

SOMMAIRE

I) Les processus d'invasion biologique : définition d'une espèce envahissante, caractéristiques de ces espèces et modélisation du phénomène.....	13
1) Espèce envahissante : définition, terminologie, consensus	13
a. Causes et conséquences du manque de consensus autour du terme « envahissant ».....	13
b. « Remue-méninge » dans la communauté scientifique : comment définir une espèce envahissante ?.....	15
c. Premières définitions	16
d. Une espèce envahissante a-t-elle par définition un impact négatif sur le milieu qu'elle colonise ?.....	17
e. L'espèce envahissante doit-elle être étrangère au milieu qu'elle colonise ?	22
f. Choix d'une définition de référence pour ce travail	23
g. Elargissement du consensus.....	23
2) Schématisation des processus d'invasion : vers la compréhension d'un processus complexe .	25
3) Quels caractères peuvent prédire le potentiel envahissant d'une espèce ?.....	33
a. La pression en propagules : un facteur principal de la réussite d'une invasion biologique .	34
b. La théorie de réduction du nombre d'ennemis : une réelle cause de réussite des processus d'invasion ?.....	36
c. La génétique comme explication des avantages évolutifs des espèces envahissantes.....	39
d. Importance de l'immunité dans les processus d'invasion biologique : quels mécanismes avantagent les espèces envahissantes ?	43
e. La relation prédateurs/proie au sein des processus d'invasion : l'avantage d'être nouveau dans le milieu.....	44
f. Influence des modifications de l'environnement colonisé sur les espèces envahissantes : l'avantage d'arriver dans un milieu nouveau.....	45
g. Nouvelles modélisations, prenant en compte les facteurs favorisant le passage d'une étape à l'autre	47
4) Conclusion de la première partie : comment définir une espèce envahissante ?	50
II) Le vison d'Amérique en France : un demi siècle d'implantation réussie.....	53

1) Présentation du vison d'Amérique	53
a. Caractéristiques morphologiques du vison d'Amérique	54
b. Habitat du vison d'Amérique.....	55
c. Alimentation et comportements de prédation.....	56
d. Reproduction et élevage des petits.....	56
2) Historique de son établissement en Europe et en France	57
a. L'élevage du vison d'Amérique en Europe : historique de la production	57
b. Régie d'élevage du vison d'Amérique en France	60
c. Un élevage remis en question : des paroles aux actes.....	61
d. D'autres causes d'échappement	65
3) Développement de populations férales de vison d'Amérique en Europe et en France	65
4) Impact de l'implantation de population férales de visons d'Amérique	67
a. Impacts avérés des populations férales de vison d'Amérique	67
b. Interactions avec le vison d'Europe au sein d'une même niche écologique	70
c. Introduction et dispersion d'agents pathogènes : exemple de la maladie aléoutienne.....	78
5) Statut légal et point de vue du public.....	81
III) La tortue de Floride : de l'animal de compagnie à l'espèce envahissante.....	87
1) Présentation de la tortue de Floride.....	87
a. Caractéristiques morphologiques et physiologiques de la tortue de Floride	87
b. Habitat, alimentation et mode de vie	89
c. Maturité sexuelle et reproduction	90
2) La « mode » de la tortue de Floride en tant qu'animal de compagnie : de l'animalerie à la liberté retrouvée	91
3) Confrontation avec la tortue cistude : compétition directe ou indirecte	93
a. Description de la cistude d'Europe.....	93
b. Le déclin de l'espèce en France : des causes multiples.....	96
c. Une compétition avérée avec la tortue de Floride, au détriment de la cistude d'Europe ...	97
d. Atouts et faiblesses de tortues de Floride face aux tortues locales.....	99
e. Un plan d'action national pour la protection de la tortue cistude d'Europe.....	102
4) La tortue de Floride : statut légal, actions de conservation et point de vue du public.....	104
a. Statut légal de l'animal.....	104
b. Alternatives aux relâchés sauvages : les associations se mobilisent	104
c. Point de vue du public.....	105
IV) L'écrevisse de Louisiane : un crustacé à l'impact écologique majeur.....	111

1) Présentation de l'écrevisse de Louisiane	111
a. Caractéristiques morphologiques et physiologiques de l'écrevisse de Louisiane	111
b. Habitats et mode de vie	113
c. Spécificités de son régime alimentaire.....	115
d. Reproduction de l'espèce.....	115
e. Un rôle clé dans la chaîne alimentaire	116
2) Une colonisation mondiale suite à des introductions à des fins de production	117
a. Colonisation de nouveaux territoires : une présence mondiale	117
b. La France colonisée en quelques années	118
3) Une espèce « clé de voute » qui provoque des modifications majeures de son environnement.....	121
a. Populations d'invertébrés et d'amphibiens : les conséquences de la pression de prédation ..	121
b. Modification de la présence de plantes aquatiques et de la turbidité de l'eau	122
c. Perturbation de l'hydrologie du milieu par le creusement des berges.....	124
4) Un impact sérieux sur les populations d'écrevisses locales	125
a. Des différences de physiologie et de comportement	128
b. La dispersion de la peste des écrevisses	129
c. Des plans de protection des écrevisses natives	131
5) Statut légal et point de vue du public	132

Liste des abréviations

ADN : Acide Désoxyribonucléique

ALF : Animal Liberation Front (front de libération des animaux)

CMH : Complexe Majeur d'Histocompatibilité

DAISIE: Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe

ERH : Ennemi Release Hypothesis (hypothèse de la perte des ennemis)

MAV : Maladie Aléoutienne du Vison

UICN : Union Internationale pour la Conservation de la Nature

URSS : Union des Républiques Socialistes Soviétiques

VGA : Valeur Génétique Additive

Liste des figures

<i>Figure 1 : Modèle proposé par LOCKWOOD et al. (2005)</i>	27
<i>Figure 2 : Modèle proposé par KOLAR et LODGE (2001)</i>	28
<i>Figure 3 : Modèle proposé par RICHARDSON et al. (2000)</i>	30
<i>Figure 4: Schéma proposé par CHAPPLE et al. (2012)</i>	31
<i>Figure 5 : Modèle proposé par COLAUTTI et al. (2006)</i>	48
<i>Figure 6 : Modèle proposé par CATFORD et al. (2009)</i>	49
<i>Figure 7 : Morphologie du vison d'Amérique, Neovison vison</i>	54
<i>Figure 8 : Aire de répartition naturelle du vison d'Amérique</i>	55
<i>Figure 9 : Le vison plaît toujours, et se construit une image jeune et sensuelle</i>	57
<i>Figure 10 : Implantation des visonnières entre 1961 et 1970 en France</i>	59
<i>Figure 11 : Répartition des visonnières encore en activité en 1999</i>	59
<i>Figure 12 : Cages d'élevage dans une visonnière du Doubs</i>	60
<i>Figure 13 : Campagne nationale dénonçant l'utilisation de fourrure</i>	62
<i>Figure 14 : Image de promotion de l'ALF présentant membre cagoulé</i>	63
<i>Figure 15 : « Les visons d'Amérique se sont nourris de produits du Périgord et ont triplé leur poids normal, jusqu'à atteindre, pour certains, la taille d'un gros caniche »</i>	64
<i>Figure 16 : Répartition du vison d'Amérique dans 28 pays d'Europe depuis 1990</i>	66
<i>Figure 17 : Répartition du vison d'Amérique en France,</i>	67
<i>Figure 18 : Evolution de la population du grand gravelot</i>	69
<i>Figure 19 : Evolution de la population du tournepierre à collier</i>	69
<i>Figure 20 : Arbre phylogénétique des Mustélidés, d'après Davison et al. 2000</i>	71
<i>Figure 21 : Morphologie du vison d'Europe</i>	71
<i>Figure 22 : Aire de répartition actuelle du vison d'Europe</i>	72
<i>Figure 23 : Evolution de la population de vison d'Europe en France entre 1999 et 2003</i>	75
<i>Figure 24 : Variation saisonnière du régime alimentaire du vison d'Europe et du vison d'Amérique</i>	77
<i>Figure 25: Les étapes de l'invasion du vison d'Amérique en France,</i>	82
<i>Figure 26: Tortue de Floride se réchauffant au bord d'un cours d'eau</i>	88
<i>Figure 27: Histoire classique d'une tortue de Floride</i>	92
<i>Figure 28: Morphologie de la cistude d'Europe</i>	94
<i>Figure 29: Répartition de la tortue cistude d'Europe en France en 2009</i>	95
<i>Figure 30: Les étapes de l'invasion de la tortue de Floride en France,</i>	106
<i>Figure 31: Morphologie de l'écrevisse de Louisiane</i>	113
<i>Figure 32: Aire de répartition naturelle de l'écrevisse de Louisiane</i>	114
<i>Figure 33: Aire de présence actuelle de l'écrevisse de Louisiane</i>	118
<i>Figure 34: Evolution spatiale des populations d'écrevisses de Louisiane en France</i>	120
<i>Figure 35: Aspect de l'entrée d'une galerie d'écrevisse de Louisiane,</i>	124
<i>Figure 36: Aire de répartition de l'écrevisse à pieds rouges en 2006</i>	127
<i>Figure 37: Aire de répartition de l'écrevisse à pattes blanche en 2006</i>	127
<i>Figure 38: Logo du programme de sauvegarde de l'écrevisse à pattes blanches</i>	131
<i>Figure 39 : Documentaire réalisé dans le Parc Naturel de la Brenne</i>	133
<i>Figure 40: Les étapes de l'invasion de l'écrevisse de Louisiane en France,</i>	134

Liste des tableaux

<i>Tableau 1 : Liste des significations données à différents termes se rapportant aux processus d'invasion</i>	24
<i>Tableau 2 : Détail des étapes du processus d'invasion biologique selon WILLIAMSON (1996)</i>	26
<i>Tableau 3 : Détail des étapes qu'une espèce doit franchir pour devenir envahissante dans le cadre d'une espèce introduite accidentellement dans un nouveau milieu, d'après CHAPPLE et al. (2012)</i>	32
<i>Tableau 4 : Récapitulation des étapes d'une invasion avec leur définition,</i>	51
<i>Tableau 5 : Détail des étapes franchies par le vison d'Amérique</i>	83
<i>Tableau 6: Détail des étapes franchies par la tortue de Floride</i>	107
<i>Tableau 7: Détail des étapes franchies par l'écrevisse de Louisiane</i>	135

INTRODUCTION

Depuis l'apparition de la Vie sur Terre, les organismes vivants sont en mouvement et se déplacent sans cesse dans leurs milieux d'origine mais aussi à la conquête de nouveaux territoires. Les contraintes climatiques, les obstacles géographiques, l'absence de certaines ressources ou encore les interactions entre différentes espèces peuvent créer d'insurmontables barrières et limiter ainsi ces mouvements. Cependant, la modification de certains habitats, la survenue d'accidents géologiques ou biologiques peuvent aboutir à l'élimination ponctuelle ou locale de ces barrières et permettre la dispersion de certaines espèces en dehors de leur aire de répartition naturelle. Avec l'apparition de l'homme, de l'agriculture et de l'élevage, de nouvelles opportunités sont également apparues pour les organismes de conquérir de nouveaux biotopes. Le tracé de routes commerciales et l'intensification des échanges internationaux offrent des occasions variées pour les animaux et les plantes de quitter leur milieu naturel et d'être introduits dans des écosystèmes qui leur étaient jusque là étrangers.

Cependant, avant qu'une population pérenne émerge suite à l'arrivée d'une poignée d'individus dans un nouvel environnement, il y a de nombreux défis à relever. Il leur faut s'adapter aux conditions climatiques, apprendre à utiliser les ressources de ce milieu et y trouver sa subsistance, trouver d'autres conspécifiques pour se reproduire, réussir à engendrer une descendance féconde, faire face à de nouveaux prédateurs, de nouveaux agents pathogènes et à d'autres dangers inconnus jusque là... Rares sont les succès dans cette entreprise, qui se montre extrêmement difficile.

Difficile, mais pas impossible. Car il est des espèces mieux armées que d'autres quand il s'agit de conquérir de nouveaux environnements. Plus compétitives, plus adaptables ou plus prolifiques, leurs chances de s'établir dans un milieu après leur introduction, fortuite ou volontaire, s'avèrent relativement élevées. Au point de voir parfois ces espèces prendre le dessus sur les espèces natives de l'environnement, les supplanter, les surpasser en exploitant au mieux des ressources disponibles. Cette nouvelle population, vigoureuse et dynamique, peut être à l'origine de bouleversements au sein de l'écosystème dans lequel elle s'est implantée. Que ce soit par compétition directe ou indirecte avec des espèces locales, en changeant l'accès aux ressources voire encore en modifiant physiquement l'environnement, son intrusion ne restera pas sans conséquences. Une cascade d'événements, liés les uns aux autres, consécutive à l'arrivée dans un écosystème d'un petit nombre d'individus d'une espèce nouvelle peut engendrer un remaniement profond parfois irréversible d'un milieu donné.

Ces processus sont nommés invasions biologiques : ils débutent avec la colonisation par quelques individus pionniers d'un nouvel environnement et se poursuivent avec le développement de la descendance de ces individus dans ce milieu où elle acquiert une position dominante sur les espèces locales. Ces processus existent depuis des centaines de milliers d'années, et ont toujours cours aujourd'hui. Ils sont d'ailleurs médiatisés depuis quelques temps, sensibilisant le grand public à ces espèces envahissantes. La communauté scientifique quant à elle s'intéresse de près à ces phénomènes depuis bien plus longtemps : l'étude des invasions biologiques permettrait de mieux comprendre l'évolution des espèces *per se*. Enfin, les autorités sont elles aussi confrontées à ces espèces, et surtout à la gestion des conséquences économiques et écologiques de leur présence.

Les espèces envahissantes sont donc aujourd'hui d'un intérêt primordial à différentes échelles, et méritent une attention particulière. Nous leur consacrerons donc entièrement ce travail, dans le but de faire le point sur certains processus d'invasion actuels en France. Pour illustrer les concepts associés au phénomène d'invasion, nous nous sommes consacrés à l'étude de 3 espèces envahissantes emblématiques du territoire français : le vison d'Amérique (***Neovison vison***), la tortue de Floride (***Trachemys scripta elegans***) et l'écrevisse de Louisiane (***Procambarus clarkii***). L'analyse de l'historique de ces invasions ainsi que des particularités de la biologie et de l'écologie de ces différentes espèces, nous permettront de mettre en évidence les points communs et les singularités de leur processus d'invasion respectif. Cette étude soulignera le rôle de l'homme dans les processus d'invasion biologique aujourd'hui. De par son rôle souvent primordial dans le déplacement des espèces, et d'autre part au travers des actions mises en place par la suite pour protéger les espèces locales et éventuellement limiter les invasions, l'homme semble désormais omniprésent dans les processus d'invasion.

I) Les processus d'invasion biologique : définition d'une espèce envahissante, caractéristiques de ces espèces et modélisation du phénomène

Les processus d'invasion sont nombreux et fréquents à travers la planète. Depuis des milliers d'années, des espèces animales et végétales se déplacent, pour finir par se retrouver dans des milieux nouveaux où elles peuvent se développer. Ces phénomènes ont attiré l'attention de l'homme, et les scientifiques étudient de près ces espèces et leur devenir une fois parvenues hors de leur aire de répartition naturelle. Pourtant, si ces processus sont assez communs, ils n'en sont pas moins extrêmement complexes. Chaque invasion biologique est particulière, rendue unique par l'espèce qu'elle concerne, le milieu qui est envahi et une multitude de facteurs divers et variés qui conditionne sa réussite. Décrire le phénomène, et en dégager des concepts généraux pour définir l'invasion biologique constitue donc une tâche ardue et délicate, mais qui dynamise de nos jours la recherche dans ce domaine.

1) Espèce envahissante : définition, terminologie, consensus

a. Causes et conséquences du manque de consensus autour du terme « envahissant »

L'expression « espèce envahissante » est souvent largement remplacée par « espèce invasive » dans les médias, les journaux de vulgarisation scientifique ou encore les sites internet à vocation encyclopédique. Certaines de ces espèces sont connues du grand public en France, parmi lesquelles la coccinelle asiatique *Harmonia axyridis* ou encore la renouée du Japon *Fallopia japonica* (voir Encadré 1). Pourtant, quand il s'agit d'en préciser le sens, des amalgames peuvent être faits. Finalement, tout un chacun est bien en peine de définir précisément ce que recouvre cette terminologie quand bien même elle fait désormais partie du langage *courant*. Par ailleurs, dans la communauté scientifique internationale, le débat alimenté par de solides oppositions de fond est loin d'être clos.

Encadré 1 : Les espèces « invasives » dans les médias, une terminologie fréquente

Des espèces **invasives** qui coûtent très cher

Publié le 15 décembre 2010.

INSECTES 9 n°136 - 2005 (1)



La Coccinelle asiatique, un redoutable prédateur utilisé en lutte biologique
Cliché Frans Vandemaële

QUELS SONT LES PROBLÈMES POSÉS PAR CETTE ESPÈCE ?

La Coccinelle asiatique pose toute une série de problèmes. Le premier est d'ordre environnemental. *H. axyridis* est considéré comme une espèce **invasive** : d'origine exotique, elle se répand à très grande vitesse et représente une menace pour les espèces indigènes et pour l'équilibre des écosystèmes. La menace sur nos espèces de coccinelles est particulièrement importante.



Un écureuil gris dans un parc de Londres. — EDDIE MULHOLLAND / SIPA



BIODIVERSITE - La Grande-Bretagne a entrepris de chiffrer les coûts de réparation et d'éradication liés aux espèces importées dans l'île...

Chaque lapin coûte 7,50 euros

Dans le top dix des espèces **invasives**, celles qui coûtent le plus cher à la communauté sont, pour les animaux, les lapins, les rats, les cerfs non natifs, les souris grises et l'écureuil gris. Du côté des insectes et des parasites, le *varroa*, un parasite qui attaque les abeilles, et le nématode de la pomme de terre nuisent à l'agriculture et à l'horticulture. Chez les plantes la *renouée du Japon*, la Véronique de Perse et l'hydrocotyle, une plante aquatique, menacent les écosystèmes britanniques.

Principal accusé: le lapin. Introduit par les Romains en Grande-Bretagne pour sa viande il y a environ 2 000 ans, le lapin a prospéré: ils sont aujourd'hui près de 40 millions à vivre outre-Manche. Mais à grignoter les récoltes, ils finissent par coûter très cher: «Les espèces invasives, non natives, ont un impact significatif sur l'économie britannique, déclare Richard Benyon, ministre anglais chargé de l'Environnement naturel. Les coûts pour contrôler de telles espèces vont augmenter si nous ne prenons pas de mesures pour les empêcher de s'installer et de se multiplier».



Renouée du Japon

La **Renouée du Japon** ou **Renouée à feuilles pointues** (*Fallopia japonica*, autrefois aussi nommée *Polygonum cuspidatum* ou encore *Reynoutria japonica*) est une espèce de **plante herbacée vivace** de la famille des *Polygonaceae* originaire d'Asie orientale, naturalisée en Europe dans une grande diversité de milieux humides¹.

Cette plante herbacée très vigoureuse est originaire de Chine, de Corée, du Japon et de la Sibérie². Elle est cultivée en Asie où elle est réputée pour ses propriétés médicinales. Naturalisée en Europe et en Amérique, elle y est devenue l'une des principales **espèces invasives**; elle est d'ailleurs inscrite à la liste de l'Union internationale pour la conservation de la nature des 100 espèces les plus préoccupantes³.

Quoi qu'il en soit, on se doit d'utiliser l'expression « espèce envahissante » en français en lieu et place de l'anglicisme « espèce invasive » (en écho à « *an invasive species* » en anglais) sans toutefois remettre en cause les expressions « invasion biologique » ou « processus d'invasion ». D'après RICHARDSON *et al.* (2000), la confusion qui règne autour du terme « envahissant » vient en majeure partie du fait que l'anglais ait été adopté comme langue scientifique universelle. Cette langue utilise des mots transparents dans d'autres langues, notamment européennes, ce qui induit des erreurs de traduction imputables à ces « faux-amis » à l'instar « d'espèce invasive » chez nous.

b. « Remue-méninge » dans la communauté scientifique : comment définir une espèce envahissante ?

En 2011, YOUNG et LARSON pointent controverses et désaccords des scientifiques à propos des processus d'invasion. Que ce soit sur les définitions des termes tels que « espèce envahissante » ou sur les effets des processus d'invasion sur la biodiversité, il ne semble pas y avoir de consensus parmi les chercheurs. Afin d'identifier les tendances de pensée principales au sein de ce vaste débat, et distinguer ainsi les idées qui rassemblent les scientifiques, ces auteurs ont effectué un sondage parmi les chercheurs en biologie des invasions. Ils ont ainsi collecté 409 réponses interprétables, soit les avis personnels d'autant de scientifiques, qui nous en apprennent plus sur le point de vue de ces chercheurs. Une majorité d'entre eux (81 %) affirme que le rythme actuel d'occurrence des invasions est sans précédent, y compris à l'échelle des temps géologiques. D'autre part, ils s'accordent sur le fait que les espèces envahissantes contribuent au déclin d'espèces natives (68 %), sans pour autant être directement responsables de leur extinction, laquelle implique généralement des facteurs anthropiques. La destruction des habitats par l'homme constitue en effet la plus grande menace pour la biodiversité, suivie de l'accroissement démographique de la population humaine puis du changement climatique. Viennent ensuite les impacts des espèces envahissantes, au même titre que les effets de la surpêche et la surchasse. La théorie selon laquelle les invasions biologiques seraient la seconde cause d'extinction des espèces autochtones (WILCOVE *et al.*, 1998) ne peut donc être généralisée quand bien même elle peut être vérifiée dans certains contextes insulaires.

c. Premières définitions

Depuis le début des années 2000, les chercheurs soulignent les problèmes liés à l'absence d'une terminologie précise et consensuelle au sujet des espèces envahissantes. Les publications se succèdent, ciblant les malentendus et les imprécisions autour de son emploi. COLAUTTI et MACISAAC (2004) ont répertorié les différentes acceptions utilisées pour le mot « envahissant », dont deux exemples sont détaillés ci-après.

Il a été employé entre autres comme antonyme d'« indigène ». GOODWIN *et al.* (1999) ont mené une étude comparative sur des plantes, dans le but d'identifier des éléments qui pourraient prédire le caractère envahissant. Ils ont comparé des plantes originaires d'Europe qui n'ont pas réussi à s'installer en Amérique du Nord et des plantes de la même origine que l'on trouve au Canada après une introduction volontaire. Ces dernières plantes ont été qualifiées d'envahissantes à partir de la seule constatation de leur présence hors de leur aire de répartition naturelle.

Dans d'autres cas, ce terme a permis la catégorisation de la même plante, selon qu'elle est demeurée ou non sous le contrôle de l'homme. REICHARD et HAMILTON (1997) ont étudié des espèces de plantes envahissantes, afin de concevoir un arbre décisionnel permettant de prédire si une plante nouvellement introduite se montrera envahissante ou non. Ils ont pris comme base de leur argumentation le fait que les échanges internationaux vont augmenter le nombre d'introductions de plantes en Amérique du Nord, notamment dans le but de les cultiver, et qu'il va se produire des échappements : selon eux, ces plantes cultivées, qui ne sont pas envahissantes, le deviennent quand elles quittent les champs et se répandent dans la nature.

Curieusement, Charles ELTON (1958) ne propose pas de définition pour « espèce envahissante » dans son ouvrage pourtant fondateur, *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Il faudra attendre 1996 et l'ouvrage *Biological Invasion* de WILLIAMSON pour obtenir une première définition énoncée ainsi :

« Biological invasion happens when an organism, any sort of organism, arrives somewhere beyond its previous range. »

Définition que l'on pourrait traduire ainsi :

«On parlera d'invasion biologique dès lors qu'un organisme, quel qu'il soit, accède à un territoire situé en dehors de son aire de répartition naturelle. »

Cette définition, remarquable par sa concision, est le socle des discussions. Le groupe de recherche DAISIE a fait le choix de conserver cette définition simple : pour ce groupe, une espèce est qualifiée d'envahissante quand elle colonise un écosystème dans lequel elle n'avait jamais été présente (<http://www.europe-aliens.org>).

Pourtant, pour d'autres scientifiques, cette définition n'est pas assez précise. Les réelles difficultés à proposer une définition unique, qui satisferait toute la communauté, sont à l'origine de plusieurs définitions concurrentes du terme « espèce envahissante ». Des points-clé reviennent souvent, qui forment la base des discussions autour de la terminologie à adopter, notamment l'impact qu'a l'espèce sur le milieu colonisé ou encore son origine, que nous allons approfondir.

- d. Une espèce envahissante a-t-elle par définition un impact négatif sur le milieu qu'elle colonise ?

La définition selon laquelle une espèce envahissante serait une espèce non native du milieu qu'elle envahit et sur lequel elle exerce un impact négatif est de plus en plus partagée. Mise en avant par plusieurs organismes de conservation dont notamment l'UICN, elle est somme toute assez conforme à l'idée que s'en fait le grand public. Plus précisément, pour l'UICN, une espèce envahissante est « **un animal, une plante ou tout autre organisme introduit par l'homme dans un milieu ne faisant pas partie de leur aire de répartition naturelle, dans lequel il s'établit et se disperse, générant un impact négatif sur l'écosystème et les espèces locales** » (www.iucn.fr/).

La définition proposée par une loi fédérale aux Etats Unis d'Amérique n'en est pas très éloignée. Une espèce envahissante serait « **une espèce étrangère dont l'introduction cause ou est susceptible de causer des menaces économiques, environnementales ou de menacer la santé publique** ». L'impact de l'espèce ou son impact supposé est dans ce cas un caractère fondamental de la classification d'une espèce en « espèce envahissante ». Le principe de précaution est appliqué : selon cette définition, il vaut mieux qualifier d'envahissantes des espèces qui n'ont pas encore causé d'impact négatif, que ce soit sur la biodiversité, l'économie ou la santé publique, mais qui sont suspectées de pouvoir le faire. Cette définition, promue par une directive du 3 février 1999, est accompagnée par la création du *National Invasive Species Council* (le Conseil National des Espèces Envahissantes). Son rôle est d'assurer la coordination au niveau national des activités du pays concernant les espèces envahissantes. (www.invasivespeciesinfo.gov/council/)

Les deux définitions précédentes ajoutent une notion capitale à l'idée qu'une espèce envahissante représente une population qui se retrouve hors de son aire de répartition

naturelle : l'idée qu'elle génère un impact négatif visible, quantifiable, sur l'écosystème qu'elle colonise et/ou qu'elle pénalise des activités humaines (générant ainsi des pertes économiques). A l'aide d'exemples, nous allons explorer la nature des impacts que peut avoir une espèce envahissante.

i) Impacts de nature économique : les impacts les plus quantifiables

Les pertes économiques causées par les espèces envahissantes sont quantifiables, et estimées à 336 milliards de dollars chaque année à l'échelle mondiale (PIMENTEL *et al.* 2001). L'impact de ces espèces sur l'écosystème colonisé ou sur la biodiversité est plus difficile à estimer mais peut tout de même être quantifié.

PIMENTEL *et al.* (2005) ont par exemple estimé les pertes économiques dues au rat *Rattus rattus* aux Etats-Unis d'Amérique. Ce rongeur a été introduit depuis l'Europe, apporté par bateaux il y a plusieurs siècles. Il s'est ensuite dispersé à travers toute l'Amérique du Nord et cause des dommages aux cultures et aux réserves de grains. Une population estimée de 250 millions de rats serait présente dans les zones urbaines et périurbaines des Etats-Unis. Chaque rat adulte occasionnerait 15 dollars de perte annuelle par la consommation et la dégradation de grain ainsi que la destruction de matériel. Par an, cela causerait près de 19 milliards de dollars de pertes économiques. De plus, les rats dénudent les câbles électriques causant des incendies ; ils polluent les réserves de denrées alimentaires et ils sont vecteurs de maladies telles que la leptospirose et la salmonellose. Afin de lutter contre cette espèce envahissante, des mangoustes originaires d'Inde (*Herpestes auro punctatus*) ont été introduites, d'abord en Jamaïque puis à Porto Rico et à Hawaï. En effet, dans leur milieu d'origine, les mangoustes sont des prédateurs efficaces des rats asiatiques (*Rattus norvegicus*) ; pourtant, elles ne sont pas prédatrices des rats européens. Dans les îles où elles ont été introduites, les mangoustes se sont attaquées à des espèces d'oiseaux nichant au sol, à des populations d'amphibiens et de reptiles dont certaines espèces sont désormais éteintes, et font des ravages dans les élevages de poulets. De plus, l'espèce est vecteur et réservoir de la rage et de la leptospirose. Au final, cette espèce cause 50 millions de dollars de dégâts par an.

L'introduction volontaire de la mangouste dans plusieurs îles atlantiques et pacifiques illustre un point que MOUTOU et PASTORET (2010) ont mis en lumière : qualifier une espèce d'envahissante dépend du regard de celui qui cherche à la classer. Si c'est un acteur du déplacement de l'espèce, il peut concevoir son action sous l'angle d'un enrichissement biologique du milieu sans la penser susceptible de causer un impact négatif ; si c'est son voisin, il pourrait y voir une espèce exogène menaçante pour l'écosystème en place et risquant de provoquer un impact négatif sur celui-ci. L'impact d'une espèce peut aussi être interprété de manière subjective : si l'espèce a un impact attendu (réguler une

population envahissante) mais montre des impacts collatéraux économiques ou écologiques non attendus, ils pourront être minimisés face au gain obtenu dans le cadre d'une approche coûts-bénéfices.

ii) Impacts écologiques : des conséquences néfastes variées sur les écosystèmes

Une espèce arrivant dans un nouveau milieu peut y introduire d'autres organismes, qui ont voyagé avec elle, notamment des microbes dont elle est porteuse. Ces parasites, bactéries ou virus vont eux aussi se répandre dans l'environnement, et le coloniser. Ils vont être mis au contact des espèces natives, qui n'ont peut-être jamais rencontré de tels organismes. Des microbes dont l'espèce allochtone est le réservoir peuvent se montrer pathogènes pour des espèces natives. On peut citer l'exemple des écureuils gris *Sciurus carolinensis* (envahissants) et des écureuils roux *Sciurus vulgaris* (natifs) en Angleterre : l'écureuil gris est porteur sain d'un *Parapoxvirus*, qui est symptomatique chez l'écureuil roux et fatal dans la plupart des cas (PRENTER *et al.*, 2004).

Les espèces envahissantes sont aussi accusées d'être responsables du déclin de certaines populations natives, voire dans quelques cas de l'extinction d'espèces animales. En effet, l'arrivée dans un environnement d'une espèce envahissante peut être concomitante au déclin de certaines populations d'espèces natives de cet environnement. WILCOVE *et al.* (1998) désignaient clairement les espèces envahissantes comme étant responsables de l'extinction de nombreuses espèces, et représentant une des principales menaces pour la biodiversité (au premier rang desquelles la diminution des habitats qui menace 85 % des espèces classées « en danger », suivie par les espèces envahissantes menaçant environ 50 % de ces espèces). Leur étude repose sur l'analyse de 2490 espèces menacées aux Etats-Unis d'Amérique, dont 930 espèces seraient menacées par des espèces envahissantes. Cependant, cette étude a été menée en milieu insulaire, et cette généralisation n'est pas acceptée de toute la communauté scientifique.

GUREVITCH et PADILLA (2004) ont creusé cette idée. En se reportant à la cause d'extinction de nombreuses espèces et aux causes supposées du déclin des populations citées par WILCOVE *et al.* (1998), il semblerait que le rôle des espèces envahissantes soit plus limité. Dire que les espèces envahissantes sont la cause principale d'extinction serait abusif : les espèces menacées par des espèces envahissantes subissent d'autres menaces, et aucun cas n'a été rapporté d'espèce menacée uniquement par une espèce envahissante, et dont la coexistence aurait conduit à une extinction. De plus, le bouleversement d'un milieu serait favorable aux invasions mais serait aussi la cause d'une diminution des populations natives, sans qu'il y ait forcément de lien entre les espèces envahissantes et les espèces natives. Les extinctions sont finalement rares, et ont pour origines des causes multiples.

En réaction à la parution de GUREVITCH et PADILLA (2004), CLAVERO et GARCIA-BERTHOU (2005) annoncent que, en se basant sur la liste rouge de l'UICN, les espèces envahissantes sont la cause principale d'extinction chez les oiseaux, et la seconde cause d'extinction chez les poissons nord-américains, les poissons du monde et les mammifères.

Selon les exemples étudiés, les espèces envahissantes ont donc un rôle plus ou moins important dans les phénomènes d'extinction. Leur poids est à nuancer selon les milieux et les espèces étudiées, mais il semblerait que les processus d'invasion soient pour partie liés à des phénomènes d'extinction et qu'ils présentent une menace réelle pour la biodiversité.

iii) Risques pour la santé publique

MOUTOU et PASTORET (2010) attirent notre attention sur un autre point : selon eux, la notion de santé publique doit être mise au centre des discussions. Une espèce n'ayant aucun impact écologique et ne causant pas de pertes économiques, si elle comporte un risque pour la santé publique, doit tout de même être qualifiée d'espèce envahissante. En effet, les autorités n'auront pas la même attitude face à une espèce étrangère banale et face à une espèce jugée envahissante. Des plans de lutte seront mis en place, à des échelles variées, mais pouvant aboutir jusqu'à l'éradication de l'espèce envahissante du territoire national (exemple des ragondins *Myocastor coypus*, qui ont été exterminés au Royaume Uni). La définition proposée par MOUTOU et PASTORET concernant les espèces envahissantes est la suivante :

« Espèce étrangère qui atteint le stade final du processus d'invasion et qui possède la capacité de diffuser. On y associe un fort impact négatif sur la biodiversité locale, le fonctionnement des écosystèmes concernés, les paramètres socio-économiques dont l'élevage et donc la santé animale et enfin la santé publique dans les régions concernées. »

Dans cette définition, l'impact de l'espèce demeure un critère majeur de sa classification en tant qu'espèce « envahissante ». Que ce soit en termes de santé publique ou de santé animale dans les élevages, les espèces étrangères doivent être considérées avec méfiance et il ne faut pas hésiter à étudier leur impact (présent ou éventuellement possible dans le futur) afin de ne pas sous-estimer les conséquences de leur développement. Une espèce végétale cause en ce moment d'importants problèmes de santé publique en France : il s'agit de l'ambrosie *Ambrosia artemisiifolia* originaire d'Amérique du Nord et introduite en France au XVIII^e siècle. Elle ne s'est vraiment développée qu'un siècle plus tard, et aujourd'hui elle est naturalisée. Dans une large partie Sud de la France, elle cause d'importants troubles de santé publique : son pollen est allergisant et dans certains départements jusqu'à 20 % de la population souffrent d'allergies respiratoires, parfois sévères. D'autre part, cette plante résiste à de nombreux herbicides, et son désherbage est

donc extrêmement difficile (DESSAINT *et al.*, 2005). Cette plante ne semble pas causer d'autres dommages écologiques, et ne présente pas une menace pour les activités humaines : pourtant, son impact indiscutable et important sur la santé publique justifie totalement les mesures entreprises pour réguler sa population dans les zones où elle est présente.

iv) Variation de l'impact d'une espèce envahissante dans le temps et mise en question de ce caractère dans la définition d'espèce envahissante

Les estimations des pertes économiques et écologiques causées par les espèces envahissantes sont établies à un instant donné, en étudiant le phénomène d'invasion depuis son début mais sans aucune donnée sur les impacts futurs. Une espèce ayant entamé depuis plusieurs dizaines d'années un processus d'invasion aura pu causer de plus grandes pertes économiques et écologiques qu'une espèce n'étant qu'au début du processus d'invasion : pourtant, ces deux espèces peuvent être envahissantes.

STRAYER *et al.* (2006) se sont interrogés sur les effets à long terme des processus d'invasion. Les impacts de tels phénomènes sont le plus souvent mesurés au début du processus et sans étude complémentaire sur la durée. Pourtant, les conséquences écologiques d'une invasion sur les populations locales peuvent s'avérer désastreuses au début d'une invasion, et par contraste, au bout de quelques décennies aboutir à une situation inverse avec un développement et un renforcement des populations initialement touchées. Cette situation a été observée au Texas (Etats-Unis d'Amérique), avec, initialement, une forte réduction des populations de fourmis locales suite à l'invasion par des fourmis de feu *Solenopsis invicta* et un recouvrement des densités originelles 12 ans après le début du processus (MORRISON, 2002). Ce constat montre donc l'importance de séparer les effets immédiats et ponctuels d'avec les effets chroniques ou à long terme d'une invasion.

Certains auteurs, comme STRAYER *et al.* (2006) remettent donc en question le critère de mesure de l'impact d'une espèce sur un milieu pour la définir comme envahissante. De même, VALERY *et al.* (2008) soulignent le fait que l'impact d'une espèce sur le milieu colonisé (impact écologique ou économique, voire en santé publique) est une conséquence de l'invasion, et non une caractéristique de l'invasion elle-même. L'impact de l'invasion dépend également du milieu qui est envahi, et n'est donc pas un critère propre à l'espèce envahissante. En fonction de l'écosystème qu'une même espèce peut coloniser, son impact ne sera pas le même. Selon ces auteurs, le critère d'impact est injustifié pour définir une espèce envahissante.

Plus généralement, l'impact économique ou écologique d'une espèce envahissante sur l'environnement qu'elle envahit varie dans le temps, et sa mesure instantanée n'a qu'une valeur relative : le critère d'impact, considéré isolément, ne paraît donc pas pertinent pour qualifier une espèce d'envahissante.

e. L'espèce envahissante doit-elle être étrangère au milieu qu'elle colonise ?

En 2008, un groupe de chercheurs majoritairement français se sont penchés sur la question suivante : pour qu'une espèce soit qualifiée d'envahissante, doit-elle être non native de l'environnement qu'elle colonise ? Cette question qui oppose les membres de la communauté scientifique, peut être reformulée ainsi : une espèce peut-elle devenir envahissante dans son environnement naturel propre, c'est-à-dire sans franchir de barrière biogéographique ? VALERY *et al.* (2008) appellent ce critère le « critère géographique », et s'opposent à des auteurs comme RICHARDSON *et al.* (2000) ou COLAUTTI et MACISAAC (2004) qui considèrent que la première étape d'un processus d'invasion est, pour l'espèce concernée, de franchir une barrière biogéographique qui lui permet de se trouver au contact de milieux auxquels elle n'avait pas accès avant. Souvent, c'est grâce à des activités humaines que cette barrière est franchie.

Pourtant, VALERY *et al.* (2008) proposent que ce critère ne soit pas nécessaire à une espèce pour être qualifiée d'envahissante. Selon eux, **une invasion biologique se produit dans le cadre d'une compétition interspécifique qui traduit la supériorité d'une espèce (dite envahissante) sur les autres espèces partageant un mode de vie et une utilisation des ressources du milieu similaires.** La manière dont l'espèce envahissante est mise au contact des autres espèces du milieu n'a pas d'importance : cela peut se produire avec l'introduction dans un milieu d'une espèce non indigène ou lors d'un remaniement profond d'un environnement qui provoque une modification des ressources et de leur accessibilité (créant un nouvel environnement). L'occurrence d'un événement fondateur constituerait la clé de voûte du processus d'invasion. Il s'agit soit d'une introduction (un déplacement de quelques individus d'une espèce dans un milieu qui leur est inconnu) soit d'un bouleversement dans un écosystème, suffisamment important pour remettre en question les relations interspécifiques et l'exploitation des ressources. L'existence nécessaire de cet événement fondateur permet de distinguer formellement le processus d'extension de l'aire de présence naturelle d'une espèce (sans événement fondateur) et un processus d'invasion d'une espèce de son propre milieu (suite à un bouleversement profond de ce dernier).

f. Choix d'une définition de référence pour ce travail

Pour ma part, je rejoins l'avis de VALERY *et al.* (2008) selon lequel l'impact d'une espèce sur l'environnement qu'elle envahit n'est pas suffisant pour en faire une espèce envahissante. En effet, il s'agit bien d'une conséquence du processus d'invasion, difficile à mesurer objectivement et quantitativement. L'expression « population dominante », employée par VALERY *et al.* (2008) me semble adaptée à la définition de l'évolution d'une espèce envahissante dans un milieu donné, illustrant l'avantage compétitif de cette espèce par rapport aux autres espèces proches dans le milieu colonisé, et sans ajouter de connotations économiques ou subjectives. Le plus souvent, le processus d'invasion débute par le franchissement d'une barrière biogéographique par l'espèce envahissante, ce qui lui permet d'occuper de nouveaux milieux, distincts de son aire de répartition naturelle. Cette étape est souvent médiée par l'homme, *via* des transferts volontaires ou des déplacements involontaires d'espèces. Pourtant, dans certains cas ce sont des bouleversements importants du milieu naturel de l'espèce, au sein de son aire de répartition naturelle, qui permettent la formation d'un nouveau milieu, et rendent possible un processus d'invasion initié par une espèce native de ce milieu.

Dans cette thèse, je prendrai donc comme référence la définition d'espèce envahissante posée par VALERY *et al.* en 2008 :

« Une invasion biologique consiste en l'acquisition par une espèce d'un avantage compétitif suite à la disparition d'un obstacle naturel à sa prolifération, ce qui lui permet de se répandre rapidement et de conquérir de nouvelles aires au sein d'un écosystème dans lequel elle devient une population dominante. »

g. Elargissement du consensus

Le terme d'espèce envahissante n'est pas le seul à être remis en question. D'autres adjectifs, tels qu'espèce « exotique », espèce « étrangère », espèce « naturalisée », espèce « accidentelle », ont eux aussi besoin d'être clarifiés. Les définitions données par MOUTOU et PASTORET (2010), par OCCHIPINTI-AMBROGI et GALIL (2004) et par WILLIAMSON et FITTER (1996) seront prises comme références dans cette thèse, et sont présentées dans le Tableau 1. Des définitions tirées du *International Dictionary of Medicine and Biology* (1986) complètent ce tableau. Toutes ces définitions ne sont pas mutuellement exclusives : une espèce peut être exotique et envahissante, ou naturalisée et envahissante. D'autre part, ces

classifications sont régulièrement actualisées : dans un milieu donné, une espèce exotique étrangère peut devenir une espèce naturalisée, et des espèces présentes initialement dans un milieu qui en disparaissent voient leur aire de répartition naturelle se modifier.

Tableau 1 : Liste des significations données à différents termes se rapportant aux processus d'invasion

<p>Espèce exotique MOUTOU et PASTORET (2010)</p>	<p>Synonyme d'espèce étrangère (en anglais « <i>alien</i> »), d'allochtone. Espèce qui n'est pas native d'une région et qui a été introduite dans cette région le plus souvent par des activités humaines.</p>
<p>Espèce native OCCHIPINTI-AMBROGI et GALIL (2004)</p>	<p>Synonyme d'espèce autochtone. Espèce présente dans son aire de répartition naturelle, connue ou acceptée.</p>
<p>Espèce accidentelle MOUTOU et PASTORET (2010)</p>	<p>Espèce étrangère dont la présence pérenne dans une région repose sur sa réintroduction répétée liée à des activités humaines.</p>
<p>Espèce naturalisée MOUTOU et PASTORET (2010)</p>	<p>Espèce étrangère qui forme des populations pérennes, se reproduisant en nature et capable de se maintenir sans intervention ultérieure humaine.</p>
<p>Espèce introduite WILLIAMSON et FTTER (1996)</p>	<p>Espèce que l'on trouve dans la nature, par exemple population férale, accidentelle ou après le débarquement d'un moyen de transport.</p>
<p>Espèce établie WILLIAMSON et FTTER (1996)</p>	<p>Espèce ayant une population stable et autonome, qui est naturalisée dans le milieu et qui se reproduit avec succès dans ce milieu.</p>
<p>Aire de répartition naturelle International Dictionary of Medicine and Biology (1986)</p>	<p>Ensemble des habitats qu'une espèce particulière, un groupe ou un organisme, occupe de manière habituelle.</p>
<p>Événement fondateur International Dictionary of Medicine and Biology (1986)</p>	<p>Phénomène ayant lieu quand une population est créée à partir d'un petit échantillon de la population totale d'une espèce, parfois une poignée d'individus (les individus fondateurs).</p>

2) Schématisation des processus d'invasion : vers la compréhension d'un processus complexe

Afin de mieux cerner le concept d'espèce envahissante et approfondir la compréhension des processus d'invasion biologique, plusieurs modèles ont été proposés. Ils constituent le principal support dynamique des discussions que partage la communauté scientifique, leur pertinence ayant été remise en question à maintes reprises. J'en présenterai ici quelques-uns afin de définir les étapes communément admises de ce processus.

WILLIAMSON (1996) a proposé le premier un modèle en identifiant 4 étapes majeures dans les processus d'invasion :

- l'arrivée et l'établissement : il s'agit de l'introduction des individus d'une espèce animale dans un milieu qui leur est étranger, le plus souvent suite au franchissement d'une barrière qui les contenait dans leur aire de répartition naturelle, puis la création, à partir de ces individus, d'une population ;
- la dispersion : les individus introduits et leurs descendants se dispersent et s'adaptent à leur nouvel environnement, ils commencent à créer une population qui se renouvelle d'elle-même ;
- le point d'équilibre et les effets : les individus introduits et leurs descendants ont colonisé tout le milieu et forment une population stable, parfois au détriment des populations locales ;
- les implications de l'invasion : l'étude des processus d'invasion apporte beaucoup d'information sur la structure des écosystèmes et les interactions qui y ont lieu, et permettent de prédire les risques en cas d'introduction d'une espèce dans un milieu donné.

Chacune de ces étapes ont été découpées en sous étapes, dont les explications sont données dans le Tableau 2. Il s'agit pour chaque point du modèle conceptuel d'énoncer des règles ou des lois qui se retrouvent dans la majorité des processus d'invasion. Au total, WILLIAMSON (1996) énonce 10 règles qui s'appliquent à ces processus, et permettent d'en comprendre les fondements. La dernière étape (implication des processus d'invasion) est plus une réflexion sur l'intérêt qu'ont les scientifiques à étudier ces processus. Il n'y a au total que trois étapes que les espèces doivent franchir pour réussir leur invasion.

Selon WILLIAMSON (1996), les processus d'invasion sont plutôt rares, et les espèces qui réussissent à atteindre la fin d'un tel processus sont encore plus rares. En effet, seuls 10 % des individus d'une étape réussissent à atteindre la suivante. Par exemple, seulement 10 % des individus introduits s'établissent et 10 % des individus établis deviennent envahissants. Cette loi est nommée « loi des 10 % » a été établie par HOLDGATE *et al.* (1986). Afin de compléter cette loi, WILLIAMSON (1989) calcule un écart type à cette règle allant de 5 % à 20 %, en se basant sur l'étude de divers processus d'invasion documentés.

Tableau 2 : Détail des étapes du processus d'invasion biologique selon WILLIAMSON (1996)

CFP signifie Conceptual Framework Point, soit étape du modèle proposé.

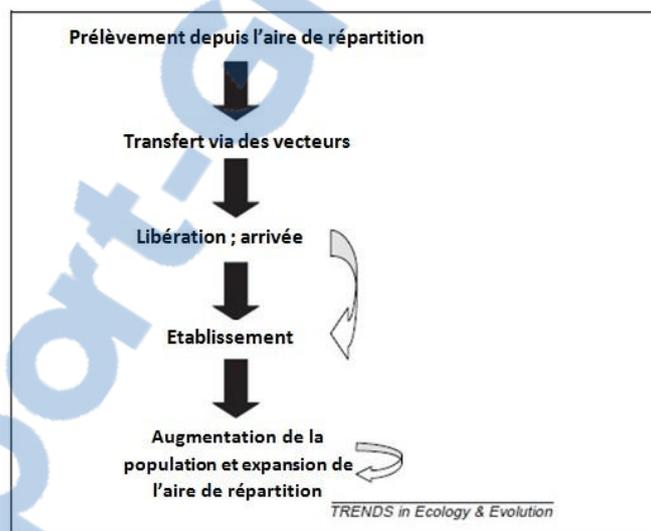
A Arrivée et établissement	
CFP 0	La majorité des arrivées se fait via des importations humaines, même si des arrivées naturelles peuvent avoir lieu.
CFP 1	La majorité des invasions échouent; seulement un nombre limité d'espèces réussissent (loi des 10%).
CFP 2	La pression d'invasion (ou pression en propagules) est une variable importante, les invasions ont souvent lieu dans des habitats accessibles par des espèces capables d'être transportées.
CFP 3	Tout les milieux peuvent être envahis, peut être que certains sont plus susceptibles que d'autres à être envahis.
CFP 4	Ce qui est <i>a priori</i> évident est souvent hors de propos en ce qui concerne le succès des invasions. Les facteurs à considérer sont : le taux de renouvellement naturel intrinsèque (<i>r</i>) de l'espèce, l'abondance dans l'habitat d'origine, l'isolation taxonomique, l'adaptation aux conditions climatiques et à l'habitat, la présence de niches écologiques vacantes.
B Dispersion	
CFP 5	La dispersion peut se faire à n'importe quelle vitesse, dans n'importe quelle direction; dans des cas analysés ou dans des prédictions basées sur des estimation de <i>r</i> (taux de renouvellement naturel intrinsèque) ou <i>D</i> (coefficient de diffusion), ou parfois plus rapidement encore.
C Equilibre et effets	
CFP 6	La majorité des espèces envahissantes ont des conséquences mineures (loi des 10%).
CFP 7	Lors de conséquences majeures, on trouve : - comme effets : diminution de populations natives, extinction d'espèce, restructuration de l'écosystème. - comme mécanismes : introduction d'ennemis (action verticale sur la chaîne alimentaire, prédation), compétition, amensalisme.
CFP 8	Des facteurs génétiques déterminent si une espèce deviendra envahissante ou non; les facteurs génétiques affectent les événements en début d'invasion; l'espèce peut évoluer après l'invasion.
D Implications	
CFP 9	Les invasions apportent des informations sur les structures des milieux et la force des interactions dans ce milieu (et <i>vice-versa</i>).
CFP 10	Les études des processus d'invasions sont pertinentes afin de juger du risque d'introduire de nouvelles espèces ou de nouveaux génotypes, l'échappement d'espèces d'OGM et le succès ainsi que les conséquences du contrôle biologique.

SHEA et CHESSON (2002) schématisent de manière très simple les trois différentes étapes d'une invasion biologique que sont le transport, l'établissement de la population et sa dispersion consécutive à une phase de croissance. Cette dernière étape dépend de 3 facteurs : les ressources, les ennemis naturels et l'environnement physique. Le potentiel invasif d'une espèce sera fonction de l'équilibre (variabilité spatio-temporelle) des relations entre ces trois facteurs (incluant les espèces natives) et de la réponse apportée face à ce

contexte spécifique. Cette schématisation reprend donc les principales lignes du tableau (Tableau 2) de WILLIAMSON (1996), mais s'exonère de toutes les lois énoncées par ce dernier. De plus, une modélisation par figure est choisie, qui sera la schématisation la plus reprise par la suite, car elle permet une présentation la plus lisible possible des diverses étapes de ce processus.

LOCKWOOD *et al.* (2005) ont proposé un modèle simple du processus d'invasion (Figure 1) constitué d'une succession d'étapes que toute espèce doit franchir pour devenir envahissante. Après le départ de l'aire de répartition naturelle, les individus sont transportés (le plus souvent par des vecteurs humains) avant d'être libérés dans un nouveau milieu où ils s'établissent. S'ensuit une dernière étape qui consiste en l'installation d'une population stable et autonome. L'intérêt de ce modèle est d'insister sur les étapes qui précèdent l'introduction des individus dans le nouveau milieu et de présenter de manière visuelle les processus d'invasion comme une succession d'étapes.

Figure 1 : Modèle proposé par LOCKWOOD *et al.* (2005)

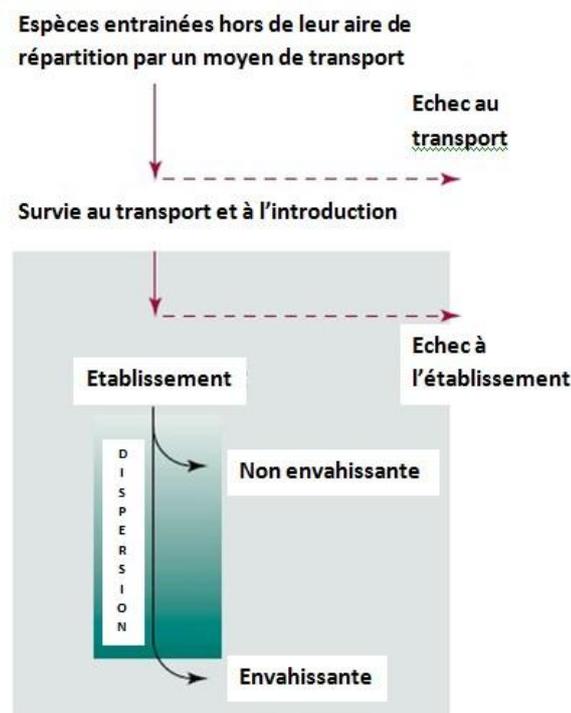


Ce modèle schématise les étapes successives d'un processus d'invasion; l'espèce concernée doit franchir les transitions entre chaque étapes (flèches noires). Les flèches blanches symbolisent la pression en propagules, qui favorise l'établissement, l'expansion et la dispersion de la population.

KOLAR et LODGE (2001) ont représenté les principales étapes d'une invasion sur un schéma simplifié (Figure 2) qui a largement été repris, complété et modifié par d'autres auteurs. Il présente l'avantage d'être remarquablement concis, évitant l'écueil du dogmatisme reproché à Williamson (1996) qui corsetait le processus dans un cadre par trop rigide (énoncé de trop nombreuses règles). De manière complémentaire aux modélisations précédentes, celle-ci indique à partir de quelle étape du processus une espèce est qualifiée

d'envahissante. De plus, les flèches latérales rouges représentent les échecs dans le processus d'invasion, qui sont au final plus nombreux que les réussites. L'encadré gris symbolise le milieu colonisé, et regroupe les étapes qui ont lieu une fois les individus introduits.

Figure 2 : Modèle proposé par KOLAR et LODGE (2001).



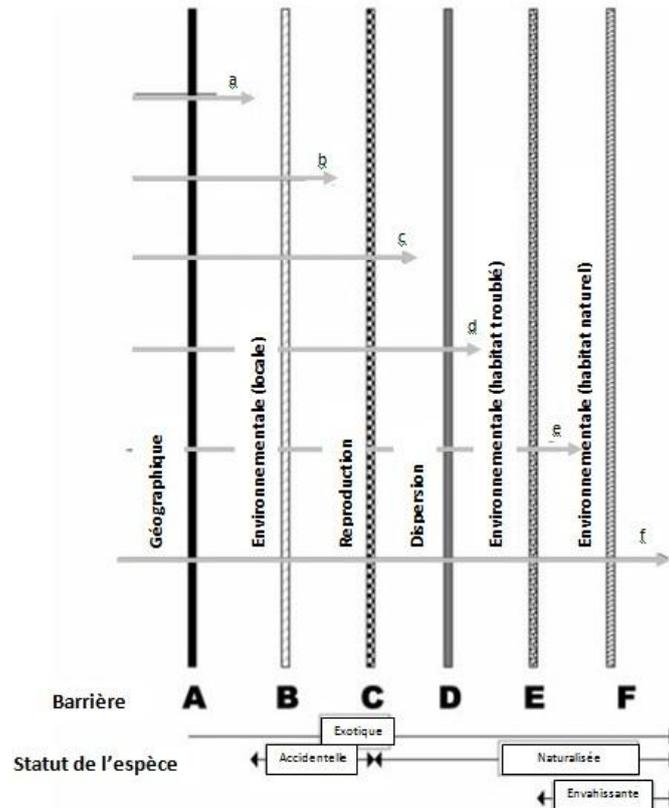
Il schématisant les étapes d'un processus d'invasion, en intégrant les échecs possibles (flèches pointillées rouges) et en identifiant les étapes ayant lieu après l'introduction de l'espèce dans un nouveau milieu (cadre gris).

RICHARDSON *et al.* (2000) ont proposé un schéma (Figure 3) construit sur le concept de barrière que l'espèce doit franchir pour parvenir à l'étape suivante du processus d'invasion. Les barrières y sont symbolisées par des lettres capitales, à savoir successivement, les barrières géographiques (qui maintiennent en partie les espèces dans leur aire de répartition naturelle), les barrières environnementales au site d'arrivée (facteurs biotiques et abiotiques), la barrière de la reproduction dans le nouveau milieu, la barrière de la dispersion locale ou régionale, les barrières environnementales du milieu s'il est modifié par l'homme (ce qui favorise les phénomènes d'invasion) et enfin les barrières environnementales du milieu s'il est naturel, c'est à dire non modifié par l'homme. L'espèce qui franchit ces barrières ne le fait pas de manière définitive : la même barrière peut resurgir

suite à des modifications de son environnement. Par exemple, des variations climatiques peuvent engendrer de nouvelles barrières qui pourraient mener à l'extinction locale ou régionale d'une espèce autochtone ou rendre plus facile la survie d'une espèce allochtone ainsi que sa dispersion. Les auteurs notent qu'il peut être délicat de savoir si une espèce a déjà franchi l'une ou l'autre de ces frontières (exemple sur sur la figure 3: non envahissant « c » et « d » ou envahissant « e » ou « f »).

La segmentation conceptuelle du processus d'invasion en étapes chronologiques délimitées par des barrières est une schématisation pertinente, que l'on retrouve dans d'autres publications. Ce modèle a été construit à partir de l'observation d'invasions végétales, mais il reste vrai pour les processus impliquant des espèces animales à cette échelle de généralisation : elles sont confrontées aux mêmes barrières, mais mettent au point des stratégies différentes pour les franchir.

Figure 3 : Modèle proposé par RICHARDSON *et al.* (2000) représentant de manière schématique le processus d'invasion biologique avec les barrières les plus importantes limitant la dispersion d'une plante introduite dans un nouveau milieu.

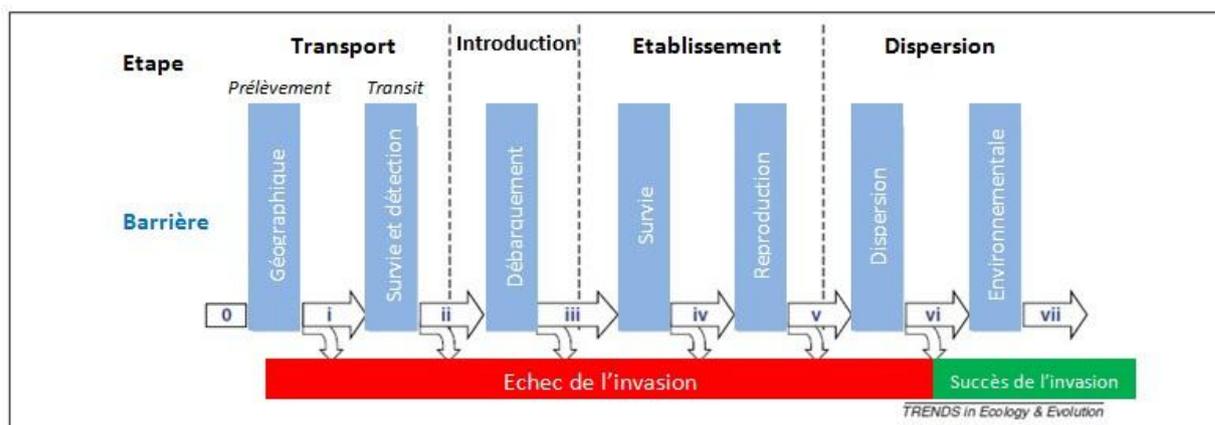


Ces barrières sont :

- **A** : barrières géographiques majeures (intercontinentales ou intracontinentales, échelle approximative : >100km)
 - **B** : barrières environnementales (biotiques et abiotiques) au site d'introduction
 - **C** : barrière de reproduction
 - **D** : barrières à la dispersion locale/régionale
 - **E** : barrières environnementales (milieux modifiés par l'homme ou dominés par des espèces étrangères)
 - **F** : barrières environnementales dans un milieu naturel ou semi-naturel
- Les flèches a à f indiquent le chemin suivi par l'espèce pour passer d'une étape à une autre.

Le modèle le plus complet du processus d'invasion nous est proposé par CHAPPLE *et al.* (2012). Les grandes étapes du processus (transport, introduction, établissement, dispersion) sont découpées en sous-étapes représentant chacune le franchissement d'une barrière (Figure 4) et les échecs dans le processus sont représentés. Ce schéma est complété par le Tableau 3 récapitulant les étapes permettant à une espèce de devenir envahissante. Il peut être mis en parallèle avec les travaux précurseurs de WILLIAMSON (1996) dans le domaine de la modélisation du processus d'invasion biologique.

Figure 4: Schéma proposé par CHAPPLE *et al.* (2012) pour présenter les étapes du processus d'invasion d'une espèce ayant été introduite accidentellement dans un nouveau milieu



Aperçu du processus d'invasion d'une espèce introduite de manière accidentelle.

« Notre schéma suit le modèle unifié concernant les processus d'invasion biologique développé par Blackburn *et al.* mais avec un intérêt spécifique porté à l'introduction accidentelle. Le processus d'invasion englobe une série d'étapes successives (transport, introduction, établissement et dispersion) que le passager clandestin doit traverser pour devenir un envahisseur. Chaque étape contient une ou plusieurs barrières qui doivent être franchies pour passer à l'étape suivante. Les espèces envahissantes sont celles qui ont négocié avec succès leur chemin à travers chaque étape et/ou barrière et qui se dispersent à travers la région où elles ont été introduites. Les flèches indiquent la progression des individus à travers le processus d'invasion et les chiffres romains détaillent les étapes spécifiques jusqu'au succès de l'invasion (voir tableau suivant). »

Tableau 3 : Détail des étapes qu'une espèce doit franchir pour devenir envahissante dans le cadre d'une espèce introduite accidentellement dans un nouveau milieu, d'après CHAPPLE *et al.* (2012)

Etape	Explications
0	Individus dans leur milieu naturel, qui n'ont pas rencontré de moyen de transport
i	Individus qui ont rejoint un moyen de transport et qui sont en route pour une destination plus éloignée que les limites de leur aire de répartition naturelle
ii	Individus dans un moyen de transport, ayant survécu au transit et atteignant la destination sans avoir été détectés
iii	Individus qui ont débarqué du moyen de transport et qui continuent à ne pas être détectés
iv	Individus capables de survivre et de se reproduire
v	Individus capables de survivre, de se reproduire et de maintenir une population autonome dans le nouveau milieu
vi	Population autonome où les individus sont capables de survivre et de se reproduire en dehors de l'aire de répartition naturelle originelle de l'espèce
vii	Espèce envahissante, dont les individus sont capables de se disperser, de survivre et de se reproduire dans de nombreux endroits à travers la région où ils ont été introduits

3) Quels caractères peuvent prédire le potentiel envahissant d'une espèce ?

L'un des principaux buts de la biologie des processus d'invasion est de prédire si une espèce peut potentiellement devenir envahissante ou non, une fois introduite dans un milieu donné. Ceci permettrait de prendre des mesures en tout début de processus afin de préserver des milieux naturels, prévenir des pertes économiques ou même diminuer une potentielle menace pour la santé publique. De nombreux critères ont été proposés depuis plus de 20 ans pour identifier les caractéristiques d'une espèce qui constitueraient des avantages sélectifs en cas d'introduction dans un nouveau milieu et seraient susceptibles d'en faire une espèce envahissante.

KOLAR et LODGE (2001) ont fait le point sur les avancées en biologie des invasions afin d'identifier des caractères prédictifs du potentiel invasif d'une espèce donnée. En compilant la bibliographie disponible, ils ont montré que les caractères définis comme prédisposant pour faire d'une espèce donnée une espèce envahissante sont dépendants du type d'espèce étudiée (mammifère, oiseau, poisson, plante), et ont quasiment tous été remis en question par d'autres études. Par exemple, le caractère migrateur d'un oiseau a été identifié comme étant une caractéristique favorisant une potentielle invasion ; pourtant, d'autres recherches ont réfuté cette théorie, en étudiant d'autres espèces animales, dans d'autres contextes écologiques. De même, KOLAR et LODGE (2001) ont avancé et justifié l'idée que l'aire de répartition naturelle joue un rôle prépondérant dans les capacités d'invasion d'une espèce qui dépendraient donc de la région d'origine. Cependant, une réponse à cette publication émise par GERLACH (2001) et s'appuyant sur les travaux de LONSDALE (1994), contredit cette théorie et affirme que ce critère n'est pas déterminant. Il serait donc extrêmement complexe de généraliser des observations faites sur des processus d'invasions avérés, car ces derniers semblent tous différents les uns des autres. Les chercheurs s'efforcent donc de trouver des points communs à toutes les espèces qui ont réussi des invasions biologiques. Cependant, leurs théories pourront toujours être mises en défaut par des contre-exemples parmi les nombreux processus d'invasion.

Les espèces qui ont naturellement une aire de répartition très large sont supposées être des envahisseurs potentiels plus efficaces que des espèces à aire de répartition étroite car liées à des écosystèmes très particuliers. Cette idée fait écho à une notion plus globale : les espèces abondantes et grégaires ont une aire de répartition géographique plus large que des espèces solitaires et à faibles effectifs (WILLIAMSON et FITTER, 1996). Ces dernières ont moins de facilités à conquérir de nouveaux territoires, étant freinées par leur mode de vie. Les espèces abondantes, vivant dans des milieux variés, supportant une densité de population importante dans un même écosystème et se reproduisant souvent rapidement,

sont supposées être mieux armées pour devenir des espèces envahissantes une fois introduites dans un nouvel environnement.

CHAPPLE *et al.* (2012) formulent l'hypothèse selon laquelle les espèces envahissantes seraient des espèces ayant dû faire face, au cours de leur histoire, à des modifications importantes de leur aire de répartition. A chaque bouleversement de leur milieu, elles ont été obligées de s'adapter rapidement à de nouvelles conditions de vie, ce qui a provoqué le développement de stratégies opportunistes et généralistes (exploitation de ressources trophiques diversifiées, habitat variés, grande tolérance thermique). Ces qualités constituent autant d'avantages qui leur confèrent une supériorité sur les espèces natives en cas d'introduction dans un nouveau milieu.

Ces caractères opportunistes et généralistes peuvent avoir été sélectionnés par l'homme dans le but de produire des espèces adaptées à l'élevage ou à l'agriculture. D'autres espèces ont pu être sélectionnées afin de survivre dans des conditions climatiques très variées, dans le but d'une commercialisation la plus large possible (par exemple des plantes horticoles sélectionnées pour pouvoir être vendues dans un maximum de pays différents). Importées sur d'autres continents, loin de leur aire de répartition naturelle, ces plantes ont donc été sélectionnées pour des caractères favorables au processus d'invasions, comme une adaptation à de fortes amplitudes thermiques, l'aptitude à se propager rapidement et en abondance (PERRINGS *et al.*, 2005).

a. La pression en propagules : un facteur principal de la réussite d'une invasion biologique

WILLIAMSON (1996), dans son ouvrage *Biological Invasion*, parlait d'un facteur qui semble jouer un rôle important dans la réussite d'une invasion : la pression en propagules. Il s'agit du nombre d'individus introduits dans un milieu, multiplié par le nombre des événements d'introduction. Il a été démontré que plus la pression en propagules est importante, plus l'espèce a des chances de s'établir dans le nouveau milieu et donc potentiellement de devenir envahissante (WILLIAMSON et FITTER, 1996). Cet effet fondateur mis à part, WILLIAMSON (1996) décrit les processus d'invasion comme étant hautement imprévisibles. Il serait donc, selon lui, peine perdue de rechercher des caractères qui puissent prédire la réussite ou l'échec d'un processus d'invasion biologique. Cela n'a pas empêché d'autres scientifiques d'explorer activement cette voie de recherche.

COLAUTTI *et al.* (2006) ont réalisé une méta-analyse sur plus de 1000 articles scientifiques publiés pour définir si les concepts développés en biologie des processus d'invasion étaient pertinents ou non. A partir de 242 publications finalement retenues,

traitant pour la majorité de plusieurs concepts de manière concomitante, 13 caractères supposés avoir un lien avec les capacités d'invasion d'une espèce ont été sélectionnés : « historique de l'invasion », « tolérance physiologique », « efficacité de consommation des ressources », « taille des individus », « taux de croissance individuel », « temps de génération », « succès de germination », « taille de la semence », « efficacité de la reproduction », « durée de la saison de reproduction », « reproduction asexuée », « utilisation d'une niche écologique vacante », effets des herbivores ou des prédateurs ». De même, 7 caractères qui évaluent la susceptibilité d'un milieu à être envahi ont été déterminés : « intensité de l'activité humaine », « intensité de perturbation du milieu », « accessibilité/qualité des ressources en nourriture », « accessibilité de la lumière », « biodiversité », « taille des populations d'espèces natives », « effet des herbivores ou des prédateurs ».

Pour chacun de ces 20 (soit 13 + 7) caractères, COLAUTTI *et al.* (2006) ont cherché des corrélations (positives ou négatives), entre capacité d'invasion pour une espèce et susceptibilité du milieu à être envahi. D'autre part, les auteurs ont relevé si la notion de pression en propagules apparaissait dans chacun des articles. Les résultats démontrent que seuls 3 des 13 caractères liés aux capacités d'invasion d'une espèce s'avèrent pertinents, à savoir le succès de la germination (spécifique aux plantes), la durée de la saison de reproduction et l'utilisation d'une niche écologique vacante. Deux des 7 caractères liés à la susceptibilité d'un milieu à subir une invasion ont finalement été concluants: perturbations dans le milieu, accessibilité et qualité des ressources en nourriture. La pression en propagules est un élément qui est fréquemment associé au succès d'une invasion et à la susceptibilité d'un habitat à être envahi, et ce avec une corrélation toujours positive. Aucune étude n'a pu montrer une relation négative entre pression en propagules et réussite d'un processus d'invasion.

Finalement, deux caractéristiques liées à l'espèce animale semblent conférer une prédisposition à l'invasion, et un seul caractère est capable de favoriser ce potentiel : c'est la pression en propagules. Cette conclusion a déjà été tirée pour certains oiseaux (plus il y a d'introductions et plus il y a d'individus relâchés par introduction, plus ils vont se montrer envahissants) et pour les plantes (des espèces à reproduction végétative ayant déjà eu un passé d'invasion sont plus susceptibles d'être invasives). LOCKWOOD *et al.* (2005) sont arrivés à cette même conclusion. Ils ont mis en avant la variabilité génétique pour expliquer l'importance d'une forte pression en propagules pour favoriser une invasion biologique. En effet, lors de l'introduction d'une espèce animale dans un nouveau milieu, il n'y a en règle générale qu'une poignée d'individus fondateurs qui sont mis au contact du nouvel environnement. Dans ces conditions, seule une faible variété génétique est souvent représentée, ce qui rend les processus d'adaptation moins efficaces dans ce contexte plus compétitif. Cependant, si la pression en propagules augmente, la variabilité génétique augmente aussi *a priori* (soit par des relâchés d'effectifs importants, soit par des relâchés

répétés de petits nombres d'animaux présentant au final une forte variabilité génétique) et accroît la probabilité d'établissement de l'espèce dans un nouvel environnement et donc son potentiel d'envahisseur.

Toutefois, COLAUTTI *et al.* (2006) ont mis en lumière un biais lié aux propagules. Les espèces qui sont délibérément introduites ne sont pas choisies aléatoirement au sein de toutes les espèces potentiellement invasives. Dans le cas d'introductions volontaires d'animaux (ou de plantes) dans un nouvel environnement, un tri est réalisé par sélection des individus qui sont introduits : c'est le biais des propagules. Même dans le cas d'introductions accidentelles, ce biais est toujours présent. On peut citer comme exemple les introductions accidentelles dans les grands lacs laurentiens : il s'agit d'animaux contenus dans les eaux des ballastes, qui sont originaires de quelques rares endroits dans le monde, donc non représentatifs de toute la faune océanique. Ces animaux proviennent des zones où les bateaux remplissent leur ballastes, donc des zones proches des côtes habitées : la moule zébrée *Dreissena polymorpha*, originaire de la région ponto-caspienne a ainsi été introduite dans les Grands Lacs canadiens dès 1988 (GRIGOROVICH *et al.*, 2003). Des espèces marines vivants dans les grands fonds n'ont quasiment aucune chance d'être transportées de cette manière et globalement les origines géographiques des bateaux à destination des Grands Lacs réduisent significativement le nombre d'espèces marines pouvant ainsi être transportées.

b. La théorie de réduction du nombre d'ennemis : une réelle cause de réussite des processus d'invasion ?

i) Description de l'ERH

L'une des théories qui tente d'expliquer le succès des espèces introduites dans un milieu qui leur est inconnu, leur établissement rapide voire leur caractère envahissant en peu de temps est nommée ERH pour « *ennemi release hypothesis* », soit « l'hypothèse de la perte des ennemis ». Ses bases ont été établies par MITCHELL et POWER (2003) et TORCHIN *et al.* (2003).

Différentes études ont montré que les individus envahissants sont non seulement globalement plus performants que les individus issus d'espèces natives proches, mais également que les individus de leur propre espèce, restés dans l'aire de répartition naturelle. L'ERH serait une explication de ce phénomène.

Cette théorie suggère qu'une fois arrivée dans un environnement inconnu, les quelques individus fondateurs de l'espèce qui ont été introduits subissent une diminution

importante de la pression en ennemis, incluant prédateurs, parasites et agents pathogènes. A l'échelle biogéographique, toute espèce introduite dans un nouvel environnement perd des espèces ennemies qui n'y sont pas présentes. Les prédateurs de l'espèce n'ont pas suivi les individus fondateurs et n'effectueront en conséquence aucune pression sur la population créée dans le nouveau milieu. De même, les parasites de l'espèce effectuent une pression moins importante sur les animaux déplacés : en effet, le faible nombre d'individus introduits ne suffit pas à importer dans le milieu colonisé la totalité des parasites de l'espèce présents dans son milieu d'origine. Tous les animaux introduits ne sont pas forcément parasités, et ceux qui le sont n'apportent pas avec eux l'intégralité des parasites qui peuvent affecter l'espèce dans son aire de répartition naturelle. D'autre part, une fois arrivés dans ce milieu inconnu, tous les éléments ne sont pas réunis pour permettre la survie, l'établissement et la reproduction de tous les parasites apportés par les animaux introduits. Pour ces ennemis, il y a aussi des pertes liées au transport et à l'établissement. Pour effectuer leur cycle de reproduction, les parasites ayant besoin d'intermédiaires précis ne les trouveront peut-être pas dans le nouveau milieu.

Un élément pouvant favoriser un parasite et rendre possible son implantation dans le nouvel environnement en suivant son espèce hôte est son mode de transmission. S'il s'agit d'une transmission verticale, non dépendante de la densité de population de l'hôte et souvent associée à une virulence modérée (donc favorisant la survie du parasite comme de l'hôte), le parasite aura de très fortes probabilités de continuer à infester l'hôte, quelle que soit la situation géographique et le changement de milieu. Cependant, en cas de transmission horizontale, il y a plus de risques que le parasite ne réussisse pas à s'implanter dans ce nouveau milieu, faute de vecteurs ou d'hôtes intermédiaires (PRENTER *et al.* 2004).

Au final, les individus introduits et leurs descendants sont soumis à une pression parasitaire et de prédation plus limitée. Cela peut constituer un avantage par rapport aux espèces locales qui sont quant à elles toujours soumises à leurs propres parasites et prédateurs. Ce principe s'applique aussi à des agents pathogènes comme des bactéries ou des virus. Il est remarquable que les individus d'espèces envahissantes soient souvent de plus grande taille que les individus de la même espèce demeurés dans leur milieu naturel d'origine. L'ERH pourrait en être désignée comme la cause : moins de prédateurs, de parasites et/ou d'agents pathogènes spécifiques serait associé à une croissance corporelle accrue. Ces individus de plus gros gabarit seraient en conséquence favorisés dans le milieu qu'ils envahissent car comparativement plus forts que les individus d'origine et donc plus compétitifs face aux espèces natives.

En approfondissant la notion d'ERH, on se rend compte qu'il y a deux types de perte d'ennemis, correspondant à deux catégories distinctes de prédateurs : ceux contre lesquels l'espèce a développé des techniques de défense et ceux qui ont un impact fort sur la population (absence de techniques de protection ou de défense). La diminution de la

pression de prédation peut donc survenir quand une espèce est fortement régulée par une ou plusieurs autres espèces prédatrices. En cas d'invasion, et donc de disparition de ces prédateurs, la forte pression de prédation exercée sur l'espèce jusqu'alors est levée: il s'agit de la « *regulatory release* » ou « perte d'une pression de régulation ». Celle-ci a un effet immédiat. *A contrario*, la perte de prédateurs contre lesquels l'espèce avait des techniques de défense a peu de conséquences (sauf si ces techniques de défense sont coûteuses en énergie ou en temps): c'est la « *compensatory release* » ou « perte de pression compensée ». Elle a un effet retardé, évolutif, et n'entre pas en jeu sur la courte durée nécessaire pour qu'une espèce devienne envahissante dans un milieu donné. La perte d'une espèce ennemie qui affectait fortement la croissance de l'espèce cible est donc un événement très avantageux pour les individus fondateurs, et ce notamment lors d'un processus d'invasion biologique (COLAUTTI *et al.*, 2004).

ii) *Importance du portage initial en parasites et ennemis microbiens*

En fonction de l'origine de l'espèce introduite, le taux de parasitisme (ou de portage des agents pathogènes) peut varier considérablement. Il est bien différent s'il s'agit d'introduction d'invertébrés *via* des eaux de ballastes ou des échappements d'oiseaux exotiques sélectionnés par l'homme. Dans le premier cas, les parasites vont survivre en fonction de l'état de la population qui les porte ; dans le second cas l'homme aura introduit des individus globalement « plus sains » voire éventuellement traités contre certaines maladies, donc ils ne seront porteurs que de très peu d'ennemis (hors prédateurs). Des hôtes fortement infectés par des parasites ou des agents pathogènes seront moins susceptibles de réussir leur installation dans un nouveau milieu et de devenir envahissants.

iii) *Remise en question de l'ERH : de la théorie aux preuves*

Cependant, si l'ERH semble tout à fait pertinente en théorie, COLAUTTI *et al.* (2004) ont cherché à vérifier cette hypothèse dans l'étude des espèces envahissantes. Ils nous mettent en garde contre les conclusions hâtives. L'ERH établit que l'espèce envahissante serait moins sensible à des ennemis natifs de l'environnement envahi que les espèces qui y sont déjà présentes. Pourtant, la population envahissante, souvent restreinte à l'origine et présentant une variabilité génétique limitée, et donc freinée dans ses processus d'adaptation, serait logiquement plus vulnérable face aux ennemis *sensu lato* déjà présents dans leur nouvel environnement. Cette objection, elle aussi théorique, remet en question le rôle de l'ERH dans le succès des processus d'invasion.

COLAUTTI *et al.* (2004) ont mis en évidence un autre point important : le même effort de prospection pour identifier de façon exhaustive les ennemis (parasites, agents pathogènes difficiles à identifier de manière complète et prédateurs) n'est pas fourni dans le cas d'une espèce envahissante implantée dans son nouveau milieu par rapport à celui consacré aux espèces natives dans leur aire de répartition habituelle. Peut-on alors vraiment dire qu'une espèce envahissante dans un nouveau milieu héberge moins de parasites que la même espèce dans son aire de répartition naturelle ? Les fondements de cette théorie sont-ils vraiment fiables ?

Afin de mettre fin à l'incertitude autour de l'existence de l'ERH, dont l'intérêt théorique n'est plus à démontrer mais dont les preuves de terrain demeurent discrètes, COLAUTTI *et al.* (2004) se sont demandé si l'ERH est réellement une des causes du succès d'un processus d'invasion. Ils ont regroupé 25 articles parus entre 1995 et 2004 qui parlent de l'ERH. Afin de vérifier la pertinence de ces études, ils ont relevé le nombre d'espèces hôtes (plantes ou animales) qui étaient étudiées. De plus, ils ont séparé les publications en deux catégories : les publications dites « biogéographiques », conduites à grande échelle, comparant des populations natives et introduites d'une même espèce, et les publications « communautaires », à l'échelle d'un écosystème, comparant les espèces natives et les espèces étrangères présentes dans le même environnement. Dans la première catégorie, il n'y avait pas de preuve déterminante que l'ERH joue un rôle important dans les processus d'invasion. Les études plus localisées démontraient plus facilement l'impact de l'ERH dans les processus invasifs, mais seulement dans des cas spécifiques (étude d'une seule plante native, comparée à une seule plante étrangère présente dans le milieu). Finalement, le rôle de l'ERH dans les processus d'invasion est difficile à généraliser, mais pourrait être important pour de rares d'espèces et dans des contextes particuliers.

c. La génétique comme explication des avantages évolutifs des espèces envahissantes

Comme envisagé précédemment, on ne peut considérer que les quelques individus d'une espèce qui sont introduits dans un nouveau milieu soient représentatifs de la population dont ils sont issus et puissent notamment présenter une variabilité génétique équivalente. Pourtant, placés dans un environnement qui leur est étranger, avec des ressources différentes qu'ils doivent rapidement apprendre à utiliser le plus efficacement possible, et mis au contact d'espèces concurrentes et d'agents pathogènes inconnus, ces individus introduits doivent relever de nombreux défis adaptatifs dans les quelques mois qui suivent leur introduction. Ils doivent être capables d'une adaptation phénotypique relativement rapide (sur quelques générations), et la pauvreté génétique de la population introduite joue alors en leur défaveur.

Cette situation que nous allons étudier par la suite est *a priori* la plus probable, et la plus fréquente. Cependant, il arrive que le hasard des prélèvements d'individus fondateurs dans une population donnée soit représentative (ou quasiment représentative) de la variabilité génétique de toute l'espèce. De plus, dans d'autres cas, ces individus sont introduits dans un nouveau milieu, mais avec des conditions biotiques et abiotiques relativement proches de celles de leur milieu d'origine : la pression d'adaptation sera donc relativement limitée et la sélection naturelle faible sur les caractères adaptatifs. Enfin, il peut arriver que des individus sélectionnés par l'homme afin d'être adaptés à des conditions biotiques différentes de leur habitat naturel, soient relâchés (accidentellement ou volontairement) dans un milieu proche de celui dans lequel ils étaient maintenus captifs : en dépit de leur faible variabilité génétique, l'établissement de ces individus et la création d'une population férale stable et autonome pouvant se montrer envahissante par la suite sont favorisés dans un milieu auquel ils sont déjà adaptés. A long terme, une population descendant entièrement de rares individus fondateurs, ou d'individus fondateurs n'ayant apporté qu'une faible variabilité génétique à l'origine, se trouvera sans doute freinée dans son expansion par les conséquences de la consanguinité, mais dans un premier temps ce n'est pas forcément un élément qui défavorise le processus d'invasion.

Si les individus introduits proviennent d'une population captive, élevée par l'homme, ils ont pu faire l'objet d'une sélection ciblée pour produire des animaux plus performants (selon les critères recherchés). Ces accouplements dirigés aboutissent à une amélioration de l'espèce pour l'usage qu'on en fait, mais a souvent pour conséquence un appauvrissement génétique relatif car la variabilité génétique est volontairement limitée sur certains critères choisis (homozygotie pour certains marqueurs génétiques). Si de tels animaux s'échappent des zones d'élevage et regagnent un milieu naturel (qui leur est inconnu), ils formeront une population dite férale (population sauvage issue d'animaux captifs plus ou moins domestiqués) qui présentera *a priori* un patrimoine génétique plus pauvre car les variations individuelles seront extrêmement réduites (on parle de dérive génétique). Ils sont alors mis en concurrence avec des espèces natives, ayant pour elles l'avantage d'une variabilité génétique importante. A l'échelle de l'organisme, la faible variété génétique est aussi un inconvénient : les animaux introduits sont mis au contact de nouveaux agents pathogènes macroscopiques (parasites) ou microscopiques (virus et bactéries) vis-à-vis desquels leur organisme est naïf sur le plan immunologique. La diminution de la variabilité des systèmes de défense, par exemple les sites de reconnaissance du CMH (ayant une origine génétique marquée), joue en défaveur des nouveaux venus (COLAUTTI *et al.*, 2004).

Les caractéristiques génétiques d'une espèce ont un impact puissant sur la capacité de l'espèce à étendre son aire de répartition (LEE, 2002). Parmi ces caractéristiques figurent principalement la variance génétique additive (VGA) : il s'agit de l'action cumulée des polygènes (nombreux gènes aux effets individuels très faibles mais dont le cumul pour un caractère quantitatif devient significatif). Une espèce avec une forte VGA concernant des

caractères favorables à l'invasion sera avantagée. La VGA est le caractère qui permet le plus de réponses phénotypiques en cas de pression de sélection accrue (demande d'adaptation à de nouvelles conditions de vie par exemple). L'épistasie joue aussi un rôle important : un gène épistatique agit sur l'expression d'un ou plusieurs gènes situés sur des *loci* différents. Des variations d'expression de gènes épistatiques peuvent entraîner des modifications phénotypiques, sans qu'apparaisse nécessairement une mutation dans le génome (événement extrêmement rare et n'ayant pas forcément de répercussions phénotypiques).

D'autres caractéristiques génétiques pouvant favoriser une espèce au cours d'un processus d'invasion sont une plasticité importante du phénotype (médiée par un génotype dynamique, capacité de développer un phénotype parmi d'autres, selon des modifications environnementales), des réarrangements génomiques et les phénomènes d'hybridation. L'hybridation entre un individu envahissant et un individu natif (ou un individu envahissant d'une autre espèce) produit une descendance qui, lors de la première génération, bénéficie de l'effet d'hétérosis (supériorité phénotypique moyenne des individus hybrides par rapport à la moyenne des phénotypes de espèces parentales). Ces hybrides sont de taille augmentée, ont une croissance plus rapide et sont parfois plus agressifs : ces caractères sont des éléments favorisant en cas d'invasion. L'hybridation permet aussi d'augmenter la VGA *via* de nouvelles interactions génétiques lors d'introduction d'un faible nombre d'individus (qui, ensemble, présentent une VGA globalement réduite), et rend possible la conception de nouveaux génotypes. Cependant, l'hybridation nécessite deux individus génétiquement très proches, issus de deux espèces (ou sous espèces) capables de se reproduire ensemble : ce phénomène, dans le cadre de processus d'invasion, est plus facilement observé chez les plantes que chez les animaux. Pourtant, certains individus d'érismature de Jamaïque (*Oxyura jamaicensis*) échappés de captivité au Royaume Uni se sont hybridés avec des érismatures européens (l'érismature à tête blanche *Oxyura leucocephala*), mettant en péril l'espèce native déjà très menacée (DUBOIS et PERENNOU, 1997).

Considérant l'hypothèse d'une faible variété génétique, les individus d'une espèce, introduits dans un nouveau milieu doivent, pour devenir envahissants, présenter une forte plasticité génétique. Si la plasticité d'un génome pouvait être sélectionnée, les populations d'espèces envahissantes, dans des écosystèmes qui leur sont étrangers, devraient donc présenter des génomes plus souples, plus facilement modifiables et donc plus variés, comparé à une population de la même espèce, mais demeurée dans son environnement natif. Cette hypothèse séduisante n'a pas pu être prouvée, les tests réalisés sur des populations de plantes n'ayant pas montré de différence de plasticité entre les génomes d'individus envahissants et natifs (HANFLING et KOLLMANN, 2002). Au sein d'une espèce, tous les individus présentent la même plasticité de génome. Une espèce dotée d'une plasticité importante dispose donc d'un avantage évolutif en cas d'introduction dans un nouveau milieu, et sera donc plus susceptible de devenir envahissante.

Lors d'un processus d'invasion, la sélection naturelle est généralement forte sur les individus introduits. Plus précisément, elle s'applique à la capacité de dispersion et sur les facultés physiologiques de l'animal lui permettant de faire face aux conditions physico-chimiques de ce nouveau milieu. Cette sélection peut aboutir en quelques dizaines d'années à des modifications phénotypiques radicales chez certains animaux envahissants. HILL (1999) a étudié des populations envahissantes de papillon tircis *Pararge aegeria* à Madère, et les a comparées à des populations autochtones du même lépidoptère en Angleterre. Les papillons envahissants présentaient une taille significativement augmentée, avec des ailes plus grandes et un thorax plus large. Ces modifications sont en lien avec les capacités de colonisation de l'animal, et se sont faites au détriment de ses capacités reproductives (taille de l'abdomen réduite). Ces transformations phénotypiques ont eu lieu sur une durée de 20 ans et avantagent la dispersion des individus (favorisation du vol). La sélection naturelle concernant les capacités de dispersion est ainsi à l'origine de ces changements de morphologie.

Les interactions avec les espèces natives sont un défi pour l'espèce envahissante. Certaines d'entre elles ont développé des réponses modulables face à des variations imprévisibles de leurs conditions de vie. Les espèces envahissantes évoluent aussi rapidement face aux tentatives humaines de réguler leurs populations (exemple de mimétisme de plantes invasives avec des plantes cultivées, issu d'association étroites ou d'une forte sélection naturelle). Là encore, la diversité génétique est un atout pour une espèce envahissante.

Les invasions biologiques sont des modèles particulièrement pertinents pour étudier les processus d'évolution accélérée, notamment à l'échelle génétique. Le succès de l'invasion repose sur une architecture génétique favorable à l'espèce puis sur une sélection naturelle portant sur les génomes, provoquant une adaptation fonctionnelle au nouvel environnement. La population envahissante s'éloigne rapidement de la population d'origine, n'étant pas soumise aux mêmes pressions de sélection. Des hybridations avec des espèces du milieu envahi peuvent avoir lieu, et accélérer encore l'éloignement phénotypique et génétique des deux populations. Dans les cas les plus extrêmes et sur des durées importantes, une population envahissante dans un nouveau milieu peut aboutir à la création d'une nouvelle espèce (phénomène de spéciation) qui sera alors génétiquement trop différente de l'espèce d'origine pour pouvoir permettre à leurs individus respectifs de se reproduire entre eux.

d. Importance de l'immunité dans les processus d'invasion biologique : quels mécanismes avantagent les espèces envahissantes ?

Outre la structure génétique propre à l'espèce, d'autres mécanismes peuvent être des avantages dans le cadre d'un processus d'invasion. Il en est ainsi du système immunitaire qui peut mettre en œuvre un ensemble de défenses contre les attaques de l'organisme par une multitude d'agents pathogènes ou de parasites. Ces mécanismes sont souvent complétés par des comportements d'évitement : lorsque les mammifères font leur toilette, ils divisent le nombre d'ectoparasites qu'ils portent, par 2 pour le chat *Felis silvestris catus*, par 20 pour la souris *Mus musculus* et par 60 chez l'impala *Aepyceros melampus*. De même, le *grooming* agressif diminue de 60 % les attaques de nématodes chez les larves de hanneton japonais *Popillia japonica* (HUGHES et CREMER, 2007).

Le système immunitaire n'en demeure pas moins la barrière ultime lorsqu'un agent pathogène pénètre dans l'organisme. Une hypothèse largement répandue suggère qu'un individu (ou une espèce) sera d'autant plus performant dans un biotope donné qu'il dispose d'un système immunitaire plus efficace ou mieux adapté. LEE et KLASING (2004) se sont interrogés sur le rôle de l'immunité dans les processus d'invasion biologique en tentant d'identifier des caractères qui confèreraient à une espèce donnée un avantage évolutif et feraient d'elle un meilleur envahisseur. Pour une espèce envahissante, un système immunitaire adapté présente les caractéristiques suivantes :

- une faible réponse inflammatoire et immunitaire non spécifique : ces mécanismes sont très coûteux en énergie et causent une morbidité importante (fièvre, anorexie, diminution des interactions sociales, catabolisme protéique, etc.). Ces mêmes symptômes rendent l'individu plus vulnérable, plus visible pour les prédateurs, et momentanément abattu, il devient une proie de choix ;
- une forte réponse immunitaire humorale : la production d'anticorps constitue une réponse mieux adaptée vis-à-vis d'un nouvel agent pathogène, conférant une protection plus durable à l'individu. Un taux d'anticorps circulants plus élevé combiné à une synthèse accrue de nouveaux anticorps représente un avantage sélectif pour une espèce envahissante, limitant les symptômes et procurant une protection de l'organisme pour une longue durée.

Des mécanismes moins coûteux en énergie et préservant l'organisme de symptômes délétères pour sa survie (immunité humorale forte et mécanismes inflammatoires modérés) sont donc des éléments avantageux pour des animaux au cours d'un processus d'invasion. Cependant, l'acquisition d'un nouveau mécanisme immunitaire ne relève pas de modifications environnementales mais est lié au patrimoine génétique. Durant la courte durée que représente un processus d'invasion, l'immunité d'une population envahissante

n'a pas le temps d'évoluer. Certaines espèces sont donc dotées d'avantages évolutifs en cas d'introduction dans un nouveau milieu si elles disposent d'un système immunitaire basé sur une réponse humorale forte et des mécanismes inflammatoires limités.

e. La relation prédateurs/proie au sein des processus d'invasion : l'avantage d'être nouveau dans le milieu

L'introduction dans un nouveau milieu d'une espèce étrangère met subitement en contact des espèces qui ne se sont jamais côtoyées auparavant. Il n'y a pas eu d'adaptation ni de coévolution comme dans le cas d'espèces cohabitant depuis longtemps dans un même environnement. Si l'espèce introduite est un prédateur, les individus en question chasseront des proies qu'ils n'ont pas l'habitude de chasser mais trouveront rapidement de nouvelles espèces consommables, lesquelles ayant mis au point des techniques d'échappement aux prédateurs natifs se trouvent démunis face aux attaques des prédateurs envahissants. Il serait donc plus facile pour un prédateur envahissant de trouver et de chasser des proies dans un nouvel environnement que pour les prédateurs autochtones, ayant co-évolué avec les proies présentes dans l'environnement. Cette théorie est confortée par les recherches de POLO-CAVIA *et al.* (2010a) comparant les réponses de têtards de certaines espèces d'anoures, produites suite à des *stimuli* chimiques émis par plusieurs espèces de tortues prédatrices, soit natives de l'environnement des têtards (cistude d'Europe *Emys orbicularis*), soit introduites et donc étrangères aux têtards (tortue de Floride *Trachemys scripta elegans*). Sans apprentissage préalable, les têtards réduisaient leur activité natatoire en présence des tortues locales (perception chimique de la présence des tortues dans l'environnement proche et diminution des signes de présence pour passer inaperçu) mais pas en présence des tortues inconnues conférant aux secondes un avantage sur les premières quant au repérage des proies et à leur capture. Les tortues locales ont besoin de plus d'investissement énergétique pour arriver à attraper les têtards, contrairement aux prédateurs étrangers.

En 2012, SALO *et al.* ont présenté les résultats d'une méta-analyse concernant l'impact des prédateurs, natifs ou exotiques, sur les populations de proies. Soixante-quinze études ont été sélectionnées, dont quarante-cinq ont été reproduites pour valider la fiabilité des résultats. Il découle de cette analyse que les prédateurs exotiques ont plus d'impact sur les populations de proies que les prédateurs natifs.

L'introduction d'un nouveau prédateur dans un milieu qui lui est étranger le contraint à relever un certain nombre de défis adaptatifs mais il a l'avantage sur les prédateurs natifs du milieu en question. Les proies sont plus faciles à chasser pour le nouveau venu car elles n'ont pas appris à se méfier de cette espèce, ce qui lui confère un gain de temps et d'énergie non négligeable.

f. Influence des modifications de l'environnement colonisé sur les espèces envahissantes : l'avantage d'arriver dans un milieu nouveau

Les espèces envahissantes sont plus promptes à s'établir et à se multiplier dans des milieux déjà dégradés, que ce soit par l'homme ou par d'autres acteurs biologiques (animaux, changements climatiques). En effet, selon DUKES et MOONEY (1999), les espèces envahissantes sont, par nature, généralistes. Elles ne dépendent pas étroitement d'un milieu donné, et seront donc naturellement mieux adaptées à faire face aux changements climatiques, quelle que soit leur nature. Les espèces natives, peut-être plus étroitement liées au biotope particulier où elles vivent, auront plus de difficultés à s'adapter aux modifications de ce milieu, entraînées par des variations climatiques par exemple.

Les phénomènes de réchauffement climatiques ont un impact sur les processus d'invasion, mais ils ne sont pas les seuls changements globaux influençant les populations : il y a aussi des variations de concentration de dioxyde de carbone et d'azote par exemple. La hausse des températures, l'abondance des pluies et l'augmentation du taux de CO₂ sont trois paramètres qui influencent et favorisent les plantes envahissantes. Concernant les espèces animales, la composition atmosphérique aura moins d'influence mais le réchauffement climatique en lui-même ne sera pas anodin. La fourmi d'Argentine *Linepithema humile*, connue pour être une espèce envahissante performante, a l'avantage de rester très active pendant les heures chaudes du jour, alors que les espèces locales en Californie du Nord limitent leur activité en milieu de journée. L'augmentation de la température jouera en faveur de la fourmi d'Argentine, réduisant encore le temps d'activité quotidien des fourmis locales mais sans agir sur la durée d'activité quotidienne des fourmis étrangères (DUKES et MOONEY, 1999).

D'autre part, le réchauffement climatique aura pour conséquence une multitude de discrètes modifications biogéographiques, qui pourront être la porte d'entrée à de nouvelles espèces dans certains milieux ou le support de dispersion d'une espèce qui jusque-là était cantonnée. Ce bouleversement en cours modifie les activités humaines, et permettra, par exemple, l'ouverture d'une voie de communication *via* l'Océan Arctique entre l'Atlantique et le Pacifique, que pourront utiliser les espèces d'eaux froides. Avec le réchauffement climatique, les événements climatiques extrêmes vont se multiplier, et provoquer des courants d'air plus puissants que pourront utiliser les organismes dont la dispersion est régulée par les conditions aériennes (vents, courants, températures). Il s'agit principalement d'insectes, qui se déplaceront plus facilement et sur des plus longues distances qu'avant et agrandiront peut être leur aire de répartition naturelle. Les changements climatiques ne vont pas créer de nouvelles espèces envahissantes, mais vont permettre potentiellement à une multitude d'espèces d'accoster des milieux qui leur étaient inaccessibles jusque-là et de peut-être de s'y établir avec succès (WALTHER *et al.*, 2009).

Les changements climatiques globaux sont responsables de modifications des écosystèmes, mais des événements à plus faible échelle peuvent tout aussi bien conduire au bouleversement d'un milieu. MELBOURNE *et al.* (2007) qualifient un écosystème bouleversé d'hétérogène. Cette hétérogénéité peut avoir 3 expressions : une hétérogénéité temporelle, spatiale ou causée par des envahisseurs. L'hétérogénéité peut être abiotique (c'est-à-dire physique, purement environnementale) ou biotique (concernant la présence ou l'abondance relative des organismes vivants du milieu donné). Certains mécanismes d'invasions sont indépendants de l'hétérogénéité abiotique : c'est le cas par exemple d'un animal qui a un avantage compétitif (prédateur) sur les autres et se développe fortement, ou l'arrivée d'un animal qui se met à occuper une niche écologique vacante.

En 2000, DAVIS *et al.* ont postulé qu'une communauté est plus sujette à l'invasion si elle présente des ressources non exploitées par les espèces indigènes ou lorsque le nombre de ressources non exploitées augmente. Un environnement plus hétérogène dans le temps et/ou dans l'espace, montrant des fluctuations des ressources disponibles, est plus sujet à subir un processus d'invasion. Cependant, l'abondance ponctuelle de ressources n'est pas suffisante pour garantir le succès d'une invasion. Si l'espèce est capable d'une croissance de sa population en cas d'augmentation des ressources, il faut d'autre part qu'au moment de leur diminution l'espèce conserve une population suffisante pour sa pérennité dans le milieu. L'espèce envahissante doit avoir un avantage évolutif qui lui permette d'exercer une suprématie sur les espèces locales même en temps de compétition accrue. La fluctuation des environnements peut donc être favorable aux processus d'invasion, mais elle est d'autre part une sécurité pour les espèces locales. Les extinctions liées à une hétérogénéité des milieux sont extrêmement rares, de part la forte adaptation des espèces autochtones à ces hétérogénéités spatiales et temporelles (MELBOURNE *et al.*, 2007).

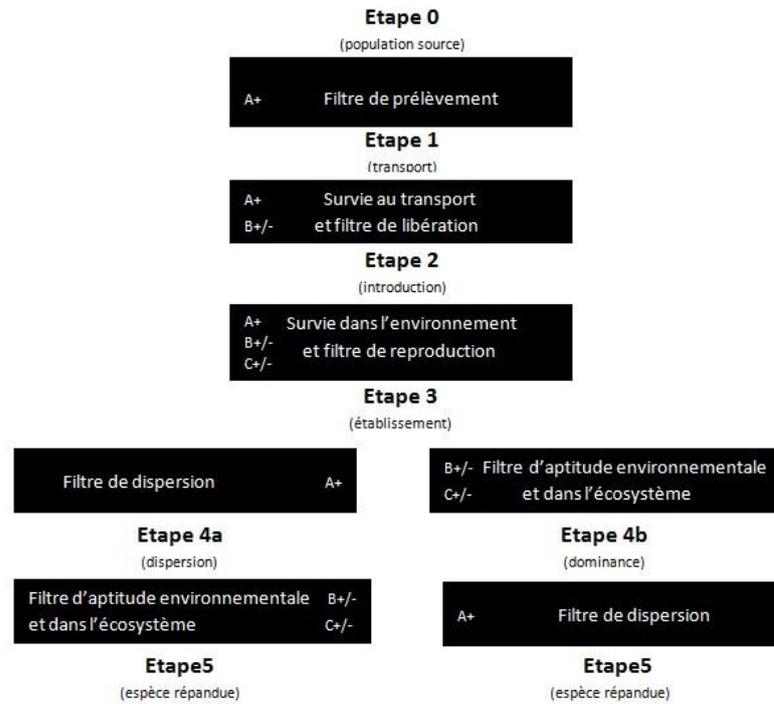
Au final, les individus d'une espèce parvenant dans un milieu hétérogène ou subissant des modifications biotiques ou abiotiques, se verront avantagés dans leur processus d'invasion. En effet, les espèces autochtones seront soumises au même moment à un défi adaptatif, qui pourrait les affaiblir à l'avantage de l'espèce envahissante, dotée de mécanismes physiologiques prédisposant à une adaptation rapide et efficace.

g. Nouvelles modélisations, prenant en compte les facteurs favorisant le passage d'une étape à l'autre

Le processus d'invasion est largement conceptualisé par une succession d'étapes que doit franchir une espèce, avec des barrières séparant chaque étape. Les scientifiques cherchent à identifier et à caractériser les facteurs qui favorisent ces franchissements et avantagent ainsi ces espèces. Certains de ces facteurs hypothétiques semblent être valides mais pour un petit nombre d'espèces et dans des conditions particulières. La recherche de caractères qui seraient communs à toutes les espèces envahissantes, et qui favoriseraient ou entraveraient leur évolution de l'introduction jusqu'à l'invasion demeure plus que jamais d'actualité.

COLAUTTI *et al.* (2006) ont proposé un modèle schématisant les étapes du processus d'invasion (Figure 5) et mettant en évidence les 3 seuls facteurs qui selon eux favorisent ou entravent la possibilité pour une espèce de passer d'une étape à l'autre : [A] la pression en propagules (nombre d'individus introduits multiplié par le nombre d'événements d'introduction), [B] les facteurs physico-chimiques du milieu et [C] les interactions au sein de la nouvelle communauté entre les différentes espèces. A la notion de barrières à franchir (nommée ici « filtres » mais ayant les mêmes caractéristiques que les barrières citées par d'autres auteurs) pour une espèce avant de devenir envahissante s'ajoute l'idée qu'il n'y a qu'un faible nombre de paramètres qui influencent le passage d'une étape à l'autre.

Figure 5 : Modèle proposé par COLAUTTI *et al.* (2006) schématisant le processus d'invasion biologique comme une succession de barrières (filtres) que l'espèce animale franchi, et indiquant les effets des 3 principaux caractères qui influencent la réussite de l'espèce

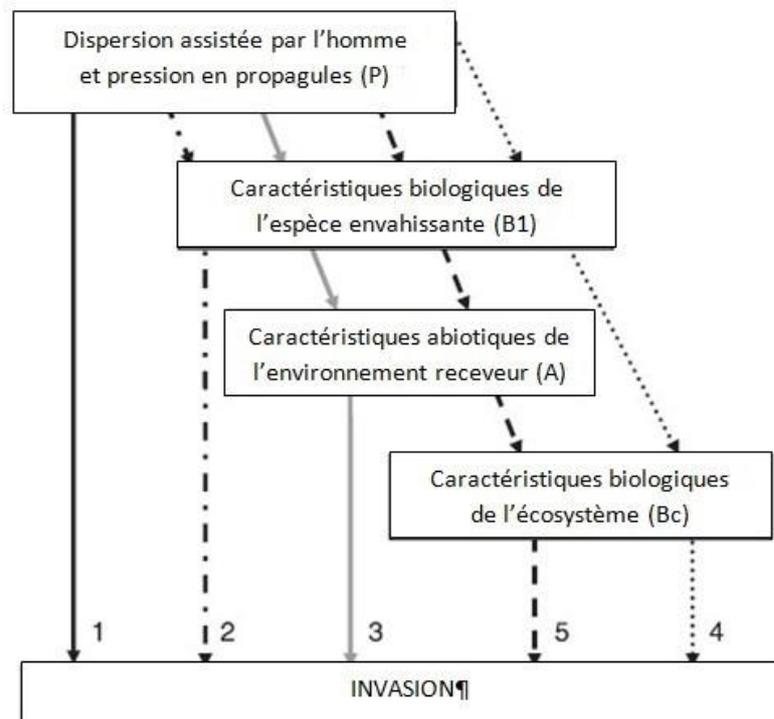


Les invasions sont modélisées par une série d'étapes successives (de 0 à V) par Colautti et Maclsaac (2004). Le processus commence avec une population d'une espèce donnée, dans une région source, et le prélèvement d'un échantillon de cette population dans les toutes premières étapes du processus d'invasion. Trois facteurs déterminants peuvent agir en faveur (+) ou en défaveur(-) du passage de l'espèce d'une étape à la suivante : la pression en propagules (A), les facteurs physico-chimiques (B) et les interactions dans l'écosystème (C). Les filtres (par exemple survie ou reproduction) agissent à chaque étape pour empêcher la transition vers l'étape suivante et peuvent induire des biais de propagules. Des espèces peuvent être largement dispersées mais rares (étape IVa), localement dominante (étape IVb) ou largement répandue et dominantes (étape V).

CATFORD *et al.* (2009) ont eux aussi proposé une modélisation du processus d'invasion reposant sur quatre facteurs qui sont les seuls à avoir un rôle dans le processus d'invasion : ce sont P la pression en propagules, A les facteurs abiotiques du milieu (facteurs physico chimiques du milieu, action du non vivant), B les facteurs biotiques (interactions du vivant avec le vivant, interaction entre espèces) et H l'influence humaine. Il s'agit donc des mêmes critères que ceux proposés par COLAUTTI *et al.* (2006), complétés d'un caractère anthropique. CATFORD *et al.* (2009) ont relevé tous les caractères qui ont été proposés, et qui permettraient de prédire si une espèce se montrera envahissante ou non. Ils en ont listé vingt-neuf, et, selon eux, ces vingt-neuf caractéristiques peuvent toutes être expliquées en utilisant les quatre facteurs cités plus haut, ce qui réduit considérablement la complexité du problème (Figure 6).

Afin de favoriser l'espèce introduite, les caractéristiques environnementales du nouveau milieu doivent être hospitalières. La quantité et l'accessibilité des ressources du milieu jouent un rôle clé dans les processus d'invasion. Des bouleversements ponctuels de l'habitat modifient cette accessibilité, et ont longtemps été directement liés à des invasions biologiques. La stratégie de reproduction r (reproduction rapide, grand nombre de petits, maturité sexuelle précoce) avantage alors sensiblement les espèces introduites, qui peuvent devenir envahissantes.

Figure 6 : Modèle proposé par CATFORD *et al.* (2009) schématisant le processus d'invasion biologique



« Modélisation du processus d'invasion, se complexifiant de 1 à 5. L'une des approches proposées pour étudier les processus d'invasion est de déterminer la validité de ces cheminements individuels, débutant idéalement à 1 et progressant vers 5. Tous les trajets ne sont pas nécessairement valables. Les facteurs dirigeant chaque cheminement sont les suivants :

1, $I = P$;

2, $I = P + B1 + P*B1$;

3, $I = P + B1 + P*B1 + A + A*P + A*B1 + P*A*B1$;

4, $I = P + Bc + P*Bc$;

5, $I = P + Bc + P*Bc + A + A*P + A*Bc + P*A*Bc$;

Les notations suivent la figure,

* symbolise une interaction. »

4) Conclusion de la première partie : comment définir une espèce envahissante ?

Dans cette thèse, nous avons choisi comme définition d'espèce envahissante celle proposée par VALÉRY *et al.* en 2008 :

« Une invasion biologique consiste en l'acquisition par une espèce d'un avantage compétitif suite à la disparition d'un obstacle naturel à sa prolifération, ce qui lui permet de se répandre rapidement et de conquérir de nouvelles aires au sein d'un écosystème dans lequel elle devient une population dominante. »

De nombreuses études ont cherché à modéliser les processus d'invasion biologique, afin de déterminer les points communs entre toutes ces invasions. De même, les scientifiques s'attellent à caractériser ce qui fait qu'une espèce introduite dans un nouveau milieu devient ou non une espèce envahissante. Des caractéristiques de l'espèce, des individus introduits ou encore du milieu dans lequel les individus arrivent ont été discutées mais seuls un petit nombre de facteurs parmi tous ceux qui ont été proposés semblent réellement impliqués dans le processus d'invasion : la pression en propagules joue un rôle fondamental dans la réussite d'une invasion, un milieu déjà perturbé est plus susceptible de favoriser l'émergence d'un phénomène d'invasion, des espèces ayant une saison de reproduction longue sont avantagées et la chance de trouver une niche écologique vacante dans le milieu d'installation constitue un avantage certain. Plusieurs théories à portée limitée ont été développées à l'instar de la théorie de la perte des ennemis, pour expliquer l'avantage évolutif d'une espèce introduite dans un nouveau milieu par rapport aux espèces natives. D'autres travaux tendant vers plus de concision ont finalement permis d'identifier 4 facteurs qui expliquent de manière satisfaisante les modèles avancés : la pression en propagules (P), les caractères abiotiques du milieu (A), les caractères biotiques du milieu (B) et l'influence humaine (H).

CATFORD *et al.* (2009) récapitulent dans un tableau remarquablement synthétique (Tableau 4) toutes les étapes (définies individuellement dans la première colonne) d'une invasion ainsi que les facteurs permettant à une espèce de passer d'une étape à la suivante (P, A, B, H). Y figurent également les correspondances établies entre les concepts utilisés par les auteurs de l'article et ceux développés antérieurement (WILLIAMSON, 1996, RICHARDSON *et al.*, 2000, COLAUTTI et MACISAAC, 2004, LOCKWOOD *et al.*, 2005). Bien que construit en partie à partir d'études portant sur les plantes envahissantes, nos recherches

précédentes montrent que les concepts énoncés dans ce tableau sont tout à fait applicables aux espèces animales. Les correspondances avec les définitions d'autres auteurs (partie inférieure du tableau) concernent d'ailleurs des recherches sur les espèces envahissantes animales.

Le Tableau 4 constitue le schéma fondamental de ce travail. Il récapitule les 6 étapes du processus d'invasion, à savoir le transport (ou mouvement depuis l'aire de répartition naturelle jusqu'à un nouveau milieu), l'introduction (ou arrivée dans ce nouveau milieu), la colonisation (établissement de l'espèce), la naturalisation (dispersion de l'espèce qui devient indigène au milieu) et enfin les impacts. Le passage de l'espèce d'une étape à la suivante est influencé par quatre facteurs : la pression en propagules, les caractères abiotiques, les caractères biotiques et une action anthropique. Le tableau 4 précise quels sont les facteurs en jeu à chaque étape. Chaque processus d'invasion étant unique, les généralisations sont délicates. Cependant, ce tableau présente l'intérêt de regrouper les différentes terminologies utilisées par différents auteurs cités dans cette partie et de les mettre en correspondance

Tableau 4 : Récapitulation des étapes d'une invasion avec leur définition,
 les facteurs ayant une influence sur l'espèce envahissante pour chaque étape (P la pression en propagules, A les caractères abiotiques du milieu, B les caractères biotiques du milieu, H l'influence de l'homme) et la concordance entre les termes utilisés par les auteurs CATFORD *et al.* (2009) et ceux utilisés plus tôt par d'autres chercheurs.

Etapes du processus	1/ Transport	2/ Introduction	3/ Colonisation	4/ Naturalisation	5/ Dispersion	6/ Impacts
Définition	Mouvement d'individus de l'espèce vers un nouveau milieu	Arrivée des individus fondateurs dans le nouveau milieu	Survie des individus introduits	Survie et reproduction des individus, formation d'une population pérenne	Dispersion des propagules et de la population en dehors de l'aire d'introduction	Impacts écologiques et économiques nuisibles de l'espèce
Facteurs favorisants	P	P	P, A, B	P, A, B	P, A, B	P, A, B
Assistance humaine	oui, généralement	oui, généralement	oui, mais non nécessaire	non	non, mais peut exacerber	non
Termes communément utilisés pour les espèces envahissantes non natives et étapes auxquelles ils s'appliquent					Envahissante	Nuisible
		Introduite	Etablie	Naturalisée		
Termes utilisés pour ces 6 étapes par différents auteurs						
WILLIAMSON 1993	Importée	Introduite	Etablie			Nuisible
RICHARDSON <i>et al.</i> 2000 (barrières aux étapes d'invasion)	Géographique (A)		Environnementale localement (B)	Reproduction (C)	Dispersion (D)	Environnementale (habitats perturbés (E) et naturels (F))
COLAUTTI et MACISAAC 2004 (étapes)	Prélèvement et transport	Libération et introduction	Etablissement et prolifération		Dispersion	
	(0) I	II	III	III (IVb)	IVa	V
LOCHWOOD <i>et al.</i> 2005	Prélèvement et transfert	Libération et arrivée	Etablissement		Augmentation de la population et expansion de l'aire de répartition	
MITCHELL <i>et al.</i> 2006	Transport	Introduction	Colonisation	Survie et reproduction	Dispersion	

II) Le vison d'Amérique en France : un demi siècle d'implantation réussie

Originaire d'Amérique du Nord, le vison d'Amérique (*Neovison vison*) a profité de l'industrie de la pelleterie pour s'installer en Europe. Importé d'Amérique pour être élevé dans des fermes, il est ensuite retourné à l'état sauvage dans de nombreux pays, dont la France. Il peut entrer directement en compétition avec le vison d'Europe (*Mustela lutreola*) qui occupe la même niche écologique et exploite globalement les mêmes ressources de ce milieu. Grâce à leur taille plus imposante et à leur agressivité naturelle plus marquée, les visons allochtones ont rapidement constitué une population dominante, aux dépens du vison local. Cette espèce entre donc parfaitement dans la définition retenue d'espèce envahissante. Nous analyserons en détail les raisons de l'installation réussie de populations férales dynamiques et les modifications importantes qu'entraîne la présence de cette espèce envahissante sur les écosystèmes qu'elle a colonisés depuis plus d'un demi-siècle à présent.

1) Présentation du vison d'Amérique

Le vison d'Amérique *Neovison vison* fait partie de la classe des Mammifères, de l'ordre des Carnivores, de la famille des Mustélidés et enfin de la sous famille des Mustélinés. Il est l'unique représentant encore vivant du genre *Neovison*, auquel était rattaché le vison de mer *Neovison macrodon* aujourd'hui éteint. Jusqu'à récemment, le nom latin du vison d'Amérique était *Mustela vison*, mais une révision de la classification datant de 2005 a remis en cause son appartenance au genre *Mustela* (WOZENCRAFT, 2005). Cette nouvelle classification a été motivée par la découverte d'une différence génétique importante : le vison ne possède que 30 chromosomes, alors que les espèces du genre *Mustela* en disposent de 38 (WIRTH, 1990). Des études génétiques complémentaires concernant les séquences du gène mitochondrial codant le cytochrome-*b* ont confirmé que le vison d'Amérique fait partie d'un lignage distinct des Mustélidés européens (HARDING et SMITH, 2009). La ressemblance morphologique saisissante du vison d'Amérique avec le vison d'Europe *Mustela lutreola* et l'utilisation de la même niche écologique seraient donc l'aboutissement d'une évolution convergente dans deux aires de répartition distinctes.

a. Caractéristiques morphologiques du vison d'Amérique

Le vison d'Amérique présente toutes les caractéristiques morphologiques des mustélidés : un corps mince et allongé, un cou peu différencié, des pattes courtes dotées de 5 doigts munis chacun d'une griffe non rétractile et enfin une longue queue (Figure 7). Il possède une dentition de carnivore : 34 dents, dont 4 canines proéminentes. Ses pattes sont partiellement palmées, lui conférant une certaine agilité dans l'eau. L'étymologie du nom « vison » vient du latin « *vissio* » qui signifie puanteur : en effet, l'animal dispose de deux glandes anales à sécrétion malodorante dont il se sert en cas de danger. Cette caractéristique anatomique est commune à tous les mustélidés.

Figure 7 : Morphologie du vison d'Amérique, *Neovison vison*

Photographie de Jeff Dick, Ontario, Canada



Les mâles pèsent de 0,7 à 2 kg (1,5 kg en moyenne), alors que les femelles sont plus légères avec un poids variant de 0,6 à 1,2 kg maximum (0,8 kg en moyenne). Le dimorphisme sexuel s'établit donc sur la masse corporelle mais également sur la taille: les mâles mesurent de 58 à 70 cm contre 40 à 65 cm de long pour les femelles. Le pelage du vison d'Amérique est d'un brun assez sombre mais des nuances de couleurs s'observent en fonction de la saison. Ce pelage dense et brillant, légèrement plus clair sur le ventre, est agrémenté d'une tache blanche de taille variable selon les individus située sur le menton et pouvant s'étendre vers le cou. Cependant, la lèvre supérieure n'est quasiment jamais marquée de blanc. A l'état sauvage, la longévité du vison d'Amérique est estimée entre 6 et 8 ans (FELDHAMER *et al.*, 2003).

b. Habitat du vison d'Amérique

L'aire de répartition naturelle d'origine du vison d'Amérique recouvre la quasi-totalité de l'Amérique du Nord (Figure 8). C'est un animal semi-aquatique, qui vit donc à proximité des étendues d'eau douce : rivières, étangs ou lacs peuvent lui convenir, que ce soit en milieu forestier ou plus ouvert, voire même en zone périurbaine. Il ne s'éloigne jamais de plus de 150 m d'un cours d'eau. C'est un animal que l'on trouve majoritairement en plaine : en effet, son habitat ne dépasse que rarement 700 m d'altitude.

Figure 8 : Aire de répartition naturelle du vison d'Amérique

(iuncredlist.org)



Son domaine vital est constitué d'une portion d'un cours d'eau s'étendant en moyenne sur 1,8 à 3 km de long. Le vison est un animal sédentaire et parfois territorial : dans certains cas, il marque les limites de son domaine vital (l'aire nécessaire à la couverture de ses besoins) à l'aide de ses déjections et sécrétions anales, qui sont exposées en évidence (sur des lieux surélevés par exemple) et il défend ce territoire contre les autres visons. Cependant, les preuves de la territorialité de l'espèce sont rares, et pendant la saison de reproduction comme à l'automne quand les densités de population sont importantes, les individus n'expriment plus aucune territorialité. Le domaine vital des mâles est plus grand que celui des femelles. Leur superficie dépend des ressources alimentaires, de la disponibilité en gîtes voire du climat dans les régions les plus septentrionales de son aire de répartition. Ces mêmes facteurs régulent la densité de population, qui varie de 0,1 à 5,3 mâles au km² et de 0,7 à 4,2 femelles au km² (FELDHAMER *et al.*, 2003). Les mâles ne quittent leur domaine vital que pendant la saison de reproduction, pour rencontrer les femelles sur leurs domaines vitaux respectifs : elles élèveront ensuite seules les petits, qui, une fois sevrés et indépendants, partiront à la recherche d'un territoire inoccupé.

En hiver ou pendant la période de gestation, le vison occupe un abri qui est le plus souvent situé sous terre, à moins de 5 m de la rivière avec un accès direct au cours d'eau. Il

s'agit de cavités naturelles ou de terriers creusés par d'autres espèces (le vison ne creuse pas lui-même de terriers). Cependant, un tas de bois, un roncier ou même un arbre creux peuvent aussi convenir. En période estivale, le vison délaisse le terrier pour dormir dans les herbes hautes.

c. Alimentation et comportements de prédation

Le vison d'Amérique est un animal crépusculaire et nocturne, consacrant sa journée au repos et à la toilette. Il chasse de nuit, et passe de longs moments dans l'eau. Pourtant, il ne reste pas plus d'une minute en apnée, et ses baignades sont limitées à une heure environ. En effet, son poil n'est pas suffisamment imperméable pour permettre des immersions plus longues. Le vison est surtout un nageur de surface : sa vision est médiocre dans l'eau, et sa nage n'est pas des plus efficaces. Il est plus performant en plongée, quand ses postérieurs lui servent de propulseurs. Le vison d'Amérique est un prédateur carnivore opportuniste et généraliste. Son régime alimentaire est constitué de poissons mais aussi de petits mammifères (musaraignes *Soricidae sp.*, mulots *Apodemus sp.*, campagnols *Arvicolinae*, rats musqués *Ondatra zibethicus*) et d'oiseaux aquatiques (foulques *Fulica sp.*, poules d'eau *Gallinula sp.*, canards colverts *Anas platyrhynchos*). Ce régime est complété par des amphibiens ainsi que des crustacés comme les écrevisses (*Orconectes sp.*) ou encore des œufs d'oiseaux.

d. Reproduction et élevage des petits

Le rut commence en février chez les mâles et s'achève fin avril. La parade nuptiale est généralement violente, avec un combat intense. La femelle s'accouple souvent avec plusieurs mâles, qui couvrent chacun de grandes distances afin de rencontrer un nombre important de femelles réceptives. L'ovulation dans cette espèce est déclenchée par le coït puis l'œuf fécondé reste à l'état quiescent de 0 à 40 jours. La phase placentaire dure ensuite 30 jours. La durée apparente de la gestation est donc variable, de 40 à 75 jours avec une moyenne à 50 jours, les mise-bas s'échelonnant entre avril et juin (MAZZOLA-ROSSI, 2006). Les femelles mettent au monde 4 à 6 petits par portée, qui naissent sourds et aveugles. Ils sont sevrés vers l'âge de 6 semaines, sortent au même moment du terrier et quitteront leur mère entre l'âge de 3 mois et de 6 mois. Les jeunes ont une maturité sexuelle précoce (à l'âge de 10 mois environ) et peuvent se reproduire dès la fin de leur premier hiver. En cas d'échec de la reproduction ou en cas de perte des jeunes, une portée de remplacement est possible.

2) Historique de son établissement en Europe et en France

a. L'élevage du vison d'Amérique en Europe : historique de la production

Le vison d'Amérique est élevé pour sa fourrure : dense et soyeuse, elle est très recherchée depuis longtemps et encore de nos jours. La sélection génétique chez cette espèce a permis de créer 140 à 150 variétés de couleurs différentes (dont blanc, perle, silver blue cross, saphir cross, palomino cross, dawn cross, pastel cross, balck cross, silver blue, saphir, palomino, topal, aube, pastel, scanglow, scanbrown, scanblack). Le site internet des éleveurs de vison français (www.vison-france.com) met en avant leurs produits, principalement les manteaux, qui se veulent à la mode et s'adressent à une population aisée (Figure 9). La possession d'un tel accessoire de luxe est la marque d'une appartenance sociale, s'inscrivant dans une tradition vieille de plusieurs décennies. L'huile et la graisse de vison sont également exploitées en cosmétologie, permettant une diversification pour les éleveurs.

Figure 9 : Le vison plaît toujours, et se construit une image jeune et sensuelle

vison-france.com



Le vison d'Amérique est élevé en cage dès la fin du XIX^{ème} siècle, en Amérique du Nord. Jusque là, les visons étaient piégés par les trappeurs mais le développement de l'élevage a permis de limiter les prélèvements dans la nature et de protéger les visons sauvages ainsi que d'autres animaux à fourrure. L'implantation des visonnières est dépendante du climat : c'est la chaleur que craint le vison, ayant pour aire de répartition

naturelle des zones froides. Toutes les régions françaises à l'exception du Midi méditerranéen et des plaines chaudes du Sud Ouest, peuvent accueillir des visonnières. D'autre part, une certaine humidité de l'air est favorable à l'obtention de fourrures de bonne qualité, ce qui a provoqué un regroupement des élevages vers le littoral, et notamment en Bretagne où se sont développés de nombreux établissements (climat clément et fourniture en alimentation pour les visons facile).

La production mondiale de peaux de visons d'Amérique a fortement augmenté après la Seconde Guerre Mondiale, passant de la mise sur le marché d'un à vingt-et-un millions de peaux entre 1955 et 1967. Un ralentissement de la progression des ventes a ensuite été observé dans les années 70, avec une diminution nette dans la deuxième moitié de cette décennie. Une baisse des cours a en effet entraîné la disparition des élevages les plus fragiles, faisant ainsi chuter la production globale. Le marché s'est redressé vers 1980 et n'a depuis cessé de progresser. En Europe, ce sont les pays scandinaves qui ont profité de ces bonnes années : le Danemark a devancé les Etats-Unis d'Amérique en termes de production avec 7 millions de peaux produites annuellement. Pourtant, le plus grand producteur mondial reste alors l'URSS, produisant 13 millions de peaux en 1986.

En France, les premiers essais d'élevage de visons d'Amérique se heurtent à de nombreux obstacles : les premiers animaux importés succombent à des maladies respiratoires. Il faut attendre 1925 pour voir des élevages à proprement parler, localisés au pied du Mont Blanc et en Haute Savoie. La majorité des élevages établis entre 1930 et 1940 sont contraints à la fermeture : en effet, les taxes fiscales s'appliquant à la production de produits de luxe sont très lourdes (en 1955, la production de peaux de vison sera classée comme production agricole, ce qui allègera fortement ces taxes). Enfin, la crise économique de 1929 et la Seconde Guerre Mondiale freinent considérablement le développement de cette activité.

Ce n'est que dans les années 1960 que des visonnières s'installent de manière durable en France. La Figure 10 illustre la répartition de ces structures dans l'hexagone entre 1960 et 1970, au moment où l'activité pelletière est la plus florissante (LEGER et RUETTE, 2005). Une forte augmentation de la production a lieu au début des années 80 mais la France ne produit toujours que 1,2 % de la production mondiale soit 350 000 peaux par an. Non autosuffisante dans ce domaine, la France importe des peaux brutes du Danemark et des autres pays scandinaves principalement. Une crise de la filière se ressent au milieu des années 80, avec de nombreuses cessations d'activités qui inondent le marché de peaux et aggravent encore la situation économique. Le nombre de visonnières décroît rapidement en France, et en 2000, seules 22 fermes d'élevage sont répertoriées, chacune hébergeant en moyenne 1372 femelles reproductrices (DANTZER *et al.*, 2001). La Figure 11 : Répartition des visonnières encore en activité en 1999. détaille l'implantation des visonnières françaises encore actives en 1999 (LEGER et RUETTE, 2005).

Figure 10 : Implantation des visonnières entre 1961 et 1970 en France
 au moment où l'activité est la plus florissante
 (LEGER et RUETTE, 2005)

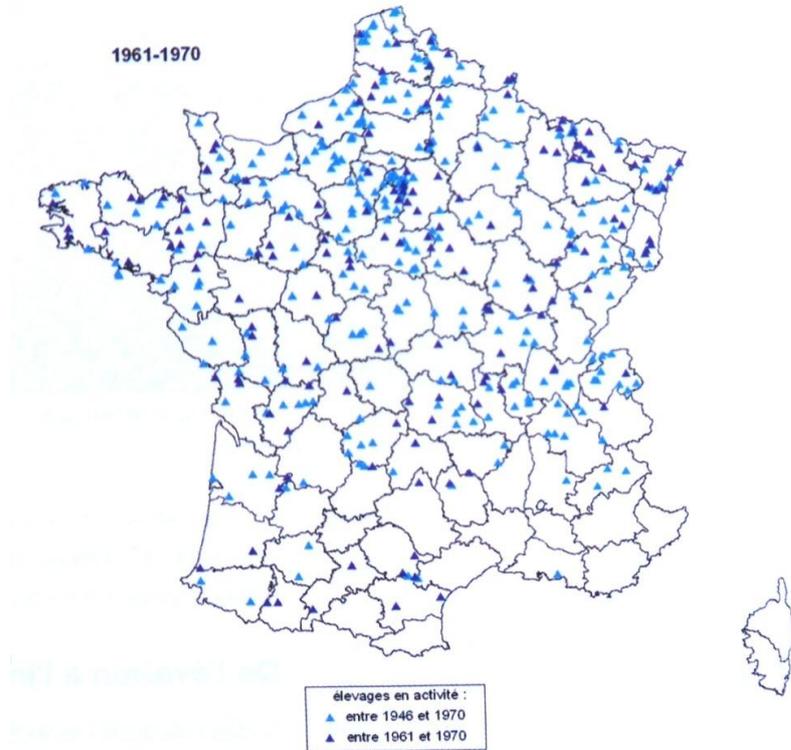
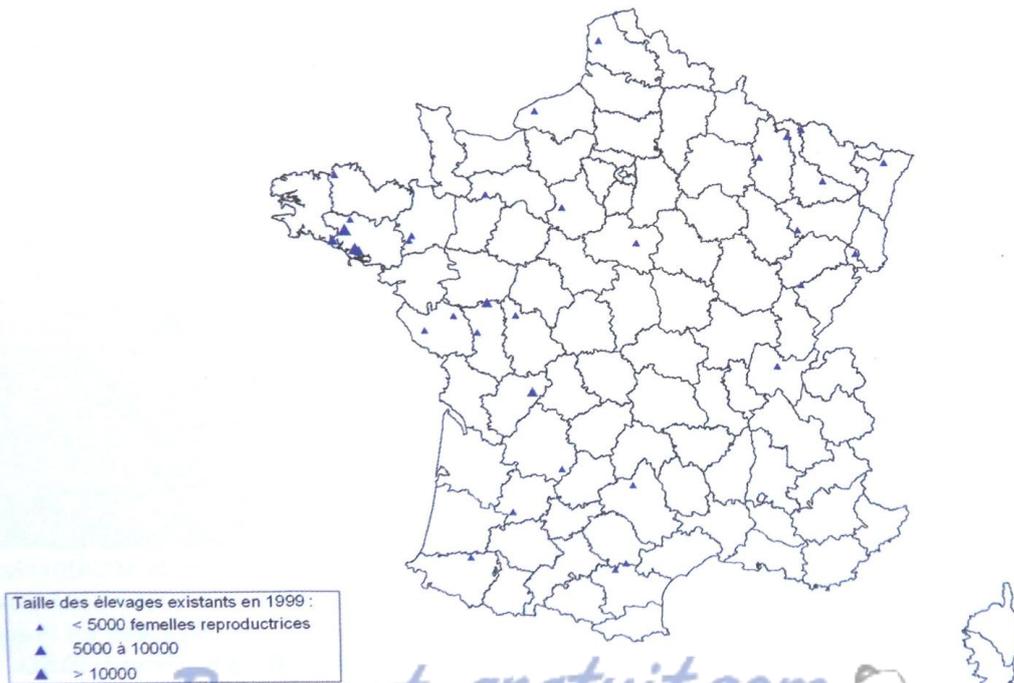


Figure 11 : Répartition des visonnières encore en activité en 1999.
 (LEGER et RUETTE, 2005)



b. Régie d'élevage du vison d'Amérique en France

Les visons sont élevés dans des fermes de taille variable. Les installations doivent être protégées vis-à-vis de l'extérieur (entrée de prédateurs dans la ferme d'élevage) mais aussi prévenir les fuites éventuelles de visons : une clôture grillagée est nécessaire, enterrée en partie dans le sol et munie d'un rabat de 25 cm de large (la réglementation impose 25 à 30 cm, mais certains éleveurs recommandent 40 à 50 cm). Des sas sécurisés de taille adaptée permettent le franchissement du périmètre de la ferme par les véhicules sans risque d'évasion d'animaux.

Les visons sont logés dans des hangars aménagés selon des configurations variables. Les hangars à deux rangées séparées par un couloir central sont les plus répandus en France, leur construction étant relativement simple et peu onéreuse. Des bâtiments avec plus de deux rangées existent aussi, qui permettent de meilleures conditions de travail en hiver mais avec des coûts d'installation plus importants et une ventilation plus limitée. Les cages dans lesquelles sont maintenus les animaux sont standardisées : 60 à 90 cm de long, 30 à 40 cm de large et 40 à 45 cm de haut. Elles sont faites de grillage galvanisé plastifié, suspendues à environ 1 m du sol et séparées les unes des autres de quelques centimètres (Figure 12). Les déjections tombent directement par terre où elles sont ramassées et épandues sur les champs cultivés avec l'accord des agriculteurs. Pour les femelles reproductrices, les cages sont équipées de boîtes à nid, construites en bois avec une entrée circulaire et dotée d'un panier en grillage de forme arrondie garni de paille. Les boîtes à nid sont généralement équipées d'une porte sur le dessus. Chaque cage donne accès à un abreuvoir et une zone de nourrissage (GUEGAN et ROUGEOT, 1987).

Figure 12 : Cages d'élevage dans une visonnière du Doubs

fourrure-torture.com



Plusieurs milliers d'animaux sont détenus dans une même ferme : l'approvisionnement en eau et surtout en nourriture pour les visons nécessite une logistique rodée et conditionne le choix de l'implantation de la ferme. Les visons sont principalement nourris de déchets d'abattoir et sous produits de l'aviculture et de la pêche. Des aires de stockage sont prévues dans la ferme, notamment pour conserver les produits frais, faisant appel à différentes techniques : fabrication de farines de viande et de poisson, congélation en chambre froide. Les éleveurs français fabriquent eux-mêmes l'alimentation de leurs visons : les aliments décongelés sont versés dans un broyeur puis passent dans un mélangeur. Des céréales (ayant subi au préalable un traitement thermique), des huiles (riches en acides gras essentiels) et divers additifs (vitamines, minéraux, etc.) sont alors ajoutés. La pâtée obtenue est ensuite distribuée à l'aide d'un chariot distributeur. La distribution est quotidienne (elle a souvent lieu le matin), ou biquotidienne pendant la lactation des femelles. Par ailleurs, il existe en parallèle une alimentation possible en sec, sous forme de granulés ou de farines. Les granulés sont prêts à l'emploi alors qu'il faut réhydrater les farines pour obtenir une pâtée avant la distribution. Cette dernière technique n'est pas utilisée en France (CAPPE, 1996).

Quand l'aliment est présenté sous forme humide il couvre près de 80 % des besoins hydriques de l'animal, mais il doit impérativement être complété par l'abreuvement. De l'eau propre (il est recommandé de suivre les normes requises pour l'eau potable destinée à la consommation humaine) doit être à disposition de l'animal de manière continue (dans un abreuvoir automatique ou dans des coupelles). Elle doit aussi rester fraîche : si sa température dépasse 20°C, le vison en réduit sa consommation. L'eau doit être présente en quantité suffisante en tenant compte du fait que la prise de boisson est conditionnée par la température extérieure: en été, le vison absorbe 300 à 450 mL d'eau par jour contre 25 à 50 mL en hiver. Ces besoins en eau sont également accrus en période d'allaitement et de croissance (GUEGAN et ROUGEOT, 1987).

c. Un élevage remis en question : des paroles aux actes

Les techniques d'élevage du vison d'Amérique (concentrations importantes d'individus, espace réduit pour chaque vison, cages grillagées, etc.) sont dénoncées par les associations luttant pour le bien être des animaux. Plus globalement, l'industrie de la fourrure est remise en question par le grand public. A l'aide d'images choquantes et de reportages largement illustrés, les associations anti-fourrure mettent en lumière les prétendues atrocités (conditions d'élevages non respectueuses de l'animal sauvage) nécessaires pour obtenir des articles de luxe qui attisent les convoitises. De nos jours, on trouve bon nombre de sites internet proposant des images destinées à modifier les mentalités.

L'objectif de cette lutte est principalement de faire comprendre aux consommateurs que, pour obtenir un manteau de fourrure, il faut tuer des animaux qui ont été élevés dans des conditions extrêmement éloignées de leur mode de vie naturel. Si les animaux d'élevage utilisés pour la production de viande ou tout autre production (bovins, porcins, volailles, etc.) sont généralement des animaux domestiqués, les visons hébergés en ferme sont toujours des animaux sauvages. Les associations appellent à un boycott des produits contenant de la fourrure (Fondation Brigitte Bardot, Free Fur Alliance, Fourrure-Torture). Certaines d'entre elles n'hésitent pas à promouvoir les grandes marques ne vendant pas de vraie fourrure. Des campagnes nationales sont lancées par la Fondation Brigitte Bardot : des panneaux d'informations côtoient les affiches publicitaires (Figure 13) et des spots sont diffusés à la radio afin de dénoncer la souffrance animale qui se cache derrière les accessoires et habits en fourrure. Des « Marches contre la Fourrure » sont également organisées, et ce annuellement depuis 4 ans, à Paris comme à Marseille. Cette lutte passive est destinée à modifier les habitudes et à responsabiliser le consommateur dans ses choix.

Figure 13 : Campagne nationale dénonçant l'utilisation de fourrure
(Fondation Brigitte Bardot)

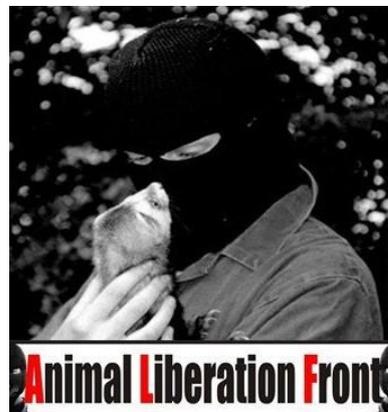


Cependant, toutes les associations ne se contentent pas d'une lutte passive. Certaines d'entre elles, plus activistes, ont mené des actions visant à dénoncer plus radicalement les élevages d'animaux pour la fourrure. Les visonnières françaises ont été étudiées de près (implantation des bâtiments, taille et capacités de ces derniers, cohérence entre déclarations et effectifs d'animaux réellement présents, etc.) et certaines d'entre elles ont été attaquées en justice pour des irrégularités voire des infractions commises dans la mise en place des bâtiments ou dans la déclaration du nombre d'animaux présents (exemple de la visonnière d'Emagny dans le Doubs, fourrure-torture.com). Les habitants des

communes sur lesquelles se trouvent ces visonnières ont été appelés à rejoindre les membres d'association pour des manifestations à proximité de la ferme mais aussi devant la maison de l'éleveur, qui est diabolisé. Enfin, dans certains cas des actions de libération des visons ont été menés : le but revendiqué de ces opérations est de rendre la liberté à ces animaux victimes d'abus, d'infliger des pertes financières à l'éleveur (des destructions de matériel sont tout à fait envisageables en plus de la libération des animaux) et d'informer le grand public sur les prétendues atrocités d'élevage de ces exploitations *via* la médiatisation des actions de libération. Certaines associations de protection des animaux se sont spécialisées dans ce type d'opération, comme l'Animal Liberation Front (ALF, alf-france.over-blog.org). Ses membres sont cagoulés et s'introduisent illégalement dans les fermes pour ouvrir les cages des animaux et détruire une partie du matériel d'élevage. Les revendications se font *via* leur site internet et le tag de leur logo sur les lieux de leur forfait. Cette association, considérée comme terroriste aux Etats Unis d'Amérique, publie des images de propagande qui mettent en avant le caractère puissant et déterminé de l'association, revendiquant même le qualificatif de « terroriste » qui leur est conféré (images en noir et blanc, hommes cagoulés habillés de manière militaire, voir Figure 14).

Figure 14 : Image de promotion de l'ALF présentant membre cagoulé tenant contre lui un mustélidé.

alf-france.over-blog.org



En octobre 2009, 4200 visons ont été libérés d'une ferme d'élevage à Saint-Cybranet en Dordogne : l'association ALF avait alors revendiqué ce sabotage. Trois mille trois cents visons ont été capturés vivants les jours suivants et 500 ont dû être abattus faute d'avoir pu être rattrapés dans le but de limiter au maximum la dispersion massive de ces animaux dans le milieu naturel (nouvelobs.com, 29 octobre 2009). Tous les visons n'ont pas été recapturés et 5 mois plus tard, les habitants de la région ont été confrontés à des visons de très grande

taille, relativement agressifs (le mois de mars correspond au moment du rut), qui ont visiblement réussi à s'installer dans le Périgord et à profiter des ressources disponibles (des fermes d'élevage de canards gras ont subi des pertes imputées aux visons). Les habitants ont cherché à capturer eux même ces animaux marrons (Figure 15), mais au vu de leur taille importante les pompiers ont été appelés à la rescousse.

Figure 15 : « Les visons d'Amérique se sont nourris de produits du Périgord et ont triplé leur poids normal, jusqu'à atteindre, pour certains, la taille d'un gros caniche ».

Document SUD OUEST, PESCADA S., avril 2010, sudouest.fr



Les relâchés massifs tels celui de Saint-Cybranet remettent en question le « bien-fondé » de ces actions de « libération » : les visons relâchés sont en partis abattus, ceux qui sont recapturés retournent dans leurs cages où beaucoup meurent des suites du stress engendré (agressivité accrue entre les individus d'une même cage, développement de maladies), et ceux qui sont restés dans le milieu naturel présentent aussi une forte mortalité. Les individus qui réussissent à survivre et s'installent dans les habitats nouveaux sont désormais reconnus comme nuisibles pour l'environnement. Au final, les visons sont les premières victimes du sabotage de la ferme qui les élève, qui n'a comme but que d'affaiblir les éleveurs. Ecologiquement et éthologiquement, ces actions n'ont pas de sens mais font au contraire peser de lourdes menaces sur les écosystèmes locaux exposés ponctuellement à l'intrusion de nombreux animaux d'élevage.

d. D'autres causes d'échappement

Outre ces événements de sabotage associés à des relâchés massifs d'animaux d'élevage, des visons ont pu s'échapper par eux-mêmes. Les bâtiments ne sont pas toujours de type fermé : une fois le vison parvenu à sortir de sa cage, il lui est relativement facile d'échapper à la surveillance du personnel, souvent peu nombreux, des fermes. La clôture qui entoure l'exploitation ne suffit pas toujours à éviter que les animaux échappés se retrouvent en pleine nature.

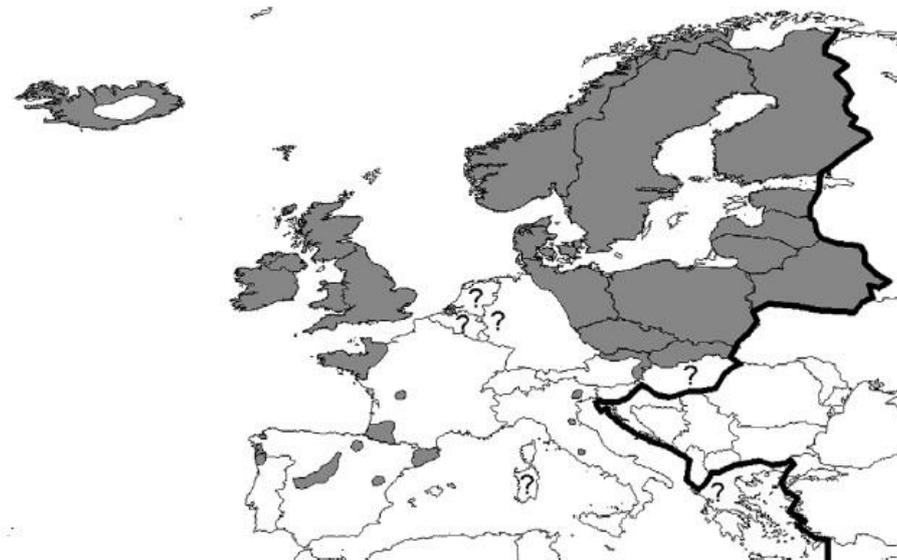
D'autre part, des catastrophes naturelles ont été à plusieurs reprises la cause de destruction des installations d'élevage : ainsi, l'ouragan du 16 octobre 1987 a provoqué l'évasion de 12 000 visons dans le Morbihan (GACHET, 1990).

3) Développement de populations férales de vison d'Amérique en Europe et en France

Les évasions spontanées et les relâchés intentionnels de visons d'Amérique à partir des fermes d'élevage ont permis la dispersion dans la nature de nombreux individus, dont certains noyaux ont permis l'implantation de populations férales. BONESI et PALAZON. (2007) ont fait le point sur les populations de vison d'Amérique en Europe : dans les 28 pays étudiés, rares sont ceux, comme la Suisse et la Slovénie, qui ont été épargnés par le phénomène. La

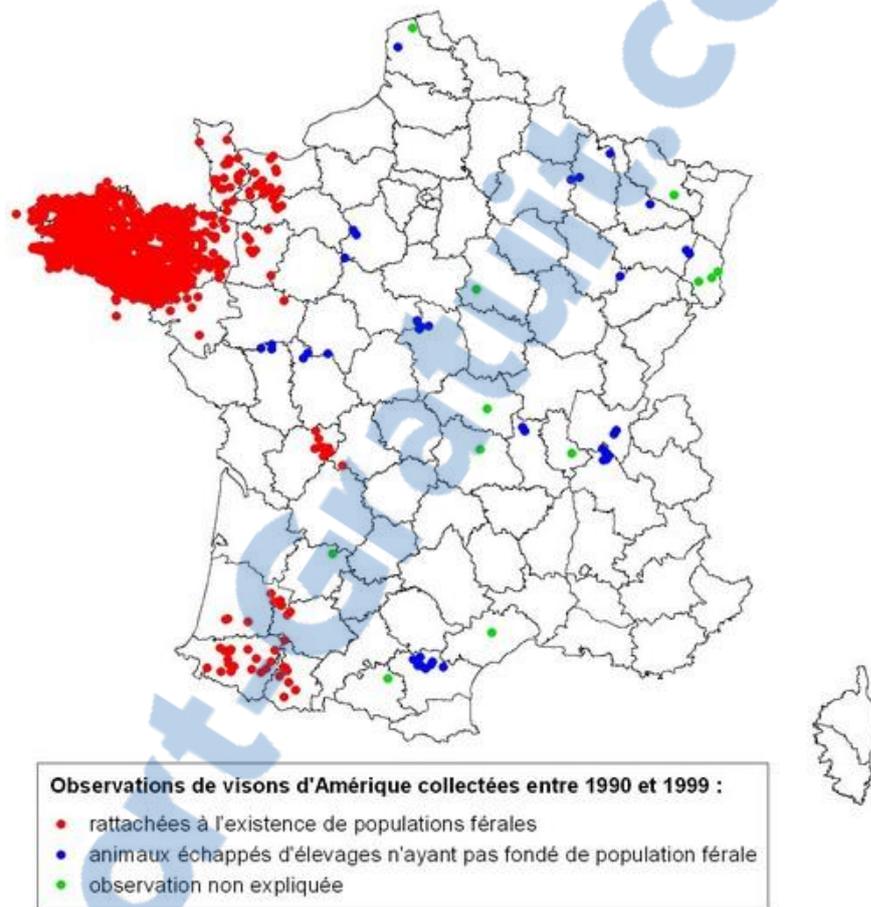
Figure 16 illustre la répartition des populations établies, dressées à partir de cartes déjà publiées et de descriptions concernant la distribution des visons d'Amérique depuis 1990. Les points d'interrogation pointent des zones où la présence de visons d'Amérique ne peut être prouvée avec certitude mais où elle est fortement suspectée.

Figure 16 : Répartition du vison d'Amérique dans 28 pays d'Europe depuis 1990
(BONESI et PALAZON, 2007)



En France, une étude a été menée par LEGER et RUETTE (2005) sur les populations férales de vison d'Amérique et leur évolution. En dépit du nombre de sites où des visons d'Amérique ont été relâchés ou se sont échappés, toutes les introductions ne mènent pas à la formation d'une population férale. En France, 3 populations se sont implantées suite à l'introduction volontaire ou involontaire de visons d'Amérique dans la nature (Figure 17). Une première population s'est développée en Bretagne depuis les années 70, qui s'étend désormais jusqu'en Normandie et vers les Pays de la Loire. Un second noyau est localisé au nord du département de la Charente, qui semble ne pas prendre d'ampleur avec le temps. Enfin, une troisième population férale s'étend depuis les Hautes-Pyrénées jusqu'aux Landes, en passant par les Pyrénées-Atlantiques et le Gers. Cette population est la seule qui soit en contact avec des visons d'Europe. Elle semble dynamique et en pleine extension car entre 2002 et 2003 de nombreux individus ont été capturés dans le Lot et Garonne, témoignant d'une expansion spatiale associée à une densité de population importante du vison d'Amérique. D'autre part, il semblerait que de nouveaux noyaux de population soient en cours de formation dans la région de la Montagne Noire (Aude et Tarn), dans le bassin de la Tardoire (Haute Vienne) ainsi que sur la vallée de la Dronne (Dordogne).

Figure 17 : Répartition du vison d'Amérique en France, localisation des populations férales et des zones d'observation ponctuelle de l'animal (LEGER et RUETTE, 2005)



4) Impact de l'implantation de population férales de visons d'Amérique

a. Impacts avérés des populations férales de vison d'Amérique

La Finlande à l'instar des autres pays scandinaves a une longue tradition d'élevage du vison et de nombreux animaux échappés des fermes dès les années 1950 ont permis l'implantation de populations férales et leur dispersion à travers tout le pays. En 1970, tout le territoire national est colonisé. Les visons d'Amérique ont atteint des îles situées dans la Mer Baltique, et plusieurs auteurs se sont intéressés aux impacts de la présence de ce prédateur sur les espèces locales.

Les répercussions de la présence de visons d'Amérique sur les populations de campagnols roussâtres (*Clethionomys glareolus*) et de campagnols agrestes (*Microtus agrestis*) ont été étudiées par BANKS *et al.* (2004). Ces micromammifères vivent dans 40 îles de la Mer Baltique et le principal facteur modulant la dynamique de leurs populations sont les précipitations. Un été pluvieux (par exemple l'été 1998) favorise de très forts taux de reproduction et une réussite globale de l'élevage de leur progéniture grâce à une nourriture abondante. Les campagnols se dispersent rapidement lors de ces explosions de population et colonisent ou recolonisent des territoires vierges ou abandonnés respectivement. L'année suivante (comme en 1999 et 2000), un été sec peut réduire considérablement l'effectif de la population. En présence de visons d'Amérique, le cycle régulier de croissance et décroissance de la population de campagnols s'est vu modifié : la densité globale de campagnols n'évolue que très peu d'une année sur l'autre, malgré les variations de précipitations. Les visons empêchent donc les explosions de population et régulent la densité de ces rongeurs. De plus, privés de ces phénomènes de croissance brutale de leurs effectifs, les campagnols ont une capacité de dispersion beaucoup plus réduite. La présence des visons et les conséquences de leur pression de prédation sur les campagnols modifient donc considérablement la dynamique de ces populations, dans un contexte insulaire.

D'autres études, toujours menées dans les îles finlandaises de la Mer Baltique, ont mis en œuvre la capture sélective des visons et l'étude de l'évolution de certaines populations d'oiseaux suite à cette éviction. Les populations des îles où le vison d'Amérique a été éradiqué ont été comparées à des populations témoins situées dans des îles similaires mais où le vison est toujours resté présent. Une première étude (NORDSTROM *et al.*, 2003) a démontré que le retrait du prédateur a un effet positif sur les populations de grand gravelot *Charadrius hiaticula*, et ce sur un terme relativement long (8 années de suivi, voir Figure 18 **Erreur ! Source du renvoi introuvable.**). De même, les populations de labbe parasite *Stercorarius parasiticus*, de sterne arctique *Sterna paradisaea* ainsi que de pipit maritime *Anthus petrosus* se sont vues significativement renforcées suite à l'éviction du vison d'Amérique. Le tournepierre à collier *Arearia interpres* a quant à lui vu sa population augmenter très rapidement dans les premières années puis se stabiliser autour d'une nouvelle densité de population significativement plus importante que celle dans les îles où le vison d'Amérique chasse (voir Figure 19). Les populations de goélands cendrés *Larus canus* et de traquets motteux *Oenanthe oenanthe* ont suivi la même évolution, mettant ainsi en cause la présence du vison d'Amérique et sa pression de prédation significative sur le développement des populations de ces oiseaux.

Figure 18 : Evolution de la population du grand gravelot (comptée en couples nicheurs (pairs) au kilomètre carré) sur une île où le vison d'Amérique a été éradiqué (courbe aux carrés) et sur une autre île où le prédateur a toujours été présent (courbe aux triangles).

(NORDSTROM *et al.*, 2003)

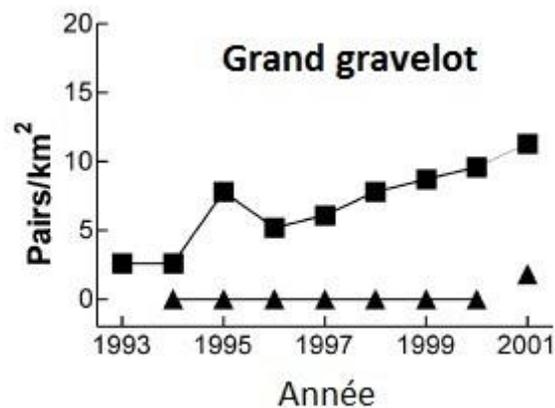
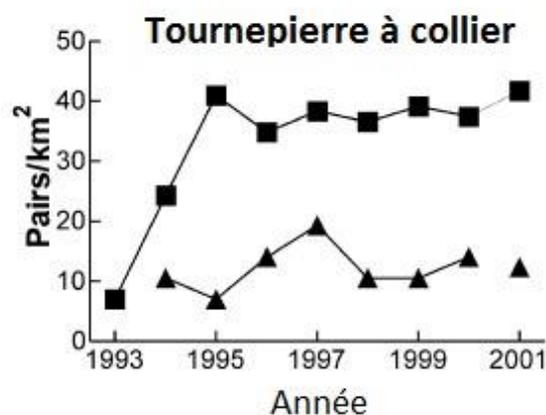


Figure 19 : Evolution de la population du tournepierre à collier (comptée en couples nicheurs (pairs) au kilomètre carré) sur une île où le vison d'Amérique a été éradiqué (courbe aux carrés) et sur une autre île où le prédateur a toujours été présent (courbe aux triangles).

(NORDSTROM *et al.*, 2003)



Une seconde étude (NORDSTROM *et al.*, 2002) menée de la même manière que la précédente, a été réalisée en ciblant d'autres espèces d'oiseaux. Elle montre que le retrait du vison d'Amérique dans les îles baltiques finlandaises augmente significativement les populations de tadornes (*Tadorna spp.*), de fuligules morillon (*Aythya fuligula*) et de macreuses brunes (*Melanitta fusca*). Les populations de canards chipeaux (*Anas strepera*), canards souchets (*Anas clypeata*), canards pilets (*Anas acuta*) et de harles huppés (*Mergus serrator*), qui ont un cycle de reproduction moins productif que les espèces citées précédemment, ont présenté une augmentation de leur population bien que non significative au sens statistique du terme durant la courte durée de l'étude (3 ans). Plusieurs espèces d'oies (*Anser spp.*) ont également été suivies sans qu'aucune évolution de leurs effectifs consécutive à l'éradication du vison d'Amérique n'ait été enregistrée.

Le vison d'Amérique a aussi un effet délétère significatif sur la grenouille rousse (*Rana temporaria*) (BANKS *et al.* 2004) comme sur les populations de pingouins tordas (*Alca torda*) qui nichent au sol dans des îles relativement protégées vis-à-vis des prédateurs terrestres jusqu'à l'introduction du vison (NORDSTROM *et al.*, 2004).

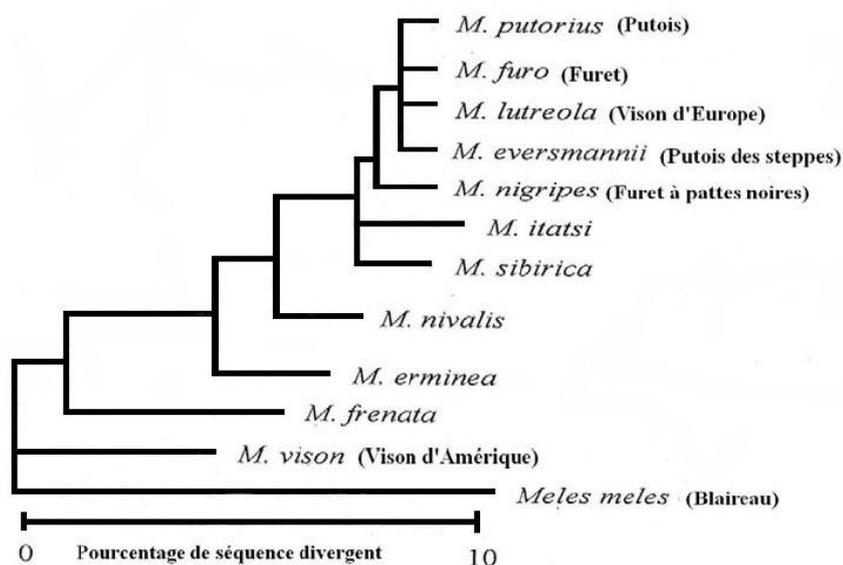
Aucune étude de ce type n'a été menée en France sur des populations d'oiseaux ou de rongeurs. D'autre part, le contexte insulaire des études précédentes ne permet pas de généraliser aisément les résultats obtenus. Cependant, on peut émettre l'hypothèse que l'introduction d'un tel animal, dans des milieux n'abritant pas ou plus de prédateurs « écologiquement équivalents » (à l'instar du vison d'Europe, qui occupe la même niche écologique), peut provoquer un bouleversement de l'écosystème. Les conséquences sur les populations de proies sont impossibles à prédire, à court comme à long terme, mais il est probable que ces populations seraient affectées au moins sur une certaine durée.

b. Interactions avec le vison d'Europe au sein d'une même niche écologique

i) Présentation du vison d'Europe et de sa répartition naturelle

Le vison d'Europe (*Mustela lutreola*) se distingue, au niveau de sa morphologie, par quelques rares détails du vison d'Amérique : ces deux espèces ont largement été confondues, voire considérées comme des taxons très proches, alors qu'on sait depuis peu qu'elles sont très différentes (Figure 20 **Erreur ! Source du renvoi introuvable.**). En effet, le vison d'Europe est phylogénétiquement bien plus proche du putois ou du furet que du vison d'Amérique, ce qui a motivé la modification de la classification des Mustéolidés.

Figure 20 : Arbre phylogénétique des Mustélidés, d'après Davison *et al.* 2000.
 Le vison d'Europe est phylogénétiquement plus proche du putois ou du furet que du vison d'Amérique.



Le vison d'Europe est de plus petite taille: des mesures réalisées en France dans le cadre d'une campagne nationale rapportent que le poids moyen des visons d'Europe français mâles est de 875 g contre 540 g pour les femelles (MAIZERET *et al.*, 1998). Son pelage brun foncé tire franchement sur le noir aux extrémités des pattes et de la queue, et il porte de manière distinctive deux croissants blancs au bord de la lèvre inférieure et supérieure (Figure 21).

Figure 21 : Morphologie du vison d'Europe
 (photo Philippe Constantin, DIREN Aquitaine)

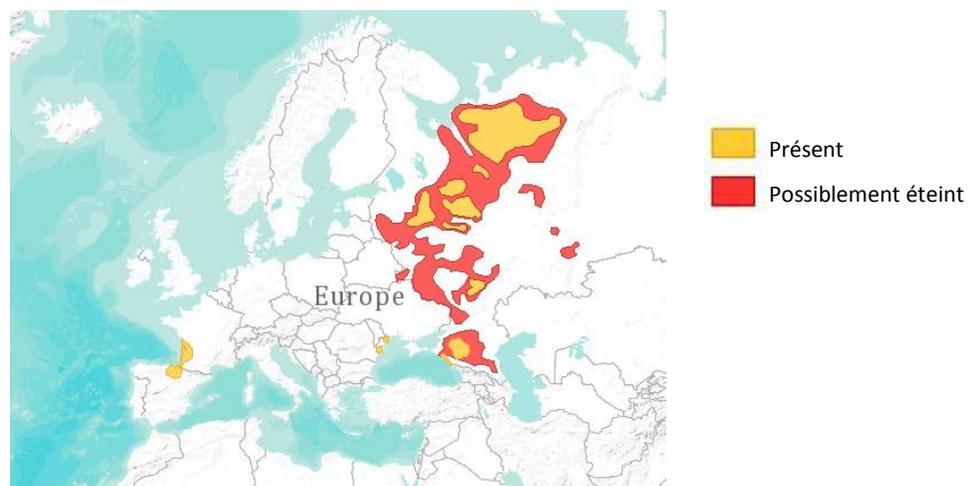


Le vison d'Europe a un régime alimentaire qui dépend beaucoup de son habitat. En fonction des régions et des saisons, la part de chaque type de proie varie. Une étude menée sur la population de visons d'Europe des Landes de Gascogne (analyse du contenu de crottes) a montré que ces animaux mangeaient des amphibiens (retrouvés dans 31,6 % des crottes), des oiseaux (25,4 %), des mammifères (23,1 %), des poissons (18,8 %) et enfin, en plus petites proportions, des insectes et des reptiles (LIBOIS et ROSOUX, 2001). Le domaine vital des visons d'Europe (espace non défendu par l'individu qui lui permet de subvenir à ses besoins vitaux) est représenté, en France, par une bande longeant un ou plusieurs cours d'eau, de superficie plus importante pour les mâles (2971 ha en moyenne) que pour les femelles (257 ha en moyenne, d'après la Mission vison d'Europe, 2003). Au total, le vison d'Europe occupe une bande longue de 2 à 15 km le long d'un réseau hydrique. La saison du rut rassemble les mâles et les femelles qui vivent séparément le reste du temps : en France, les rapprochements ont lieu entre janvier et février. La gestation dure 43 jours puis la femelle met au monde une portée de 2 à 7 petits qui seront sevrés vers l'âge de 10 semaines (MAZZOLA-ROSSI, 2006).

Autrefois répandu dans toute l'Europe, on ne trouve plus actuellement le vison d'Europe qu'en Russie, Biélorussie et Ukraine, quelques individus sont encore implantés en Roumanie, et une autre population subsiste en Espagne et en France (Figure 22). Toutes ces populations subissent depuis plusieurs décennies une forte régression, et l'espèce est considérée comme confrontée à un risque très élevé d'extinction à l'état sauvage. Le vison d'Europe est donc classé comme espèce menacée d'extinction (IUNC, iuncredlist.org).

Figure 22 : Aire de répartition actuelle du vison d'Europe

(iuncredlist.org)



ii) Le vison d'Europe en France : une population menacée mais protégée par des plans de restauration

La répartition actuelle du vison d'Europe met en évidence l'existence de deux métapopulations désormais isolées géographiquement : une population franco-ibérienne et une population orientale (qui persiste sur plusieurs autres pays mais dont la majorité des effectifs est présente en Russie). Ces deux populations demeurent génétiquement proches : la divergence génétique entre la population franco-ibérienne d'une part et la population russe d'autre part n'est pas suffisante pour les considérer comme des entités distinctes (MICHAUX *et al.*, 2004).

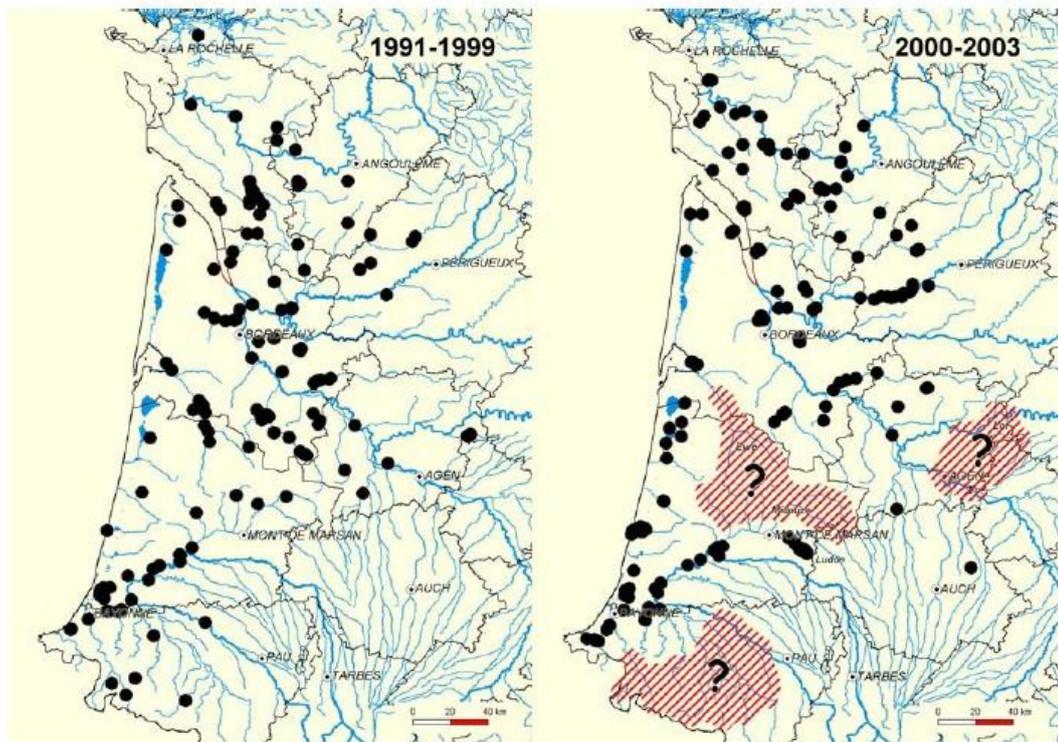
A l'instar du déclin de la population russe de visons d'Europe (en rouge sur la carte précédente) la population franco-ibérienne est elle aussi menacée. Cette dernière présenterait une très faible diversité génétique établie sur la base d'une séquence d'ADN mitochondrial, comparée à celle des populations russes et roumaines (MICHAUX *et al.*, 2004 et 2005). Cette faible diversité rend la population globalement plus sensible à certaines affections pathologiques et moins capable de s'adapter en cas de modification sensible de l'environnement.

Les causes de mortalité directe les plus fréquentes sont les collisions avec des voitures et les piégeages accidentels (pièges non sélectifs posés pour limiter les populations de nuisibles comme le putois par exemple). De manière plus indirecte, les visons d'Europe souffrent d'empoisonnement (majoritairement à l'aide d'anticoagulants comme la bromadiolone utilisée pour tuer les rats musqués et les ragondins, dont le vison est susceptible d'ingérer les cadavres). Enfin, des causes environnementales ont un rôle important dans le déclin de la population : la dégradation et la destruction des habitats (un tiers des zones humides françaises ont disparu depuis l'après guerre), et notamment des lieux de repos ou des sites de reproduction, ainsi que l'altération de la qualité de l'eau ont un impact fort sur l'évolution des populations de visons. La présence du vison d'Amérique, qui entre en concurrence directe avec le vison d'Europe, constitue de même un facteur défavorable au développement des populations de ce dernier. SIDOROVITCH (2000) a démontré que l'arrivée du vison d'Amérique dans un milieu occupé par une population stable de vison d'Europe entraînait une diminution significative des effectifs de visons autochtones. D'autre part, des hybridations entre les deux espèces seraient possibles, conduisant à la production d'une descendance stérile (MAZZOLA-ROSSI, 2006). Si l'accouplement d'une femelle européenne avec un mâle américain ne mène pas systématiquement à la mise au monde de petits (le plus souvent une résorption des embryons a lieu *in utero*), la femelle ne se laisse plus saillir par un autre vison mâle (y compris un conspécifique). La saison de reproduction est alors perdue pour cette femelle (SIDOROVITCH, 2000).

En France, la situation du vison d'Europe est étudiée de près depuis les années 1990. Une première campagne nationale a eu lieu de 1991 à 1997 : de nombreux piégeages ont été réalisés afin de connaître avec précision la répartition de l'espèce en France et son mode de vie. De manière concomitante, une campagne de sensibilisation du grand public a été lancée. La mise en place du Réseau Natura 2000 a permis de recenser 63 sites où l'animal était présent et d'autres études (notamment de radiopistage) ont permis une meilleure connaissance des populations de vison d'Europe en France. Ces études et leurs résultats ont abouti à la mise en place d'un plan de restauration, rédigé en 1998 et modifié en 1999 : officiellement lancé en août 2000, il portait sur une durée de 5 ans. Ses lignes directrices consistaient à poursuivre et développer les recherches en cours pour compléter les connaissances sur le vison d'Europe, protéger et restaurer ses habitats, lutter contre les causes directes de mortalité et les facteurs de déclin pressentis et enfin sensibiliser le public à la présence précaire du vison d'Europe dans les zones humides concernées. L'interdiction des pièges à mâchoires et l'utilisation plus généralisée des pièges sélectifs non létaux a permis de limiter cette pression mais des cas de mortalités sont toujours relevés (Mission Vison d'Europe, 2003).

A l'issue de ce plan, la population de vison d'Europe en France était considérée comme probablement inférieure au seuil de survie de l'espèce (population minimale viable). L'estimation de la taille réelle de la population française de vison d'Europe est extrêmement difficile, mais les campagnes de piégeage ont permis de mettre en évidence la régression de la population et sa fragmentation au sein de son aire de répartition en Aquitaine (MAIZERET *et al.*, 2002). De nombreux facteurs pouvant causer le déclin fulgurant et généralisé de l'espèce ont été identifiés et des plans de lutte ont été mis en place. Cependant, aucun des facteurs recensés ne suffit à expliquer à lui seul le déclin observé, et l'association de toutes les mesures prises pour contrer les différentes causes identifiées de ce déclin n'a malheureusement pas permis d'enrayer la régression de la population (Figure 23 **Erreur ! Source du renvoi introuvable.**).

Figure 23 : Evolution de la population de vison d'Europe en France entre 1999 et 2003.



Données de présence de visons d'Europe pour la période 1991-1999 et 2000-2003

(MAIZERET *et al.*, 2002 et MISSION VISON D'EUROPE, 2003)

Chaque point noir représente une capture de vison d'Europe. Les zones hachurées rouges indiquent des cours d'eau où le vison était présent entre 1991 et 1999, mais où il n'y a plus de preuves de sa présence entre 2000 et 2003. Le déclin de la population est donc toujours en marche malgré les efforts de protection des animaux et de leurs habitats.

Un second plan de restauration quinquennal a été rédigé pour la période 2007 à 2011, plaçant la protection du vison d'Europe au rang de priorité des politiques publiques :

« La question de la protection du Vison d'Europe doit faire l'objet d'actions, de mesures, d'interdictions ou de recommandations particulières ou a minima être citée dans les programmes de réalisation des politiques agricoles et forestières, de gestion des zones humides et des cours d'eau, de protection des espaces naturels, d'équipement et d'infrastructures. Il s'agit ici d'un enjeu prioritaire du deuxième plan national de restauration du Vison d'Europe. » (Extrait du Deuxième Plan national de Restauration du Vison d'Europe, 2007)

Les efforts de protection *in situ* sont prolongés et renforcés (réduction des causes de mortalités, gestion des populations de vison d'Amérique, projets de recherche). Afin de renforcer les populations restantes, un programme de renforcement/réintroduction de visons d'Europe est créé. L'établissement Zoodyssée, situé dans les Deux-Sèvres, a été choisi pour cette mission et a mis au point un programme complet d'élevage en 2012. Le bilan de ce second plan de restauration est attendu, et permettra la rédaction d'un troisième plan de restauration du vison d'Europe.

iii) Concurrence au sein d'une même niche écologique

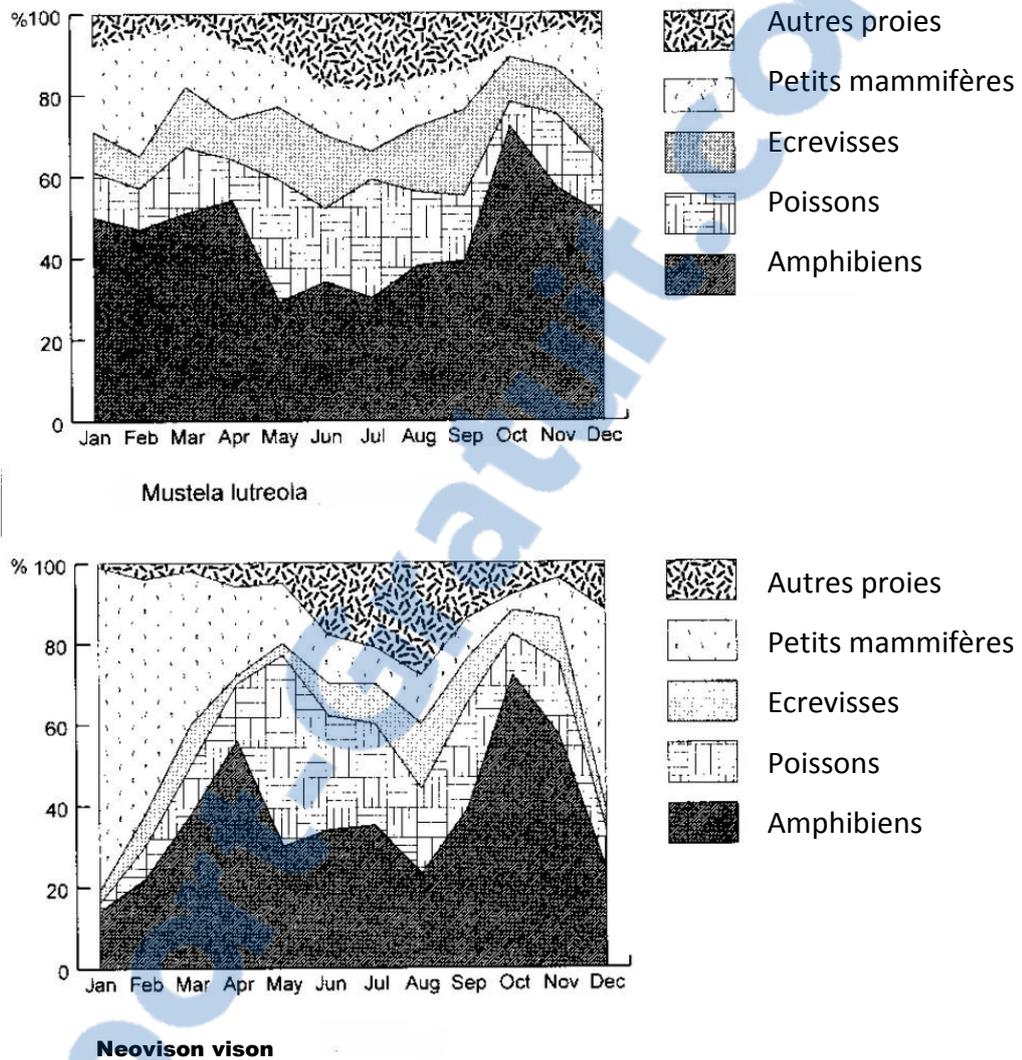
Le vison d'Europe est en déclin en France en dépit des nombreuses mesures prises pour sa protection. Outre les dégradations de son biotope et le piégeage abusif (contre lesquelles des solutions ont été trouvées), l'introduction et le développement de populations férales de vison d'Amérique contribuent à la disparition du vison d'Europe. En effet, ces deux espèces occupent la même niche écologique : ils sont adaptés à des milieux très semblables, l'un en Amérique et l'autre sur le continent européen. Ils utilisent de manière tout à fait similaire les ressources d'un même milieu, qu'il s'agisse des ressources biotiques (exemple : les proies) et abiotiques (exemple : les gîtes).

La concurrence alimentaire s'explique par des comportements alimentaires très proches : ce sont tous deux des prédateurs semi-aquatiques généralistes, le vison d'Amérique étant légèrement plus opportuniste que le vison d'Europe. Leurs proies sont quasiment les mêmes (poissons, oiseaux, petits mammifères, amphibiens, écrevisses), en même quantité (SIDOROVICH 2001, Figure 24), et ils chassent au même moment de la journée (durant la nuit, avec une activité accrue juste après le crépuscule).

Des études ont cependant montré qu'en cas de variation de la disponibilité des proies aquatiques (par exemple un été sec et chaud durant lequel les écrevisses et les poissons sont présents en faibles quantités et rapidement consommés par des prédateurs variés), le vison d'Amérique réoriente facilement son régime alimentaire vers des petits mammifères terrestres, alors que le vison d'Europe conserve un régime avec une prédominance de proies aquatiques malgré la pénurie (SIDOROVICH 2001, Figure 24). La même observation a été faite en hiver : quand il fait froid et que les rivières gèlent en partie, le vison d'Amérique se réoriente vers la capture de proies terrestres, alors que le vison d'Europe continue à plonger pour trouver sa nourriture.

Figure 24 : Variation saisonnière du régime alimentaire du vison d'Europe et du vison d'Amérique.

(SIDOROVICH, 2001)



Si le régime alimentaire du vison d'Europe est relativement constant tout au long de l'année, le vison d'Amérique compense plus radicalement la raréfaction des amphibiens et des poissons durant l'été et l'hiver par la consommation de petits mammifères. D'autre part, la répartition globale des proies tend à confirmer l'existence d'une compétition alimentaire entre les deux espèces.

La concurrence alimentaire des deux espèces est une réalité, mais le vison d'Amérique s'adapte plus facilement à la disponibilité éminemment variable en fonction des saisons de leurs proies principales, alors que le vison d'Europe subit plus directement les conséquences de ces pénuries ponctuelles conférant un avantage certain à l'espèce allochtone.

Force est de constater que le déclin de la population de vison d'Europe a été très rapide après l'arrivée du vison d'Amérique. Par exemple, les effectifs du vison local ont chuté des deux tiers en l'espace d'un ou deux ans, le long d'une petite rivière étudiée en

Biélorussie (passant de 7 individus sur 10 km de long à 1 individu, SIDOROVICH 2000). Si la compétition alimentaire avait été la principale cause de ce déclin, il n'aurait pas été aussi rapide. L'auteur remet donc en question la part prépondérante accordée à ce facteur pour avancer une autre hypothèse : les confrontations directes entre ces deux espèces sont violentes, dues à la grande agressivité du vison d'Amérique plus corpulent. Des suivis radio-téléométriques réguliers ont permis de montrer que les confrontations entre les deux espèces sont très fréquentes (SIDOROVICH *et al.*, 2000) et qu'elles sont quasiment toujours conflictuelles. Quand un vison d'Amérique repère la présence d'un vison d'Europe à moins de 200 m, il va le trouver pour le chasser. Le vison d'Europe tentera dans certains cas de revenir vers la rivière, dont l'accès lui sera à nouveau interdit, ou se déplacera durant une période plus ou moins longue dans des milieux inhabituels (cœur de forêt, prairies) afin de trouver un nouveau domaine vital. Au final, il est avéré que le vison d'Amérique déloge le vison d'Europe des berges des rivières importantes, le laissant se contenter de plus petits cours d'eau moins riches en proies. Les ressources alimentaires limitées affectent défavorablement la densité de population des visons sur ces zones moins adaptées : au lieu de 7 individus sur 10 km de long, on en retrouvera au maximum 2 ou 3. D'autre part, une surmortalité des visons d'Europe peut être associée à leur expulsion de leurs domaines vitaux par le vison d'Amérique (SIDOROVICH, 2000).

Les interactions agressives entre les deux espèces, excluant le vison d'Europe de son domaine vital constituerait une cause majeure de son déclin rapide suite à l'arrivée du vison allochtone, et ce même dans un milieu où la population de vison d'Europe était importante et stable. En France, et plus précisément en Aquitaine, la population de vison d'Europe était déjà en régression à l'arrivée du vison d'Amérique. Les effets consécutifs à la présence de cet envahisseur se sont ainsi ajoutés aux autres causes de ce déclin, accentuant la pression que subit l'espèce en voie de disparition. Le vison d'Amérique n'est donc pas, et loin s'en faut, le seul responsable du déclin du vison d'Europe en France, mais il joue un rôle non négligeable dans la régression de cette population déjà fragilisée.

c. Introduction et dispersion d'agents pathogènes : exemple de la maladie aléoutienne

L'installation du vison d'Amérique dans des milieux qui lui étaient étrangers a aussi rendu possible l'introduction de nouveaux agents pathogènes apportés par cette espèce envahissante. Si certains microorganismes véhiculés par le vison sont inoffensifs pour lui voire peu pathogènes, il n'en est pas forcément de même pour les espèces natives. Selon le cas, il peut arriver que les parasites, virus ou bactéries apportés par l'espèce allochtone fassent des ravages parmi les populations locales. L'arrivée du vison d'Amérique en France y a très probablement introduit la maladie aléoutienne, qui compte parmi les facteurs du déclin du vison d'Europe.

La maladie aléoutienne du vison (MAV) a été diagnostiquée pour la première fois en 1956 dans une ferme d'élevage aux Etats-Unis d'Amérique. Elle touchait alors les individus porteurs du gène de couleur aléoutienne, mais il a été montré par la suite que tous les visons y sont sensibles, à des degrés variables. La maladie est fulgurante chez les visons aléoutiens, et toujours mortelle, alors qu'elle évolue bien plus lentement chez les visons non aléoutiens dont certains peuvent même parvenir à éliminer le virus de leur organisme, ce qui n'est jamais le cas chez les premiers.

La maladie est causée par un virus de la famille des *Parvoviridae*. Les visons se contaminent par voie orale ou respiratoire, puis le virus se réplique rapidement dans les cellules hépatiques de Küpfer, les macrophages spléniques et dans les cellules endothéliales rénales. Il est présent dans le sang des visons et dans toutes les sécrétions organiques (fèces, urine, salive, lait). Les visons se contaminent directement par contact mais aussi indirectement *via* les déjections ou la contamination d'eau de boisson par exemple, ce virus étant doté d'une forte résistance dans le milieu extérieur. Les femelles gestantes transmettent de plus le virus à leur progéniture (transmission verticale *in utero* et *via* le lait).

Pour les individus homozygotes pour le gène aléoutien, la maladie évolue de manière aiguë, avec une mortalité rapide très importante. Chez les visons ayant un autre génotype, la maladie est plutôt chronique et la mortalité étalée dans le temps (JEANBOURQUIN, 1987)

L'apparition des signes cliniques est précédée par une phase latente d'un à deux mois mais qui peut durer un an, durant laquelle l'animal est asymptomatique mais excréteur. Pourtant, durant cette période, on observe une plasmocytose chez les visons malades, qui a pour conséquence une hypergammaglobulinémie marquée, qui ne fait que croître durant l'évolution de la maladie (AASTED, 1985). Les immunoglobulines produites sont principalement des IgG, dirigées contre les protéines structurales du virus. Des immun-complexes se forment en grandes quantités, qui se déposent massivement dans les glomérules rénaux, les *intima* des artères, les articulations ou encore à la surface des hématies.

Les symptômes comprennent tout d'abord un abattement et une anorexie menant à une perte de poids. L'animal est déshydraté et présente ensuite une diarrhée importante avec du méléna, accompagnée d'un syndrome hémorragique. La maladie aléoutienne cause également une immunodépression, et des surinfections sont fréquentes, aggravant l'état général de l'animal. Les dépôts d'immun-complexes sont à l'origine de la mortalité, principalement causée par insuffisance rénale et ses conséquences (notamment l'urémie) d'une part et les lésions vasculaires d'autre part.

Chez les juvéniles en croissance, la maladie aléoutienne peut prendre la forme d'une pneumonie interstitielle, qui provoque un fort taux de mortalité néonatale (JEANBOURQUIN,

1987) D'autre part, des avortements et des troubles de la reproduction (baisse de la fertilité) sont observés dans les élevages atteints par la maladie aléoutienne.

Il n'existe aucun traitement. Les anticorps dirigés contre le virus peuvent être détectés à l'aide d'une immunoélectrophorèse, et, dans le cadre d'un élevage infecté, les individus testés et positifs doivent être éliminés. Seul un large plan de réforme, avec une élimination des animaux identifiés comme porteurs du virus, permet d'assainir les élevages, associé à des techniques efficaces de désinfection du matériel et des bâtiments. Dans le milieu naturel, il est impossible d'éradiquer l'agent pathogène. Le vison d'Amérique en a été la source, mais suite à la constitution de populations férales et de contact avec d'autres espèces locales, le virus a infecté d'autres petits carnivores.

Dans le cadre du premier plan de restauration du vison d'Europe, une étude a été menée sur les visons d'Amérique et d'Europe présents dans les 7 départements français où la présence de ce dernier est avérée, ainsi que sur des martres (*Martes martes*), des fouines (*Martes foina*), des genettes (*Genetta genetta*) et des putois (*Mustela putorius*) de la même région. Suite à des captures, les animaux sont anesthésiés et du sang leur est prélevé. Après un examen clinique complet, des analyses de sang sont réalisées en laboratoire départemental puis transférées au Danemark pour doser les anticorps anti-MAV. Toutes les espèces testées comportaient des individus présentant des anticorps anti-MAV, témoignant de la dispersion de l'agent pathogène. La séroprévalence la plus importante est trouvée chez le vison d'Amérique (23 % des individus capturés portent des anticorps anti-MAV), confirmant que cette espèce est la source d'excrétion la plus importante pour cette maladie. Par ailleurs, des animaux porteurs de ces anticorps sont retrouvés en dehors de l'aire de présence du vison d'Amérique en France (il s'agit principalement des visons d'Europe) : cela indique que la maladie s'est considérablement dispersée. Cependant, les animaux séropositifs ne présentaient pas un moins bon état général que les animaux séronégatifs, et ce quelle que soit l'espèce testée. Le dosage de la gammaglobulinémie, réalisé pour détecter la réaction physiologique des animaux à la présence du virus, aura également permis de suspecter que le putois est un porteur sain pour cette maladie : sur les 145 individus capturés, 10 % sont séropositifs pour les anticorps anti-MAV et aucun d'entre eux ne présentait d'hypergammaglobulinémie. Les putois ne souffrent donc pas de la maladie et leur système immunitaire ne défend pas l'organisme contre le virus. Celui-ci se multiplie, les putois contaminés sont excréteurs, mais leur longévité ne semble pas affectée par ce portage. Ils constituent donc une source de contamination du milieu et des autres animaux sauvages qu'ils rencontrent, et ce vraisemblablement pour le reste de leur vie : le putois pourrait donc être un réservoir de la maladie aléoutienne dans le milieu naturel. Enfin, sur la base des comparaisons des taux d'hypergammaglobulinémie chez les visons d'Amérique et d'Europe séropositifs, on peut raisonnablement supposer que le *Parvovirus* est pathogène chez ces deux espèces (FOURNIER-CHAMBRILLON *et al.*, 2004).

Le vison d'Amérique est responsable de l'introduction du virus de la maladie aléoutienne du vison en France, par le biais de populations férales. Cette maladie touche le vison d'Europe et son impact joue un rôle dans le déclin de cette espèce menacée (PERROT 2003), d'autant plus que la population franco-ibérienne souffre d'une faible diversité génétique la rendant particulièrement sensible. La mortalité, mais aussi la stérilité, les avortements, la mortinatalité et le dérèglement du système immunitaire causés par la maladie aléoutienne sont autant d'éléments qui peuvent compromettre une population déjà affaiblie. La dispersion du virus et la contamination d'autres mammifères, dont certains s'avèrent être des réservoirs pour la maladie aléoutienne comme le putois, rendent son éradication tout à fait impossible. Il n'existe actuellement pas de lutte efficace possible contre cet agent pathogène : le vison d'Amérique est donc très probablement responsable, de manière indirecte par le biais de l'introduction de ce virus, d'une partie du déclin du vison d'Europe en France.

5) Statut légal et point de vue du public

Le vison d'Amérique figure sur la liste des espèces de gibier, dont la chasse est autorisée (arrêté ministériel du 26 juin 1987). Depuis 2008, il est classé comme nuisible sur l'ensemble du territoire national. Il l'était déjà précédemment dans certains départements, notamment le Morbihan (arrêté du 23 décembre 1987) mais ce statut a été étendu.

Le grand public français est relativement peu informé de la situation du vison d'Europe et du vison d'Amérique, hors campagnes localisées dans les départements d'Aquitaine où les deux espèces sont en concurrence. Le déclin important du vison d'Europe n'est pas un fait connu du grand public, alors que les opérations de sabotage et de libération de visons d'Amérique dans leurs élevages sont des événements ponctuellement médiatisés. Le faible nombre d'élevages de visons en France laisse supposer que l'industrie pelletière est anecdotique : économiquement il s'agit bien d'une activité quasiment éteinte, et l'idée même de l'existence d'élevages pelletiers en France a elle aussi disparu des esprits. Les observations dans la nature de visons sont extrêmement rares du fait de la discrétion de ces animaux et de leurs mœurs nocturnes, et sans des connaissances approfondies il est très difficile d'identifier l'espèce observée.

Le vison d'Amérique est donc avant tout un sujet de préoccupation pour les autorités et les organismes de protection des espèces natives, et notamment du vison d'Europe, mais le grand public n'est globalement que très peu sensibilisé à cette problématique et aux conséquences de la présence du vison d'Amérique.

CONCLUSION

Le vison d'Amérique est une espèce envahissante en Europe. La barrière géographique qui le contenait dans son aire de répartition naturelle a été artificiellement franchie par des importations humaines dans des pays développant son élevage pour la fourrure. Une fois introduit dans le milieu naturel, il s'est rapidement montré envahissant. Le processus d'invasion du vison d'Amérique en France est schématisé Figure 25, selon le modèle proposé par CHAPPLE *et al.* en 2012. Le Tableau 5, construit à partir des données rassemblées pour cette étude, détaille les étapes de ce processus.

Figure 25: Les étapes de l'invasion du vison d'Amérique en France, selon le modèle proposé par CHAPPLE *et al.* 2012.

Illustration personnelle.

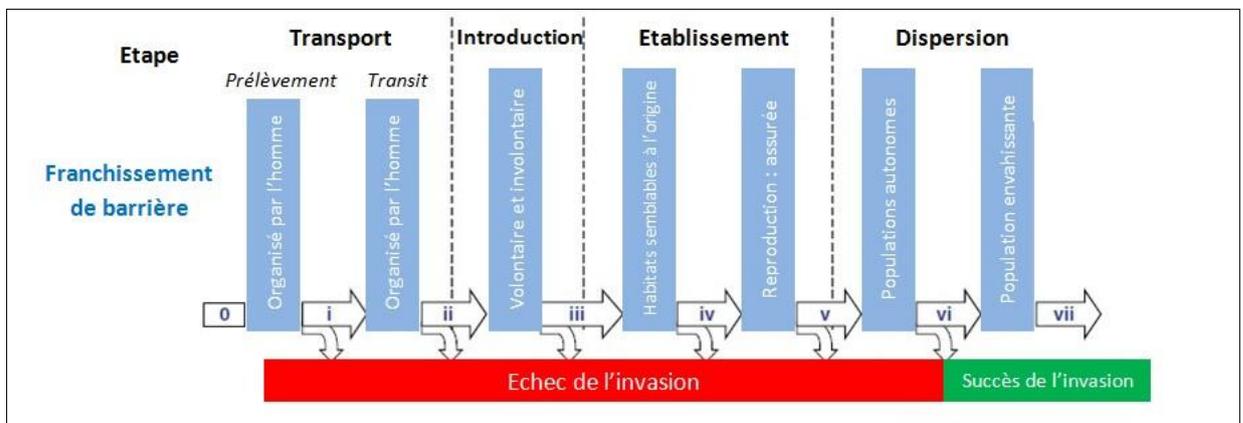


Tableau 5 : Détail des étapes franchies par le vison d'Amérique avant de devenir une espèce envahissante.

Etape	Processus d'invasion du vison d'Amérique
0	Visons dans leur milieu naturel, qui sont géographiquement limités dans leur aire de répartition naturelle.
BARRIERE GEOGRAPHIQUE	
i	Vison prélevés par l'homme dans le milieu naturel afin de les élever pour leur fourrure.
BARRIERE DE SURVIE ET DETECTION	
ii	Visons captifs importés en Europe dans le but d'être élevés pour leur fourrure.
BARRIERE DE DEBARQUEMENT	
iii	Visons échappés des fermes d'élevage ou ayant profité d'un sabotage de visonnière et n'ayant pas été recapturés ou éliminés.
BARRIERE DE SURVIE	
iv	Visons capables de survivre dans le milieu naturel, qui se trouve être proche de leur milieu d'origine. Le vison d'Amérique est d'ailleurs adapté à une grande diversité de milieux semi-aquatiques.
BARRIERE DE REPRODUCTION	
v	Visons capables de survivre, de se reproduire et de maintenir une population autonome dans le nouveau milieu. La compétition avec le vison d'Europe ne limite pas l'établissement du vison d'Amérique.
BARRIERE DE DISPERSION	
vi	Population autonome où les visons sont capables de survivre et de se reproduire en dehors de l'aire de répartition naturelle originelle de l'espèce.
BARRIERE ENVIRONNEMENTALE	
vii	Espèce envahissante : les visons sont capables de se disperser, de survivre et de se reproduire dans de nombreux endroits à travers la région où ils ont été introduits

Les chiffres romains se rapportent à la figure précédente.

Il n'a fallu que quelques dizaines d'années pour voir le vison d'Amérique prendre une place dominante dans les écosystèmes français. Sa grande adaptabilité, faisant suite à l'importance de la taille de son aire de répartition naturelle, lui a permis de s'installer facilement en France. Son régime alimentaire, généraliste et opportuniste, constitue également un avantage déterminant et lui a permis de tirer le meilleur parti des variations saisonnières relatives des populations de ses proies naturelles. Enfin, sa taille et son agressivité ont joué un rôle capital dans sa confrontation avec le vison d'Europe, espèce locale sur laquelle il a pris le dessus et à qui il a ravi la majorité des habitats. Cette espèce se distingue de la tortue de Floride et de l'écrevisse de Louisiane par son rôle dans la chaîne alimentaire : il s'agit d'un prédateur situé au sommet de cette dernière. Sa présence risque donc de déséquilibrer un écosystème. Le vison d'Europe, en déclin depuis plusieurs décennies en France, résiste très mal à la dispersion du vison d'Amérique sur son aire de

répartition relictuelle, qui s'ajoute aux menaces qui pèsent sur sa survie. Il est d'ailleurs très difficile de différencier les deux espèces dans le milieu naturel, et des phénomènes d'hybridations seraient possibles entre les deux espèces, constituant un danger majeur pour le vison d'Europe car réduisant sa capacité à se reproduire. Le vison d'Amérique participe ainsi activement au processus d'extinction auquel le vison d'Europe semble ne plus pouvoir échapper en France.

III) La tortue de Floride : de l'animal de compagnie à l'espèce envahissante

La tortue de Floride *Trachemys scripta elegans* fut l'objet d'une intense commercialisation : importée des Etats-Unis d'Amérique d'où elle est originaire, elle était vendue âgée de quelques jours à des particuliers. Sa croissance rapide laissa souvent ses propriétaires perplexes, et les incita à s'en débarrasser en lui « rendant sa liberté ». Elle fut relâchée par centaines sur l'ensemble du territoire, dont elle occupe aujourd'hui la majorité des cours d'eau. Pourtant, la reproduction n'est pas possible partout, et la population dans le milieu naturel est, pour le moment, quasi uniquement due aux introductions sauvages. Elle est considérée comme une espèce envahissante, mais en France elle n'aurait pas encore totalement franchi les dernières étapes du processus d'invasion. En Espagne cependant, elle s'avère présenter toutes les caractéristiques d'une espèce envahissante.

1) Présentation de la tortue de Floride

La tortue de Floride *Trachemys scripta elegans* fait partie de la classe des *Reptilia*, de l'ordre des *Testudines*, du sous-ordre des *Cryptodira* et de la famille des *Emydidea*. Le genre *Trachemys* (15 espèces recensées) appartient à la sous-famille des *Deirochelyinae* qui regroupe des tortues d'eau douce présentes sur l'ensemble du continent américain. Elle est originaire des marais du Mississippi, et son aire de répartition naturelle s'étend de l'Illinois jusqu'en Louisiane, aux Etats-Unis d'Amérique.

a. Caractéristiques morphologiques et physiologiques de la tortue de Floride

La tortue de Floride présente les caractéristiques des Testudinés : il s'agit de reptiles dotés d'une carapace, constituée d'un ensemble d'écailles agencées formant un plastron et une dossière, reliés par des ponts sur les côtés. Cette carapace est ouverte à l'avant pour permettre la sortie de la tête, fixée à un cou rétractile, et des deux membres antérieurs. De même, une ouverture à l'arrière permet l'extériorisation de la queue, qui est courte, et des

deux membres postérieurs. La carapace de la tortue de Floride est vert foncée à marron olive, ornée de zébrures jaunes sur le plastron. La tête de cette tortue est pointue, noire avec une large bande rouge vif caractéristique, qui s'étend à l'arrière des yeux lui valant son surnom de tortue aux tempes rouges (Figure 26). Des bandes jaunes plus fines rayonnent en étoile à partir du museau jusque vers la bouche. Les membres sont marron à vert foncé, ornés de rayures jaunes. Les mâles sont globalement plus sombres que les femelles et peuvent devenir quasiment noirs en vieillissant (BONIN *et al.*, 2006). Les femelles sont plus grandes que les mâles avec une longueur du plastron pouvant atteindre 28 cm de long et pèsent jusqu'à 2 kg. Dans leur milieu d'origine, les tortues de Floride ont une espérance de vie de 60 ans.

Figure 26: Tortue de Floride se réchauffant au bord d'un cours d'eau

Photo Stéphane Vitzthum, Lorraine, France



Le dimorphisme sexuel s'exprime par quelques détails morphologiques : le mâle présente des griffes longues et courbes (utiles pendant l'accouplement) alors que la femelle porte des griffes courtes et droites. Le plastron de la femelle est convexe alors que celui du mâle est concave. Enfin, le mâle est doté d'une queue bien plus longue que celle de la femelle, avec un cloaque situé à une certaine distance de la base de la queue (alors que chez la femelle il est positionné directement à sa base).

En cas de danger, la tortue est capable de rentrer ses 4 pattes et sa tête à l'intérieur de la carapace pour n'offrir aucune prise à l'agresseur. En plus de son rôle de bouclier, la carapace permet de maintenir la chaleur grâce à ses capacités isolantes, renforcées par la présence d'une épaisse couche de graisse sous-jacente. Les tortues sont des animaux poïkilothermes, qui régulent la température de leur corps en fonction de celle de leur environnement. Elles ont pourtant adopté des stratégies qui leur permettent de garder la température de leur corps plus élevée que la température extérieure : l'enfouissement dans

la vase, la boue ou encore le sable les protège vis-à-vis des variations thermiques. En complément, les tortues du genre *Trachemys* synthétisent un « antigel naturel » qui leur permet de survivre des semaines à des températures négatives. Lors des périodes de froid, les tortues de Floride hibernent. Cette caractéristique leur permet une bonne adaptation à leur milieu et à ses variations de conditions saisonnières. Leur métabolisme peut diminuer considérablement, ne nécessitant alors que de faibles apports en nutriments. Pour passer l'hiver, la tortue de Floride hiberne plusieurs mois. Lorsque la température descend en dessous de 15°C, son métabolisme décroît et elle cesse de s'alimenter. Elle cherche alors un endroit pour se cacher et s'enfonce dans la vase du fond d'un cours d'eau. En dessous de 10°C, elle entre en hibernation : ses dépenses énergétiques sont alors réduites au minimum. Elle ne quittera cet état que lorsque les températures remonteront au printemps. A ce moment, elle n'aura quasiment pas perdu de poids, et son métabolisme augmentera progressivement (BONIN *et al.*, 2006).

L'odorat des tortues de Floride est très réduit, mais elles sont dotées d'une bonne vision, même si elles ne distinguent que les mouvements et non les formes. Leur ouïe est très fine, malgré l'absence d'oreille externe. On peut apercevoir le tympan sur le côté de la tête.

b. Habitat, alimentation et mode de vie

La tortue de Floride, ou tortue à tempes rouges, vit dans les plans d'eau relativement étendus, plutôt profonds et envasés. Des rivières à cours lent peuvent convenir, tout comme les étangs ou même les canaux. Elle survit dans des eaux dont la température varie de 1°C à 40°C. Les zones présentant une végétation abondantes sont préférées à condition qu'elles soient dotées d'endroits où la tortue puisse s'insoler (zones dégagées, bien exposées aux rayons solaires et situés à côté d'une étendue d'eau). Les secteurs urbanisés sont aussi aptes à héberger ces tortues, la présence de l'homme ne constituant pas un facteur limitant pour son installation. Les tortues de Floride peuvent effectuer de longs trajets sur la terre ferme. On peut ainsi retrouver les mâles jusqu'à 5 km de leur point d'eau, même si généralement les tortues ne s'en éloignent que peu. Plusieurs tortues peuvent occuper le même domaine vital : leur densité varie de 1,2 à 2,5 tortues de Floride par hectare (CAGLE, 1950).

Diurne, la tortue de Floride dort la nuit dans l'eau. Elle se nourrit principalement tôt le matin et à nouveau en fin d'après midi. Durant les premières années de sa vie, cet animal est carnivore. Les juvéniles consomment des insectes aquatiques, des crevettes, des écrevisses (du genre *Orconectes* ou *Procambarus*) et des petits poissons. Le régime alimentaire se modifie avec l'âge, et les adultes sont omnivores : ils ingèrent également des végétaux (lenticilles d'eau de la famille des *Araceae* et autres plantes aquatiques) en plus de

leurs proies. La tortue de Floride peut aussi être amenée à manger des charognes, ce qui confère un côté opportuniste à son régime alimentaire. Pour une bonne absorption des nutriments, la température de l'eau doit dépasser 18°C. D'autre part, cette tortue passe de longs moments à se réchauffer au soleil sur des pierres le long du cours d'eau. Elle tolère des températures élevées et réalise cette activité en groupe. La durée des phases d'insolation dépend de la température de l'eau dans laquelle elles évoluent ensuite : la phase de réchauffement dure plus longtemps quand l'air ambiant est chaud et l'eau froide ; lorsque la température de l'eau est sensiblement la même que celle de l'air extérieur, les tortues ne se réchauffent pas sur les berges, de même lorsque la température de l'eau est plus importante que celle de l'air ambiant (BONIN *et al.*, 2006).

c. Maturité sexuelle et reproduction

La maturité sexuelle des tortues de Floride dépend de leur taille : elle survient à 20 cm de taille de plastron chez les femelles soit vers 5 ou 6 ans, et entre 9 à 12 cm chez les mâles ayant donc un âge compris entre 2 à 5 ans. Les parades nuptiales se déroulent dans des eaux de faibles profondeurs entre mars et juin, et précèdent l'accouplement. La ponte a lieu 1 à 8 semaines après, entre juin et juillet. Quatre à vingt-trois œufs sont placés dans un nid creusé à l'aide des postérieurs non loin du cours d'eau, puis recouverts de terre meuble. En Louisiane, la tortue de Floride peut parcourir jusqu'à 1,6 km à partir du point d'eau jusqu'à l'endroit où elle creuse son nid. Trois pontes sont possibles au cours de la même saison de reproduction. L'incubation dure 60 à 80 jours en fonction des conditions climatiques (57 à 65 jours à 30°C). La température du nid conditionne la différenciation sexuelle des petits ; au-delà de 32°C, elle permettra le développement de femelles, et en dessous de 28°C il n'y aura que des mâles (PREVOT-JULLIARD *et al.*, 2012). Lorsque les tortues éclosent, fin août à mi-septembre, elles mesurent 3 à 4 cm de long pour 4 à 8 g, et sont déjà autonomes. Elles regagnent d'elle-même le cours d'eau le plus proche. En cas de ponte tardive, les embryons hibernent à l'intérieur des œufs et éclosent au printemps suivant (CLARO et BOURDEAU, 1994).

En France, la reproduction effective de tortues de Floride n'est pas prouvée sur l'ensemble du territoire. Des femelles ont été observées pendant la ponte en Ile de France dans les Yvelines (PREVOT-JULLIARD *et al.*, 2012) mais seulement une moitié des œufs étaient fécondés. D'autre part, aucune éclosion n'a eu lieu suite à ces observations. De nombreuses pontes ont été signalées sur une grande partie du territoire, mais l'émergence de petits n'a été relevée qu'à Nîmes dans le Vaucluse, à Pierrelatte en Drôme et au Lac du Bourget en Savoie (www.tortues.floride.u-psud.fr). Parmi ces juvéniles, il y avait des mâles et de femelles, prouvant que la tortue de Floride peut s'adapter au territoire français, du moins dans le sud du pays. Dans les régions moins méridionales, l'échec de reproduction serait

expliqué par la température et l'humidité du sol, qui empêchent l'incubation des œufs. D'autre part, le *sex ratio* des tortues de Floride présentes en France est fortement déséquilibré en faveur des femelles, ce qui pourrait freiner la reproduction de l'espèce. Cependant, dans les zones au climat favorable où les deux sexes sont présents, les tortues se reproduisent normalement, avec l'éclosion de mâles et de femelles (CADI *et al.*, 2004). En Espagne où la tortue de Floride ne rencontre pas de difficultés particulières à se reproduire, le *sex ratio* des adultes est également déséquilibré en faveur de femelles, mais visiblement sans conséquences sur la reproduction de l'espèce. Les femelles seraient capables de stoker le sperme, afin de pondre plusieurs fois de suite des œufs fécondés. Il a été par ailleurs constaté que les femelles allochtones ont une maturité sexuelle plus précoce d'un ou deux ans par rapport aux individus présents dans l'aire de répartition naturelle. Cela rendrait les populations européennes encore plus compétitives (PEREZ-SANTIGOSA *et al.*, 2008).

2) La « mode » de la tortue de Floride en tant qu'animal de compagnie : de l'animalerie à la liberté retrouvée

Dans les années 70, des importations massives de tortues de Floride juvéniles ont eu lieu en France et en Europe. Entre 1985 et 1994 par exemple, plus de 4,2 millions de tortues de Floride sont entrées en France. Ces individus ne mesurent que quelques centimètres, tiennent dans la main d'un enfant et attisent les envies (Figure 27, étape 1). On peut alors les acheter aussi bien en animalerie que sur les marchés ou dans les foires. Une mode est lancée : les bébés tortues sont vendus avec des bassins en forme de haricot, que l'on peut agrémenter de végétaux, d'éléments rocheux ou plus souvent d'accessoires en plastique. Les aliments sont vendus sous forme de granulés secs ou de gammares séchés (petits crustacés du genre *Gammarus*), disponibles dans n'importe quelle animalerie. Plus faciles à entretenir qu'un chien ou qu'un chat, et assurément moins contraignantes, les tortues deviennent des animaux appréciés. Elles permettent de responsabiliser les enfants à la prise en charge d'un être vivant tout en acquérant un animal silencieux, sans poil, sans odeur, facile à rattraper quand bien même il s'échapperait de son bassin (Figure 27, étape 2). Sa petite taille et sa lenteur rendent son entretien facile et ne nécessitent pas d'infrastructures importantes pour sa captivité. Il est ainsi tout à fait envisageable d'élever une tortue dans un appartement, sans nuisance d'aucune sorte. Cet animal de compagnie semble donc associer beaucoup d'avantages pour très peu d'inconvénients, ce qui permet d'attirer les potentiels acheteurs.

Les tortues sont élevées dans de grandes fermes aux Etats-Unis d'Amérique. Des reproducteurs sauvages sont prélevés dans la nature, lesquels produisent de grandes quantités d'œufs. Ceux-ci sont ramassés et placés dans des couveuses. Dès l'éclosion, les juvéniles sont conditionnés et envoyés par avion en Europe, où les particuliers les achètent

comme des petits pains pour une somme dérisoire (quelques francs à l'époque). Ces tortues sont alors vendues comme des « animaux nains », qui ne grandiront pas.

Pourtant, la réalité est bien différente : ces tortues se développent car elles ne sont ni naines ni adultes au moment de l'achat, et déçoivent les attentes de leurs propriétaires. En captivité, elles peuvent survivre plus d'un demi-siècle, et finir par peser plusieurs kilogrammes multipliant leur poids initial par plus d'un facteur cent. Le haricot de verre devient alors totalement insuffisant à les contenir (Figure 27, étape 3). D'autre part, elle est très peu sensible aux affections pathologiques : tombant rarement malade, elle continue de grossir même en cas de malnutrition. Les enfants finissent par se lasser de cet animal qui interagit globalement très peu avec eux, à qui ils ne peuvent rien apprendre et qui nécessite uniquement des soins d'entretien.

Figure 27: Histoire classique d'une tortue de Floride

(Images O. Born, www.tortues.floride.u-psud.fr)



1. Petite et facile d'entretien, la tortue de Floride est facilement adoptée.
2. Sa présence permet de responsabiliser les enfants à travers son entretien, sans contraintes majeures pour les parents.
3. La tortue a grandi, elle est visiblement à l'étroit dans son bassin en forme de haricot et les enfants s'en sont lassés.
4. La tortue est relâchée au bord d'un cours d'eau, afin de s'en séparer de la manière la plus naturelle et acceptable possible.

La tortue devient gênante, voir encombrante. Les propriétaires pensent alors pouvoir s'en séparer. La solution la plus facile et qui paraît acceptable même pour les enfants qui s'y sont finalement attachés, est de lui rendre sa liberté. La tortue est emportée vers un cours

d'eau ou un étang (un lac artificiel dans un espace vert convient parfaitement) et elle est libérée (Figure 27, étape 4). Sans heurter la sensibilité des plus jeunes, l'animal et ses nuisances (liée à sa simple présence) disparaissent ainsi de la maison. Les propriétaires ne savent pas vraiment si la tortue va survivre, et peut importe au final : cette question ne sera de toute façon pas abordée avec les enfants. L'animal est alors rapidement oublié.

L'expérience prouve cependant que la tortue ne va pas toujours mourir suite à ce relâché, et que dans 1 % des cas elle va poursuivre son existence dans le point d'eau où elle a été libérée. Cela ne concerne qu'un très faible pourcentage des tortues relâchées, mais elles ont été relâchées comme elles ont été achetées : en masse. A partir du nombre de tortues vendues depuis 1985, on estime qu'environ 10 000 survivantes seraient présentes en France. Le nombre réel de tortues de Floride dans la nature est probablement sous-estimé. Les espaces verts sont littéralement envahis. L'observation même de ces individus vivant au bord de ces retenues d'eau artificielles peut inciter d'autres propriétaires encombrés par un animal devenu trop grand à leur goût à s'en débarrasser ainsi.

3) Confrontation avec la tortue cistude : compétition directe ou indirecte

La cistude d'Europe *Emys orbicularis* fait partie de la famille des *Emydidae* et du genre *Emys*. Pour l'UICN, cette espèce est située dans la catégorie « quasi menacée », c'est-à-dire « menacée si des mesures de conservation spécifiques ne sont pas prises » (www.uicnredlist.org).

a. Description de la cistude d'Europe

i) Morphologie de la cistude d'Europe

La cistude d'Europe est une tortue aquatique qui se distingue par sa carapace bombée et sa peau sombres ponctuées de jaune (Figure 28). Adulte, elle mesure 21 cm au plus : la taille moyenne pour les femelles est de 14,7 cm et pour les mâles de 13,6 cm (CISTUDE NATURE, 2009). Elle peut peser jusqu'à 1 kg maximum. Le dimorphisme sexuel est assez marqué : la femelle a des yeux jaunes, alors qu'ils sont oranges chez le mâle. Le plastron du mâle est concave alors que celui de la femelle est plat, la queue de la femelle est effilée avec le cloaque situé à proximité de la base alors que chez le mâle présente un renflement pénien et un cloaque sensiblement plus éloigné de la carapace.

Figure 28: Morphologie de la cistude d'Europe

Photographie F. Taboury, Aquitaine, France



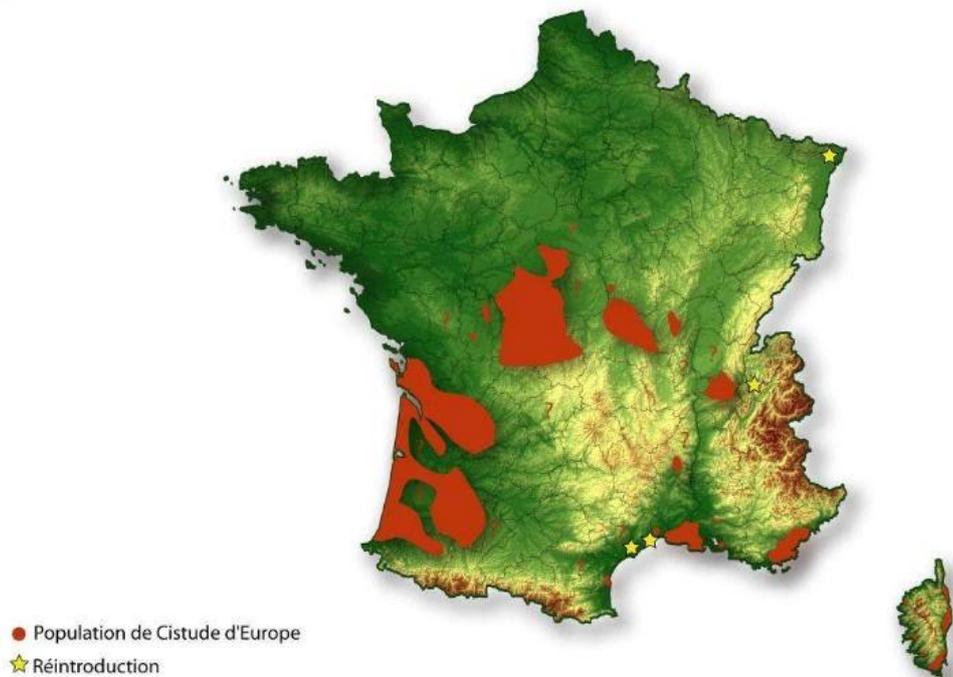
ii) Habitats et répartition française

La cistude d'Europe est une tortue aquatique : elle se trouve toujours à proximité d'un cours d'eau, qu'elle ne quitte que rarement. Elle affectionne les mares n'étant pas en eau toute l'année et les eaux stagnantes comme les marais, les lagunes, les tourbières. On la retrouve pourtant aussi le long des rivières, lacs, étangs ainsi que dans des canaux, des gravières ou des retenues d'eau. La densité moyenne de la population sur un même domaine vital varie de 2,9 à 15 tortues cistudes par hectare (ARVY et SERVAN, 1998). Lorsque le niveau de l'eau descend en dessous de 15 à 20 cm de profondeur, elle s'en va *via* le réseau hydrique vers des zones humides plus profondes ou s'enterre dans la vase pour faire face à une période de sécheresse. De même, dès que la température de l'eau descend en dessous de 14°C, elle entre en hibernation : elle s'enfouit alors dans la vase du fond d'un cours d'eau (jusqu'à 1 m de profondeur) ou se dissimule dans un trou dans la berge (BONIN *et al.*, 2006).

En France, elle occupait deux tiers du pays jusqu'à la fin du XX^{ème} siècle, mais on ne la retrouve plus aujourd'hui que dans quelques régions (Aquitaine, Auvergne, Bourgogne, Centre, Corse, Languedoc-Roussillon, Limousin, Midi-Pyrénées, Poitou-Charentes, Provence-Alpes-Côte d'Azur, Rhône-Alpes, voir Figure 29).

Figure 29: Répartition de la tortue cistude d'Europe en France en 2009

Guide technique pour la conservation de la Cistude d'Europe en Aquitaine, Association Cistude Nature - 2009



iii) Régime alimentaire et activités d'insolation

La cistude d'Europe s'alimente à l'aube et au crépuscule. D'abord carnivore, la cistude d'Europe devient progressivement omnivore et opportuniste en vieillissant. Ses proies sont principalement les insectes aquatiques et terrestres de l'ordre des *Coleoptera*, *Decapoda*, *Odonata*, et *Heteroptera* (80 % des proies des juvéniles), des crustacés (notamment des écrevisses du genre *Astacus* ou *Austropotamobius*, mais aussi l'écrevisse de Louisiane *Procambarus clarkii* particulièrement appréciée des adultes mais très faiblement consommée par les tortues juvéniles) et des gastéropodes (ordre des *Gastropoda*) ainsi que des têtards d'amphibiens. Des poissons morts ou des insectes tombés accidentellement à l'eau sont également consommés. Les adultes ingèrent aussi des plantes aquatiques. En effet une étude menée en Camargue basée sur l'analyse des fèces de tortues cistudes montre que 90 % des échantillons récoltés contenaient des plantes, sans pour autant pouvoir déterminer leur nature (OTTONELLO *et al.*, 2005).

Outre le temps consacré à la recherche de nourriture, la tortue cistude passe de longs moments à se réchauffer au soleil, sur des pierres le long de la rivière ou des morceaux de bois émergeant du point d'eau. Au moindre danger, elle plonge. Elles sont souvent plusieurs

à prendre un bain de soleil en même temps, et cette activité est indispensable pour augmenter la température de leur corps et leur métabolisme. En cas de pluie ou lorsque l'air ambiant est chargé d'humidité, la tortue cistude limite considérablement son activité d'insolation, laquelle est au contraire accrue en présence de fortes radiations solaires ou d'ultra-violets, perceptibles par l'animal (PUPINS et PUPINA, 2009).

iv) Reproduction et maturité sexuelle

La maturité sexuelle intervient au moment où la croissance se termine à 1 ou 2 ans près : chez le mâle, elle est atteinte entre 5 et 13 ans, et entre 6 et 15 ans chez les femelles en fonction des régions françaises. Les accouplements ont lieu dès la fin de l'hibernation, en mars et avril (SERVAN, 1998). La parade nuptiale et l'accouplement se déroulent dans une faible profondeur d'eau (20 cm maximum). La ponte a lieu de fin mai à mi-juin. La femelle se déplace alors hors du cours d'eau sur la berge pour trouver un endroit où creuser son nid : elle peut parcourir jusqu'à 800 m depuis le point d'eau (NOVOTNY *et al.*, 2004). Elle creuse une petite cavité de 10 cm de profondeur environ, dans une zone non inondable, à végétation rase et bien ensoleillée (un champ convient parfaitement), non loin du point d'eau : elle y dépose sa ponte, soit 4 à 16 œufs. Une femelle peut pondre jusqu'à 3 fois au cours d'une saison de reproduction. La durée d'incubation est de 80 à 90 jours (55 à 60 jours à 28°C). C'est la température du nid, dans les premières semaines d'incubation, qui permet la différenciation des gonades : en dessous de 26°C, il n'y aura que des mâles, et au dessus de 32°C, il n'y aura que des femelles. La variabilité thermique des jours et des nuits permet un *sex ratio* équilibré (BONIN *et al.*, 2006). Les petits émergent sur deux périodes : entre août et septembre ou vers mars et avril pour les pontes tardives et les nids mal ensoleillés. Dans cette dernière situation, l'éclosion a eu lieu à l'automne mais les petites tortues sont restées à l'abri du nid pour l'hibernation. Une fois émergés, les juvéniles se dirigent vers le point d'eau le plus proche : ils mesurent alors 2 à 3 centimètres et pèsent 3 à 6 g.

b. Le déclin de l'espèce en France : des causes multiples

La tortue cistude d'Europe habite les zones humides d'une partie de la France. Après avoir été une espèce commune sur deux tiers du territoire, seuls quelques départements l'abritent encore aujourd'hui. La disparition de nombreuses zones humides en France joue un rôle majeur dans ce déclin, que ce soit du fait de l'urbanisation, par assèchement ou drainage pour rendre les terres aptes à l'agriculture ; la surface totale de ces zones riches en biodiversité et fragiles a été considérablement réduite depuis la Seconde Guerre Mondiale. D'autre part, l'utilisation des pesticides dans l'agriculture, la pollution des eaux et les

activités touristiques menacent les populations de tortues locales, qui sont souvent mal connues des autorités comme du grand public. Les écrasements par véhicules sur les routes constituent également un facteur important de ce déclin. Enfin, l'introduction d'espèces exotiques, qui se montrent parfois envahissantes, génère un impact négatif fort sur les populations de tortues cistudes.

c. Une compétition avérée avec la tortue de Floride, au détriment de la cistude d'Europe

Considérant les caractéristiques morphologiques et physiologiques d'une part, du comportement alimentaire et de l'exploitation des différentes ressources du milieu (notamment les zones d'insolation) d'autre part, la cistude d'Europe partage un certain nombre de points communs avec la tortue de Floride. Ces premières constatations ont alerté les scientifiques et des études poussées ont été menées afin de caractériser plus précisément les interactions entre ces deux espèces. Le statut d'espèce protégée de la cistude d'Europe et son déclin avéré ont également contribué à la mise en œuvre de telles études. ARVY et SERVAN (1998) ont montré que ces deux espèces entrent bien en concurrence directe dans les zones où la tortue de Floride se reproduit, ce qui fait peser une menace supplémentaire sur l'espèce native. En effet, la tortue de Floride est de plus grande taille, sa maturité sexuelle est plus précoce et son régime alimentaire plus opportuniste que celui de la cistude d'Europe. En conséquence, sur la base de ces observations, la compétition se fait au détriment de la tortue locale.

En France, une étude a montré que la présence de la tortue de Floride dans un milieu dont la cistude d'Europe est native, provoque des effets délétères sur les populations de cette dernière espèce. En effet, la compétition entre ces deux espèces a pour conséquence une perte de poids généralisée et significative chez les cistudes suivies pendant 3 ans. *A contrario*, Les tortues de Floride partageant leur biotope avec les cistudes d'Europe ne présentaient aucune variation de leur poids à l'issue de l'étude. De plus, le taux de mortalité de la cistude d'Europe est accru quand la tortue de Floride est également présente, alors que les individus de l'espèce envahissante se développent de manière tout à fait correcte (CADI et JOLY 2004). La tortue de Floride met donc en péril la cistude d'Europe dans les milieux où les deux espèces cohabitent, ce qui représente désormais une majorité des habitats de la l'espèce native.

De manière similaire, il a été prouvé en Espagne que la tortue de Floride a un impact négatif significatif sur les populations de l'émyde lépreuse *Mauremys leprosa*, cette espèce étant assez proche en termes d'utilisation des ressources du milieu de la cistude d'Europe. En France, on la trouve dans 4 départements : les Pyrénées-Atlantiques, les Pyrénées-

Orientales, l'Hérault et le Gard (ARVY et SERVAN, 1998). Ces deux espèces cohabitent d'ailleurs le long d'une certaine partie des cours d'eau méditerranéens. Leurs domaines vitaux se chevauchent largement, mais l'une comme l'autre affectionnent des micro-habitats légèrement différents. La cistude préfère des points d'eau provisoires, relativement peu profonds, fournissant une couverture végétale importante et bordés de berges sablonneuses alors que l'émyde lépreuse est beaucoup plus généraliste en termes de micro-habitats avec une tendance à privilégier les cours d'eau plus profonds et aux berges rocheuses. Or, les caractéristiques des berges d'un même cours d'eau méditerranéen peuvent rapidement varier sur une petite distance (passant de berges rocheuses avec une certaine profondeur d'eau à une zone de courant plus faible, avec moins de profondeur et des berges plus sableuses et douces), ce qui permet aux deux espèces d'occuper le même cours d'eau. D'autre part, si la cistude adulte ingère principalement des végétaux, l'émyde lépreuse adulte est plus carnivore. Les zones de nourrissage des deux espèces peuvent être identiques, mais elles sont exploitées de manière différente. De plus, la cistude peut occuper des points d'eau temporaires pour exploiter les végétaux qui y poussent, alors que l'émyde lépreuse est plus dépendante des cours d'eau et de leur faune aquatique permanente pour se nourrir. Les deux espèces peuvent entrer en compétition pour des ressources du milieu qu'elles utilisent toutes les deux, notamment les points d'insolation. En effet, elles recherchent les mêmes sites exposés pour se réchauffer au soleil. Cependant, il a été montré que les points d'insolation privilégiés par les cistudes sont des zones très peu propices au développement des émydes lépreuses (zones proches de mares ponctuelles, parfois assez éloignée d'un cours d'eau permanent), ce qui suggère que les compétitions directes sont peu importantes. La grande diversité des milieux se succédant le long des cours d'eau méditerranéens et les différences de régime alimentaire et de micro-habitats occupés favorise donc une cohabitation paisible entre ces deux espèces de tortues (SEGURADO et FIGUEIREDO 2007).

L'introduction de la tortue de Floride dans les habitats occupés par ces deux espèces natives est susceptible de provoquer des conflits et des compétitions. En comparant le régime alimentaire, on constate que la tortue de Floride est plus proche de la cistude d'Europe concernant ses habitudes alimentaires (une majorité de plantes pour les adultes et des juvéniles plus carnivores). En étudiant leurs préférences pour les micro-habitats, la tortue étrangère est plus proche de l'émyde lépreuse (cours d'eau et retenues d'eau permanentes) mais elle survit aussi dans les mares plus ponctuelles. L'espèce envahissante occupe désormais sans distinction les habitats des deux espèces de tortues locales. Elle entre directement en concurrence avec les tortues natives pour les ressources alimentaires et surtout pour les sites d'insolation. Les interactions entre les tortues envahissantes et les populations de tortues natives ont été étudiées, afin d'identifier les causes précises de leur déclin lié à la présence de la tortue aux temps rouges.

d. Atouts et faiblesses de tortues de Floride face aux tortues locales

i) La thermorégulation : les avantages de la tortue de Floride

La tortue de Floride dispose d'un avantage considérable face aux tortues locales : la chaleur de son corps se dissipe moins rapidement dans le milieu ambiant une fois immergée, ce qui lui permet de maintenir une certaine activité pendant une durée prolongée entre deux épisodes de réchauffement. Cette capacité est liée à la forme de la tortue : plus bombée, elle lui confère un rapport surface/volume sensiblement plus important que celui de l'émyde lépreuse, et lui permet de conserver plus longtemps la chaleur accumulée au soleil (POLO-CAVIA *et al.*, 2009). La cistude d'Europe est elle aussi de forme plus aplatie. Aucune étude n'a été menée pour comparer le rapport surface/volume de cette tortue européenne à celui de la tortue de Floride, mais il est raisonnable de penser qu'elle souffre du même désavantage que l'émyde lépreuse. La cistude d'Europe serait donc beaucoup plus dépendante des phases de réchauffement nécessaires pour augmenter la température de son corps entre les phases d'activité. Une importante partie de la chaleur accumulée sur la terre ferme est perdue dès que l'animal entre dans l'eau froide, contrairement à la tortue de Floride qui est capable de phases d'activité plus longues suite à une période d'insolation équivalente.

D'autre part, les exigences en matière de réchauffement ne sont pas les mêmes d'une espèce à une autre. La tortue de Floride a, par exemple, une température optimale à atteindre au terme de la phase d'insolation plus basse que l'émyde lépreuse (un écart de 5,2°C est relevé par POLO-CAVIA *et al.* 2012). Corrélé à son inertie thermique plus importante (il lui faut une durée plus longue pour augmenter sa température corporelle), cette compétence lui permet de conserver une durée d'insolation très semblable à celle nécessaire aux tortues locales pour atteindre leur optimum. Là encore, aucune donnée n'est disponible sur la température cible lors des phases d'insolation pour la cistude d'Europe, mais il est probable que celle-ci soit plus élevée que celle de la tortue du Floride. Il est difficile de savoir, en l'absence de données si, à conditions égales, la durée de réchauffement est plus longue chez la cistude que chez la tortue aux tempes rouges, mais globalement l'inertie thermique chez cette dernière semble constituer un avantage certain.

ii) Compétition pour les zones d'insolation

Les endroits où les tortues se réchauffent au soleil sont des zones stratégiques. Les tortues de Floride et les tortues locales dépendent de ces zones car l'insolation conditionne leur activité locomotrice et métabolique plus généralement. Pour la cistude d'Europe,

l'émyde lépreuse ainsi que la tortue de Floride, cette phase de réchauffement peut avoir lieu en groupe intra-spécifique. Mais dès qu'une tortue d'une autre espèce se présente au lieu d'insolation, tout change.

La compétition directe entre la tortue de Floride et l'émyde lépreuse pour ces zones de réchauffement modifie fortement le comportement d'insolation de la tortue locale (POLO-CAVIA *et al.*, 2010b). En effet, la présence d'une tortue aux tempes rouges réduit significativement la durée d'insolation de l'émyde lépreuse, et ce d'autant plus que cette dernière est seule (sans autres individus de la même espèce) sur le site. En conséquence, un réchauffement insuffisant induit des répercussions négatives sur l'activité métabolique qui pénalise l'émyde lépreuse dans sa faculté à se déplacer ou rechercher sa nourriture. La tortue de Floride par contre, ayant atteint sa température cible, est plus vive et présente un métabolisme plus rapide. L'émyde lépreuse, incapable de valoriser de la même manière les nutriments qu'elle ingère, ne peut faire face à l'envahisseur en cas de conflit.

Ces mêmes observations ont été faites dans le cadre de la compétition entre la tortue de Floride et la tortue cistude d'Europe en France (CADI et JOLY, 2003). La sélection du meilleur endroit pour l'insolation a été étudiée lorsque les tortues d'une espèce sont seules dans le milieu. Un site central, bien exposé et proche d'une eau profonde est privilégié par les deux espèces isolément. Les zones moins dégagées ou bordées d'eau peu profonde sont négligées. En revanche, quand les deux espèces sont présentes dans le même milieu, c'est la tortue de Floride qui occupe les sites les plus favorables, alors que la cistude d'Europe se contente d'endroits moins adaptés, avec les mêmes conséquences sur le métabolisme que pour l'émyde lépreuse. Cette répartition spatiale suggère une dominance de la tortue de Floride sur la cistude d'Europe locale, dont l'impact fort expliquerait en partie le déclin de la tortue locale, qui est menacée d'extinction.

iii) Evaluation des risques de prédation dans des milieux modifiés par l'homme

Une des stratégies permettant la survie des animaux consiste à identifier efficacement les situations où le risque de prédation est important, et d'agir en conséquence, c'est-à-dire se mettre à l'abri des prédateurs d'une manière sûre et rapide. Les prédateurs des tortues aquatiques sont principalement des animaux terrestres ou des oiseaux. Pour leur échapper, une stratégie efficace est de retourner dans l'eau et de se cacher dans la vase ou parmi les rochers du fond. Cependant, le point d'eau le plus proche est parfois trop éloigné et la lenteur des tortues aquatiques sur la terre ferme ne joue pas en leur faveur. Elles peuvent alors se cacher dans leur carapace, en plaçant leurs membres et leur tête à l'abri de cette structure solide. Elle n'offre ainsi aucune prise au prédateur, d'autant plus qu'elles peuvent maintenir cette position très longtemps et attendre que leur agresseur se désintéresse de leur proie.

Le risque de prédation est évalué grâce aux sens des tortues, la vue et l'ouïe, qui leur permettent d'analyser les caractéristiques du milieu dans lequel elles se déplacent. Or, on constate que la tortue de Floride évalue plus précisément le risque de prédation dans des habitats modifiés par l'homme et peut rester cachée plus longtemps dans sa carapace que les tortues locales. Celles-ci sont perturbées par les modifications environnementales d'origine anthropiques et expriment des comportements anti-prédateurs moins sophistiqués qui les exposent bien plus (POLO-CAVIA *et al.*, 2008). En effet, la tortue de Floride privilégie, en cas de danger, l'immobilisation à l'abri de la carapace, alors que les tortues locales préfèrent rejoindre au plus vite le milieu aquatique, mettant par exemple fin à une période d'insolation. Dans des milieux altérés par l'homme, où les prédateurs se font plus rares, la tortue de Floride interrompt donc moins souvent les phases de réchauffement sans mettre sa vie en danger, alors que la cistude retourne plus rapidement à l'eau, perdant ainsi une grande partie du bénéfice du réchauffement en cours. Là encore, la tortue de Floride est capable d'optimiser ses périodes d'insolation, en n'y mettant un terme que si le danger est réellement important, contrairement aux tortues locales qui privilégient la sécurité, au détriment de leur température interne.

iv) *L'agressivité, un atout majeur de la tortue de Floride*

La tortue de Floride semble dotée d'une agressivité particulière qui lui confère des avantages sur les tortues locales. En effet, dans le cadre de la concurrence pour l'utilisation des ressources d'un même milieu, la tortue aux tempes rouges est souvent capable de ravir aux tortues natives leurs places d'insolation ou encore leur nourriture.

POLO-CAVIA *et al.* (2011) ont mis en évidence cette agressivité dans le cadre d'interactions entre tortues lors du nourrissage. Des tortues de Floride et des émydes lépreuses ont été mises en contact par paire de même taille, dans un espace réduit et avec une quantité de nourriture donnée. Les deux tortues étudiées n'expriment aucune interaction agonistique quand elles sont confrontées à un individu de leur espèce et mangent sensiblement la même quantité d'aliment. Pourtant, quand une tortue de Floride fait face à une émyde lépreuse, cette dernière subit des agressions sous la forme de positions menaçantes incitant au respect d'une certaine distance ; la tortue américaine s'octroie ainsi une plus grande quantité de nourriture. Dans le cas rare d'escalade de violence, lorsque la tortue native réagit aux agressions, c'est toujours la tortue de Floride qui s'impose. Il n'y a aucune influence du sexe de l'une ou l'autre des tortues dans les comportements agressifs observés. La tortue de Floride domine donc l'émyde lépreuse grâce à son agressivité. Les auteurs affirment que leurs conditions expérimentales sont assez proches des conditions naturelles pour pouvoir faire de cette observation une généralité. En effet, il a été observé que la tortue de Floride déloge l'émyde lépreuse de ses zones

d'insolation. Il en serait de même pour les zones de nourrissage les plus riches, d'où la tortue envahissante chasserait la tortue native pour accéder aux ressources alimentaires.

Ces études ont été faites en confrontant des tortues de taille égales. On sait cependant qu'en cas de différence de taille marquée, c'est la tortue la plus grande qui l'emporte le plus souvent. Les tortues de Floride peuvent d'ailleurs atteindre des tailles plus importantes que les tortues natives. De plus, hormis les tortues issues de reproduction dans la nature, les individus relâchés par leur propriétaire ont effectué une partie de leur croissance dans un milieu très protégé et assez favorable. Ils ont donc déjà une taille certaine lors de leur retour au milieu naturel, d'autant plus que c'est leur taille qui a motivé ce relâché. Globalement, il est plus probable de trouver une tortue de Floride de plus grande taille qu'une tortue native, ce qui renforce encore l'inégalité lors de confrontations.

Le comportement agressif de la tortue de Floride est un atout majeur qui lui permet de s'octroyer les meilleures zones de réchauffement ainsi que les endroits riches en nourriture. L'émyde lépreuse n'a d'autre choix que de se contenter de zones moins riches, de places d'insolation moins adaptées et de ressources alimentaires plus difficiles à exploiter. La cistude d'Europe n'est pas réputée pour son agressivité. Son tempérament ressemble sensiblement à celui de l'émyde lépreuse. On peut donc penser que les mêmes interactions agonistiques ont lieu dans les cours d'eau français où la tortue envahissante côtoie la cistude d'Europe. Le déclin de cette tortue native pourrait en partie être expliqué par la compétition déséquilibrée avec la tortue de Floride qui chasse souvent la tortue locale des zones stratégiques ou riches en ressources du milieu qu'elles partagent.

e. Un plan d'action national pour la protection de la tortue cistude d'Europe

Face au déclin de la tortue cistude et des nombreuses menaces qui pèsent sur cette espèce, un plan national d'actions en sa faveur a été lancé en 2011, et s'achèvera en 2015 (Plan National d'Actions en faveur de la Cistude d'Europe (*Emys orbicularis*) – 2011/2015). Ce plan rassemble les données collectées sur les populations de cistudes en France et présente des mesures à prendre pour les protéger, diminuer les pressions s'exerçant sur les populations et les renforcer durablement.

L'étude des populations de cistude d'Europe présente une situation contrastée en France : dans certaines régions sont présents des noyaux de population dense particulièrement dynamiques alors que dans d'autres l'espèce est fragile et menacée. Malgré la réglementation qui protège cette espèce, les causes de son déclin sont multiples : perte d'habitats, gestion inadaptée des milieux, pression urbaine, introduction d'espèces exotiques, etc.

Afin de compléter les connaissances sur cette espèce, des recherches ciblées concerneront les immatures : leur petite taille ne permet pas de les équiper de balises comme ce qui a été fait pour les adultes, et leurs mœurs sont encore peu connues. Une autre étude est lancée concernant les mycoses des cistudes d'Europe. L'observation d'individus sur plusieurs sites surveillés présentant des affections cutanées indéterminées suggère la présence de mycoses ou d'algues incrustantes. L'identification de cet agent pathogène et de ses conséquences pour les tortues permettrait éventuellement de les contrôler. Enfin, les études en cours sur la diversité génétique des cistudes françaises seront poursuivies, et une évaluation de l'impact des introductions de différentes espèces envahissantes sur les populations de cistudes est lancée (notamment la tortue de Floride mais aussi l'écrevisse de Louisiane *Procambarus clarkii*, les carpes chinoises *Cyprinus carpio carpio*, le ragondin *Myocastor coypus* etc.)

Parmi les mesures prises pour protéger l'espèce, figure l'augmentation de la surface des zones de protection réglementaire, afin de «constituer un réseau cohérent et conséquent d'espaces protégés permettant d'assurer la conservation de l'espèce ». D'autre part, un renforcement des opérations de maîtrise foncière permettra, à chaque fois que cela est possible, d'acquérir des zones ayant un intérêt écologique pour la cistude d'Europe. La rédaction d'un outil sous forme de fiches techniques constituera une aide pour les gestionnaires d'espaces naturels afin de les épauler dans les décisions à prendre concernant la protection de l'espèce de tortue locale. Ces fiches seront largement diffusées, et devront obligatoirement apparaître dans chaque plan de gestion concernant un site abritant la cistude d'Europe.

Concernant la tortue de Floride et son impact avéré sur les populations de cistudes d'Europe, la régulation de la tortue envahissante est mise en place. Sa capture *via* des pièges spécifiques (ne retenant pas ou très peu les cistudes) et relevés par un personnel qualifié est effective dans des sites tests, et sera potentiellement effectuée à plus grande échelle si les résultats sont concluants. L'organisation de l'accueil des tortues à tempes rouges est ensuite nécessaire, au vu de la saturation des centres de récupérations actuels et des difficultés économiques et administratives résultant du maintien en captivité de ces tortues envahissantes.

La sensibilisation du grand public et des collectivités est incontournable. Des «Journées Techniques Cistudes» seront organisées, afin de réunir chaque année les herpétologues spécialistes de la cistude et mettre en commun les avancées des connaissances et des mesures de protection de l'espèce. Le grand public mais aussi les scolaires seront sensibilisés à la problématique de la cistude d'Europe en France par des animations ponctuelles et des campagnes d'information régulières. Un film devrait également être réalisé afin de fournir un support facilement manipulable et très

pédagogique pour expliquer au public les tenants et les aboutissants de ce plan d'action en faveur de la cistude d'Europe.

4) La tortue de Floride : statut légal, actions de conservation et point de vue du public

a. Statut légal de l'animal

La tortue de Floride n'est pas une espèce protégée. Elle a été interdite à l'importation et à la vente depuis 1997 en Europe. En France, il est aussi interdit de la relâcher dans la nature (Code de l'environnement Art. L. 411-3) : ce délit est d'ailleurs sanctionné par le Code de l'environnement (Art L. 415-3-2). Sa détention est réglementée : elle est interdite à la détention sauf dans des établissements d'élevage agréés dont les fermes de récupération (arrêté ministériel du 10/08/2004). Les particuliers détenant une tortue de Floride avant l'année 2004 sont soumis à une autorisation d'élevage d'agrément. Pour les détentions après 2004, un certificat de capacité est nécessaire. Enfin, la tortue de Floride est reconnue comme espèce envahissante. Son statut en milieu naturel représente un vide juridique, mais par principe de précaution des prélèvements sont régulièrement organisés, notamment dans les zones de présence de cistude d'Europe et d'émyde lépreuse.

b. Alternatives aux relâchés sauvages : les associations se mobilisent

L'explosion du nombre de tortues de Floride relâchées dans les cours d'eau, les mares, les étangs et les espaces verts, a alerté les associations de protection de la faune locale ainsi que les pouvoirs publics autour d'une question centrale : ces populations sont-elles sans risques pour les espèces natives et pour les personnes les côtoyant ?

Par mesure de précaution, et dans le but de proposer une vraie solution aux propriétaires désireux de se séparer de leur tortue de Floride, des associations ont mis au point des refuges pour ces tortues. En 1997, l'association Tortues Passion a créé le Jardin des Tortues à Vergèze dans le Gard, une ferme gérée par des bénévoles qui recueille les tortues de Floride (www.tortues-passion.org). En 2006, ce refuge s'occupait de plus de 850 tortues aquatiques, dont la majorité est constituée de tortues à tempes rouges. Sur le site internet de cette association, il est possible de trouver le centre de récupération des tortues exotiques le plus proche (voir en annexe). D'autres associations luttant pour la protection

des tortues natives de France se sont investies dans la récupération des tortues de Floride, notamment le Village des Tortues à Gonfaron dans le Var. Ce parc animalier, créé en 1988 pour protéger la tortue d'Hermann, est géré par la Station d'Observation et de Protection des Tortues et de leurs Milieux (la SOPOTOM, www.villagetortues.com). Le recueil des tortues à tempes rouges a permis de sensibiliser largement le public au problème, ce d'autant plus que l'association protège aussi la tortue cistude d'Europe. Dotée d'un comité scientifique rassemblant des herpétologues de renom, la SOPOTOM a largement contribué à la progression des connaissances sur les tortues locales et à la protection de leurs habitats. Il s'avère à l'issue de ces études scientifiques que la tortue de Floride a des conséquences néfastes sur les environnements qu'elle envahit, notamment en mettant en danger la tortue cistude qui est une espèce totalement protégée en France depuis 1979 (arrêté du 24/04/1979).

c. Point de vue du public

De nos jours, les propriétaires de tortues de Floride sont avertis : ils connaissent les conséquences de la présence de cet animal dans le milieu naturel, et s'occupent consciencieusement de leur animal captif. On ne présente plus les tortues juvéniles à la vente, ce qui limite les tentations des enfants. Il faut désormais un terrarium pour accueillir une tortue, un simple bassin en forme de haricot est devenu nettement insuffisant. L'élevage des tortues est une activité technique, qui demande des connaissances précises et une attention particulière. Ces contraintes sont moins aptes à séduire un enfant. De plus, leurs parents font partie de la génération qui a vu les importations massives de tortues de Floride, ainsi que les relâchés dans la nature. Largement médiatisées depuis plusieurs décennies, les tortues retournées à la vie sauvage posent des problèmes désormais bien connus du grand public. Les populations vivant actuellement dans le milieu naturel ne sont donc plus renforcées par de nouvelles introductions, et les individus qui ont survécu à ce radical changement de leur mode de vie, mis à part les lieux de reproduction, vont s'éteindre avec le temps. Il faudra encore quelques années pour cibler précisément les populations autonomes, vrais noyaux de l'espèce et acteurs du processus d'invasion.

CONCLUSION

La tortue de Floride est une espèce qui a profité du développement du commerce d'animaux sauvages pour s'installer dans de nouveaux milieux. Sa vente en grande quantité puis son relâché massif dans le milieu naturel a abouti à la colonisation d'une majorité des cours d'eau français. Le processus d'invasion qui a lieu en France, et plus particulièrement dans le Sud du pays, a été schématisé par la Figure 30, librement inspiré de la modélisation proposée par CHAPPLE *et al.* en 2012. Le Tableau 6 suivant, construit à partir des données rassemblées dans cette partie, détaille les étapes de ce processus.

Figure 30: Les étapes de l'invasion de la tortue de Floride en France, selon le modèle proposé par CHAPPLE *et al.* 2012.
Illustration personnelle.

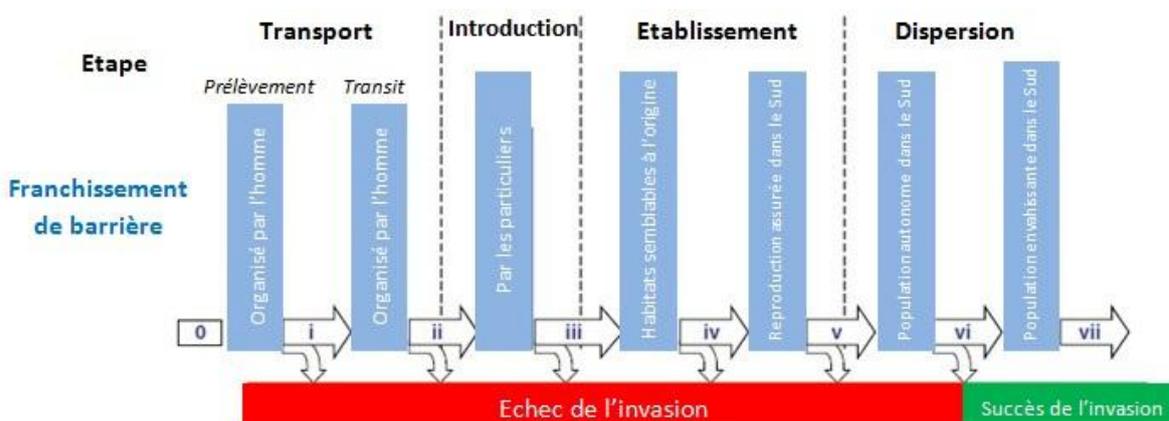


Tableau 6: Détail des étapes franchies par la tortue de Floride avant de devenir une espèce envahissante.

Etape	Processus d'invasion de la tortue de Floride
0	Tortues dans leur milieu naturel, qui sont géographiquement limitées dans leur aire de répartition naturelle.
BARRIERE GEOGRAPHIQUE	
i	Tortues prélevées par l'homme dans le milieu naturel afin de les élever pour la commercialisation des juvéniles.
BARRIERE DE SURVIE ET DETECTION	
ii	Tortues juvéniles importées en Europe dans le but d'être vendues en tant qu'animal de compagnie.
BARRIERE DE DEBARQUEMENT	
iii	Tortues ayant grandi pendant plusieurs années chez des particuliers, relâchées en grandes quantités dans le milieu naturel car elles deviennent gênantes en intérieur.
BARRIERE DE SURVIE	
iv	Tortues capables de survivre dans le milieu naturel, qui se trouve être proche de leur milieu d'origine. Une majorité des tortues (90%) ne survit pas à cette étape.
BARRIERE DE REPRODUCTION	
v	Tortues capables de survivre et de se reproduire dans la nature, dans les parties méridionales de la France. Dans une large moitié nord de la France, les pontes n'aboutissent pas à l'éclosion de juvéniles.
BARRIERE DE DISPERSION	
vi	Population autonome où les tortues sont capables de survivre et de se reproduire en dehors de l'aire de répartition naturelle originelle de l'espèce.
BARRIERE ENVIRONNEMENTALE	
vii	Espèce envahissante : les tortues sont capables de se disperser, de survivre et de se reproduire dans de nombreux endroits du Sud de la France.

Les chiffres romains se rapportent à la figure précédente.

La tortue de Floride est devenue une espèce envahissante grâce à sa capacité à s'adapter à des environnements divers : son régime alimentaire opportuniste et ses aptitudes à faire face à de grandes variations de température par l'hibernation lui permettent de survivre dans des milieux aquatiques très différents de son aire de répartition naturelle. Parmi les chéloniens, la tortue de Floride est une des espèces les plus performantes : sa fécondité est élevée et sa maturité sexuelle est plutôt précoce, ce qui favorise l'établissement d'une population autonome et dynamique. D'autre part, son caractère agressif et sa grande taille lui donnent l'avantage sur les tortues locales avec lesquelles elle entre en compétition directe. Elle se distingue pourtant du vison d'Amérique et de l'écrevisse de Louisiane par sa reproduction, qui n'est pas assurée dans l'ensemble de

la France. Les conditions thermiques et l'humidité du sol ne permettent l'éclosion de juvéniles que dans la partie méridionale du pays, où des populations automnes sont décrites. De plus, son cycle de reproduction lent n'a sans doute pas encore permis de situer précisément la limite au nord de laquelle l'espèce est incapable de se reproduire. Il reste actuellement un très grand nombre d'adultes de l'espèce au nord de cette limite. Leur longévité importante et leur adaptation aux milieux qu'ils occupent désormais suggèrent encore quelques décennies de présence. Pourtant, une fois ces individus arrivés au terme de leur vie, la répartition nationale de l'espèce aura fortement été modifiée, et mettra en évidence une population dynamique et automne. Celle-ci existe déjà, mais elle est en grande partie dissimulée par la large répartition des adultes dans des milieux où leur reproduction n'est pas possible.

IV) L'écrevisse de Louisiane : un crustacé à l'impact écologique majeur

L'écrevisse de Louisiane *Procambarus clarkii* provient d'Amérique du Nord. C'est sa chair fine qui a motivé son introduction à des fins de consommation en France, en remplacement des populations d'écrevisses natives en déclin. L'espèce est ensuite rapidement retournée dans la nature, où elle s'est développée sans difficulté particulière, au point de devenir une espèce envahissante. Sa population, extrêmement dynamique, a permis une dispersion rapide à travers les zones humides françaises. Pourtant, les conséquences de la présence de cette espèce sont importantes : elle modifie radicalement les écosystèmes qu'elle colonise, au détriment des espèces locales.

1) Présentation de l'écrevisse de Louisiane

L'écrevisse de Louisiane *Procambarus clarkii* fait partie de la classe des *Crustacea*, de l'ordre des *Decapoda*, du sous ordre des *Pleocyemata*, de la famille des *Cambaridae*. Son genre, *Procambarus*, regroupe 17 sous-genres d'écrevisses, dont le sous-genre *P. scapulicambarus* auquel appartient l'écrevisse de Louisiane. Cinq autres espèces d'écrevisses composent ce sous genre. Le nom latin complet de l'écrevisse de Louisiane est donc *Procambarus (Scapulicambarus) clarkii*, mais le nom du sous-genre n'est en général pas cité.

a. Caractéristiques morphologiques et physiologiques de l'écrevisse de Louisiane

Comme tous les crustacés, l'écrevisse de Louisiane est un arthropode, c'est à dire un animal dont le corps est recouvert d'un exosquelette qui est principalement composé de chitine et imprégné de carbonate de calcium. Cette cuticule est rigide, et des zones moins épaisses sont nécessaires pour permettre les mouvements au niveau des articulations. Le squelette externe n'étant pas extensible, des mues sont indispensables pour assurer la croissance de l'animal.

Le corps de l'écrevisse est constitué d'une série de métamères, dotée à l'avant de l'acron (portant les yeux) et à l'arrière du teslon (aussi appelé «segment anal »). Les métamères, qui portent tous une paire d'appendices, sont regroupés en unités fonctionnelles : la tête, le thorax et l'abdomen. La tête outre l'acron compte 5 autres métamères : l'antennulaire (dont les appendices sont la première paire d'antennes), l'antennaire (porteur de la seconde paire d'antennes), le mandibulaire (doté de mandibules), le maxillulaire (muni de maxillules) et enfin le maxillaire (porteur des maxilles). Les métamères du thorax (ou thoracomères) portent 4 paires des pattes ayant une fonction de locomotion et une paire de pattes terminées chacune par une pince (sur le premier métamère thoracique) qui est nommé chélipède. L'exosquelette des thoracomères est fusionné, formant une plaque de protection qui englobe également la tête en partie dorsale. On parle de céphalothorax car la jonction entre les deux unités fonctionnelles n'est pas marquée. L'abdomen est constitué de 6 métamères dotés d'appendices moins développés, qui n'ont aucun rôle dans la locomotion, à l'exception de la dernière paire (l'uropode) qui a un rôle natatoire important. Chacun de ces métamères est recouvert d'une bande d'exosquelette, reliée par des jonctions souples à la précédente et à la suivante, permettant ainsi une mobilité de l'ensemble de l'abdomen.

L'exosquelette de l'écrevisse de Louisiane varie du gris-rouge au rouge vif, et son corps tout comme ses pinces sont ornés de ponctuations rouges reconnaissables (

Figure 31). Adulte, elle mesure de 10 à 12 cm de long, pour un poids de 50 g environ (SOUTY-GROSSET *et al.*, 2006). Ses pinces sont très longues et développées. Le dimorphisme sexuel s'exprime par la forme de la première paire d'appendices abdominaux : chez le mâle, ils sont organisés en appareil copulateur alors que chez la femelle il s'agit simplement d'une paire de pléopodes comme les suivantes. D'autre part, la femelle est dotée d'orifices génitaux situés sur le dernier thoracomère, en face ventrale, alors que ceux du mâle sont situés à la base de l'appareil copulateur.

Figure 31: Morphologie de l'écrevisse de Louisiane

(Photo C. Lukhaup, Allemagne)



L'écrevisse de Louisiane respire à l'aide de branchies, dissimulées sous le céphalothorax. Le flux d'eau est maintenu en permanence grâce aux mouvements perpétuels des pièces buccales, permettant aux branchies d'effectuer les échanges gazeux entre l'hémolymphe du crustacé et l'eau environnante. Chez les écrevisses l'eau traverse d'abord les branchies avant de ressortir par la bouche de l'animal (contrairement au sens du flux d'eau à travers les branchies des poissons).

L'écrevisse de Louisiane peut survivre plusieurs jours hors de l'eau, ce qui lui permet de se déplacer d'un point d'eau vers un autre. Sa durée de vie avoisine les 5 ans (SOUTY-GROSSET *et al.*, 2006).

b. Habitats et mode de vie

L'écrevisse de Louisiane est originaire d'Amérique du Nord, plus précisément de la partie méridionale du centre des Etats-Unis. A la suite d'introductions, on la trouve désormais dans la quasi-totalité du territoire de ce pays (Figure 32), ainsi que sur différents autres continents.

Figure 32: Aire de répartition naturelle de l'écrevisse de Louisiane (en gris foncé) et certaines aires colonisées suite à des introductions (en gris clair).
(iucnredlist.org)



Cette espèce tolère des périodes sèches de plusieurs mois ainsi que des eaux stagnantes et à salinité importante. On la retrouve donc dans une grande variété d'habitats, dont des zones souterraines, des prairies humides inondées de manière saisonnière, des marais, lagunes, marécages, étangs, lacs et des cours d'eau permanents. En cas de sécheresse, de températures froides et notamment en cas de gel, ou encore si la concentration en dioxygène de l'eau diminue, l'écrevisse de Louisiane s'enterre dans le sol et peut ainsi résister à de fortes variations des conditions abiotiques de son milieu. Elle creuse un terrier dans la berge où elle se cache durant la journée : il s'agit d'une galerie simple pouvant atteindre 2 m de longueur, dotée d'une seule ouverture toujours émergée à, en

moyenne, 10 cm au-dessus du niveau de l'eau et terminée par une chambre pouvant contenir au maximum deux écrevisses (BARBARESI *et al.* 2004). Elle n'en sort qu'au crépuscule pour se nourrir. Ces terriers leur permettent également de faire face à des périodes de sécheresse ou de froid. Enfin, il s'agit d'abris efficaces lors des périodes de vulnérabilité de la vie de l'écrevisse (premières formes juvéniles, premiers jours après la mue). D'autres abris naturels peuvent être utilisés : les écrevisses de Louisiane se cachent aussi sous des rochers ou des pierres, ainsi que sous des morceaux de bois au fond de l'eau. Pourtant, les terriers constituent les abris les plus efficaces. Enfin, les écrevisses de Louisiane ne sont pas fidèles à un même terrier ou abri. Elles occupent un domaine vital éphémère autour d'un abri, mais n'ont pas de comportement de retour durable à ce terrier vu qu'il n'a qu'une fonction de protection (ILHEU *et al.* 2003). Elles sont donc très régulièrement amenées à creuser de nouveaux terriers.

c. Spécificités de son régime alimentaire

L'écrevisse de Louisiane adulte est omnivore, avec une tendance plus marquée à choisir des végétaux aquatiques pour sa consommation. Plus facile d'accès que les proies vivantes, les plantes constituent la base de son régime alimentaire. Lorsqu'elle chasse, ses proies sont des têtards, des insectes aquatiques et des gastéropodes ainsi que des pontes et des larves de certains insectes. Ponctuellement, les écrevisses de Louisiane adultes peuvent être cannibales (GUTIERREZ-YURRITA *et al.*, 1998).

Les juvéniles sont plus carnivores que les adultes : la rapidité de leur croissance repose sur un régime riche en protéines animales. Toutefois, une alimentation plus riche en plantes aquatiques (régime omnivore ou à base de détritus végétaux) ne pénalise pas énormément leur croissance, démontrant leur grande flexibilité alimentaire et leurs capacités d'adaptation à des milieux proposant des ressources alimentaires variées ou au contraire faiblement diversifiées. Dans l'ordre de préférence, les juvéniles consomment d'abord des proies vivantes, ensuite des détritus organiques (aliments riches en nutriments car fortement contaminés par des microorganismes) enfin des plantes aquatiques. Chez des écrevisses de Louisiane juvéniles ayant un régime alimentaire majoritairement végétal, les actes de cannibalisme semblent plus fréquents que chez les individus plus carnivores (GUTIERREZ-YURRITA et MONTES, 2001).

Le mode de prédation de l'écrevisse de Louisiane est dit sélectif successif : elle épuise les ressources disponibles les unes après les autres. Elle commence par consommer les herbiers aquatiques et lorsqu'ils ont disparu, elle s'attaque à un autre type de proies (têtards de grenouilles ou œufs par exemple selon la saison, mollusques, ou autres insectes et larves aquatiques).

d. Reproduction de l'espèce

La femelle atteint sa maturité sexuelle quand elle mesure au moins 6 cm de long, soit à l'âge de 6 mois. Elle est ensuite capable de pondre toute l'année, ce qui lui permet de sélectionner les moments favorables. La saillie a lieu de nuit, après une parade nuptiale agressive durant laquelle le mâle cherche à retourner la femelle sur le dos. Il dépose ensuite le liquide spermatique au niveau de l'orifice reproducteur de la femelle où il sera internalisé. La libération des ovules n'a lieu qu'un mois plus tard environ, et la fécondation est alors interne. La période de reproduction s'étend d'avril à juin en Louisiane, avec une ponte en septembre et octobre. Lorsque la femelle pond, elle libère plusieurs centaines d'œufs qu'elle va conserver sous son abdomen enroulé. Une femelle de 10 cm peut libérer 600 œufs à chaque ponte. Le développement embryonnaire dure 2 à 3 semaines à 22°C, mais s'interrompt si la température de l'eau descend en dessous de 10°C. Durant toute la période d'incubation, la femelle vit retirée dans un abri ou un terrier. Des larves éclosent ensuite, qui grandissent grâce à des mues successives. Elles restent toujours cachées sous l'abdomen de la femelle puis à l'intérieur du terrier jusqu'au stade où la larve est libre et va à la recherche de sa nourriture. Vingt jours après l'éclosion, les juvéniles ont la morphologie des adultes. Leur croissance est rapide : ils peuvent gagner 50 g (le poids adulte) en 3 à 5 mois. Ils atteindront leur taille adulte en 1 à 3 ans (SANDRIN, 1991 et SOUTY-GROSSET *et al.*, 2006).

e. Un rôle clé dans la chaîne alimentaire

Au moment de la mue et durant les 48 h qui suivent, l'écrevisse est particulièrement vulnérable : son nouvel exosquelette est mou, ce qui lui permet de grandir mais n'assure pas encore sa fonction de protection. Des poissons carnassiers consomment alors ces écrevisses, comme le silure (*Silurus glanis*) et la perche commune (*Perca fluviatilis*) par exemple. En dehors de ces périodes de vulnérabilité, l'écrevisse de Louisiane a des prédateurs constants comme certains échassiers (bihoreau violacé, *Nyctanassa violacea*- ibis blanc, *Eudocimus albus*- grande aigrette, *Ardea alba*). Elle entre aussi dans le régime alimentaire des cormorans (*Phalacrocorax* sp.), des corvidés, des quiscales (*Quiscalus* sp.), de certains faucons (*Falco* sp.) et même des rapaces nocturnes. Plusieurs mammifères sont également des prédateurs de l'espèce, notamment les visons (*Neovison vison* en Amérique et en Europe, *Mustela lutreola* en Europe), les loutres (*Lutra* sp.) et le raton laveur *Procyon lotor*. Des tortues, serpents et autres alligators consomment également ce crustacé. Les juvéniles sont la proie de nombreux invertébrés aquatiques (dytique *Dytiscidae*, insectes plongeurs de l'ordre des hémiptères, larves de libellules et araignées pêcheuses du genre *Dolomedes*). Pour faire face à cette pression de prédation, l'écrevisse de Louisiane est dotée de capacités

de reproduction importantes. Elle constitue un exemple représentatif des espèces appliquant une stratégie r selon les modèles évolutifs établis en 1967 par MACARTHUR et WILSON. Cette stratégie dite reproductrice est caractérisée par une croissance rapide des jeunes et des capacités de reproduction importante des adultes (forte fécondité associée à une longévité faible). Elle permet à l'animal de s'adapter à des environnements aux conditions très variables, ce qui confère à l'écrevisse de Louisiane une grande capacité d'adaptation et des facultés d'invasion certaines.

2) Une colonisation mondiale suite à des introductions à des fins de production

a. Colonisation de nouveaux territoires : une présence mondiale

L'écrevisse de Louisiane est comestible et appréciée pour sa chair. C'est à ces fins qu'elle a été introduite dans bon nombre de pays différents, où elle est élevée en captivité dans des étangs destinés à l'astaciculture. Leur présence dans des points d'eau à vocation commerciale s'est ensuite généralisée. L'espèce a colonisé d'elle-même des milieux naturels de proche en proche autour des zones d'introduction volontaire. Les étangs d'astaciculture sont en effet peu protégés contre l'échappement des animaux d'élevage, surtout si ces derniers sont capables de se déplacer sur la terre ferme.

L'utilisation d'écrevisses de Louisiane comme appât pour la pêche et la capacité des juvéniles à se fixer sur des grands poissons qui peuvent être déplacés d'un étang de pêche à un autre a largement favorisé sa dispersion, en plus de ces capacités propres. D'ailleurs, ces crustacés sont à l'aise hors de l'eau (ils peuvent puiser le dioxygène de l'air tant que leurs branchies sont humides) et capables de parcourir 4 km en un jour (GHERARDI *et al.*, 2000). Une vitesse de déplacement plus limitée a été observée par BARBARESI *et al.* (2004), à savoir au maximum 76 m par jour. Les écrevisses de Louisiane en dispersion alternent des phases où elles se déplacent rapidement et d'autres phases où elles restent à proximité d'un terrier ou cachées sous le couvert végétal avant de repartir plus loin. Malgré leur caractère fondamentalement nocturne, il apparaît qu'en période de dispersion, les écrevisses de Louisiane se déplacent aussi bien le jour que la nuit (BARBARESI *et al.* 2004). Il semblerait d'autre part que les femelles aient un mode de vie plus nomade que les mâles, couvrant des distances plus longues durant des phases de dispersion plus importantes.

La limite à la dispersion de l'écrevisse de Louisiane serait principalement l'altitude. En effet, il a été montré en Espagne (GIL-SANCHEZ et ALBA-TERCEDOR, 2002) qu'au-delà de 1500 m, sa dissémination est radicalement freinée. Plusieurs facteurs sont à prendre en compte. A cette altitude, les cours d'eau ont un débit rapide, une température plutôt froide et le fond est plus compact et pierreux. L'écrevisse de Louisiane occupe, dans son aire de répartition naturelle, des eaux plutôt chaudes, avec des courants faibles et des fonds meubles où elle peut aisément creuser des terriers. On peut donc supposer que malgré ses grandes capacités d'adaptation et sa plasticité, la réunion de plusieurs conditions abiotiques négatives dans un même milieu réussisse à stopper son extension. Par ailleurs, aucun de ces facteurs n'est limitant par lui-même : des écrevisses de Louisiane ont par exemple été trouvées dans le nord de l'Allemagne, dans un milieu où le cours d'eau occupé gèle chaque année pendant plusieurs semaines (DEHUS *et al.*, 1999). La température de l'eau n'est donc pas un frein en soi à la dispersion de l'envahisseur ; *a contrario* une combinaison de facteurs négatifs peut constituer un vrai frein à l'expansion de l'espèce.

Les nombreuses interventions humaines amplifiées par des capacités d'adaptation et de dispersion extrêmement développées ont donc permis à l'écrevisse de Louisiane de s'installer dans de nombreuses régions de la planète. Actuellement, l'espèce est présente dans le monde entier, seule l'Océanie en serait exempte (Figure 33).

Figure 33: Aire de présence actuelle de l'écrevisse de Louisiane (en gris foncé) confrontée à son aire de répartition naturelle (en gris clair) (iucnredlist.org)



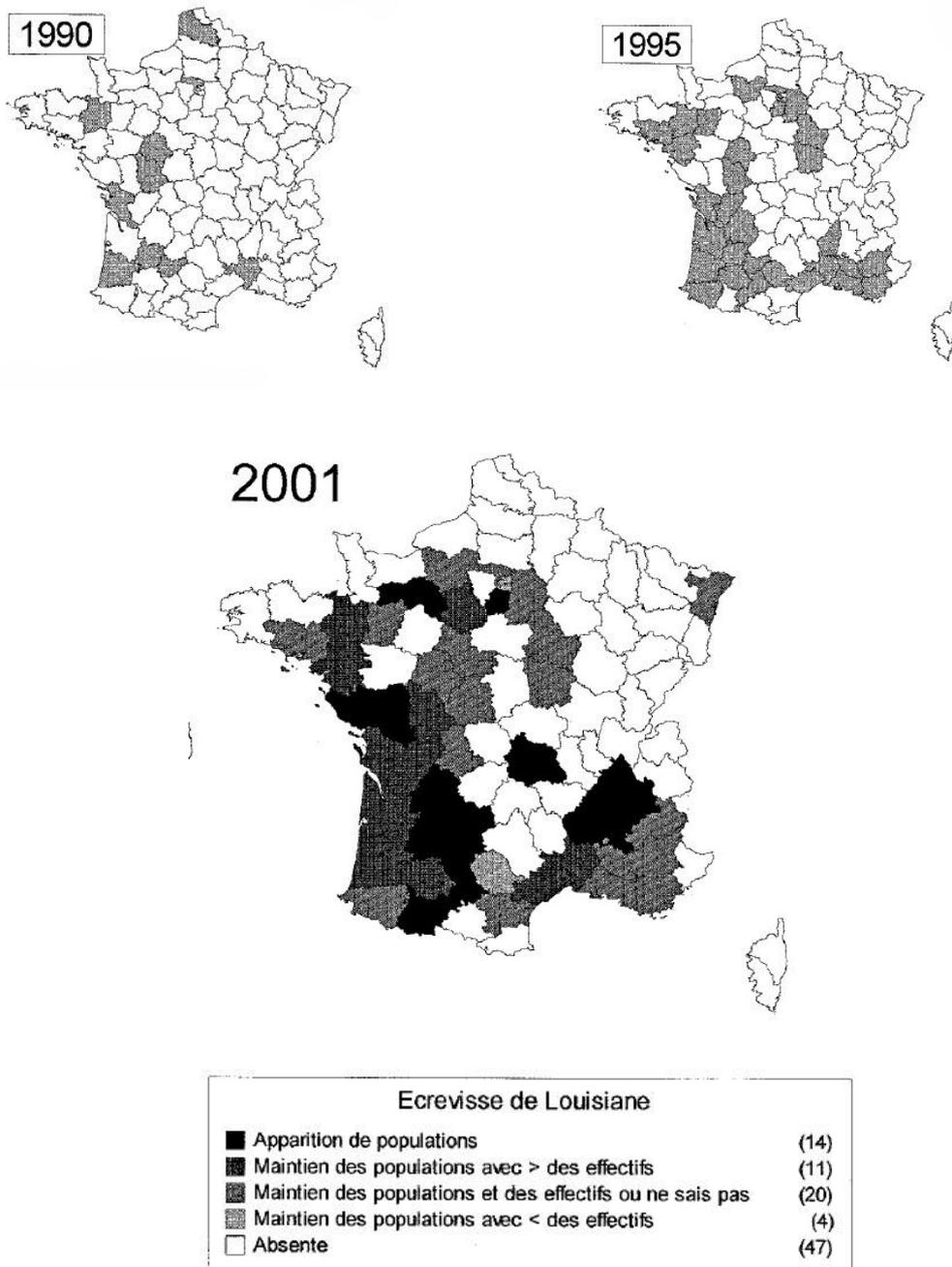
b. La France colonisée en quelques années

Depuis le milieu du XIX^{ème} siècle, les écrevisses autochtones subissent de fortes mortalités, liées principalement à la diffusion de la « peste des écrevisses », une maladie apparue en 1860 en Italie. Les écrevisses européennes furent décimées, et des écrevisses résistantes à cette maladie furent exploitées. Elles sont dans un premier temps élevées en grandes quantités puis exportées dans les pays proches. La France se trouve alors submergée par des arrivages massifs d'écrevisses vivantes, qui sont stockées dans des conditions qui permettent aux animaux de gagner le milieu naturel.

Des 4 espèces d'écrevisses exotiques trouvées en France, 3 sont originaires d'Amérique du Nord : l'écrevisse américaine (*Orconectes limosus*) issue de la côte Est des Etats-Unis d'Amérique, l'écrevisse signal (*Pacifastacus leniusculus*) originaire de Californie et enfin l'écrevisse de Louisiane (*Procambarus clarkii*). L'écrevisse américaine est la plus courante en France. Introduite à la fin du XIX^{ème} siècle, elle est désormais présente sur tout le territoire, à l'exception de la Lozère (CHANGEUX, 2003). L'écrevisse signal est arrivée dans les années 1980, et continue sa propagation à travers toute la France à partir de trois centres d'introduction (Limousin, Languedoc-Roussillon et Rhône-Alpes). Absente des départements littoraux atlantiques et d'une poignée d'autres départements répartis à travers tout le territoire, elle est actuellement la concurrente principale de l'écrevisse à pattes blanches *Austropotamobius pallipes*. Enfin, l'écrevisse de Louisiane, introduite à la fin des années 1970 sous la forme d'individus originaires du Kenya, montre une propagation moins explosive que l'écrevisse signal. Pourtant, dans tous les milieux où elle a été observée en 1995, elle s'est maintenue et a accru sa population, en gagnant d'autres habitats par proximité (Figure 34).

La dernière espèce d'écrevisse exotique présente en France est l'écrevisse à pattes grêle *Astacus leptodactylus*, originaire d'Asie Mineure et Centrale et importée de Turquie. Elle est d'introduction la plus récente et n'occupe qu'une faible partie des cours d'eau. Des populations nouvelles s'implantent dans des départements jusque là exempts de cette espèce, mais dans le même temps des populations entières disparaissent. Actuellement, elle fait l'objet de transferts involontaires depuis des fermes d'élevage vers le milieu naturel.

Figure 34: Evolution spatiale des populations d'écrevisses de Louisiane en France depuis 1990 et jusqu'en 2001.
(CHAGNEUX 2003)



3) Une espèce « clé de voute » qui provoque des modifications majeures de son environnement

L'écrevisse de Louisiane n'est donc pas la seule écrevisse exotique introduite en France, ni celle qui se développe le plus vite. Par contre, c'est l'espèce qui a les conséquences les plus dévastatrices sur les milieux qu'elle occupe, pénalisant les espèces autochtones d'écrevisses mais aussi l'ensemble des animaux aquatiques vivant dans ce milieu. L'écrevisse de Louisiane est une espèce qualifiée de « clé de voute » : sa présence dans un milieu a des conséquences sur l'ensemble de l'écosystème, et ce de manière disproportionnée eu égard à sa taille ou à la biomasse qu'elle représente dans le biotope. De manière plus synthétique, l'activité d'une espèce « clé de voute » détermine la structure de l'écosystème (KREBS, 1994). Par sa seule présence, l'écrevisse de Louisiane est capable de modifier profondément les milieux qu'elle envahit, *via* son comportement alimentaire mais aussi suite au creusement de ses terriers dans les berges.

a. Populations d'invertébrés et d'amphibiens : les conséquences de la pression de prédation

D'après des analyses réalisées en laboratoire, l'écrevisse de Louisiane a un impact avéré sur des populations d'invertébrés à l'instar de diptères comme *Chironomus riparius* ou de mollusques aquatiques comme *Physella acuta* (CORREIA *et al.*, 2005). Pourtant, *in vivo*, le régime alimentaire de l'écrevisse de Louisiane dépend largement des ressources du milieu, et varie beaucoup dans le temps. D'autre part, le gastéropode *Physella acuta* modifie son comportement en présence d'écrevisses de Louisiane en s'approchant de la surface de l'eau alors qu'en temps normal ces mollusques occupent le fond de la colonne d'eau. Ils évitent ainsi les confrontations directes avec les écrevisses, et minimisent leurs pertes par prédation. Le caractère opportuniste du régime alimentaire de l'écrevisse de Louisiane va ainsi jouer en faveur des gastéropodes. Leur technique d'évitement fera diminuer considérablement la pression de prédation car l'écrevisse consommera plus de végétaux, à défaut d'invertébrés facile à débusquer et à capturer. Plus globalement, la présence de l'écrevisse de Louisiane dans un milieu, de par la pression de prédation exercée, a des effets négatifs directs sur l'évolution des populations de certaines de ses proies, ainsi que des effets indirects *via* la modification du comportement de certains macro-invertébrés. Les éventuelles conséquences de cette modification de comportement ne sont pas connues.

La présence de l'écrevisse de Louisiane a également des conséquences sur les populations d'amphibiens du milieu qu'elle colonise. Il a été démontré au Portugal que

l'introduction de cette espèce envahissante est directement liée au déclin de populations d'amphibiens (le pélobate cultripède *Pelobates cultripes*, le crapaud commun *Bufo bufo*, le pleurodèle de Waltl *Pleurodeles waltl*, la salamandre tachetée *Salamandra salamandra*, le triton de Bosca *Triturus boscai* et le triton marbré *Triturus marmoratus*) et modifie les habitudes de reproduction de ces animaux (CRUZ *et al.*, 2006). En effet, l'écrevisse de Louisiane est un prédateur des œufs mais aussi des larves d'amphibiens. La présence de l'espèce sur des sites utilisés pour la reproduction des amphibiens aboutit à la disparition partielle des œufs et des formes juvéniles avant le stade adulte. Les têtards ne sont pas tous consommés, et une bonne part parvient à échapper aux pinces des écrevisses. Ils garderont cependant des séquelles, principalement des blessures sur la queue qui les pénalise par la suite et les rendent plus vulnérables vis-à-vis des autres prédateurs. Ces espèces d'amphibiens et notamment les urodèles choisissent des points d'eau temporaires pour le développement des juvéniles, dans le but d'éviter les prédateurs aquatiques présents dans les points d'eau permanents. L'écrevisse de Louisiane quant à elle est particulièrement bien adaptée aux points d'eau ponctuels, et met donc directement en péril les œufs et les larves de ces espèces. Les amphibiens reproducteurs vont par conséquent modifier leurs habitudes en délaissant leurs sites de reproduction habituels, pourtant mieux adaptés à l'incubation des œufs et à la croissance des larves. Ce phénomène est d'autant plus marqué que la population d'écrevisse de Louisiane est en cours d'augmentation. En effet au début du processus d'invasion notamment le *ratio* adulte/juvéniles est alors au plus bas, et ce sont les juvéniles, par leur régime alimentaire plus carnivore, qui ont l'impact le plus fort sur les œufs et les larves d'amphibiens. Parmi les espèces d'amphibiens suivies dans cette étude au Portugal, on trouve en France le triton marbré, la salamandre tachetée, le crapaud commun et le pélobate cultripède. Aucune étude n'a été faite sur les populations de ces espèces suite à l'arrivée de l'écrevisse de Louisiane dans leur milieu, on ne peut exclure que ces amphibiens, et notamment les urodèles se reproduisant dans des points d'eau ponctuels, souffrent de la présence de cette écrevisse prédatrice.

b. Modification de la présence de plantes aquatiques et de la turbidité de l'eau

L'écrevisse de Louisiane adulte consomme préférentiellement les herbiers aquatiques. Elle découpe les végétaux entre la racine et le début de la tige à l'aide de ses pinces, et consomme ensuite uniquement une partie de la tige, abandonnant le reste dans l'eau (soit 99 % de la plante). La présence en grand nombre de végétaux aquatiques favorise l'augmentation de la population des crustacés, qui épuisent cette ressource du milieu. En quelques années, les herbiers ont complètement disparu, conduisant l'écrevisse à réorienter son régime alimentaire en conséquence. Or ces herbiers sont garants d'une biodiversité importante : nombreux sont les animaux qui consomment également ces plantes aquatiques

(les anatidés par exemple), et toute une faune s'y cache et y vit. Une fois les herbiers disparus, les animaux qui en dépendent se voient obligés de s'adapter. Pour les espèces qui le peuvent, changer de cours d'eau ou d'étang est la solution la plus efficace, alors que les espèces incapables de se déplacer hors de ce milieu modifié finissent par disparaître. Une étude menée sur un lac espagnol a montré que l'introduction de l'écrevisse de Louisiane a fait diminuer de 71 % le nombre d'espèces de macro-invertébrés, de 83 % le nombre d'espèces d'amphibiens, et de 75 % le nombre d'espèces de canards (MARCHI *et al.*, 2011).

L'activité de consommation des plantes aquatiques immergées génère de grandes quantités de débris végétaux qui se décomposent, augmentant l'eutrophisation de l'eau et sa turbidité. Les nutriments et minéraux contenus dans les plantes sont alors libérés dans l'eau, et provoquent le développement de certaines espèces de phytoplancton. Or, le passage d'un milieu dominé par des plantes aquatiques submergées à un milieu dominé par le phytoplancton modifie radicalement les caractéristiques physiques de l'eau et sa qualité : elle est alors, par exemple, beaucoup plus chargée en phosphore. Une fois les herbiers totalement consommés, le fond de l'étang ou du cours d'eau, qui n'est plus protégé par les plantes aquatiques, devient vulnérable à l'action du vent et aux modifications de courant : les particules de vase et d'argile ne sont plus fixées au fond, et l'eau gagne encore en turbidité. Tout l'écosystème se voit modifié en quelques années : cette variation brutale et radicale des conditions abiotiques du milieu, la disparition de plusieurs espèces aquatiques et l'apparition de phytoplancton augmente grandement l'entropie du milieu et semble difficilement réversible (MARCHI *et al.*, 2011). Les interactions permettant une adaptation mutuelle continue entre les différentes composantes (biotiques et abiotiques) d'un même écosystème sont ici complètement bouleversées, au détriment de la biodiversité. Les écrevisses de Louisiane, juvéniles comme adultes, sont capables d'aller se nourrir de végétaux sur la terre ferme : cette flexibilité dans leur régime alimentaire leur permet d'être relativement peu touchées par les modifications qu'elles ont engendrées dans leur milieu.

L'activité de fouissage de l'écrevisse de Louisiane participe elle aussi à l'augmentation de la turbidité de l'eau. Les terriers des écrevisses sont un élément incontournable pour cette espèce, lui permettant de se cacher le jour mais aussi de résister à des variations des conditions abiotiques du milieu. Ces terriers sont creusés dans la berge non immergée ainsi que dans les parties immergées. Pouvant mesurer jusqu'à 2 m de long, ces galeries nécessitent un travail considérable de la part de l'écrevisse, qui au cours de cette activité met en suspension des quantités considérables d'argile dans l'eau et en augmente ainsi sensiblement la turbidité. L'augmentation de la population d'écrevisses de Louisiane dans un même cours d'eau accroît logiquement le nombre de terriers et ainsi favorise une forte variation des caractéristiques physiques de l'eau. Les particules en suspension empêchent en partie les rayons du soleil d'atteindre le fond du cours d'eau. De même, certaines espèces animales sont extrêmement dépendantes de la qualité physico-chimique de l'eau dans

laquelle elles évoluent, et se trouvent alors incapables de s'adapter aux nouvelles conditions de cet habitat modifié (écrevisses natives par exemple).

Même en cas de diminution de la population d'écrevisses de Louisiane dans un milieu qu'elles ont profondément modifié, la turbidité importante empêche les rayons du soleil de pénétrer la colonne d'eau. Le repeuplement du milieu par des plantes aquatiques est alors extrêmement long et compliqué. Pourtant, il s'agit d'une étape fondamentale, qui permettrait le retour d'une biodiversité animale par la suite. L'écrevisse de Louisiane a donc un impact majeur sur les habitats qu'elle occupe, et ce rapidement après son installation, avec des conséquences néfastes sur la biodiversité à long terme.

c. Perturbation de l'hydrologie du milieu par le creusement des berges

L'activité de creusement est fondamentale pour l'écrevisse : les terriers ont un rôle majeur dans sa protection durant le jour et lui permettent de survivre en cas de sécheresse ou de froid. Un substrat meuble est nécessaire pour pouvoir confectionner les terriers : des berges argileuses ou limoneuses sont favorables à la mise en place de terriers (Figure 35), et quelques fois ils sont également creusés dans du sable (BARBARESI *et al.*, 2004).

Figure 35: Aspect de l'entrée d'une galerie d'écrevisse de Louisiane, creusée dans la berge d'un cours d'eau dans le Parc Naturel Régional de la Brenne en France. (www.parc-naturel-brenne.fr)



Dans un milieu donné, comptant une population stable d'écrevisses de Louisiane, le nombre de terriers occupé est lui aussi stable. Cependant, chaque terrier n'est occupé que durant une période donnée, avant d'être abandonné. Il est rarement réoccupé et finit, dans un temps plus ou moins court, par s'effondrer (BARBARESI *et al.*, 2004). Il semblerait d'autre part qu'il soit plus coûteux en temps et en énergie pour l'écrevisse d'entretenir un terrier plutôt que d'en creuser un nouveau, si la nature sédimentaire des berges est adaptée. La population d'écrevisses creuse donc sans cesse de nouveaux terriers, et d'anciens terriers s'effondrent régulièrement. Ces deux éléments sont parmi les causes majeures de l'augmentation de la turbidité de l'eau dans un milieu où l'écrevisse de Louisiane a été introduite.

Enfin, la présence d'un nombre important de galeries et l'effondrement progressif de ces terriers au cœur de la berge provoquent régulièrement l'écroulement partiel de la berge elle-même : en effet, mitée par des centaines de galeries, les bords des ruisseaux et des étangs s'écroulent en partie voire totalement, modifiant ainsi la topographie de l'ensemble de l'habitat. Le réseau hydrographique du milieu se voit ainsi modifié, avec des conséquences parfois majeures sur l'écosystème concerné. Dans des milieux contrôlés par l'homme, l'entretien des berges devient une tâche ardue et sans cesse renouvelée avec l'avancement de la colonisation de l'espace par cette espèce envahissante.

4) Un impact sérieux sur les populations d'écrevisses locales

Les espèces d'écrevisses autochtones sont au nombre de 3 (voir encadré 2): l'écrevisse à pattes blanches *Austropotamobius pallipes*, l'écrevisse à pieds rouges *Astacus astacus* et l'écrevisse des torrents *Austropotamobius torrentium*. A l'origine, elles occupaient tous les milieux disponibles. L'écrevisse à pattes blanches se trouvait dans les rivières des zones à truites (eaux vives et fraîches, bien oxygénées dotées d'un courant fort), l'écrevisse à pieds rouges dans les cours d'eau plus en aval et enfin l'écrevisse des torrents fréquentait les petites rivières du Nord-Est de la France. Le bilan réalisé en 2006 sur l'état des populations d'écrevisses en France est relativement préoccupant (COLLAS *et al.*, 2007). L'écrevisse des torrents n'est plus présente que sur 2 sites isolés en Moselle et dans le Bas-Rhin, l'écrevisse à pieds rouges est en très forte régression et ne doit sa persistance dans de petits plans d'eau forestiers qu'aux efforts des particuliers (Figure 36), et l'écrevisse à pattes blanches ne subsiste plus que dans un certain nombre de départements français dans lesquels elle décline régulièrement (Figure 37). Ces trois espèces sont classées comme vulnérables par l'UICN. En plus d'être particulièrement dépendantes de la qualité de l'eau (la moindre pollution peut leur être fatale), elles sont particulièrement sensibles aux espèces envahissantes, qui introduisent des agents pathogènes dans leurs milieu (GIL-SANCHEZ et ALBA-TERCEDOR, 2002).

Encadré 2 : Morphologie et caractéristiques reproductives des écrevisses natives françaises

D'après SOUTY-GROSSET *et al.* 2006, photographies de Masson R., France



Ecrevisse à pattes blanches

(*Austropotamobius pallipes*)

Taille adulte : 9 à 12 cm de long

Maturité sexuelle : à l'âge de 2 ou 3 ans

Ponte : 40 à 150 œufs, incubés 6 à 9 mois

Espérance de vie : 10 ans au moins

Spécificités morphologiques : couleur uniforme dans les teintes vertes, variant du bronze au gris-olive, une

Ecrevisse à pieds rouges

(*Astacus astacus*)

Taille adulte : 15 à 18 cm de long

Maturité sexuelle : entre 16 mois et 5 ans d'âge

Ponte : 90 à 260 œufs, 6 mois environ de développement embryonnaire avec une perte de 55 à 90 % des œufs durant cette période

(éclosion d'une vingtaine de larves au total)

Espérance de vie : autour de 20 ans

Spécificités morphologiques : couleur brun-rougeâtre, brun-grisâtre, gris-jaunâtre, souvent bleutée, avec le dessous des pinces rouge, le rostre est bordé d'une paire d'épines latérales.



Ecrevisse des torrents

(*Austropotamobius torrentium*)

Taille adulte : 10 à 12 cm de long

Maturité sexuelle : à l'âge de 3 à 5 ans

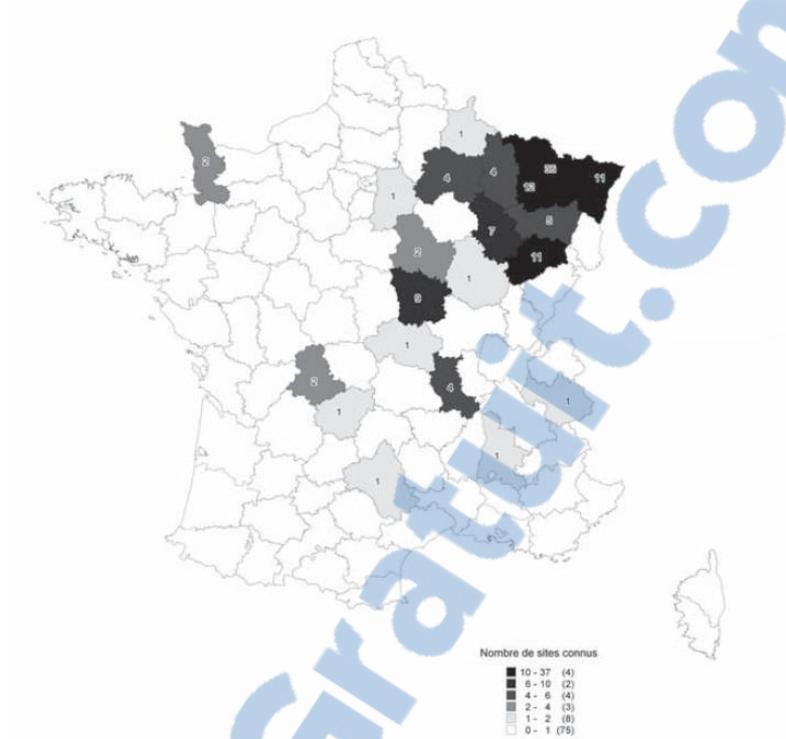
Ponte : 40 à 70 œufs, incubation 6 mois environ

Espérance de vie : 10 ans au moins

Spécificités morphologiques : face intérieure claire, blanche à gris-jaune, dessus brun-olive à brun-rouge, carapace lisse et pinces rugueuses.

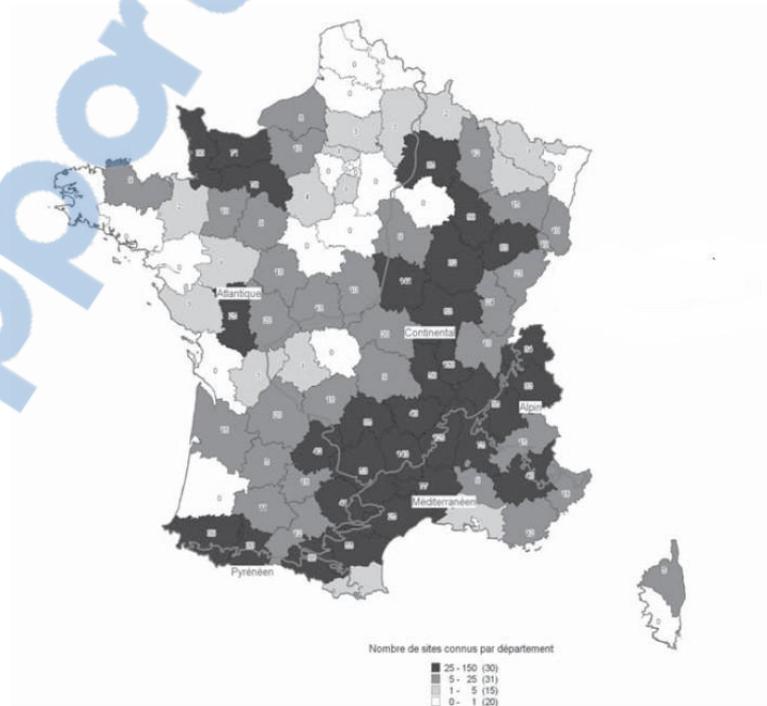


Figure 36: Aire de répartition de l'écrevisse à pieds rouges en 2006
(COLLAS *et al.*, 2007)



L'espèce est désormais cantonnée à des plans d'eau forestiers exempts de toute espèce exotique.

Figure 37: Aire de répartition de l'écrevisse à pattes blanche en 2006.
(COLLAS *et al.*, 2007)



L'espèce est en régression dans la majorité des départements français.

a. Des différences de physiologie et de comportement

L'écrevisse de Louisiane est une menace réelle pour les écrevisses locales, notamment grâce à ses caractéristiques physiologiques. Avant tout, elle présente une stratégie reproductive de type r: dotée d'une espérance de vie courte (5 an environ, SOUTY-GROSSET *et al.*, 2006), elle présente une fécondité élevée, un développement rapide des larves, une maturité sexuelle précoce et la possibilité de pondre deux fois dans l'année dans certains milieux. Malgré une pression de prédation importante, sur les formes juvéniles comme sur les adultes, que ce soit dans leur aire de répartition naturelle ou dans les milieux colonisés (en France par exemple), ses capacités de reproduction et de développement sont un atout majeur pour l'espèce. Les populations d'écrevisses de Louisiane grandissent très vite, et en quelques années, elles surpassent en nombre les écrevisses locales.

En effet, les capacités de reproduction de l'écrevisse à pattes blanches ou de l'écrevisse à pieds rouges sont plus limitées : une maturité sexuelle tardive (au bout de plusieurs années), une fécondité plus faible (6 à 10 fois moins d'œufs par ponte ou lors de l'éclosion), une seule ponte possible dans l'année combinée à une durée d'incubation longue. L'espérance de vie des écrevisses natives est également plus longue (vraisemblablement autour de 20 ans pour l'écrevisse à pieds rouges et au moins 10 ans pour l'écrevisse à pattes blanches, SOUTY-GROSSET *et al.*, 2006). Ces espèces ont une stratégie reproductive de type K. Les augmentations de populations sont donc très lentes chez ces espèces locales, et leurs capacités de reproduction les pénalisent en cas de modifications de leur milieu (présence d'un envahisseur mais aussi variation des caractères physico-chimiques de l'eau ou perturbations impactant les proies habituelles ainsi que des plantes aquatiques).

Ces espèces natives sont par ailleurs extrêmement sensibles à la qualité de l'eau des rivières et des ruisseaux qui les abritent : toute pollution peut compromettre leur survie. En cas de variation de la turbidité du cours d'eau, il leur est également difficile de faire face. Enfin, leur sensibilité aux maladies notamment fongiques menace les populations. L'écrevisse de Louisiane est quant à elle le vecteur de certains de ces agents pathogènes et résistante à bon nombre de maladies bactériennes, virales mais aussi fongiques, qui affectent les écrevisses françaises. Au final, les écrevisses locales, déjà menacées par les altérations de leur milieu et la pollution des eaux, sont d'autre part mises en danger par la présence des écrevisses de Louisiane qui s'adaptent très bien à des milieux dégradés, sont moins sensibles à la diminution de la qualité de l'eau, et se multiplient très rapidement.

Une dernière caractéristique, comportementale cette fois, distingue les écrevisses natives de l'écrevisse de Louisiane : sans que ce fait soit scientifiquement prouvé, les agents territoriaux et autres particuliers au contact de l'espèce ont relevé la grande agressivité des écrevisses de Louisiane. En cas de danger ou de conflit, elles se dressent sur leurs pattes et

exhibent devant elles leurs pinces ouvertes. Les écrevisses natives n'ont pas cette agressivité, et tendent à la fuite ou à la discrétion, tapies immobiles au fond du cours d'eau en cas de danger. On peut ainsi supposer qu'en cas de confrontation entre une écrevisse de Louisiane et une écrevisse française, l'agressivité innée de l'envahisseur aura rapidement raison de l'individu local.

b. La dispersion de la peste des écrevisses

i) Historique de la peste des écrevisses en Europe

Dans plusieurs régions d'Europe, l'arrivée de l'écrevisse de Louisiane coïncida avec des extinctions parmi les populations d'écrevisses natives, notamment l'écrevisse à pattes blanches (GIL-SANCHEZ et ALBA-TERCEDOR, 2002). Le lien a été rapidement fait : l'écrevisse de Louisiane, comme toutes les écrevisses du nouveau monde, est porteuse saine d'un oomycète, *Aphanomyces astaci*. Cette saprolégniale se trouve être létale pour toutes les écrevisses du genre *Astacus*, mais aussi pour toutes les autres écrevisses européennes. Pourtant, l'introduction de l'écrevisse de Louisiane n'a pas apporté la peste des écrevisses en Europe : celle-ci s'est répandue bien avant à travers le continent.

La peste des écrevisses a été identifiée pour la première fois en Europe en Italie, dans la région de Lombardie en 1860. A partir de là, elle se dispersa vers la France (1875) puis vers l'Allemagne (1880). Elle s'étendra ensuite d'une part vers la Grèce (1882) et d'autre part vers la Russie (1890) et les Pays Baltes (1894), pour atteindre la Finlande puis finalement la Suède dans les années 1900 (MARKKONEN 2013). Le commerce des écrevisses fut à l'origine de cette rapide dissémination. La mortalité importante des écrevisses natives européennes a conduit les astaciculteurs à regrouper les survivantes dans des étangs surveillés, mais malgré leurs efforts, les populations ne se renforcèrent pas. C'est ainsi que les premières importations d'écrevisses originaires d'Amérique du Nord furent réalisées.

Une seconde vague de la maladie, qui est toujours en cours, débuta dans les années 1970, avec l'introduction et la dispersion en Europe de l'écrevisse de Louisiane. Cette vague fut renforcée par la dissémination de l'écrevisse signal à partir des années 1980. Ces espèces sont porteuses d'une forme chronique de l'infection, qui n'est pas pathogène pour elles. En effet, l'oomycète est présent dans leur cuticule, mais son extension est limitée par le système immunitaire de l'animal (SOUTY-GROSSET *et al.*, 2006).

ii) Physiopathologie de la maladie

La peste des écrevisses est due à un parasite oomycète qui s'installe dans la cuticule des écrevisses, *Aphanomyces astaci*, de l'ordre des Saprolegniales. Il est présent sous trois formes : le mycélium, dans la cuticule des écrevisses, le kyste et la zoospore (forme infectieuse) tous deux trouvés dans l'eau. La transmission de la maladie se fait par contact entre les écrevisses mais aussi *via* la contamination d'eau ou de matériel de culture ayant trempé dans une eau contaminée.

Lorsque la zoospore se fixe sur un hôte adapté, elle s'enkyste et germe. La germination est favorisée par la présence de blessures, d'ouvertures dans la cuticule et dans les zones où la cuticule est plus fine (les zones articulaires ou la cuticule ventrale par exemple). Une production importante de lipases, protéases et chitinases a lieu 10 h environ après la germination, et permet la progression de l'agent pathogène dans la cuticule (SOUTY-GROSSET *et al.* 2006). Les filaments mycéliens ou hyphes s'y développent. Dans les stades les plus avancés, on retrouve des hyphes le long de la corde nerveuse ventrale de l'écrevisse. A la mort de l'animal, les hyphes font littéralement exploser la cuticule et forment des sporanges. Des spores primaires sont fabriquées à l'intérieur de ces organes puis libérées dans le milieu aquatique sous forme de groupes de kystes. Les zoospores issues de ces kystes sont capables de se déplacer dans l'eau et représentent la forme infectante. Les zoospores peuvent survivre quelques jours dans l'eau et jusqu'à quelques semaines dans la boue ou la vase au fond d'un cours d'eau (LONGSHAW, 2011).

Les écrevisses originaires d'Amérique du Nord sont beaucoup moins sensibles à cette maladie que les écrevisses européennes : ceci est la conséquence de l'activation du système immunitaire des écrevisses américaines. Chez ces dernières, la saprolegniale est rapidement encapsulée dans une gaine de mélanine, qui empêche sa propagation. La mélanine prévient en effet la croissance des oomycètes stoppant leur prolifération: l'écrevisse présente alors des taches foncées sur sa carapace (principalement au niveau des pattes et des articulations), signe de la contamination de l'animal mais aussi de l'arrêt du développement du parasite (SOUTY-GROSSET *et al.* 2006). Dans certains cas, tous les hyphes ne sont pas encapsulés, et certains d'entre eux peuvent se développer localement jusqu'à la formation de sporanges et la libération de kystes. Les écrevisses américaines sont rarement victimes de cette peste, mais en cas de stress important ou de très grande concentration de spores, des mortalités ont été observées (DIEGUEZ-URIBEONDO et SODERHALL, 1993). L'écrevisse de Louisiane est donc clairement identifiée comme un vecteur de la peste des écrevisses.

c. Des plans de protection des écrevisses natives

Devant les nombreuses menaces qui pèsent sur les écrevisses locales et notamment les conséquences désastreuses de la dispersion de l'écrevisse de Louisiane, des plans de sauvegarde sont lancés en France. L'une des principales organisations de défense et de protection des écrevisses est le Programme aquitain de sauvegarde de l'écrevisse à pattes blanches (<http://sauvegarde-ecrevisses-aquitaine.com>, voir Figure 38). Afin d'aboutir à une cohérence dans la protection de l'espèce en Aquitaine comme à l'échelle nationale, ce programme vise à récolter des données précises sur le mode de vie de l'écrevisse à pattes blanches et sur sa répartition actuelle. Les causes de sa disparition vont être individuellement identifiées et décrites, et ce entre 2012 et 2017. Ce projet est soutenu par l'Association Régionale des fédérations de Pêche et de Protection des Milieux Aquatiques d'Aquitaine, et dirigé par la Direction Régionale de l'Environnement et de l'Aménagement du Territoire. Il se découpe en trois phases : une première phase d'élaboration du programme aquitain qui sera suivie par une deuxième phase de mise en œuvre du plan d'action. Enfin, dans un dernier temps, un bilan sera dressé, associé à l'évaluation des perspectives ouvertes par ce programme. Plus globalement, ce programme s'oriente autour de trois types d'actions : le renforcement des connaissances sur l'espèce (son mode de vie et les menaces qui pèsent sur elle), la gestion et la préservation des sites importants pour l'espèce et la sensibilisation du grand public comme de la communauté scientifique à la situation alarmante de l'écrevisse à pattes blanches.

Figure 38: Logo du programme de sauvegarde de l'écrevisse à pattes blanches en Aquitaine, lancée en 2012.



La mise en place de plans de protection des écrevisses françaises est donc extrêmement récente, mais devrait permettre une coordination nationale de la protection de ces espèces menacées. Les données collectées durant les recherches dans le cadre de ces programmes permettront une meilleure connaissance de ces espèces locales, et de leurs interactions avec les écrevisses exotiques comme l'écrevisse de Louisiane.

5) Statut légal et point de vue du public

L'écrevisse de Louisiane est une espèce nuisible : sa pêche est autorisée toute l'année. Il n'y a pas de taille minimale pour le prélèvement, et il est interdit de remettre une écrevisse vivante à l'eau. Un arrêté pris en 1983 interdit l'importation, le transport et la commercialisation de l'animal. D'autre part, l'espèce est classée « espèce susceptible de provoquer des déséquilibres biologiques » par l'article R 232. 3 du Code Rural. Son introduction dans les eaux soumises à la réglementation est donc strictement interdite, même à des fins scientifiques. Cependant, cette réglementation est régulièrement contournée, et des importations d'écrevisse de Louisiane continuent à se faire mais sous d'autres noms.

Dans les milieux aquatiques où elle évolue depuis plusieurs années, les conséquences de sa présence se font déjà largement sentir, et la sonnette d'alarme est tirée : afin de sensibiliser les autorités et autres acteurs concernés par la protection et l'exploitation des étangs et rivières françaises, des reportages sont régulièrement réalisés et les articles dans les journaux spécialisés se multiplient. De même, les conférences autour de l'introduction et de l'évolution des populations d'écrevisses de Louisiane dans des étangs ou des réseaux hydrographiques pour le moment encore non modifiés par cette espèce se développent.

Le Parc Naturel Régional de la Brenne est particulièrement actif dans la lutte contre cette espèce envahissante. Son réseau d'étangs et de rivières est directement menacé par l'espèce, qui a déjà modifié profondément l'écosystème de plusieurs étangs et qui se répand rapidement à d'autres points d'eau. Des recherches sont effectuées afin de mieux connaître l'espèce et de trouver des leviers efficaces pour limiter sa propagation (élaboration de technique de piégeages sélectives notamment). Le parc est également à l'origine d'une campagne d'information, tournée vers le grand public mais aussi vers les autres parcs et zones aquatiques protégées afin d'éviter toute introduction de l'animal dans des zones encore indemnes. Un documentaire a d'ailleurs été réalisé par Fabien MAZZOCEO (voir Figure 39), intitulé « La peste rouge » lequel peut être visionné gratuitement sur le site internet du parc (www.parc-naturel-brenne.fr, voir Figure 39). Très bien argumenté et illustré, ce document d'une trentaine de minutes fait le tour en image des conséquences de l'installation de l'écrevisse de Louisiane dans un cours d'eau et la mise au point de

techniques de piégeages pour ralentir son inexorable progression. Ce document de vulgarisation est parfaitement adapté au grand public, et permet une prise de conscience rapide et fondée scientifiquement du danger écologique majeur que représente cette espèce envahissante.

Figure 39 : Documentaire réalisé dans le Parc Naturel de la Brenne concernant les effets de l'écrevisse de Louisiane.

parc-naturel-brenne.fr



Ce DVD est bien sûr en vente, mais pour une diffusion plus large il peut être vu en ligne sur le site internet

Ces actions ne sont que quelques exemples parmi bien d'autres sur le territoire national. Le grand public est de plus en plus sensibilisé aux conséquences de la présence de cet envahisseur, même s'il se sent globalement impuissant face à ce problème écologique. La prise de conscience se fait également dans les groupements de gestion et de protection des milieux aquatiques. Devant la rapidité de l'apparition des effets néfastes de l'animal et l'intensité de ces conséquences, des mesures sont rapidement prises pour ralentir et limiter au maximum la progression de l'écrevisse de Louisiane sur le territoire français.

CONCLUSION

L'écrevisse de Louisiane est désormais un macro-invertébré dominant dans une grande majorité des pays européens, dont la France où elle s'est largement implantée. Le processus d'invasion qui a lieu en ce moment sur le territoire national a été schématisé par la Figure 40, d'après le modèle proposé par CHAPPLE *et al.* en 2012. Le Tableau 7 suivant détaille les étapes de ce processus, construit à partir des informations rassemblées dans le chapitre précédent.

Figure 40: Les étapes de l'invasion de l'écrevisse de Louisiane en France, selon le modèle proposé par CHAPPLE *et al.* 2012.
Illustration personnelle.

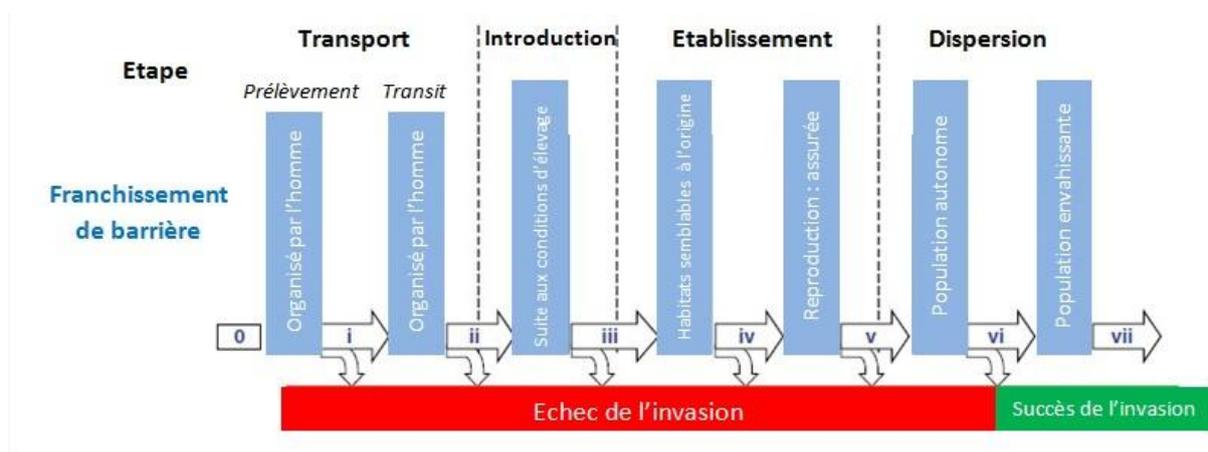


Tableau 7: Détail des étapes franchies par l'écrevisse de Louisiane avant de devenir une espèce envahissante.

Etape	Processus d'invasion de l'écrevisse de Louisiane
0	Ecrevisses dans leur milieu naturel, qui sont géographiquement limitées dans leur aire de répartition naturelle.
BARRIERE GEOGRAPHIQUE	
i	Ecrevisses prélevées par l'homme dans le milieu naturel afin de les élever pour leur chair.
BARRIERE DE SURVIE ET DETECTION	
ii	Ecrevisses importées en Europe dans le but d'être élevées pour leur chair dans des étangs d'astaciculture.
BARRIERE DE DEBARQUEMENT	
iii	Ecrevisses échappées des étangs d'élevage, s'étant déplacées de proche en proche le long des cours d'eau.
BARRIERE DE SURVIE	
iv	Ecrevisses capables de survivre dans le milieu naturel, qui se trouve être proche de leur milieu d'origine. Les étangs d'astaciculture sont globalement semblables aux étangs naturels, favorisant l'établissement.
BARRIERE DE REPRODUCTION	
v	Ecrevisses capables de survivre, de se reproduire et de maintenir une population autonome dans le nouveau milieu. La confrontation avec des espèces d'écrevisses locales ne limite pas l'installation de l'écrevisse de Louisiane.
BARRIERE DE DISPERSION	
vi	Population autonome où les écrevisses sont capables de survivre et de se reproduire en dehors de l'aire de répartition naturelle originelle de l'espèce.
BARRIERE ENVIRONNEMENTALE	
vii	Espèce envahissante : les écrevisses sont capables de se disperser, de survivre et de se reproduire dans de nombreux endroits à travers la région où elles ont été introduites.

Les chiffres romains se rapportent à la figure précédente.

Les capacités physiologiques particulières de l'écrevisse de Louisiane sont la clé de la réussite de ce processus d'invasion. Ses caractéristiques de reproduction la distinguent du vison d'Amérique et de la tortue de Floride : cet animal a une stratégie reproductive de type r, ce qui permet des explosions de population. Cette dynamique de population couplée à des capacités de locomotion attestées sur la terre ferme, ont permis une dispersion rapide de l'espèce.

D'autre part, les conséquences biologiques de cette invasion sont plus importantes que celles des deux autres espèces étudiées. L'écrevisse de Louisiane, espèce « clé de voute », est responsable d'une modification profonde des milieux qu'elle occupe, provoquant des dégradations difficilement réversibles. En plus de menacer gravement les écrevisses natives, elle est responsable de la disparition d'autres espèces aquatiques animale et végétales. C'est donc, des trois espèces étudiées, celle qui préoccupe le plus fortement les autorités et les associations de protection de la faune et de la flore des milieux aquatiques. C'est sans doute aussi l'espèce la plus connue du grand public, grâce à sa large médiatisation récente. Souvent qualifiée de désastre écologique, elle figure en chef de file des espèces envahissantes, prenant le pas sur des espèces moins connues, ou avec des conséquences pour le moment moins visibles sur les écosystèmes envahis. Elle est l'exemple même des conséquences désastreuses de la négligence des éleveurs et plus globalement du rôle primordial de l'homme dans une grande majorité des processus d'invasion.

CONCLUSION

Les processus d'invasion biologiques, dont les acteurs peuvent être à la fois des espèces animales et végétales, sont relativement fréquents de nos jours. Leur nombre a été sensiblement augmenté du fait des activités humaines, déplaçant des individus de manière volontaire ou involontaire. Le commerce et sa mondialisation, ainsi que l'intensification des échanges internationaux ont permis à de nombreuses espèces d'être introduites dans des écosystèmes nouveaux, d'y trouver l'opportunité de s'y développer, voire de devenir envahissants.

En dépit de leur fréquence, la caractérisation des processus d'invasion fait encore l'objet d'âpres discussions au sein de la communauté scientifique. En l'absence de consensus actuel sur une définition universelle du phénomène invasif, de nombreuses propositions de définitions se font concurrence. Pour progresser dans la compréhension de ce processus complexe, des modélisations ont également été présentées, permettant de cerner plus précisément la nature même du processus. D'autre part, les scientifiques ont cherché à mettre en évidence des points communs aux espèces qui se révèlent envahissantes. Retrouver ces caractéristiques chez des espèces nouvellement installées dans certains milieux permettrait de pouvoir prédire leur caractère éventuellement envahissant. En effet, les espèces envahissantes ont un coût : qu'elles soient économiques ou écologiques, les conséquences du développement et de la dispersion d'une espèce étrangère dans un nouveau milieu peuvent être importantes. Pour se prémunir de ces effets néfastes, la lutte doit être initiée le plus tôt possible. Une fois l'espèce implantée et dispersée à travers une région ou un pays, il est extrêmement difficile voire impossible de l'éradiquer totalement. La santé publique peut elle aussi être menacée par le développement d'une espèce envahissante, et là encore une lutte très précoce permet dans certains cas d'en limiter les effets. Pourtant, dans d'autres cas qui sont les plus fréquents, le constat qu'une espèce est envahissante est établi alors que le processus est déjà largement engagé, et quand il est déjà extrêmement difficile de trouver des mesures de lutte efficaces. Il s'agit alors de minimiser les conséquences néfastes de la présence de cette espèce, qui fera désormais partie intégrante des écosystèmes conquis.

Les espèces envahissantes ont un autre intérêt pour les scientifiques : à partir de quelques individus d'une espèce donnée, une nouvelle population se développe, laquelle doit alors faire face à une grande variété de défis : s'adapter à un nouveau milieu et à son climat, trouver sa nourriture, faire face aux espèces locales, réussir à se reproduire dans ces nouvelles conditions, etc. Dans certains cas, cette population peut s'adapter rapidement dans ce nouvel écosystème jusqu'à devenir autonome, et les descendants des individus

fondateurs expriment alors souvent des modifications physiologiques ou comportementales, résultant de leur adaptation. En quelque sorte, chaque processus d'invasion réussi donne lieu à une évolution accélérée, qu'il est très intéressant de décortiquer sur le plan tant théorique que pratique. A petite échelle et sur ces populations réduites, il est possible de mettre en évidence des processus évolutifs qui peuvent expliquer à plus grande échelle et au niveau des temps géologiques l'évolution d'espèces entières.

La France n'échappe pas à ces processus d'invasion. Une grande diversité d'espèces, élevées en captivité ou simplement importées pour des raisons très diverses, ont été introduites ou se sont échappées. Une fois dans le milieu naturel, certaines d'entre elles se sont développées, jusqu'à devenir une espèce dominante dans un écosystème qu'elles n'auraient jamais connu sans l'aide de l'homme. Parmi ces espèces, le vison d'Amérique, la tortue de Floride et l'écrevisse de Louisiane ont été choisies pour illustrer les processus d'invasion. L'étude de l'historique de l'invasion et des caractéristiques physiologiques et comportementales de ces espèces a permis d'en savoir plus sur leurs points forts, qui ont activement participé à l'acquisition de leur statut d'espèces envahissante.

Malgré les différences taxonomiques importantes entre ces trois espèces (un mammifère, un reptile et un crustacé), elles partagent certaines caractéristiques communes. Le régime alimentaire du vison d'Amérique, de la tortue de Floride et de l'écrevisse de Louisiane est en partie opportuniste : cette adaptabilité leur permet de se nourrir dans une grande variété d'environnements, et de faire face à des modifications cycliques saisonnières ou plus radicales et persistantes dans le temps des ressources alimentaires du milieu qu'elles occupent. Cette caractéristique est de même un avantage certain en cas de compétition directe avec une espèce locale : en effet, les espèces natives en question s'avèrent plus dépendantes vis-à-vis de certaines ressources alimentaires, et s'adaptent mal à des modifications de leur biotope. Un animal opportuniste parviendra ainsi plus facilement à subvenir à ses besoins alimentaires, et ce même dans un milieu n'offrant pas de niche écologique vacante, un milieu en mutation voire un milieu altéré par des activités humaines par exemple.

Les espèces envahissantes sont connues pour s'implanter plus facilement dans des environnements déjà modifiés : un régime alimentaire opportuniste est alors un avantage, mais ces altérations vont également jouer en faveur de l'espèce allochtone en fragilisant les espèces locales. Ainsi, la pollution de l'eau des rivières françaises participe-t-elle au déclin des espèces d'écrevisses locales, tout comme la disparition progressive des zones humides et l'urbanisation des berges des cours d'eau contribuent à la diminution de la population de vison d'Europe et des cistudes d'Europe. Les espèces envahissantes entrent donc en concurrence avec des espèces déjà affaiblies, et prennent ainsi souvent l'avantage. D'autre part, les résultats de la compétition entre deux espèces proches pour l'utilisation des

ressources d'un biotope même non dégradé (une espèce locale et une espèce envahissante) semblent mettre en évidence une supériorité de l'espèce envahissante dans bien des cas. Le vison d'Amérique est par exemple directement responsable du déclin du vison d'Europe, dans des milieux où l'arrivée du premier est la seule modification notable.

Les caractéristiques de reproduction des espèces étrangères jouent également un rôle clé dans les processus d'invasion. Dans la plupart des cas, un nombre limité et restreint d'individus sont introduits : quelques visons échappés ponctuellement des élevages pelletiers, voire des introductions répétées mais indépendantes d'un individu comme pour la tortue de Floride. Ces spécimens, après avoir survécu dans ce nouvel environnement, doivent réussir à se reproduire et à constituer une population autonome, suffisante pour permettre la dispersion de l'espèce. Dans ces cas, une stratégie de reproduction de type r est particulièrement adaptée : une forte croissance de la population est idéale pour créer les conditions d'une dissémination rapide et forte de l'espèce. L'écrevisse de Louisiane nous donne un parfait exemple de l'efficacité d'une telle stratégie de reproduction dans le cadre d'un processus d'invasion.

De manière différente, la tortue de Floride profite elle aussi de caractéristiques de reproduction relativement avantageuses pour un reptile : elle est loin de la stratégie r, et en tant que chélonien ses facultés de reproduction sont limitées. Pourtant, elle présente une fécondité plus forte, une maturité sexuelle plus précoce et un nombre d'œufs pondus par année plus élevé, que les tortues avec lesquelles elle entre en compétition (la cistude d'Europe et l'émyde lépreuse) : la tortue envahissante se reproduit donc plus vite et en plus grand nombre, établissant ainsi une population dynamique et nombreuse en quelques années comme c'est le cas dans le sud de la France.

Les capacités de reproduction d'une espèce envahissante peut faire peser une autre menace, et pas des moindres, sur une espèce proche dans l'environnement envahi : il se peut que l'espèce étrangère puisse s'accoupler avec l'espèce locale, pour donner soit une descendance hybride, soit aucune descendance viable mais la perte de la saison de reproduction pour la femelle concernée. Le vison d'Amérique pourrait ainsi s'hybrider avec le vison d'Europe, ce qui participerait au déclin de cette espèce déjà très menacée.

Les espèces envahissantes n'arrivent souvent pas seules : leur transport a permis l'introduction de microorganismes dans le nouvel environnement, qui eux aussi doivent réussir leur installation. Le contact avec des espèces locales peut ainsi favoriser leur multiplication et leur distribution. C'est le cas par exemple de la saprolégniale responsable de la peste des écrevisses, qui est un parasite de ces crustacés. L'écrevisse de Louisiane est résistante à ce parasite, mais il est mortel pour les écrevisses locales. L'introduction d'espèces étrangères a donc des conséquences indirectes sur les espèces natives, sur le plan épidémiologique. Le vison d'Amérique a lui aussi permis l'introduction d'un agent pathogène, le virus de la maladie aléoutienne, qui touche désormais tous les mustélidés de



France, avec des conséquences variable sur leur état de santé. Toutefois, le vison d'Europe est directement victime de ce virus, qui peut conduire à la mort de l'animal.

Les espèces envahissantes sont jugées responsables de phénomènes d'extinction, et ce dans le cadre d'environnement déjà altérés par l'homme. Parmi les espèces étudiées, les écrevisses françaises ne sont pas en voie d'extinction, et même la population de tortues cistudes, sérieusement menacée en France, n'est pas sur le point de disparaître. Il n'en est pas de même pour le vison d'Europe en France : sa population est en déclin depuis plusieurs décennies, notamment suite à la destruction de son habitat, au piégeage abusif et aux empoisonnements. La population française est d'autre part sujette à une très faible diversité génétique, ce qui la rend plus vulnérable aux maladies. L'introduction du vison d'Amérique, qui se développe fortement en Aquitaine et y côtoie le vison d'Europe, est directement responsable d'une partie de ce déclin. Par son agressivité, il chasse le vison local hors de son domaine vital. Par l'introduction du virus de la maladie aléoutienne il est responsable de la transmission de cette maladie au vison natif. Enfin, par les phénomènes d'hybridation ou de perte de saison de reproduction, il limite fortement la descendance des visons d'Europe dans les zones où les deux espèces se croisent. Malgré les interventions humaines pour lutter contre ce déclin (interdiction des poisons, modification des types de pièges, élimination ponctuelle des visons d'Amérique piégés), le vison d'Europe est toujours en déclin, et pourrait être déjà passé sous le seuil de viabilité de la population en France. Il se pourrait donc que le vison d'Amérique participe activement à l'extinction prochaine d'une espèce locale.

Aucune des trois espèces étudiées n'est d'origine européenne et elles ont toutes les trois bénéficié du concours volontaire de l'homme pour franchir les frontières géographiques de leur aire de répartition naturelle. Les introductions dans le milieu naturel se sont ensuite faites de manière accidentelle pour la tortue de Floride, involontaire pour l'écrevisse de Louisiane et parfois volontaires pour le vison d'Amérique. Face à ces situations, les autorités ont adopté des stratégies différentes. Les tortues de Floride ont été plus ou moins regroupées dans des fermes d'élevage ou dans des structures spécialisées, qui encouragent également les propriétaires à leur confier leur animal plutôt qu'à le relâcher en pleine nature. Les spécimens qui demeurent dans le milieu naturel sont surveillés et étudiés, et ce de façon plus intensive dans le sud de la France où l'animal se reproduit et dans les zones où il entre en concurrence avec la cistude d'Europe. Pour le vison d'Amérique, des campagnes de piégeages ont eu lieu afin d'affiner les connaissances sur cette espèce. Elles étaient également destinées à enrichir les connaissances sur la population de vison d'Europe en régression : selon les protocoles mis en place, les visons d'Amérique n'étaient pas relâchés mais éliminés. En Bretagne où la population de vison d'Amérique n'est pas en concurrence avec le vison d'Europe, la population est laissée libre, sans tentative de régulation ou de limites à sa dispersion. Enfin, l'écrevisse de Louisiane n'est plus volontairement implantée dans des étangs encore vierges de cette espèce : des pièges

spéciaux sont à l'étude pour capturer de manière sélective ce crustacé, sans atteindre les populations d'écrevisses natives, mais en l'absence de tels pièges, la meilleure lutte est d'empêcher les introductions. Dans les trois cas, des programmes de surveillance ont été mis en place dans le cadre de la sauvegarde et de la protection des espèces locales qui sont mises en danger par la présence de ces envahisseurs. De plus, le statut de ces espèces est désormais extrêmement réglementé, et leurs importations et introductions très surveillées. Une forte implication des autorités est donc notable, et ce pour les trois espèces étudiées.

Il n'en est pas de même pour le grand public. Celui-ci est plus sensibilisé à certaines espèces, et moins à d'autres. La problématique des tortues de Floride est bien connue sur l'ensemble du territoire, l'époque des importations massives de tortues juvéniles n'étant pas si lointaine. L'écrevisse de Louisiane est elle aussi familière du grand public grâce à des campagnes de médiatisation récentes. Le vison d'Amérique est quant à lui nettement moins connu : l'élevage pelletier a toujours été mal vu par le grand public, qui était peu informé des espèces détenues et des techniques employées. Cette industrie est en très forte régression, et il ne reste plus aujourd'hui qu'une petite poignée d'élevages de visons en France. Les introductions d'animaux captifs ont été ponctuellement médiatisées lors de sabotages de fermes, mais le destin de ces visons reste souvent vague. Il est donc peu connu du grand public que des populations férales de vison d'Amérique sont solidement implantées en France. De même, la lutte contre cet envahisseur ne se fait qu'en Aquitaine, et ce dans le cadre de programmes scientifiques peu médiatisés. La situation délicate de la population française de vison d'Europe est elle aussi très peu connue : le grand public ignore globalement l'existence même de cet animal. Dans tout les cas, les particuliers sont globalement impuissants face à ces processus d'invasion, et ne peuvent pas faire grand-chose eux-mêmes à leur échelle pour soutenir les espèces locales ou limiter la dispersion des espèces envahissantes. Une exception est pourtant notable : c'est grâce aux particuliers propriétaires d'étangs en forêt, qui n'ont volontairement pas introduit l'écrevisse de Louisiane dans leurs bassins que l'écrevisse à pieds rouges subsiste encore en France.

L'homme est donc partiellement voire totalement responsable de l'introduction d'espèces étrangères dans des milieux qui sont situés hors de leur aire de répartition naturelle. Mais c'est aussi l'homme qui met ensuite en place des mesures pour limiter leur dispersion, et protéger les espèces locales qui sont mises en danger par la présence de ces envahisseurs. L'étude plus précise et rapprochée des espèces natives en danger permet de définir des actions efficaces pour leur protection, lesquelles peuvent aboutir à une reprise de vigueur de certaines populations affaiblies. Mais la problématique des espèces envahissantes et de la sauvegarde des espèces locales menacées demande également une réflexion plus complète sur l'impact de l'homme sur les milieux naturels. Les environnements déjà altérés par des activités humaines sont plus favorables aux invasions, et dans le cadre de la protection des espèces natives les activités humaines sont directement remises en question. Il s'agit donc d'une prise de conscience plus globale avant de mettre en

place des plans de protections complets et durables. Dans ce cadre, les espèces envahissantes ne sont pas forcément vouées à être éliminées pour reconstituer l'écosystème d'avant l'introduction, ce qui est d'ailleurs souvent irréalisable. L'objectif est plutôt de trouver un équilibre nouveau dans un milieu mieux protégé ou conservé, entre des espèces locales sauvegardées et des espèces étrangères envahissantes dont la présence ne signifie pas uniquement des bouleversements environnementaux majeurs.

Dans une nature mieux préservée et respectée par les hommes, les conséquences de la présence d'envahisseurs pourraient s'avérer moindres, les espèces étrangères trouvant leur place dans les écosystèmes sans les modifier fondamentalement. Une cohabitation est vraisemblablement possible entre les différentes espèces, envahissantes ou non, et, comme cela a eu lieu depuis des milliers d'années, les processus d'invasion pourraient aboutir simplement à l'évolution dynamique des écosystèmes concernés.

BIBLIOGRAPHIE

- AASTED B. (1985) Aleutian disease of mink. *Acta Path. Micro. Im. Sc.*, **93**, 1-47.
- ANONYME, Mission Vison d'Europe (2003) Plan National de Restauration du Vison d'Europe (*Mustela lutreola*). 1999-2003. Bilan. Direction Régionale de l'Environnement / Aquitaine. 114 pages.
- ANONYME, DIREN Aquitaine (2007) Deuxième Plan National de Restauration du Vison d'Europe (*Mustela lutreola*). 2007-2011. 119 pages.
- ANONYME, Ministère de l'Écologie, du Développement durable, des Transports et du Logement (2011) Plan National d'Actions en faveur de la Cistude d'Europe (*Emys orbicularis*) – 2011/2015. 126 pages.
- ARVY C., SERVAN J. (1998) Imminent competition between *Trachemys scripta elegans* and *Emys orbicularis* in France. *Proceeding of the Emys Symposium, Dresden 1996*. Mertensiella **10**, 33-40.
- BANKS B., NORRDAHL P., NORDSTROM M., KORPIMAKI E. (2004) Dynamic impacts of feral mink predation on vole metapopulations in the outer archipelago of the Baltic Sea. *Oikos*, **105**, 79-88.
- BARBARESI S., SANTINI G., TRICARICO E., GHERARDI F. (2004) Ranging behavior of the invasive crayfish, *Procambarus clarkii* (Girard), *J. Nat. Hist.*, **38**, 2821-2832.
- BONESI L., PALAZON S. (2007) The American mink in Europe: Status, impacts, and control. *Biol. Conserv.*, **134**, 470-483
- BONIN F., DEVAUX B., DUPRE A. (2006) Toutes les tortues du monde, Les encyclopédies du naturaliste, Delachaux et Niestlé.
- CADI A., JOLY P. (2003) Competition for basking places between the endangered European pond turtle (*Emys orbicularis galloitalica*) and the introduced red-eared slider (*Trachemys scripta elegans*). *Can. J. Zool.*, **81**, 1392-1398.
- CADI A., JOLY P. (2004) Impact of the introduction of the red-eared slider (*Trachemys scripta elegans*) on survival rates of the European pond turtle (*Emys orbicularis*). *Biodivers. Conserv.*, **13**, 2511-2518.
- CADI A., DELMAS V., PREVOT-JULLIARD A.-C., JOLY P., PIEAU C., GIRONDOT M. (2004) Successful reproduction of the introduced slider turtle (*Trachemys scripta elegans*) in the South of France. *Aquat. Conserv.*, **14**, 237-246.
- CAGLE F.R. (1950) The life history of the slider turtle, *Pseudemys scripta troostii* (Hoolbrook). *Ecol. Monogr.*, **20**, 31-54.

- CAPPE P. (1996) *L'élevage du vison*, Thèse Méd. Vet., Nantes, 114 pages.
- CATFORD J. A., JANSSON R., NILSSON C. (2009) Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Divers. Distrib.*, **15**, 22-40.
- CHAPPLE D. G., SIMMONDS S. M., WONG B. B. M. (2012) Can behavioral and personality traits influence the success of unintentional species introductions? *Trends Ecol. Evol.*, Vol.27 No.1.
- CHANGEUX T. (2003) Evolution de la répartition des écrevisses en France métropolitaine selon les enquêtes nationales menées par le conseil supérieur de la pêche de 1977 à 2001. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* **370**, 15-41.
- CISTUDE NATURE (2009) Plan National d'Actions en faveur de la Cistude d'Europe (*Emys orbicularis*) – 2011/201, Ministère de l'Ecologie, du Développement Durable, des Transports et du Logement. 174 pages.
- CLARO F., BOURDEAU P. (1994) Tortues d'eau douce et tortues terrestres, Edition du Point Vétérinaire, Seconde Edition.
- CLAVERO M., GARCIA-BERTHOU E. (2005) Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends Ecol. Evol.*, Vol. 20 No. 3.
- COLLAS M., JULIEN C., MONNIER D. (2007) La situation des écrevisses en France, résultats des enquêtes nationales réalisées entre 1977 et 2006 par le Conseil Supérieur de la Pêche. *Bulletin Française de la pêche et de la Pisciculture*, **386**, 01-38.
- COLAUTTI R. I., MACISAAC H. J. (2004), A neutral terminology to define « invasive » species. *Divers. Distrib.*, **10**, 135-141.
- COLAUTTI R. I., RICCIARDI A., GRIGOROVICH I. A., MACISAAC H. J (2004) Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecol. Lett.*, **7**, 721-733.
- COLAUTTI R. I., GRIGOROVICH I. A., MACISAAC H. J. (2006) Propagule pressure: a null model for biological invasions. *Biol. Invasion*, **8**,1023-1037.
- CORREIA A., BANDEIRA N., ANASTACIO P. (2005) Predator-prey interactions of *Procambarus clarkii* with aquatic macroinvertebrates in single and multiple prey systems. *Acta Oecol.*, **28**, 337-343.
- CRUZ M., REBELO R., CRESPO E. (2006) Effects of an introduced crayfish, *Procambarus clarkii*, on the distribution of south-western Iberian amphibians in their breeding habitats. *Ecography* **29**, 329-338.
- DANTZER R., BARRE H., BRAASTAD B., DE JONGE G., MASON G., PEDERSEN V., REKILA T., SMEDS E. (2001), The welfare of animals kept for fur production. *Scientific Committee on Animal Health and Animal Welfare*.
- DAVIS M. A., GRIME J. P., THOMPSON K. (2000) Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invisibility. *J. Ecol.*, **88**, 528-534.

- DAVISON A., BIRKS J., MARAN T., MACDONALD D., SIDOROVICH V., GRIFFITHS H. (2000) Conservation implications of hybridation between polecats, ferrets and European mink (*Mustela* spp.). In: Griffiths H. (ed) *Mustelids in a modern world. Management and conservation aspects of small carnivores: human interactions*. Leiden, Backhuys Publishers, 153-161.
- DEHUS P., BOHL E., OITDMANN B., KELLER K., LECHLEITER S., PHILLIPSON S (1999) German conservation strategies for native crayfish species with regard to alien species. In: *Crayfish in Europe as Alien Species: How to make the best of a bad situation? Crustacean Issues*, Vol. **11**, 149-160.
- DESSAINT F., CHAUVEL B., BRETAGNOLLE F. (2005) L'ambrosie, chronique de l'extension d'un « polluant biologique » en France. *Med. Sci.* Vol. 21 No. 2 207-209.
- DIEGUEZ-URIBEONDO J., SODERHALL K. (1993) *Procambarus clarkii* Girard as a vector for the crayfish plague fungus, *Aphanomyces astaci* Schikora. *Aquaculture and Fisheries Management*, **24**, 761-765.
- DUBOIS J.P., PERENNOU C. (1997) Protection d'un oiseau menacé, l'érisimure à tête blanche *Oxyura leucocephala*. *Ornithos*, **4**, 49-53
- DUKES J. S., MOONEY H. A. (1999) Does global change increase the success of biological invaders? *Tree*, Vol. 14 No. 4.
- ELTON C. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants* (1958) Methuen, London, 181 pages.
- FELDHAMER G., THOMPSON B., CHAPMAN J. (2003) *Wild Mammals of North America: biology, management and conservation*, 2nd ed., Johns Hopkins University Press, 1216 pages.
- FOURNIER-CHAMBRILLON C., AASTED B., PERROT A., PONTIER D., SAUVAGE F., ARTOIS M. *et al.* (2004) Antibodies to aleutian mink disease parvovirus in free-ranging european mink (*Mustela lutreola*) and other small carnivores from southwestern France. *J. Wildlife Di.*, **40**, 394-402.
- GACHET C. (1990) Étude de l'impact écologique et économique du vison d'Amérique (*mustela vison*) sur une rivière de basse Bretagne : l'aulne. Première approche du régime alimentaire. Thèse Méd. Vét., Nantes, 110 pages.
- GERLACH J. D. (2001) Predicting invaders, Comment from Gerlach. *Trends Ecol. Evol.*, Vol.16 No.10.
- GHERARDI F., BARBARESI S., SALVI G. (2000) Spatial and temporal patterns in the movement of *Procambarus clarkii*, an invasive crayfish. *Aquat. Sci.*, **62**, 179-193.
- GIL-SANCHEZ J., ALBA-TERCEDOR J. (2002) Ecology of the native introduced crayfishes *Austropotamobius pallipes* and *Procambarus clarkii* in southern Spain and implications for conservation of the native species. *Biol. Conserv.*, **105**, 75-80.

- GOODWIN B. J., MACALLISTER A. J., FAHRIG L. (1999), Predicting Invasiveness of Plant Species Based on Biological Information. *Biol. Conserv.*, **13**, 422–426.
- GRIGOROVICH I. A., COLAUTTI R. I., MILLS E. L., HOLECK K., BALLERT A. G., MACISAAC H. J. (2003) Ballast-mediated animal introductions in the Laurentian Great Lakes: retrospective and prospective analyses. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **60**, 740-756.
- GUEGAN Y., ROUGEOT J. (1987) Le vison : Techniques d'élevage et rentabilité. Institut technique de l'aviculture, 235 pages.
- GUREVITCH J., PADILLA D. K. (2004) Are invasive species a major cause of extinctions? *Trends Ecol. Evol.*, Vol. 19 No. 9.
- GUTIERREZ-YURRITA P., SANCHO G., BRAVO M., BALDANAS A., MONTES C. (1998) Diet of the red swamp crayfish *Procambarus clarkii* in natural ecosystems of the Donana National Park temporary fresh-water marsh (Spain). *J. Crustacean Biol.*, **18** (1), 120-127.
- GUTIERREZ-YURRITA P., MONTES C. (2001) Bioenergetics of juveniles of red swamp crayfish (*Procambarus clarkii*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A* **130**, 29-38.
- HANFLING B., KOLLMANN J. (2002) An evolutionary perspective of biological invasion. *Trends Ecol. Evol.*, Vol. 17 No. 12.
- HARDING L. E., SMITH F. A. (2009) *Mustela* or *Vison*? Evidence for the taxonomic status of the American mink and a distinct biogeographic radiation of American weasels. *Mol. Phylogenet. Evol.*, **52**, 632-642.
- HILL J. K. (1999) evolution of flight morphology in a butterfly that has recently expanded its geographic range. *Oecologia* **121**, 165-170.
- HOLDGATE M. W., WILLIAMSON M. H. , BROWN K. C. (1986). The analysis and modeling of British invasion. *Philosophical Transaction of the Royal Society B*.
- HUGHES D.P., CREMER S. (2007) Plasticity in anti-parasite behaviours and its suggested role in invasion biology. *Anim. Behav.* **74**, 1593–1599.
- ILHEU M., ACQUISTAPACE P., BENVENUTO C., GHERARDI F. (2003) Shelter use of the red-swamp crayfish (*Procambarus clarkii*) in dry-season stream pools. *Archiv für Hydrobiologie*, **157**:535-546
- International Dictionary of Medicine and Biology (1986) Wiley J. & Sons.
- JEANBOURQUIN H. (1987) Contribution à l'étude de la maladie du vison aléoutien, virologie, immunologie, pathogénie. Thèse Méd. Vét., Alfort.
- KOLARC. S., LODGE D. M. (2001) Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends Ecol. Evol.*, Vol.16 No.4.
- KREBS C.J. (1994) Ecology, fourth ed. Addison Wesley Longman, Menlo Park, CA, 801 pages.
- LEE C. E. (2002) Evolutionary genetics of invasive species. *Trends Ecol. Evol.*, Vol. 17 No. 8.

- LEE K. A., KLASING K. C. (2004) A role for immunology in invasion biology. *Trends Ecol. Evol.*, Vol. 19 No. 10
- LEGER F, RUETTE S (2005) Le vison d'Amérique, une espèce qui se développe en France. *Faune Sauvage*, **266**, 29-36.
- LIBOIS R. et ROSOUX R. (2001) Etude du régime alimentaire du Vison d'Europe (*Mustela lutreola*) dans le sud-ouest de la France d'après les restes de proies trouvées dans les fèces. Rapport provisoire, Plan de restauration du Vison d'Europe, XXVe colloque de mammalogie de la SFEPM.
- LOCKWOOD J. L., CASSEY P., BLACKBURN T. (2005) The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends Ecol. Evol.*, Vol.20 No.5.
- LONGSHAW M. (2011) Diseases of crayfish: A review. *Journal of Invertebrate Pathology*, **106**: 54-70.
- LONSDALE W. M. (1994) Inviting trouble: Introduced pasture species in northern Australia. *Aust. J. Ecol.* **19**, 345-354
- MACARTHUR R, WILSON E. O. (1967) *The Theory of Island Biogeography*, Princeton University Press, 203 pages.
- MAIZERET C., P. MIGOT, H. GALINEAU, P. GRISSER et T. LODE. (1998) Répartition actuelle et habitats du Vison d'Europe en France. *Actes du Colloque Francophone de Mammalogie*, N° spécial *Arvicola*, 67-72.
- MAIZERET C., MIGOT P., ROSOUX R., CHUSSEAU J.-P., GATELIER T., MAURIN H., FOURNIER-CHAMBRILLON C. (2002) The distribution of the European mink (*Mustela lutreola*) in France: towards a short term extinction? *Mammalia*, **66**, 525-532.
- MARCHI M., JORGENSEN S., BECARES E., CROSI I., MARCHETTINI N., BASTIANONI S. (2011) Dynamic model of Lake Chozas (Leon, NW Spain) – Decrease in eco-exergy from clear to turbid phase due to introduction of exotic crayfish. *Ecol. Model.*, **222**, 3002-3010.
- MARKKONEN J. (2013) The crayfish plague pathogen *Aphanomyces astaci*, Genetic diversity and adaptation to the host species. Dissertation in Forestry and Natural sciences, Finland, 79 pages.
- MAZZOLA-ROSSI E. (2006) Etude comparative des paramètres reproducteurs du vison d'Europe (*Mustela lutreola*), du vison d'Amérique (*Mustela vison*) et du putois (*Mustela putorius*) dans le Sud-Ouest de la France, Thèse Méd. Vét., Alfort, 126 pages.
- MICHAUX J.R., LIBOIS R., DAVISON A., CHEVRET P., ROSOUX R. (2004) Is the western population of the European mink (*Mustela lutreola*) a distinct management unit for conservation? *Biol. Conserv.*, **115**, 357-367.
- MICHAUX, J. R., HARDY, O. J., JUSTY, F., FOURNIER, P., KRANZ, A., CABRIA, M., DAVISON, A., ROSOUX, R. and LIBOIS, R. (2005), Conservation genetics and population history of the

threatened European mink *Mustela lutreola*, with an emphasis on the west European population. *Mol. Ecol.*, **14**, 2373-2388.

MITCHELL C. E., POWER A. G. (2003) Release of invasive plants from fungal and viral pathogens. *Nature*, **421**, 625-627.

MELBOURNE B. A., CORNELL H. V., DAVIES K. F., DUGAW C. J., ELMENDORF S., FREESTONE A. L. et al. (2007) *Ecol. Lett.*, **10**, 77-94.

MORRISON L. W. (2002). Long term impact of an arthropod community invasion by the imported fire ant, *Solenopsis invicta*. *Ecology*, **83**, 2337-2345.

MOUTOU F. et PASTORET P.-P. (2010). Définir une espèce envahissante. *Rev. Sci. Tech. Off. In. Epiz.* **29** (1), 27-35.

NORDSTROM M., HOGMANDER J., NUMMELIN J., LAINE J., LAANETU N., KORPIMAKI E. (2002) Variable response of waterfowl breeding populations to long-term removal of introduced American mink. *Ecography*, **25**, 385-394.

NORDSTROM M., HOGMANDER J., LAINE J., NUMMELIN J., LAANETU N., KORPIMAKI E. (2003) Effects of feral mink removal on seabirds, waders and passerines on small islands in the Baltic sea. *Biol. Conserv.*, **109**, 359-368.

NORDSTROM M., KORPIMAKI E. (2004) Effects of island isolation and feral mink removal on bird communities on small islands in the Baltic Sea. *J. Anim. Ecol.*, **73**, 423-433.

NOVOTNY M., DANKO S., HAVAS P. (2004) Activity cycle and reproductive characteristics of the European pond turtle (*Emys orbicularis*) in the Tajba National Nature Reserve, Slovakia. *Biologia Bratislava* **59/Suppl. 14**, 113-121.

OCCHIPINTI-AMBROGI A., GALIL B. S. (2004). A uniform terminology on bioinvasions: a chimera or an operative tool? *Mar. Poll. Bull.* **49**, 688-694.

OTTONELLO D., SALVIDIO S., ROSECCHI E. (2005) Feeding habits of the European pond turtle *Emys orbicularis* in Camargue (Rhône delta, Southern France). *Amphibia-Reptilia*, **26**, 562-565.

PEREZ-SANTIGOSA N., DIAZ-PANIAGUA C., HIDALGO-VILA J. (2008) The reproductive ecology of exotic *Trachemys scripta elegans* in an invaded area of southern Europe. *Aquat. Conserv.* **18**, 1302-1310.

PERRINGS C., DEHNEN-SCHMUTZ K., TOUZA J., WILLIAMSON M. (2005) How to manage biological invasions under globalization. *Trends Ecol. Evol.*, Vol. 20 No. 5.

PERROT A. (2003) Le déclin du vison d'Europe (*Mustela lutreola*) : une origine infectieuse ? Le point sur la maladie aléoutienne en France. Thèse Méd. Vét., Toulouse, 103 pages.

PESCADA S. (2010) Les visons d'Amérique s'engraissent en Périgord. *sudouest.fr*.

PIMENTEL D., HEPPEL P., HANSON J., DOUDS D., SEIDE R. (2001) Economic and environmental threats of alien plant, animal, and microbe invasion. *Agric. Ecosyst. Environ.* **84**, 1-20.

- PIMENTEL D., ZUNIGA R., MORRISON D. (2005) Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecol. Econ.*, **52**, 273-288.
- POLO-CAVIA N., LOPEZ P., MARTIN J (2008) Interspecific differences in responses to predation risk may confer competitive advantages to invasive freshwater turtle species. *Ethology*, **114**, 115-123.
- POLO-CAVIA N., LOPEZ P., MARTIN J (2009) Interspecific differences in heat exchange rates may affect competition between introduced and native freshwater turtles. *Biol. Inv.*, **11**, 1755-1765.
- POLO-CAVIA N., GONZALO A., LOPEZ P., MARTIN J. (2010a) Predator recognition of native but not invasive turtle predators by naïve anuran tadpoles. *Anim. Behav.*, **80**, 461-466
- POLO-CAVIA N., LOPEZ P., MARTIN J (2010b) Competitive interactions during basking between native and invasive freshwater turtle species. *Biol. Inv.*, **12**, 2141-2152.
- POLO-CAVIA N., LOPEZ P., MARTIN J (2011) Aggressive interactions during feeding between native and invasive freshwater turtles. *Biol. Inv.*, **13**, 1387-1396.
- POLO-CAVIA N., LOPEZ P., MARTIN J (2012) Feeding status and basking requirements of freshwater turtles in an invasion context. *Physiol. Behav.*, **105**, 1208-1213.
- PRENTER J., MACNEIL C., DICK J. T. A., DUNN A. M. (2004) Roles of parasites in animal invasions. *Trends Ecol. Evol.*, Vol. 19 No. 7.
- PREVOT-JULLIARD A.-C., DELMAS V., GIRONDOT M. (2012) Nouvelles données sur la ponte de la tortue de Floride (*Trachemys scripta elegans*) en Île-de-France. *Bulletin de la société herpétologique de France*, **142**, 71-78.
- PUPINS M., PUPINA A. (2009) The experimental data on sun-basking activity of European pond turtle *Emys orbicularis* in natural climate in Latvia: dynamics and correlation with the meteorological factors. *Acta Biol. Univ. Daugavp.* **9**, 291-298.
- REICHARD S. H., HAMILTON C. W. (1997), Predicting Invasions of Woody Plants Introduced into North America. *Biol. Conserv.*, **11**, 193–203.
- RICHARDSON D. M., PYSEK P., REJMÁNEK M., BARBOUR M. G., PANETTA F. D. and WEST C. J. (2000). Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definition. *Divers. Distrib.*, **6**, 93-107.
- SALO., KORPIMAKI E., BANKS P. B., NORDSTROM M., DICKMAN C. R. (2012) Alien predators are more dangerous than native predators to prey populations. *Proceeding of the Royal Society B*, **274**, 1237-1243.
- SANDRIN E. (1991) Contribution à l'étude de *Procambarus clarkii* l'écrevisse de Louisiane, Thèse Méd. Vét., Toulouse, 90 pages.
- SEGURADO P., FIGUEIREDO D. (2007) Coexistence of two freshwater turtle species along a Mediterranean stream: The role of spatial and temporal heterogeneity. *Acta Oecol.*, **32**, 134-144.

- SERVAN J. (1998) Ecological study of **Emys orbicularis** in Brenne (Central France), Proceedings of the EMYS Symposium, Dresden 96, *Mertensiella* **10**, 245–252.
- SHEA K., CHESSON P. (2002). Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends Ecol. Evol.*, Vol.17 No.4.
- SIDOROVICH V.E. (2000) The on-going decline of riparian mustelids (European mink, *Mustela lutreola*, polecat, *Mustela putorius*, and stoat, *Mustela erminea*) in eastern Europe: a review of the results to date and hypothesis. *Mustelids in a modern world*, Edited by Griffiths, 342 pages.
- SIDOROVICH V.E. (2001) Study on the decline in the European mink *Mustela lutreola* population in connection with the American mink *M. vison* expansion in Belarus: story of the study, review of the results and research priorities. *Säugetierkundliche Informationen*, **5**: 133-153.
- SIDOROVICH V., MACDONALD D., KRUIK H., KRASKO D. (2000) Behavioural interactions between the naturalized American mink *Mustela vison* and the native mustelids, NE Belarus, with implications for population changes. *Small Carnivore Conservation*, **22**, 1-5.
- SOUTY-GROSSET C., HOLDICH D., NOEL P., REYNOLDS J., HAFFNER P. (2006) Atlas of Crayfish in Europe. *Publications scientifiques du NHN*, Paris, 187 pages.
- STRAYER D. L., EVINER V. T., JESCHKE J. M., PACE M. L. (2006). Understanding the long-term effects of species invasions. *Trends Ecol. Evol.*, Vol.21 No.11.
- TORCHIN M. E., LAFFERTY K. D., DOBSON A. P., MACKENZIA V. J., KURIS A. M. (2003) Introduced species and their missing parasites. *Nature*, **421**, 628-630.
- VALERY L., FRITZ H., LEFEUVRE J.-C., SIMBERLOFF D. (2008). In search of a real definition of the biological invasion phenomenon itself. *Biol. Invasions*, **10**, 1345-1351.
- WIRTH R. (1990) European Minks: captive breeding, hybridisation, and introduction. *Small Carnivore Conservation*, **2**, 14.
- WALTHER G., ROQUES A., HULME P. E., SYKES M. T., PYSEK P., KUHN I. et al. (2009) Alien species in a warmer world: risks and opportunities, *Trends Ecol. Evol.*, Vol. 24 No. 12.
- WILCOVE D. S., ROTHSTEIN D., DUBOW J., PHILLIPS A., LOSOS E. (1998) Quantifying threats to imperiled species in the United States. *BioScience*, Vol. 48 No. 8.
- WILLIAMSON M. H. (1989) Mathematical models of invasion. In *Biological invasions: a global perspective*, ed J. A. Drake, H. A. Mooney, F. di Castri, R. H. Groves, F. J. Kruger, M. Rejmek, M. Williamson. Wiley, Chichester. 329-350, 525 pages.
- WILLIAMSON M. H. *Biological Invasions* (1996) Springer, 244 pages.
- WILLIAMSON M. H., FITTER A. (1996) The characters of successful invaders. *Biol. Conserv*, **78**: 163-170.

WOZENCRAFT W.C. (2005) Carnivora. In: Wilson, D.E., Reeder, D.M. (Eds.), *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*, third ed. Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD, 532–628.

YOUNG A. M., LARSON B. M. H. (2011). Clarifying debates in invasion biology: A survey of invasion biologists. *Environ. Res.*, **111**, 893-898.

Sites internet consultés :

ALF. *Animal Liberation Front*. [en ligne]. Mise à jour le 04/10/2009. [<http://alf-france.over-blog.org>] (Consulté le 26/07/2013).

DAISIE. *Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe* [en ligne]. Mise à jour inconnue. [<http://www.europe-aliens.org>] (Consulté en aout 2012)

DREAL Aquitaine. *Direction Régionale de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement*. [en ligne]. Mise à jour le 09/10/2013. [<http://www.aquitaine.developpement-durable.gouv.fr>] (Consulté le 23/07/2013).

Fourrure Torture. *Campagne anti-fourrure*. [en ligne]. Mise à jour inconnue. [<http://www.fourrure-torture.com>] (Consulté le 03/09/2013).

IUCN. *The IUCN red list of threatened species*. [en ligne]. Mise à jour en janvier 2013 [<http://www.iucnredlist.org>] (Consulté le 06/05/2013 et le 19/08/2013).

Je ne porte pas de fourrure ! *Porter de la fourrure, c'est porter la mort*. [en ligne]. Mise à jour inconnue. [<http://www.jeneportepasdefourrure.com>] (Consulté le 26/07/2013).

Le Nouvel Observateur. *Actualités en temps réel, info à la une*. [en ligne]. Mise à jour le 29/10/2009. [<http://www.nouvelobs.com>] (Consulté le 06/05/2013).

Parc Naturel Régional de la Brenne. [en ligne]. Mise à jour en 2011. [<http://www.parc-naturel-brenne.fr>] (Consulté le 16/09/2013).

Programme « Tortues de Floride » [en ligne]. Mise à jour inconnue. [<http://www.tortues.floride.u-psud.fr>] (Consulté le 31/07/2013).

Sauvegarde Ecrevisses Aquitain. *La sauvegarde des écrevisses à pattes blanches d'Aquitaine*. [en ligne]. Mise à jour inconnue [<http://www.sauvegarde-ecrevisses-aquitaines.com>] (Consulté le 16/09/2013)

SOPTOM. *Le village des tortues, association de protection des tortues dans le Var*. [en ligne]. Mise à jour inconnue [<http://www.villagetortues.com>] (Consulté le 07/08/2013).

Sud Ouest. *Actualités*. [en ligne]. Mise à jour le 01/04/2010. [<http://www.sudouest.fr>] (Consulté le 06/05/2013).

Tortue passion. *Association Tortue passion à Vergèze*. [en ligne]. Mise à jour inconnue. [<http://www.tortues-passion.org>] (Consulté le 10/08/2013).

Vison France. *Site officiel des éleveurs de visons*. [en ligne]. Mise à jour inconnue. [<http://www.vison-France.fr>] (Consulté le 07/05/2013).

Annexe : Liste de centres de récupération des tortues de Floride en France

(tortues-passion.org)

Région	Identification de la structure	Coordonnées de la structure	Nombre d'animaux actuellement présents	Capacité d'accueil restante
Lorraine	Parc animalier de Sainte-Croix	57810 RHODES Tél : 03.87.03.92.05 info@parcsaintecroix.com	319	Très limitée
Franche-Comté	La Citadelle de Besançon	99, rue des Fusillés 25042 BESANCON Cedex 3 Tél. : 03.81.87.83.33	40	20
Pays de la Loire	Zoo de Doué	Route de Cholet 49700 DOUE LA FONTAINE Tél. : 02.41.59.18.58 infos@zoodoue.fr	100	Non communiqué
	Zoo des Sables d'Olonne	Route du Tour de France – Lac du Tranchet 85100 LES SABLES D'OLONNE Tél. : 02.51.95.14.10. info@zoodessables.fr	Non communiqué	Non communiqué
Basse-Normandie	Reptilium du Mont Saint-Michel	Route Pontorson Le mont Saint Michel 50170 BEAUVOIR Tél. : 02.33.68.11.18	Non communiqué	Non communiqué
Bretagne	Association le domaine des tortues	L'étang de Saint-Halory 22590 PORNIC Tél. : 02.96.79.35.51. ledomainedestortues@aliceadsl.fr	Non communiqué	0
Centre	Jardin Botanique de Tours	33, Boulevard Tonelle 37000 TOURS Tél. : 02.47.39.88.00. parcs-jardins@ville-tours.fr	Non communiqué	Non communiqué
	Espace animalier de la Haute-Touche	36290 OBTERRE Tél. : 02.54.02.20.40 http://www.amis-hautetouche.com/	80	50
Midj-Pyrénées	Association Le refuge des Tortues	Mairie de Bessières 26, place du Souvenir 31660 BESSIERES Tél. : 05.61.27.83.05 contact@lerefugedestortues.fr	Autorisation depuis août 2009	1500 tortues toutes espèces confondues
Languedoc-roussillon	Association Tortues Passion	30310 VERGEZE Tél. : 06.88.59.00.32. 06.81.73.33.73. tortuespassions@hotmail.fr	Non évalué Répond toujours aux sollicitations des particuliers	Capacité totale de 1000 tortues toutes espèces confondues
	La Vallée des Tortues	Mas del Ca « La Vallée Heureuse » BP 15 – 66690 SOREDE Tél. : 04.68.95.50.50. contact@lavalleedestortues.com	Non communiqué	Non communiqué

	Centre d'Etudes, de Protection et d'Elevage des Chéloniens (CEPEC)	MORCILLO Vincent Association CEPEC 400 route d'Uzès 30 700 Saint Quentin la Poterie 06 30 33 60 20 contact@cepec-tortues.fr www.cepec-tortues.fr	20	0
Provence-alpes-côte-d'azur	Parc Phoenix	405, Promenade des Anglais 06200 NICE Tél. : 04.92.29.77.00	Non communiqué	Non communiqué
	Village des Tortues	BP24 83590 GONFARON	65	Saturation actuelle
Rhône-Alpes	Parc de la Tête d'Or	69006 LYON Tél. : 04.72.69.47.60. www.lyon.fr	1323	1677
	La Ferme aux crocodiles	Les Blanchettes 26700 PIERRELATTE Tél. : 04.75.04.33.73 info@lafermeauxcrocodiles.com	460	Saturation actuelle mais projet de création de nouveaux bassins pour 500 individus
	Safari Parc de Peaugres	RN82 07340 PEAUGRES Tél. : 04.75.33.00.32 www.safari-peaugres.com	Non communiqué	Non communiqué
	Aquarium d'Aix-les-Bains	Le Petit Port 73100 AIX LES BAINS 04.79.61.08.22.	10	0
Bourgogne	Touroparc	La Maison Blanche 71570 ROMANECHE-THORINS Tél. : 03.85.35.51.53.	Quelques individus	Possibilités éventuelles d'accueil à l'avenir

Rapport-Gratuit.com

LES PROCESSUS D'INVASION BIOLOGIQUES EN FRANCE METROPOLITAINE : LES EXEMPLES DU VISON D'AMERIQUE (*NEOVISON VISON*), DE LA TORTUE DE FLORIDE (*TRACHEMYS SCRIPTA ELEGANS*) ET DE L'ECREVISSE DE LOUISIANE (*PROCAMBARUS CLARKII*)

NOM et Prénom : **KUGLER Elisabeth**

Résumé :

Les processus d'invasions biologiques se sont fortement accrus avec le développement des activités humaines et avec l'essor des échanges internationaux. Des espèces animales ont ainsi été déplacées hors de leur aire de répartition naturelle, de manière volontaire ou non, et se sont installées dans de nouveaux milieux. Il arrive parfois que ces individus prolifèrent donnant naissance à une population dynamique qui se disperse et devient envahissante. En France, le vison d'Amérique, la tortue de Floride et l'écrevisse de Louisiane sont trois espèces devenues envahissantes. L'objectif de ce travail est de comprendre à partir de ces trois exemples emblématiques pourquoi ces espèces ont pu s'adapter et se développer dans leur nouvel habitat, souvent au détriment d'espèces locales. L'analyse du processus d'invasion depuis l'origine et de leurs caractéristiques tant physiologiques que comportementales permet de trouver des réponses. Le rôle de l'homme dans ces processus est également mis en lumière : s'il est le plus souvent directement responsable de l'introduction des espèces étrangères et de leur implantation, il peut *a contrario* mettre en œuvre des mesures de sauvegarde des espèces natives menacées ou limiter activement la dispersion d'espèces envahissantes. Le grand public, les autorités et les scientifiques ont tous un rôle à jouer dans la prévention et la gestion des espèces envahissantes.

Mots-clés :

INVASIONS BIOLOGIQUES, ESPECE MENACEE, VISON D'AMERIQUE, *NEOVISON VISON*, TORTUE DE FLORIDE, *TRACHEMYS SCRIPTA ELEGANS*, ECREVISSE DE LOUISIANE, *PROCAMBARUS CLARKII*

Jury :

- Président : Pr.
- Directeur : Dr. Pascal ARNE
- Assesseur : Dr. Ségolène CALVEZ

BIOLOGICAL INVASION IN FRANCE: THE EXAMPLES OF THE AMERICAN MINK (*NEOVISON VISON*), THE RED-EARED SLIDER TURTLE (*TRACHEMYS SCRIPTA ELEGANS*) AND THE LOUISIANA RED SWAMP CRAYFISH (*PROCAMBARUS CLARKII*)

SURNAME: KUGLER

Given name: Elisabeth

Summary:

Biological invasion processes have drastically increased in number with the development of human activities and the growth of international trade. A number of animal species were moved out of their original range, on purpose or not, and are settling in new environments. It happens sometimes that these animals give birth to a strong population which spreads and becomes invasive. In France, the American mink, the red-eared slider turtle and the Louisiana red swamp crayfish are three examples of such an evolution. This work's aim is to understand why these species became dominant in their new environment, frequently to the detriment of native species. The study of the history of their invasion and of their physiological and behavioral characteristics allows answering this question. The role of humans in this process is also highlighted: although being often the main cause for the introduction of exotic species, humans might initiate actions for the protection of endangered native species or to limit the spreading of invasive ones. All of the public, the authorities and the scientists have a role to play in the prevention of such invasions and in the management of invasive species.

Keywords:

BIOLOGICAL INVASION, THREATENED SPECIES, AMERICAN MINK, *NEOVISON VISON*, RED EARED SLIDER TURTLE, *TRACHEMYS SCRIPTA ELEGANS*, LOUISIANA RED SWAMP CRAYFISH, *PROCAMBARUS CLARKII*

Jury:

- President :Pr.
- Director : Dr. Pascal ARNE
- Assessor : Dr.Sékolène CALVEZ