractères d'une espèce gynodioïque.

Pour les îles hautes, un gradient décroissant de la taille moyenne des individus du récif frangeant vers la crête a été observé. Le nanisme observé sur la crête peut être interprété comme une réponse à l'action des vagues (Payri, 1984). La taille maximale des individus est également limitée par la hauteur d'eau.

Concernant la densité, des différences significatives existent entre les zones géomorphologiques. La plus forte densité est observée sur le récif-barrière. La densité diminue vers le récif frangeant et la crête pour laquelle la valeur observée est la plus faible. Ce gradient de densité peut être expliqué par la distribution de substrat disponible qui est plus abondant sur le récif-barrière que sur le frangeant et la crête.

Les indices de maturité les plus importants sont observés dans les zones telles que la crête et le récif frangeant qui sont soumises à des variations importantes des facteurs du milieu. Les populations de la crête sont largement exposées à l'action des vagues et aux radiations solaires alors que les populations des récifs frangeants sont soumises aux variations de salinité (apport en eau douce des îles), de température et au faible renouvellement des eaux.

La population de l'atoll est significativement différente des populations d'île haute pour toutes les variables étudiées. C'est en effet pour la population de Rangiroa que les valeurs de taille moyenne des individus et d'indice de maturité sont les plus faibles, et que la densité est maximale. Ces populations nouvelles sont bien différentes des populations dites « anciennes » en ce qui concerne la biologie des populations. Plusieurs facteurs peuvent expliquer ces différences. Les populations néo-installées ne sont pas au même stade d'évolution que les populations « anciennes » des îles hautes. Il est également possible que les conditions soient moins favorables sur les atolls que sur les îles hautes très anthropisées de l'archipel de la Société où les récifs coralliens sont en moins bonne santé et où l'apport en nutriments d'origine anthropique est beaucoup plus important.

Phylogénie et phylogéographie du genre Turbinaria

Les différentes espèces décrites et étudiées sont bien génétiquement distinctes et forment des clades monophylétiques. Les critères morphologiques d'identification sont donc *a priori* de bons critères en ce qui concerne *T. foliosa*, *T. turbinata* et *T. decurrens*. Un morphotype

particulier, ne pouvant pas être assigné à un variant génétique, a été mis en évidence pour *T. conoides* et peut être une source de confusion entre *T. ornata* et *T. conoides*.

Les divergences nettes entre les différentes espèces étudiées (*T. ornata*, *T. conoides*, *T. decurrens*, *T. turbinata* et *T. foliosa*) sont très faibles ce qui suggère des événements de spéciation récente. La divergence nette entre *T. ornata* et *T. conoides* pour l'ITS-2 est de 0,747 %. L'horloge moléculaire de Bakker (1995), basée sur les algues et les plantes vertes prédit 0,8 à 2 % de divergence par million d'années pour la région des ITS. D'après cette horloge, la divergence entre *T. ornata* et *T. conoides* aurait eu lieu il y a 350 000 à 900 000 ans. L'espèce *T. decurrens* aurait quant à elle divergé il y a un à trois millions d'années.

T. turbinata, seule espèce de l'Atlantique dans notre étude, montre une divergence d'environ 7,5 % (pour l'ITS-2) par rapport à *T. ornata*, *T. conoides* et *T. decurrens*. Cette divergence remonterait à environ 3 à 9 millions d'années, ce qui pourrait correspondre à l'émergence de l'isthme de Panama qui s'est achevée il y a environ 3 millions d'années.

T. foliosa semble avoir divergé il y a beaucoup plus longtemps, la divergence entre cette espèce et les autres est d'environ 12% (toujours pour l'ITS-2). Elle aurait donc divergé au cours du Miocène peut-être en relation avec la fermeture de la Téthys il y a 10-12 millions d'années.

Pour deux de ces espèces (*T. decurrens* et *T. ornata*), des diversités très faibles ($< 0,0044 \pm 0,0014$) ont été observées à très grande échelle géographique incluant les océans Indien et Pacifique. Cette très faible diversité génétique pourrait être le résultat d'une expansion récente et très rapide pour ces espèces. Pour expliquer ceci, on peut émettre plusieurs hypothèses. Dans un premier scénario, un génotype avantageux et principalement clonal, doué d'un important potentiel invasif, s'étend très rapidement au détriment d'autres génotypes moins performants qu'il supplante. Dans un autre scénario, les espèces sont normalement sexuées, mais subissent des alternances de forts événements de mortalité suivis d'une recolonisation de l'aire de répartition à partir d'une origine unique et très peu diversifiée. Dans tous les scénarios, il est nécessaire que la diffusion des génotypes se passe suffisamment vite à l'échelle de la planète pour qu'aucune différenciation génétique ne soit détectée sur de très grandes distances.

Concernant l'origine des populations néo-colonisées des Tuamotu, le fait qu'un échantillon de Rangiroa se différencie de tous les autres échantillons de Polynésie française pour trois locus pourrait remettre en cause une origine purement tahitienne des populations de Rangiroa.

Génétique des populations de Turbinaria ornata en Polynésie française

La faible diversité observée à l'échelle mondiale se retrouve donc également à petite échelle géographique. En effet à l'exception du locus *Anonyme* aucun polymorphisme n'a été observé dans les populations de *T. ornata* en Polynésie française. La faible diversité génétique observée au sein des populations de *T. ornata* en Polynésie française pourrait s'expliquer par l'histoire relativement récente de ces populations associée à un phénomène important de dérive génétique (goulot d'étranglement, faible taille efficace, autofécondation). Cette faible diversité pourrait également être la trace d'une invasion récente par un génotype agressif.

Un déficit en hétérozygote significatif a été mis en évidence pour la quasi-totalité des populations avec le locus *Anonyme*. La faible dispersion des gamètes (moins de 90 cm) peut être à l'origine d'une reproduction entre individus apparentés et ainsi créer ces déficits en hétérozygotes. En plus de ces déficits en hétérozygotes une forte structuration des populations a été montrée ($F_{st} = 0,5251^{***}$) ainsi qu'une corrélation des fréquences alléliques avec l'hydrodynamisme ($p = 0,017$).

Deux schémas principaux pourraient expliquer la structure obtenue pour le locus *Anonyme*, l'un n'excluant pas l'autre. Le locus *Anonyme* pourrait être lié à un gène sous sélection qui

maintiendrait les deux allèles dans les populations à des fréquences différentes en fonction des conditions environnementales (ici l'hydrodynamisme). Cette structuration pourrait également être le résultat d'une fragmentation des populations avec un fonctionnement de type métapopulation. La répartition actuelle serait alors le résultat combiné de la composition des îles au départ et des effets de fondation successifs et de la dérive aléatoire dans les sous-populations de toutes petites tailles efficace. Si l'on considère le locus *Anonyme* comme étant neutre, on peut discuter de l'origine des populations des Tuamotu. Les populations des Tuamotu semblent fixées pour l'allèle noir. Ce qui pourrait être concordant avec une colonisation par des thalles provenant de Tahiti où l'allèle noir est plus fréquent. Le fait qu'il n'y ait que des allèles noirs aux Tuamotu pourrait s'expliquer soit par un effet de fondation (seul cet allèle était présent dans la population de colonisateur) ou par dérive génétique.

Actions de transferts

Ce programme a permis de sensibiliser certaines populations d'atolls, et le Service de la Pêche en charge de ces questions développe un petit réseau de surveillance de l'extension des populations de *Turbinaria* sur l'atoll de Rangiroa.

La recommandation de valoriser cette matière végétale par le ramassage des thalles dérivants et échoués a été reprise par l'expertise collégiale 'Valorisation des Substances Naturelles en Polynésie française, IRD 2004'.

Recommandations

L'étude de la phylogénie du genre *Turbinaria* a mis en évidence une forme particulière de *T. conoides* qui peut être source de confusion dans l'identification de ce taxon. En effet cette forme particulière a la caractéristique de porter des dents intramarginales. La présence de ces dents est considérée, dans la bibliographie, comme un critère d'identification de *T. ornata*. Il conviendra donc de ne pas se fier à ce seul caractère pour identifier ces deux espèces. Un examen minutieux des thalles sera nécessaire.

Bien qu'il n'y ait pas d'études sur les capacités de dispersion d'autres espèces du genre *Turbinaria*, il semblerait que ces espèces possèdent d'importantes capacités de dispersion longue distance. L'étude des flux géniques de *T. ornata* mais aussi d'autres espèces du genre ont en effet montré une capacité de dispersion efficace de ces espèces ainsi que la possibilité d'invasion rapide à l'échelle mondiale par un génotype agressif. Il conviendra donc de suivre les biomasses de ces algues sur les récifs, notamment sur les récifs situés dans les zones soumises à une forte pression anthropique. En effet, il n'est pas exclu qu'un génotype extrêmement agressif puisse se développer et envahir le monde entier très rapidement.

L'origine géographique des néopopulations n'a pas pu être clairement identifiée faute de polymorphisme suffisant pour identifier les sources potentielles. Toutefois, recommander de contrôler la propagation de cette espèce ne semble pas inutile. Une des recommandations serait celle de limiter autant que possible la dispersion à longue distance de l'espèce, en limitant notamment la dérive des radeaux qui se forment dans les lagons d'îles hautes.

Une étude réalisée en 2003 à l'université de la Polynésie française avait déjà montré l'intérêt de valoriser par le ramassage ces biomasses végétales. Il conviendrait notamment de mettre en place un réseau de collecte des biomasses dérivantes et échouées pour alimenter une filière 'macroalgues' dont les débouchés en agriculture ne sont pas à négliger (Zubia, 2003).

Pour les atolls des Tuamotu, un contrôle des populations néo-installées est recommandé par l'arrache des pieds répartis principalement dans des zones d'accès facile et de faible profondeur, et par le ramassage des thalles échoués. Ces produits pouvant être incorporés aux sols pour en augmenter leur pouvoir fertilisant (Zubia, 2003).

Conclusions et perspectives

T. ornata est une espèce présentant plusieurs caractéristiques d'espèce pionnière. Elle est douée d'un important potentiel de reproduction à la fois par la multiplication végétative et par la reproduction sexuée. C'est une espèce gynodioïque avec une fréquence très élevée de femelles dans les populations ce qui permet d'optimiser la production d'oogones et d'embryons en réduisant le coût lié à la production de mâles. Cette espèce mais également d'autres espèces du genre *Turbinaria* sont douées d'un important potentiel de dispersion rapide à très longue distance. La plasticité de ces espèces et leur capacité de résistance à des conditions difficiles leur permet de se développer rapidement dans de nouveaux environnements et ce malgré un manque de diversité génétique.

Il conviendra à l'avenir d'élargir l'étude de la biologie des populations à d'autres espèces de *Turbinaria* mais également d'étudier les différences entre les populations des *T. ornata* de Polynésie française et d'autres régions du monde où cette espèce ne se développe pas autant, afin d'essayer de comprendre les mécanismes de régulation des populations de ces espèces. En raison du manque de polymorphisme observé il n'a pas été possible de quantifier la part de multiplication végétative dans les populations de *T. ornata*. Afin de pallier ce problème, l'utilisation d'un nombre très important de marqueurs multilocus ou de marqueurs hypervariables de type microsatellite pourra être envisagée.

Principales références bibliographiques

- Bakker F.T., Olsen J.L. & Stam W.T. (1995). Evolution of rDNA sequences in the *Cladophora albida/sericea* clade (Chlorophyta). *Journal of Molecular Evolution*, 40: 640-651.
- Palumbi S.R. (1997). Molecular biogeography of the Pacific. *Coral Reefs*, 16: S47-S52.
- Payri C.E. & Naïm O. (1982). Variations entre 1971 et 1980 de la biomasse et de la composition des populations de macroalgues sur le récif corallien de Tiahura (île de Moorea, Polynésie française). *Cryptogamie: algologie*, 3: 229-240.
- Stiger V. & Payri C.E. (2005). Natural settlement dynamics of a young population of *Turbinaria ornata* and phenological comparisons with other populations. *Aquatic Botany*, 81: 225-243.
- Stiger V. & Payri C.E. (1999). Spatial and seasonal variations in the biological characteristics of two invasive brown algae, *Turbinaria ornata* (Turner) J. Agardh and *Sargassum mangarevense* (Grunow) Setchell (Sargassaceae, Fucales) spreading on the reefs of Tahiti (French Polynesia). *Botanica marina*, 42: 295-306.
- Stiger V. & Payri C.E. (1999). Spatial and temporal patterns of settlement of the brown macroalgae *Turbinaria ornata* and *Sargassum mangarevense* in a coral reef on Tahiti. *Marine Ecology Progress Series*, 191: 91-100.
- Taylor W.M. (1964). The genus *Turbinaria* in eastern seas. *Journal of the Linnean Society (Botany)*, 58: 475-487.
- Wattier R.A. & Maggs C.A. (2001). Intraspecific variation in seaweeds: The application of new tools and approaches. *Advances in Botanical Research*, 35: 171-212.

Démographie comparée des invasions et relations envahisseurs - espèces locales : cas des Thiaridae aux Antilles françaises

Coordinateur : Jean-Pierre POINTIER

Laboratoire de Biologie Marine et Malacologie, Ecole Pratique des Hautes Etudes, Perpignan

Participants

Philippe JARNE, Patrice DAVID & Roger PRADEL, CEFE - CNRS, Université Montpellier II

Benoît FACON & Juan ESCOBAR, Montpellier

Luz E. VELÁZQUEZ, Professeur, Laboratoire de Malacologie, Univ. Medellín, Colombie

Mots clés : démographie - capture-marquage-recapture – Thiaridae – parasites - migration

Summary

We have studied the invasion dynamics of several genetic lines of invasive gastropods of the Thiaridae family in freshwaters of Martinique and Guadeloupe (French West Indies). Our results allow reconsidering several classical paradigms in invasion biology. One of these is the concept that invasive species are typically r-strategists, characterized by a large production of small offspring and a high ability to migrate towards unoccupied habitats. Based on a large-scale capture-mark-recapture protocol, involving three different lines of invasive Thiarids in five different sites in Martinique, this conception appears at least too simple, if not wrong. Owing to the large number of invasive lines (brought in by repeated introductions), which rapidly come into competition in local habitats, the ability to rapidly colonise new, empty habitats is relatively less important than the ability to resist competition or habitat-specific constraints (such as downstream drift in rivers with large current). Besides, the enemy release hypothesis, often invoked as a powerful mechanism to favour invasions, does not seem to have been a major factor in Thiarid invasions. Indeed, we have shown that heavily parasitized (by a trematod *Centrocestus formosanus*) and nonparasitized populations of the same invasive Thiarid line (*Melanoides tuberculata* line MAD) are equally prosperous, although there is no specific resistance or tolerance, nor is there any differentiation in life-history between the two kinds of populations. This implies that this line had from the start the potential to invade both in the presence and in the absence of parasites.

More recently, we have directed our efforts onto a different scale, both on the taxonomic point of view (from invasive species to complete freshwater molluscan communities) and on the geographic point of view (from local to regional scale). Using a yearly survey of ponds, semi-permanent rivers and freshwater mangrove in the islands of Grande-Terre, Marie-Galante and Les Saintes, we quantify the joint metapopulation dynamics of invasive and indigenous species. This survey is interesting in terms of bioconservation and public health, because it allows observing new introductions in real time, especially of molluscan species that are potential vectors of human or cattle parasites. In addition, this survey allows us to approach the more fundamental question of the impact of habitat fragmentation and instability on spatial and temporal distribution patterns, as well as on the interaction between invasive and indigenous species that share common habitats within a meta-community.

Résultats scientifiques

Les eaux douces de la Martinique et de l'archipel de la Guadeloupe, comme toutes les Antilles, ont été le théâtre d'invasions répétées, d'une rapidité spectaculaire, par des mollusques gastéropodes de la famille des Thiaridae. Le nombre de souches introduites, probablement involontairement, via le commerce des plantes d'aquarium, leur développement

rapide dans une série de milieux différents, amenant à les mettre en contact les unes avec les autres, en font un modèle exceptionnel pour l'étude des invasions biologiques en général. En effet, ces souches, à reproduction parthénogénétique, ont des traits d'histoire de vie contrastés, des performances d'invasion variables, tout en restant suffisamment proches pour être facilement comparées. On peut donc, à partir d'une étude comparative, s'en servir pour identifier quels sont les caractères qui favorisent ou défavorisent l'invasion, ou ceux qui déterminent une influence plus ou moins forte sur les espèces en place. Au cours de ce projet, nous nous sommes attachés à développer cette approche comparative, en insistant ici sur les traits démographiques, tout en se basant sur d'autres programmes que nous menons ou avons mené, permettant une approche pluridisciplinaire et intégrée de ces invasions. En complément de cette approche, nous avons également fait un suivi de la dynamique métapopulationnelle de toutes les espèces de mollusques d'eau douce (dont une bonne partie d'invasives), dans 170 mares de la Grande Terre de Guadeloupe, permettant d'appréhender à une échelle régionale l'interaction envahisseurs-espèces locales. Dans ce résumé nous ne détaillerons pas cette partie.

1. Démographie comparée : quels traits démographiques caractérisent un envahisseur ?

La question posée : l'envahisseur est-il un stratège r ?

Selon un paradigme classique, une espèce invasive, qui, par définition, est capable de coloniser rapidement des milieux jusque là non occupés, est une espèce de stratégie "r", c'est-à-dire dotée de traits favorisant les déplacements et la multiplication locale rapide des populations en l'absence de compétition. Ce modèle suppose qu'il existe une incompatibilité (*trade-off*) entre cette capacité de colonisation et la capacité à persister longtemps en maintenant une forte biomasse dans un milieu saturé de compétiteurs (stratégie K). Les espèces "r" devraient être caractérisées par une reproduction précoce, une fécondité importante (beaucoup de descendants, mais peu d'investissement dans chacun), et une forte propension à la migration. Ce sont principalement des méta-analyses regroupant des organismes très divers, et comparant entre espèces invasives et non invasives, qui appuient l'idée que les espèces invasives tendent à être de type "r". Cependant la généralité de cette règle est douteuse : non seulement il existe des contre-exemples, mais en plus il est souvent difficile de classer les espèces sur un gradient r-K quand elles sont trop différentes entre elles. Par ailleurs les envahisseurs n'arrivent jamais sur un territoire totalement vierge : ils peuvent être confrontés à une compétition avec des espèces locales ou avec des envahisseurs précédemment installés, auquel cas l'aptitude compétitive (et non la capacité de multiplication rapide) pourrait être le facteur le plus limitant.

Cas d'étude : les lignées de Thiaridés en Martinique.

Nous avons abordé la question précédente sur l'exemple des lignées de Thiaridae martiniquaises. Nous avons focalisé en particulier sur trois lignées : *Melanoides tuberculata* (morphe PAP), *Melanoides amabilis* (MA), et *Tarebia granifera* (TG). Des données préalables suggéraient que ces lignées, là où elles entraient en contact, avaient des efficacités d'invasion différentes et des traits d'histoires de vie en laboratoire différents. Nous avons étudié leur stratégie démographique sur le terrain pour les comparer et savoir si les stratégies de type "r" correspondaient aux envahisseurs les plus efficaces. Nous avons dans ce but choisi 5 sites en Martinique où les lignées coexistaient par paires (Gondeau : PAP + MA, Choco : MA + TG, Crochemort TG + PAP, Pont de la Digue TG + PAP) ou toutes les trois (Pagerie : TG + PAP + MA). Nous avons étudié les changements de fréquences des différentes lignées sur plusieurs années sur ces sites (ainsi que sur d'autres sites de la Martinique) pour établir le comportement à long terme des souches et leur capacité d'invasion. Nous avons ensuite

détaillé la stratégie démographique *in situ* des trois sites en nous concentrant sur deux traits supposés essentiels dans une stratégie de type "r" : la fécondité et la capacité de migration. La première a été appréhendée à partir de retraits temporaires d'un individu de son milieu : un individu est retiré 24h du milieu, mis à pondre en isolement (dans de l'eau issue de son milieu d'origine) pendant ce temps, puis remis à l'eau après avoir compté les petits produits (ou leur absence). La seconde a été appréhendée à travers une technique de capture-marquage-recapture; les individus capturés *in situ* étaient marqués individuellement à l'aide d'une pastille numérotée et colorée et de points de peinture sur la coquille (Figure 1). Un très grand nombre d'individus ainsi marqués ont été relâchés sur leur emplacement d'origine. Les recaptures successives, effectuées à 3j ou une semaine d'intervalle (selon les sites), permettaient d'appréhender les déplacements effectués selon l'axe amont-aval grâce à des repères permettant de délimiter des intervalles de 1 à 2 mètres le long de chaque rivière (Figure 1).



Figure 1. Aperçu des techniques de capture-marquage-recapture. A gauche : coquilles d'individus marqués par une pastille colorée et numérotée plus un point de peinture (*Melanoides tuberculata* PAP, 35 ; un *Melanoides amabilis*, 12; un *Tarebia granifera* 61). Le double marquage (pastille et peinture) permet à la fois de multiplier le nombre de combinaisons possibles et d'estimer la probabilité de perte d'un ou l'autre type de marque. A droite : site de Choco avec repères posés délimitant les zones successivement échantillonnées, d'amont en aval.

Suivis d'abondance relative à long terme des trois lignées sur la période 2000 - 2005.

Globalement, dans les sites choisis au départ sur la base de la présence conjointe de 2 ou 3 souches, nous avons montré que les fréquences relatives des souches n'étaient pas stables mais représentaient souvent les étapes d'une dynamique de remplacement d'une souche par l'autre. A Crochemort, Pont de La Digue, Gondeau et Pagerie (ainsi que dans plusieurs autres sites Martiniquais) PAP a rapidement diminué pour céder la place à TG ou MA. L'interaction entre TG et MA semble plus indécise. A Choco, MA, initialement absent, a augmenté en fréquence au détriment des TG qui restent néanmoins majoritaires; l'inverse a eu lieu à Pagerie. Ces deux sites représentent des conditions assez différentes : le courant est plus fort à Choco (situé sur la rivière Blanche, prenant sa source dans les montagnes du Nord de la Martinique, très arrosées), alors que la rivière de la Pagerie, au Sud de l'île (au climat beaucoup plus sec), a un débit beaucoup moins élevé.

Fécondités et migrations des trois lignées sur le terrain : trois stratégies très différenciées.

Les fécondités des trois souches sont très différentes, et ce quels que soient les sites, et en prenant en compte la taille (indicateur de l'âge) de l'adulte. MA a toujours une fécondité très faible, alors que TG et surtout PAP ont une fécondité très élevée (Figure 2).

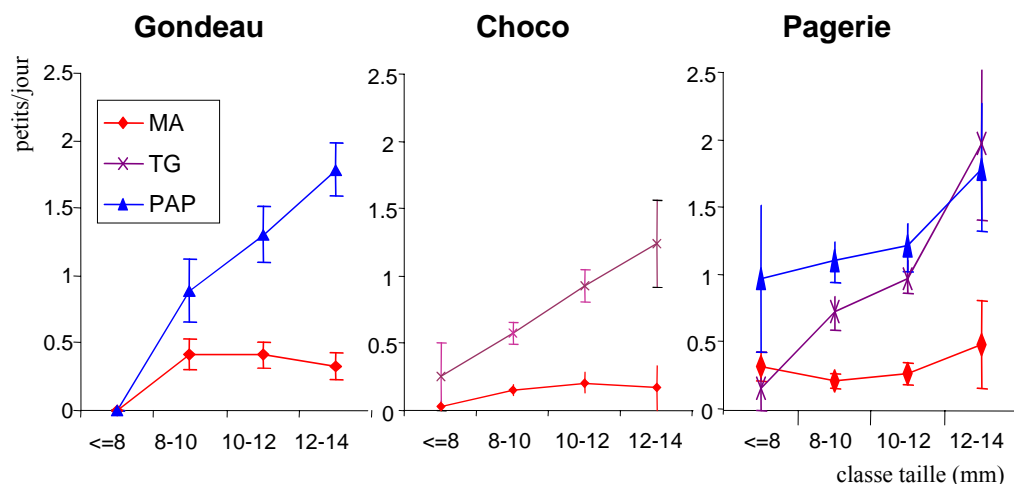


Figure 2. Fécondités (en petits par jour) des différentes lignées de thiaridés (PAP, MA, TG), en fonction de la taille, pour trois des cinq populations étudiées.

Les capacités à la migration de ces trois souches sont également différentes. De manière générale, nous avons été surpris par l'ampleur des mouvements, avec un biais systématique vers l'amont : les mollusques remontent activement la rivière si bien que les populations étudiées étaient de véritables "tapis roulants", traversant nos zones d'études d'aval vers l'amont. Ce comportement permet aux animaux de coloniser l'amont de la rivière et de compenser les possibles retours en aval liés au courant et aux crues (particulièrement importantes en saison humide). Sur l'ensemble des sites, bien que les mouvements n'aient pas la même vitesse moyenne, les différences entre les lignées restent toujours dans le même sens : TG tend à remonter le courant plus rapidement que MA ; et MA plus rapidement que PAP. (Figure 3). En résumé nous avons trois stratégies : forte migration, fécondité moyenne (TG) ; migration moyenne, très faible fécondité (MA), faible migration, très forte fécondité (PAP).

La capacité à remonter le courant : une clef pour l'invasion des rivières ?

Nos résultats suggèrent que la fécondité n'est pas un caractère déterminant pour l'invasion. Comme nous l'avons montré précédemment en laboratoire, il existe un trade-off important entre fécondité et taille des jeunes entre les différentes lignées de Thiaridae: pour produire plus de jeunes, ceux-ci doivent être plus petits; le fait que PAP (la lignée la plus féconde) soit dominé par TG et MA contredit l'idée qu'un envahisseur serait un stratège *r* typique, privilégiant le nombre et la qualité des jeunes. En revanche la migration, et plus particulièrement dans notre cas, un déplacement systématique vers l'amont, semble être associée aux morphes les plus invasifs. Cette migration pourrait être une forme de résistance aux contraintes d'un milieu courant qui tend à entraîner périodiquement les organismes vers l'aval. Cette migration n'est pas à proprement parler un élément d'une stratégie "*r*" car elle n'aboutit pas à la colonisation de milieux vierges mais à la translation en masse de toute la population. Nous interprétons cette migration comme une adaptation à la persistance en milieu courant plutôt que comme une stratégie de colonisation.

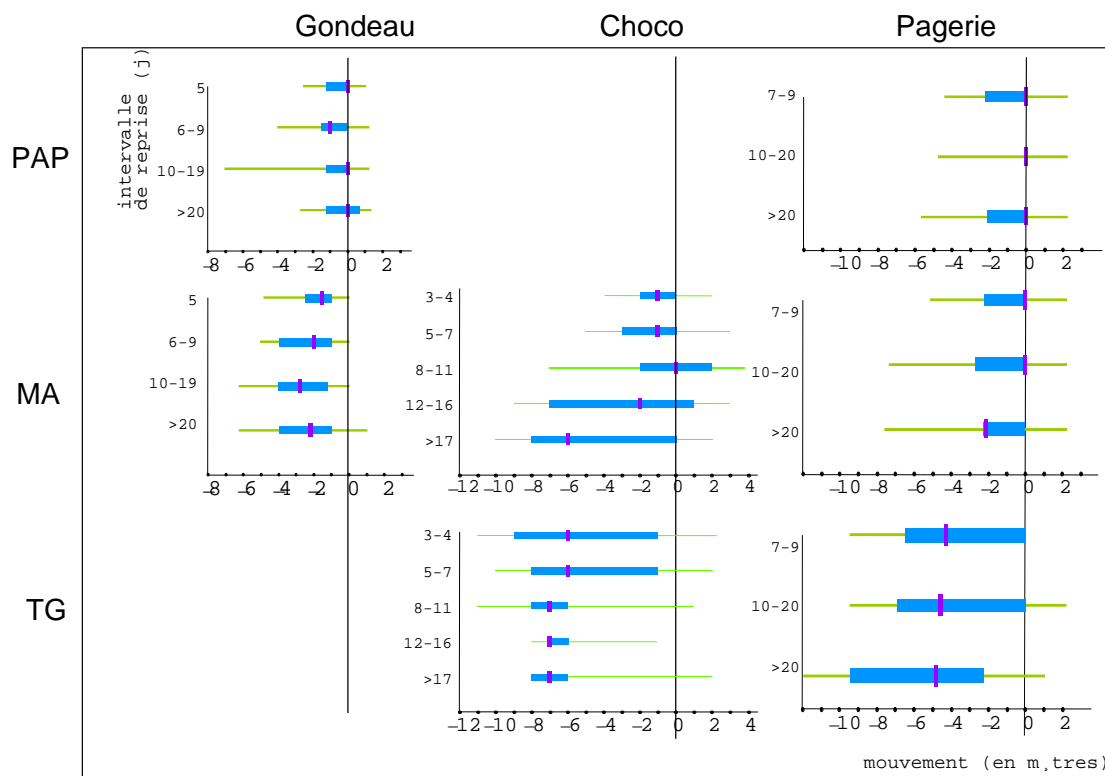


Figure 3. Flux migratoires mesurés chez *Melanoides tuberculata* lignée PAP (PAP), *Melanoides amabilis* (MA) et *Tarebia granifera* (TG) sur trois istes martiniquais : Rivière Gondeau, Rivière Blanche à Choco, Rivière de la Pagerie. Les graphes représentent la distribution (médiane, quartiles et quantiles 95%) des mouvements effectués par les individus entre deux captures successives séparées par divers intervalles de temps (en ordonnée). Les mouvements correspondent au changement de position de l'individu en mètres, le signe négatif désignant la direction amont, le signe positif la direction aval. La distribution est bornée à gauche et à droite par la largeur maximale de la zone prospectée (amplitude maximale d'un mouvement mesurable = 10 - 11 mètres). Chez toutes les espèces, les distributions obtenues suggèrent une diffusion biaisée vers l'amont : on observe une plus grande variance de la distribution (diffusion) ainsi qu'un décalage vers l'amont (biais) progressivement au cours du temps. Dans tous les sites l'importance de ce déplacement moyen vers l'amont est significativement différente entre les espèces : TG > MA > PAP.

2. Parasites et invasion

La question posée : invasion et ennemis naturels.

L'absence d'ennemis naturels dans les sites d'introduction est régulièrement citée ("*enemy release hypothesis*") comme un des facteurs favorisant les invasions. D'un autre côté, les espèces invasives peuvent aussi être confrontées au problème inverse, en rencontrant de nouveaux ennemis dans l'aire d'introduction. Le rôle limitant ou non des parasites dans l'invasion reste une question ouverte dans beaucoup de cas. Chez *Melanoides tuberculata*, l'une des espèces de Thiaridae invasives que nous étudions, nous n'avons jamais trouvé de parasites en Martinique et Guadeloupe. Cette espèce est pourtant parasitée par des trématodes, notamment *Centrocestus formosanus*, dans son aire d'origine. Nous avons voulu savoir si l'absence de *Centrocestus formosanus* était un facteur important dans l'invasion des Antilles. Dans une autre partie de l'aire envahie, en Colombie (Medellin), a été identifiée une population de *M. tuberculata* parasitée par *C. formosanus*. Cette population appartient à une lignée (MAD) présente depuis plus de vingt ans en Martinique. La présence d'une population viable et prospère en présence de parasite suggère que celui-ci n'est pas limitant pour l'invasion : la contribution du mécanisme "*enemy release*" ne serait alors pas déterminante dans notre cas. Pour le vérifier il faut prouver que les MAD de la population parasitée sont

bien les mêmes que ceux de Martinique (ou d'autres populations non parasitées) et n'ont pas acquis une tolérance spéciale au parasite. L'étude de la population colombienne montre de fortes prévalences du parasite (jusqu'à 20%), ce qui semble exclure l'existence d'une résistance naturelle; par ailleurs les mollusques parasités sont effectivement castrés par le développement de *C. formosanus* : il n'y a donc pas de tolérance physiologique. En revanche, on pourrait imaginer une forme d'échappement au parasite par évolution des traits d'histoire de vie. Les mollusques pourraient par exemple se reproduire plus tôt de sorte à maximiser leurs chances de se reproduire avant d'être infectés puis castrés par le parasite.

Comparaison des traits d'histoire de vie entre populations invasives parasitées et non-parasitées en laboratoire.

Sur la base d'un échantillon de 5 populations de *M. tuberculata* MAD, incluant une population Martiniquaise et quatre populations colombiennes dont la seule connue pour être parasitée (Medellin) nous avons montré que les traits d'histoires de vie n'étaient pas très différents entre la population parasitée et les autres. Il existe de légères différences entre populations mais la population de Medellin ne se singularise pas et tendrait plutôt à boucler son cycle un peu plus lentement que la moyenne, ce qui est contraire à l'attendu. Nous en concluons que les traits d'histoire de vie que possédait la lignée à l'origine n'ont pas changé dans la population parasitée et autorisent dès le départ des performances démographiques suffisantes pour fonder des populations prospères malgré une forte pression parasitaire. Ceci infirme l'hypothèse "*enemy release*" dans ce cas.

Actions de transfert et recommandations

Nous avons depuis de nombreuses années des contacts avec les DIREN de Martinique et de Guadeloupe auxquelles nous transmettons nos résultats sur les malacofaunes des eaux douces. La DIREN de Guadeloupe a notamment fait en 2002 un relevé complet des mares de la Grande-Terre, pour la plupart desquelles nous apporterons les compositions faunistiques de mollusques. Par ailleurs nous transmettons également nos résultats au Parc Naturel de Guadeloupe (PNG). L'un d'entre nous a déjà fourni à la demande du PNG un inventaire complet de la malacofaune terrestre et dulçaquicole de la Guadeloupe il y a une dizaine d'années; De nouvelles espèces sont arrivées depuis (*Lymnea columella*, *Tarebia granifera*, *Indoplanorbis exustus*); par ailleurs nous avons précisé la répartition d'autres espèces comme les rares *Pleisiophysa granulata* ou *Drepanotrema aeruginosum*. qui complète l'inventaire d'il y a une dizaine d'années). Nous transmettons ce complément d'information au PNG.

Nos travaux suggèrent plusieurs recommandations importantes en termes de santé publique humaine et animale. La présence d'espèces invasives potentiellement vectrices d'helminthes pouvant infecter l'homme et les animaux domestiques nécessite une veille sanitaire. En particulier, l'abondance récente de *L. columella* en Guadeloupe, hôte intermédiaire de la douve du foie (*Fasciola hepatica*) mérite une surveillance. Ce parasite est déjà signalé en Martinique (transmis par *Lymnea cubensis*); *L. columella* est connue comme un très bon vecteur et particulièrement abondante dans les milieux fréquentés par le bétail en Guadeloupe. D'autres espèces invasives sont également des hôtes potentiels de parasitoses : *Indoplanorbis exustus*, récemment introduit en Grande-Terre, peut transmettre des schistosomes du bétail et les Thiaridae transmettent en Asie des parasites intestinaux via la consommation de poisson ou de crustacés. Ces informations seront transmises à nos contacts : Dr Muriel Nicolas (CHU Pointe-à-Pitre) ; Dr. Sylvie Merle (Observatoire de la Santé en Martinique) ; Viviane Petitjean Roget (DSDS Fort-de-France).

En termes de vulgarisation, plusieurs articles ont déjà été publiés, et un est en cours de publication, sur la malacofaune de Guadeloupe, dans *Gwadeloup Natures*, une brochure

mensuelle gratuite sur le patrimoine naturel de la Guadeloupe éditée par PLB éditions avec le soutien financier de la région Guadeloupe.

Conclusions et Perspectives

Sur un plan scientifique, nos travaux ont permis d'affiner nos connaissances sur les invasions de mollusques dans les Antilles Françaises et sur la biologie des invasions en général. Le modèle Thiaridae remet en cause un certain nombre d'idées reçues sur les envahisseurs : il suggère que la conception d'une espèce invasive comme "stratège r", caractérisé par une forte production de descendants et une forte capacité à migrer pour gagner des milieux inoccupés, est, sinon fausse, du moins beaucoup trop simple. La multiplicité des envahisseurs, rapidement mis en compétition les uns avec les autres dans les mêmes milieux, rend la capacité à coloniser de nouveaux milieux relativement moins importante que celle de résister à la compétition ou aux contraintes de forçage de ces milieux (dans le cas des milieux benthiques d'eau douce, le lessivage par le courant). Par ailleurs, l'absence d'ennemis naturels, souvent invoquée comme une force puissante favorisant les invasions, ne semble pas déterminante. En effet, que la prévalence parasitaire soit nulle (comme aux Antilles) ou importante (comme en Colombie) une même souche d'envahisseurs, sans résistance ou tolérance spécifique, ni adaptation spéciale des traits d'histoire de vie, reste également capable d'établir des populations prospères.

Plus récemment, nous avons orienté nos travaux sur une échelle différente, aussi bien taxonomiquement (communautés complètes d'escargots d'eau douce) que géographiquement (échelle régionale). A travers un suivi régulier des mares, ravines et milieux d'arrière-mangrove, de Grande-Terre, Marie-Galante et des Saintes, nous quantifions la dynamique métapopulationnelle conjointe d'envahisseurs et d'espèces locales. Outre son intérêt en termes de veille biologique et sanitaire (recensement des espèces exotiques introduites; notamment les vecteurs potentiels de parasites humains et du bétail), ce suivi permettra d'aborder la question plus fondamentale de l'impact de la fragmentation et de l'instabilité des milieux sur les patrons de distributions et les interactions entre envahisseurs et espèces locales partageant des milieux communs au sein d'une communauté.

Principales références bibliographiques

- Facon B. & David P. (Sous presse). Metapopulation dynamics and biological invasions: a spatially explicit model applied to a freshwater snail. *American Naturalist*.
- Facon B., Jarne P., Pointier J.-P. & David P. (2005). Hybridization and invasiveness in the freshwater snail *Melanooides tuberculata*: hybrid vigour is more important than increase in genetic variance. *Journal of Evolutionary Biology*, 18: 524-535.
- Facon B., Machline E., Pointier J.-P. & David P. (2004). Variation in desiccation tolerance in freshwater snails and its consequences on invasion ability. *Biological Invasions*, 6: 283-293.
- Facon B., Genton B.J., Shykoff J., Jarne P., Estoup A. & David P. (2006). A general eco-evolutionary framework for understanding bioinvasions. *Trends in Ecology and Evolution*, 21: 130-135.
- Pointier J.P. (2001). Invading freshwater snails and biological control in Martinique Island, French West Indies. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 96: 67-74.
- Pointier J.P. & Lamy D. (2001). Mollusques. In *Gwadeloup Natures*, (1): 23 ; (3): 19 ; (4): 17 ; (8): 25. PLB Editions, Guadeloupe.
- Pointier J.-P., Facon B., Jarne P., David P. (2003). Thiarid snails, invading gastropods of tropical freshwater habitats. *Xenophora*, 104: 14-20.
- Pointier J.-P. & David P. (2004) Biological control of *Biomphalaria glabrata*, the intermediate host of schistosomes, by *Marisa cornuarietis* in ponds of Guadeloupe: long-term impact on the local snail fauna and aquatic flora. *Biological control*, 29: 81-89.

Des interactions individuelles au phénomène invasif

Responsable : Régis FERRIÈRE

Laboratoire d'Écologie, École Normale Supérieure, 46 rue d'Ulm, 75005 Paris

Tél.: 01 44 32 23 10 – Fax : 01 44 32 38 85

Adresse électronique : ferriere@biologie.ens.fr

Participants

Jean CLOBERT, CNRS, Jean-Francois LE GALLIARD, Thomas TULLY

Summary

En rapprochant théorie et expérimentation, nous avons analysé les pressions de sélection qui s'exercent sur des caractères phénotypiques, mobilité et socialité, ayant une influence directe sur la dynamique d'une invasion. La structure particulière d'une population invasive renforce ces pressions de sélection, conduisant à une interaction des processus écologiques et évolutifs au cours du phénomène invasif qui peut en modifier radicalement les propriétés dynamiques et la sensibilité aux méthodes de contrôle.

Ces travaux fournissent une démonstration empirique de la nature adaptative de la flexibilité de traits d'histoire de vie en réponse aux variations des conditions écologiques que rencontre l'individu au cours du processus invasif. Cependant, cette flexibilité est susceptible d'une forte variabilité génétique. Nos résultats soulignent donc que la seule connaissance de paramètres démographiques moyens mesurés sur une population source ne peut en général suffire à prédire la dynamique d'une invasion, même en présence de données environnementales très détaillées. Ainsi, les phénotypes démographiques peuvent-ils varier brutalement en condition de colonisation, et les conséquences populationnelles d'une telle réponse individuelle seront probablement influencées par la composition génétique de la population colonisatrice.

Deux messages généraux se dégagent à l'intention des gestionnaires de l'environnement. Une action poursuivie pour ses effets strictement écologiques contre une espèce invasive peut avoir des effets évolutifs exactement contraires aux objectifs initiaux. En corollaire, il devient théoriquement possible de programmer des opérations de contrôle ciblant les mécanismes adaptatifs de l'espèce invasive, de façon à la placer sur une « voie évolutive » orientée vers les objectifs de gestion.

Publications

Cadet C., Ferriere R., Metz J.A.J. & van Baalen M. (2003). The evolution of dispersal under demographic stochasticity. *The American Naturalist*, 162: 427-441.

Clobert J., Dhondt A., Danchin E., Nichols J., editors (2001). *Dispersal*. Oxford University Press.

Ferrière R. & Le Galliard J.F. (2001). Invasion fitness and adaptive dynamics in spatial population models. In *Dispersal*, J. Clobert, A. Dhondt, E. Danchin & J. Nichols, editors. Oxford University Press.

Ferrière R., Dieckmann U. & Couvet D. (2004a). Eco-evolutionary feedback loop in changing environments. In *Evolutionary Conservation Biology*, Ferrière R., Dieckmann U. & Couvet D. (editors). Cambridge University Press.

Ferrière R., Dieckmann U. & Couvet D. (2004b). Human-induced evolution and the future of ecosystems. In *Evolutionary Conservation Biology*, R. Ferrière, U. Dieckmann & D. Couvet (editors). Cambridge University Press.

Ferriere R., Dieckmann U., Couvet D., editors (2004). *Evolutionary Conservation Biology*. Cambridge University Press.

Ferrière R. & Le Galliard J.F. (2001). Invasion fitness and adaptive dynamics in spatial population

- models. In Dispersal, J. Clobert, A. Dhondt, E. Danchin & J. Nichols, editors. Oxford University Press.
- Le Galliard J.F., Clobert J. & Ferriere R. (2004). Physical performance and Darwinian fitness: does natural selection promote champions among lizards? *Nature* 432: 502-505.
- Le Galliard J.F., Ferriere R. & Clobert J. (2003b). Mother-offspring interaction affect natal dispersal in the common lizard, *Lacerta vivipara*. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 270: 1163-1169.
- Le Galliard J.F., Ferriere R. & Dieckmann U. (2003a). The adaptive dynamics of altruism in spatially heterogeneous populations. *Evolution* 57: 1-17.
- Le Galliard J.F., Ferriere R. & Clobert J. (2005). Effect of patch occupancy on immigration success and behaviour in the common lizard. *Journal of Animal Ecology* 74: 241-249.
- Le Galliard J.F., Ferriere R., Dieckmann U. (2005). Adaptive evolution of social traits: Origin, trajectories, and correlations of altruism and mobility. *The American Naturalist*, 165: 206-224.
- Pike N., Tully T., Ferriere R. & Haccou P. (2004). The effect of autocorrelation in environmental variability on the establishment and persistence of populations: an experimental test. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 271: 2143-2148.
- Tully T., Cassey P. & Ferriere R. (2005). Functional response: rigorous estimation and sensitivity to genetic variation in prey. *Oikos*, sous presse.
- Tully T., D'Haese C.A., Richard M., Ferriere R. (2005). Two major evolutionary lineages revealed by molecular phylogeny in the parthenogenetic collembolan, *Folsomia candida*. *Pedobiologia*, in press.
- Van Dooren T.J.M., Tully T. & Ferriere R. (2005). The analysis of reaction norms for age and size at maturity using maturation rates models. *Evolution*, 59: 500-506.

Thèses

- Le Galliard J.-F. (2003). Interactions sociales et dispersion dans des populations structurées dans l'espace. *Thèse de Doctorat* de l'Université Pierre-et-Marie-Curie, spécialité Ecologie, soutenue le 26 septembre 2003.
- TULLY T. (2004). Facteurs maternels, génétiques et environnementaux de l'expression des traits d'histoire de vie chez le collembole *Folsomia candida*, Willem (Isotomidae). *Thèse de Doctorat* de l'Université Pierre-et-Marie-Curie, spécialité Ecologie, soutenue le 21 septembre 2004.

Communications

- 8-9 janvier 2002, Leydes, Pays-Bas. *Workshop on Density-Dependent Life History Evolution*. T. Tully: Testing the effect of environmental feedback in Collembola populations.
- 6-9 mars 2002, Paris, France. *Journées du Laboratoire d'Ecologie de l'ENS*. J.-F. Le Galliard: Experimental evidence for kinship-dependent dispersal in the common lizard.
- 6-9 mars 2002, Paris, France. *Journées du Laboratoire d'Ecologie de l'ENS*. T. Tully: Some effects of crowding in experimental springtail populations.
- 15-17 mai 2002, Laxenburg, Autriche. *Workshop on Life History Evolution*. J.-F. Le Galliard: Adaptive dynamics of mobility and sociality in spatially heterogeneous populations.
- 22-27 août 2002, Montpellier, France. *Le Petit Pois Déridé – 24ème Conférence de Génétique des Populations*. T. Tully: Stratégies démographiques chez un Collembole parthénogénétique.
- 12-15 septembre 2002, Turku, Finlande. *Workshop on Life History Evolution in Nonequilibrium Populations*. T. Tully: Variation of demographic reaction norms among genetically distinct clones of a collembola, *Folsomia candida*.
- 18-24 août 2003, Leeds, Royaume-Uni. *Congrès de l'European Society for Evolutionary Biology, ESEB*. T. Tully, R. Ferrière: Rapid adjustment of egg and clutch size as a response to environmental change in *Folsomia candida* (poster).
- 26-30 juin 2004, Fort-Collins, Colorado (USA). *Evolution Conference '04*. R. Ferriere, JF Le Galliard : Eco-evolutionary dynamics of social traits.
- 10-16 juillet 2004, Université de Jyväskylä, Finlande. *10th International Behavioural Ecology*

- Congress ISBE 2004*. T. Tully, P. Cassey, R. Ferrière: Functional response: rigorous estimation and test of robustness (poster).
- 28-31 août 2004, Groningen, Pays-Bas. *2nd European Conference on Behavioural Biology*. T. Tully: Reproduction and senescence: plasticity and evolution in the springtail *Folsomia candida*.
- 6-8 septembre 2004, Univ. de Rouen, Mont Saint Aignan. *XIth International Congress on Apterygota*. T. Tully, C. d'Haese, M. Richard, R. Ferrière: Genetic diversity, phylogeny and life history evolution in the springtail *Folsomia candida*.
- 13-17 septembre 2004, Aussois, France. *Gordon Research Conference on Aging*. T. Tully : Caloric restriction and aging in a Collembola (poster).
- 4 oct. 2004, Collège de France, Paris. *Journées ENS - Collège de France*. T. Tully, R. Ferrière : Survivre ou se reproduire ? Diversité des stratégies de survie et de reproduction chez un collembole (poster).
- 27-30 octobre 2004, Rostock, Allemagne. *Workshop on Vital Age-Trajectories*. Max Planck Institute for Demographic Research. T. Tully: Plasticity, genetic variation and covariation of aging in a Collembola (conférence plénière).



OSI Congrès

Prestataire de services pour l'événementiel scientifique

Prestations à la carte pour conférences, écoles, ateliers, forums, salons, ...

<http://www.osi-congres.com> - contact@osi-congres.com - Tél. 08 71 18 05 10 (coût d'un appel local)