

CHAPITRE 2

Les bio-invasions d'insectes

*Alain Roques, Olivier Dangles, Nathalie Gauthier, Jean-Louis Sarah,
Jean-François Vayssières et Claire Vidal*

ESPÈCES INTRODUITES VERSUS ESPÈCES INVASIVES

Le concept d'invasion biologique n'a réellement été développé qu'à partir du milieu du xx^e siècle, avec l'ouvrage fondateur d'Elton, *The Ecology of Invasions by Animals and Plants* (Elton, 1958), bien que les bases en aient déjà été formulées un siècle plus tôt par Darwin dans *L'Origine des Espèces* (1859). Depuis lors, l'impact important sur les activités humaines et les écosystèmes de multiples organismes (champignons pathogènes, plantes, vertébrés mais aussi insectes) introduits en dehors de leur aire naturelle de répartition a conduit à multiplier les programmes et groupes de travail internationaux consacrés aux invasions biologiques, tel le groupe spécialisé sur les espèces invasives de l'Union mondiale pour la nature (Invasive Species Specialist Group [ISSG]). Cependant, les débats sont encore nombreux sur la terminologie à employer pour définir le statut invasif ou non des différents organismes, et en particulier autour du rôle de l'homme (Occhipinti-Ambrogi et Galil, 2004). Qu'entend-on tout d'abord par allochtone? L'ISSG (1999) définit comme allochtone (ou *alien, non-native, non-indigenous, exotic* en anglais, pour une liste complète voir Colautti et MacIsaac, 2004) «une espèce, une sous-espèce ou un taxon d'un niveau taxonomique inférieur qui se trouve à l'extérieur de son aire de répartition naturelle ou de son aire de réparti-

tion potentielle, c'est-à-dire hors du domaine géographique qu'elle occupe naturellement ou peut occuper sans intervention humaine». Ces espèces doivent aussi avoir établi des populations se reproduisant de manière durable dans la nature (Pyšek *et al.*, 2004). Cette définition repose donc sur le caractère primordial de l'intervention humaine, qui peut être directe par introduction intentionnelle, à des fins d'élevage ou de lutte biologique par exemple, ou bien indirecte par introduction accidentelle d'une espèce (pour une revue de la typologie des introductions, voir Hulme *et al.*, 2008). On parlera alors d'espèces introduites. Sont donc exclues les espèces étendant naturellement leur aire de répartition, comme la processionnaire du pin avec le changement climatique (voir chapitre 10), mais sont incluses les espèces progressant par leurs propres moyens depuis une région où elles sont allochtones, comme la chrysomèle américaine du maïs, *Diabrotica virgifera virgifera* (Coleoptera, Chrysomelidae) qui s'étend en Europe centrale à partir de son point d'entrée en Serbie (voir chapitre 10). Cette définition est néanmoins contestée par certains auteurs comme Williamson (1996), qui prennent en compte tout organisme «qui parvient, de quelque sorte que ce soit, quelque part en dehors de son aire de répartition initiale». Warren (2007) argue aussi de ce que les concepts de natifs et non-natifs ne peuvent être rigoureusement définis car ils sont relatifs à la fois dans le temps et dans l'espace.

Effectivement, la définition de l'ISSG – à laquelle nous nous référerons dans la suite du chapitre – est relativement facile à appliquer pour des espèces originaires d'autres continents et qui, à l'évidence, ne peuvent être arrivées par leurs propres moyens. On parlera alors d'espèces exotiques. Elle est, en revanche, plus difficilement applicable aux mouvements intra-continentaux. Dans un grand nombre de cas, il est en effet difficile de discerner une éventuelle intervention humaine d'un mouvement spontané (voire d'une lacune dans la connaissance de l'aire de distribution naturelle) pour une espèce par exemple d'origine méditerranéenne retrouvée subitement dans une autre région d'Europe. Par ailleurs, l'origine précise d'un certain nombre d'espèces, notamment celles à distribution cosmopolite comme beaucoup d'insectes des denrées stockées, reste inconnue. On parlera alors d'espèces cryptogéniques (Carlton, 1996).

Une autre question importante porte sur la définition de la période temporelle à partir de laquelle on considère qu'une espèce est allochtone. Cette définition est le plus souvent arbitraire et fondée sur l'hypothèse que notre connaissance du passé permet de définir sans ambiguïté si une espèce particulière est arrivée avec ou sans aide humaine (Warren, 2007). En réalité, des incertitudes considérables subsistent pour de nombreuses espèces en raison de données insuffisantes, voire contradictoires, et en fonction du taxon considéré. Pyšek (2004) classe les espèces animales en archéozoaires (*archaeozoans* en anglais) et néozoaires (*neozoans*), selon que ces organismes ont été introduits entre le début de l'agriculture néolithique et la découverte de l'Amérique pour les premiers, et après cette découverte pour les seconds. Si de nombreux documents ou restes fossilisés permettent de préciser l'introduction ancienne de nombreuses plantes et vertébrés, il n'en est pas de même pour les insectes. Des fragments trouvés dans des tombes romaines ou vikings, comme ceux du charançon des céréales *Sitophilus granarius* (Coleoptera, Curculionidae) (Levinson et Levinson, 1994) ou de la puce *Pulex irritans* (Siphonaptera, Pulicidae) (Beaucornu et Launay, 1990) attestent de l'introduction de ces

insectes en Europe dans un passé lointain. De même, les parasites d'animaux exotiques domestiqués dans l'Antiquité, comme la puce du chat *Ctenocephalides felis* (Siphonaptera, Pulicidae), sont probablement des exotiques arrivés avec leur hôte. Mais ces exemples restent très limités et seulement quelques espèces, pour la plupart vivant dans des lieux domestiques, peuvent être rangées avec certitude dans la catégorie des archéozoaires, comme la blatte germanique (*Blattella germanica* [Blattodea, Blattellidae]), la vrillette du pain (*Stegobium paniceum* [Coleoptera, Anobiidae]), la punaise des lits (*Cimex lectularias* [Hemiptera, Cimicidae]), le forficule nain (*Labia minor* [Dermaptera, Spongiphoridae]), le poisson d'argent (*Lepisma saccharina* [Zygentoma, Lepismatidae]), le grillon domestique (*Acheta domestica* [Orthoptera, Gryllidae]), ou encore le ténébrion de la farine (*Tenebrio molitor* [Coleoptera, Tenebrionidae]) (Roques *et al.*, 2009). Nous ne considérerons donc dans la suite de ce texte que les néozoaires.

Quels sont les critères permettant de qualifier une espèce d'invasive? De nombreux auteurs considèrent une espèce invasive comme un « taxon allochtone établi, qui produit une progéniture souvent en très grand nombre et a le potentiel de s'étendre exponentiellement sur de grandes surfaces, et donc de rapidement étendre son aire de distribution » (Daisie, 2009; Pyšek *et al.*, 2004; Richardson *et al.*, 2000). Cette caractéristique est généralement associée avec le fait de causer des dégâts significatifs à la biodiversité, au fonctionnement des écosystèmes et/ou aux systèmes économiques mis en place par l'homme. Cependant, pour l'UICN (2000, 2002), le qualificatif d'« invasive » doit être réservé aux espèces « allochtones qui, s'étant établies dans des écosystèmes ou habitats naturels ou semi-naturels, y sont un agent de perturbation et nuisent à la diversité biologique autochtone ». Une telle conception semble peu opérationnelle pour certains groupes, en particulier les insectes : la majorité des nuisances dont ils sont la cause apparaissent d'ordre strictement économique dans les milieux créés par l'homme pour la production (champs cultivés et plantations forestières), ou encore d'ordre sanitaire

envers l'homme et les animaux domestiques (Vilà *et al.*, 2009). Et les études n'ont encore fourni que relativement peu de mesures sérieuses de leurs impacts écologiques (pour une revue, voir Kenis *et al.*, 2009).

FACTEURS D'UNE INVASION « RÉUSSIE »

Au début des années 1980, un programme international de recherche relatif à l'écologie des invasions biologiques a été lancé (SCOPE) (Drake *et al.*, 1989), dont le premier objectif était d'identifier les facteurs qui déterminent le succès invasif de certaines espèces afin de mieux prédire et contrôler leur prolifération (voir Simberloff, 1989). Vingt ans plus tard, cette thématique de recherche reste d'actualité en raison de la complexité des interactions écologiques mises en jeu entre les espèces et leur environnement, le plus souvent fortement influencées par des facteurs d'origine anthropique difficiles à quantifier (Lockwood *et al.*, 2007).

L'étude comparée de l'histoire des invasions biologiques a permis de distinguer trois étapes majeures dans leur dynamique : l'introduction d'une ou plusieurs population(s) allochtone(s) (définies aussi comme un ensemble de propagules) dans une nouvelle aire, l'établissement de populations viables, leur prolifération et leur intégration dans l'aire d'introduction avec d'éventuels impacts (Lockwood *et al.*, 2007; Novak, 2007; Levine, 2008; Sakai *et al.*, 2001; Shea et Chesson, 2002; Williamson, 1996). Chacune de ces étapes peut elle-même être subdivisée. À chacune d'elles, le processus d'invasion peut être interrompu. En effet, la plupart des propagules introduites dans un nouvel environnement disparaissent sans avoir réussi à s'établir ou à proliférer (Lockwood *et al.*, 2007; Williamson, 1996). Williamson et Fitter (1996) ont proposé la règle des dixièmes (*the tens rule*) comme un outil de prédiction du succès invasif des espèces : environ 10% (entre 5% et 20%) de toutes les espèces d'un pool régional auraient le potentiel d'être introduites dans un nouvel environnement, 10% des espèces introduites survivraient dans ce

nouvel environnement et 10% des espèces qui survivent y proliféreraient (fig. 2-1).



Adulte du papillon du palmier, *Paysandisia archon* (© J. Drescher/Inra).

Si cette règle peut parfois s'appliquer aux plantes, elle est plutôt l'exception dans le règne animal, et en particulier chez les insectes (Lockwood *et al.*, 2007; Williamson, 1996). Dans le contexte des insectes introduits en lutte biologique, contexte assez particulier car le but est de les choisir de façon à ce qu'ils s'intègrent, Williamson (1996) avance des pourcentages de succès d'établissement de 19% à 42% et d'intégration avec efficacité des insectes établis de 30% à 43%.

En dépit de ses limites, l'étude de Williamson (1996) a le mérite de proposer un cadre conceptuel général qui stipule que la probabilité de succès d'une espèce invasive est déterminée par trois facteurs principaux : la pression colonisatrice de l'espèce (fréquence et taille de l'inoculum), la capacité des premiers migrants à survivre dans leur nouvel environnement et le potentiel des premières populations invasives à croître et à se propager (Lockwood *et al.*, 2005; Sakai *et al.*, 2001; Theoharides et Dukes, 2007). Comprendre le processus d'invasion biologique passe donc par la compréhension des mécanismes démographiques, écologiques et évolutifs qui limitent ou facilitent le franchissement avec succès des barrières inhérentes à chacune des trois étapes. L'objectif de cette partie est de présenter, de façon non exhaustive, les principaux facteurs qui influencent la probabilité de succès des insectes pour chacune des trois étapes (introduction, établissement, expansion) du processus invasif.

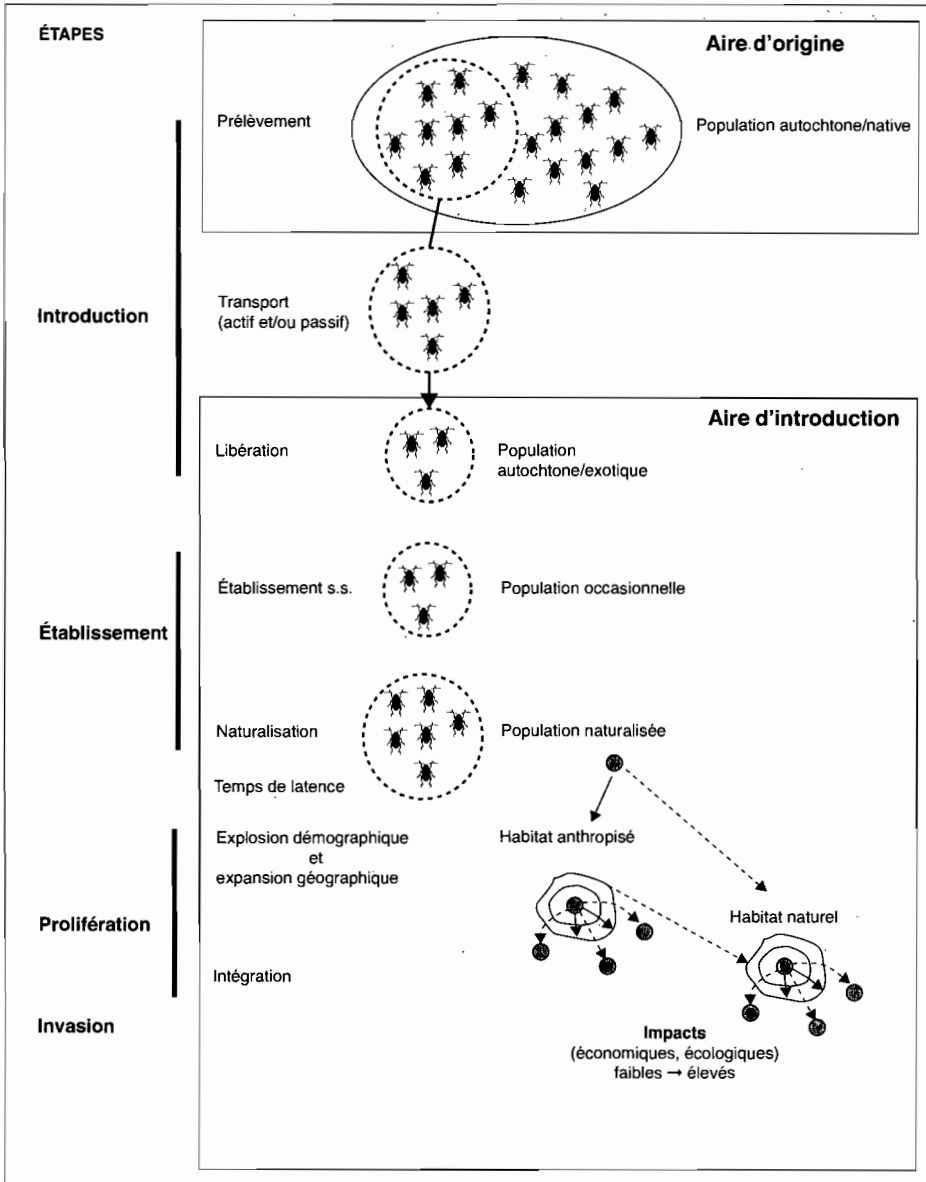


Figure 2.1 – Processus d'invasion biologique : étapes et événements majeurs.

Phase d'introduction

Cette étape correspond essentiellement au franchissement de la barrière géographique qui limitait la dispersion entre aire d'origine et aire d'introduction. L'introduction est certainement l'étape la plus liée à l'activité humaine, surtout dans le cadre des dispersions à longue

distance de petits organismes tels que les insectes (Lockwood *et al.*, 2005; Sakai *et al.*, 2001). Cette étape implique trois événements : le prélèvement d'individus dans leur aire d'origine, leur transport (actif ou passif facilité par l'eau, l'air, les activités humaines dont le commerce, l'agriculture, etc.) et leur propagation dans le nouvel environnement (Lockwood *et al.*, 2005).

Jerde et Lewis (2007) proposent un cadre théorique, basé sur un modèle probabiliste hiérarchique, afin de prédire le succès des espèces invasives lors de la phase d'introduction. Leur étude met en évidence l'importance de deux facteurs principaux : la pression de propagules (*propagule pressure*) et la probabilité de survie des individus, paramètres qui sont cependant souvent difficiles à quantifier. En ce qui concerne la pression de propagules, les insectes sont parmi les groupes ayant les plus grandes capacités de colonisation (Gorman, 1979). De nombreuses espèces d'Arthropodes, appelées espèces vagabondes (*tramp species*), sont associées aux activités humaines et transportées vers de nouveaux environnements, en particulier lors de flux de voyageurs (Liebhold *et al.*, 2006) et d'échanges commerciaux (Levine et D'Antonio, 2003; Smith *et al.*, 2007). Ces insectes voyagent le plus souvent incognito à l'intérieur de fruits (la mouche des fruits *Ceratitis* spp. [Diptera, Tephritidae] (Malacrida *et al.*, 2007), de tubercules (teignes de la pomme de terre *Tecia solanivora* [Lepidoptera, Gelechiidae] (Puillandre *et al.*, 2008) ou de certaines parties des plantes (charançon du palmier *Rhynchophorus ferrugineus* [Coleoptera, Curculionidae] (Faleiro, 2006), ce qui les rend difficiles à détecter lors des contrôles sanitaires. Lawton et Brown (1986) ont montré que la probabilité d'introduction puis d'établissement des insectes était inversement corrélée à leur taille. Dans certains cas, des insectes sont volontairement introduits dans de nouveaux environnements, comme ce fut le cas des Hyménoptères parasitoïdes utilisés comme agents de contrôle biologique à Hawaï (Follett *et al.*, 2000).

Peu d'individus de l'aire d'origine sont prélevés (et leur survie est souvent faible pendant le transport, ce qui explique que les populations introduites soient de faibles effectifs [Novak, 2007]. Le cas le plus courant est représenté par quelques individus d'une espèce phytophage, telle *Bemisia tabaci* [Hemiptera, Aleyrodidae], présents sur des plants contaminés et transportés depuis une pépinière jusque chez des particuliers). La probabilité de survie des individus colonisateurs dépend principalement des

conditions de transport, des changements abiotiques et biotiques entre la région d'origine et la région colonisée et dans certains cas du nombre d'individus transportés (Carlton, 1996; Simberloff, 1989). Là encore, les insectes possèdent un arsenal de stratégies (stratégie de type r, pupation, diapause, création de microclimat, régime trophique généraliste) qui leur permettent d'affronter des conditions défavorables (Chen *et al.*, 2006; Dangles *et al.*, 2008; Sakai *et al.*, 2001; Simberloff, 1989; Ward et Master, 2007).

Phase d'établissement

Cette étape comprend l'établissement (*sensu stricto*) et la naturalisation des migrants. L'établissement correspond au franchissement d'une barrière écologique, c'est-à-dire celle de l'environnement local (conditions abiotiques et biotiques telles que des compétiteurs, prédateurs, parasites et/ou mutualistes) dans lequel les individus introduits doivent survivre (Sakai *et al.*, 2001; Shea et Chesson, 2002). Pour établir des populations viables, la survie des individus introduits n'est pas suffisante, encore faut-il qu'ils soient capables de se reproduire naturellement et de se maintenir durablement. La barrière de la reproduction est franchie pendant la période de naturalisation (Richardson *et al.*, 2000).

Risques d'extinction des populations de petite taille

L'effectif généralement réduit des populations fondatrices d'insectes invasifs soumet celles-ci à de forts risques d'extinction. Comme l'illustrent les programmes de contrôle biologique, la probabilité d'établissement des populations d'insectes est d'autant plus forte que le nombre d'individus introduits est élevé (Fagan *et al.*, 2002; Hopper et Roush, 1993). Deux mécanismes principaux expliquent l'extinction des populations à effectifs réduits : la stochasticité environnementale et démographique qui peut conduire à des phénomènes d'extinction du fait de simples variations aléatoires; l'effet « Allee » qui décrit un scénario dans lequel des populations à faible effectif sont affectées par une relation positive entre le taux d'accroissement et la densité (Courchamp *et al.*, 1999).

Étant donné la palette de traits de vie existant chez les insectes, notamment en termes de mode de reproduction, d'exploitation des ressources ou encore de dispersion, le rôle de l'effet « Allee » dans l'établissement des populations invasives est extrêmement variable (Liebhold et Tobin, 2008). En ce qui concerne les stratégies de reproduction, les populations fondatrices d'espèces à reproduction sexuée sont généralement plus susceptibles de s'éteindre du fait de l'effet « Allee » que les populations d'espèces ayant une reproduction asexuée et qui n'ont pas la nécessité de trouver un partenaire (exemple du puceron du soja *Aphis glycines* [Hemiptera, Aphididae] en Amérique du Nord) (Venette et Ragsdale, 2004). Pour ce qui est des stratégies d'alimentation, le comportement agrégatif de certaines espèces invasives, notamment à l'état larvaire, peut augmenter leur capacité à surpasser les défenses de la plante hôte, et réduire ainsi les risques liés à l'effet « Allee » (Clarck et Faeth, 1997; Raffa et Berryman, 1983). Enfin, la propension de certaines espèces d'insectes invasives à se disperser peut également intensifier l'effet « Allee », car celui-ci réduit fortement le ratio entre « taux d'immigration » et « taux d'émigration », conduisant ainsi à l'extinction de populations spatialement isolées. Ce phénomène conduit à un paradoxe : alors que la dispersion est nécessaire à l'expansion d'une espèce invasive, elle peut aussi desservir son établissement (Liebhold et Tobin, 2008).

Si la dynamique des populations de petite taille représente un processus clé pour la compréhension du succès invasif, cette thématique a été relativement peu étudiée chez les insectes. Comme proposé par Simberloff (1989) puis par Moller (1996) dans le cas spécifique des insectes sociaux invasifs, les analyses de viabilité des populations développées par les biologistes de la conservation représentent des outils intéressants pour déterminer la taille minimale d'une population viable d'insectes invasifs (Morris et Doak, 2002).

Importance de l'aspect évolutif

La diversité génétique des populations fondatrices est un autre facteur important pour prédire le succès invasif des espèces (Lee, 2002),

mais qui a été relativement peu étudié chez les insectes (Liebhold et Tobin, 2008). La relation entre diversité génétique et succès invasif n'est pas implicite : plusieurs études ont montré que certaines espèces invasives réussissent leur invasion après avoir subi un goulot d'étranglement génétique drastique lors de la phase d'introduction (Puillandre *et al.*, 2008). D'autres décrivent une diversité génétique identique élevée des populations invasives dans l'aire introduite (Chen *et al.*, 2006; Malacrida *et al.*, 2007), particulièrement dans le cas d'introductions multiples (voir Dlugosch et Parker, 2008, pour une discussion détaillée). Au niveau génétique, on peut penser que l'accumulation de mutations délétères en particulier est accrue dans les populations à faible effectif. L'effet de fondation et la dérive génétique qui s'ensuit augmentent la probabilité de fixation de ces mutations (Lynch *et al.*, 1995). À faible densité, la probabilité de reproduction entre individus apparentés et les conséquences des mutations délétères récessives sont augmentées (dépression de consanguinité). Si la population ne s'éteint pas sous l'effet du fardeau génétique associé à l'accumulation des mutations délétères, une phase dite de « purge » permet de les éliminer. La dérive génétique (au cours des générations successives) accroît la perte de variabilité génétique inhérente à l'effet de fondation, c'est-à-dire entre la population introduite *versus* la population d'origine (effet fondation). Ces phénomènes illustrés chez de nombreux organismes parmi lesquels divers ordres d'insectes (Stone et Sunnucks, 1993; Williamson, 1996) peuvent fortement limiter les capacités d'établissement et d'adaptation des populations allochtones dans leur nouvel environnement. Même si l'établissement réussit, il peut être très long avant d'être détecté : une période de latence est souvent nécessaire entre l'introduction et la prolifération détectable (notion de seuil de détection selon Sakai *et al.*, 2001). Cette période de latence dans l'établissement des populations exotiques peut refléter certains processus démographiques (croissance de la population, seuil de détection, effet « Allee ») et génétiques (« purge » génétique, augmentation

d'hétérozygotie génétique), mais aussi évolutifs. Il peut ainsi correspondre au temps nécessaire à l'acquisition de caractères mieux adaptés à la nouvelle niche écologique à occuper (Sakai *et al.*, 2001). Des adaptations morphologiques et/ou physiologiques peuvent se produire en réponse à de fortes pressions de sélection telles que celles dues aux interactions avec de nouveaux parasites, herbivores ou maladies (Lockwood *et al.*, 2007). L'évolution de caractères adaptés au nouvel environnement (et de ce fait au succès de l'établissement et de la naturalisation) peut aussi impliquer l'hybridation des espèces locales et l'introgession de gènes à forte valeur sélective. Ce phénomène d'hybridation, bien documenté chez de nombreuses plantes et animaux dont des oiseaux, des poissons et quelques mammifères (Costedoat *et al.*, 2007; Ellstrand et Schierenbeck, 2000; Lockwood *et al.*, 2007; Williamson, 1996), a cependant rarement été décrit chez les insectes (Kenis *et al.*, 2009; Suarez et Tsutsui, 2008; Whitfield *et al.*, 2006).

La diversité génétique est susceptible d'influencer non seulement la probabilité de survie des populations fondatrices, mais également la capacité d'adaptation des populations colonisatrices. En effet, les mécanismes de régulation des populations, tels que la prédation ou la compétition, imposent de fortes pressions sélectives sur les traits de vie des espèces invasives (Benkman *et al.*, 2008; Kinnison *et al.*, 2008), et plusieurs études ont souligné la nécessité de replacer la compréhension des mécanismes d'invasion dans un contexte évolutif en intégrant notamment la plasticité des populations d'insectes (cf. le cas du changement de voltinisme chez l'écaïlle fileuse *Hyphantria cunea* [Lepidoptera, Arctiidae] au Japon [Yamanaka *et al.*, 2008]). Dans ce contexte, les insectes sociaux, notamment les Hyménoptères, ont démontré de formidables capacités d'adaptation lors de l'invasion de nouveaux habitats (Schneider *et al.*, 2004). L'un des principaux avantages des insectes sociaux par rapport aux autres insectes résiderait dans le fait qu'ils peuvent répondre et s'adapter aux nouvelles conditions de leur environnement à la fois au niveau individuel

et au niveau de la colonie (Giraud *et al.*, 2002; Moller, 1996). La coopération des différents membres de la colonie dans la recherche de nourriture, la défense contre les prédateurs et les compétiteurs, la reproduction, la dispersion et la lutte contre les stress abiotiques permet de diminuer les probabilités d'extinction de la colonie, particulièrement dans les premières phases de colonisation. Une autre caractéristique importante de ces insectes est l'extraordinaire flexibilité générée par la socialité, aussi bien en termes de polymorphisme, de démographie ou encore d'apprentissage. Par exemple, le succès invasif de la fourmi Argentine (*Linepithema humile* [Hymenoptera, Formicidae]) en Amérique du Nord est en partie lié à une perte de l'agression intra-spécifique et à un abandon du comportement de défense du territoire chez les populations invasives (Holway *et al.*, 1998). Ce processus engendre un accroissement de l'activité de recherche de nourriture, de la taille du couvain et des populations d'ouvrières (Thomas *et al.*, 2005).

Interactions avec les communautés autochtones

Deux concepts principaux ont été proposés afin d'expliquer les mécanismes écologiques menant à la réussite de l'établissement (et également de l'expansion) d'une espèce invasive : premièrement celui de la diminution de la pression antagoniste (*enemy release hypothesis*, selon Keane et Crawley [2002]) et ses nombreuses variantes d'après Colautti *et al.* (2004), et deuxièmement, celui de l'opportunité de niche (*niche opportunity* [Shea et Chesson, 2002]).

La première hypothèse stipule que le succès des espèces invasives est lié à la diminution des prédateurs naturels dans la zone géographique colonisée. Chez les insectes invasifs, plusieurs études ont documenté une réduction du nombre d'antagonistes (principalement de parasitoïdes) dans les zones d'introduction (Cornell et Hawkins, 1993; Schönrogge *et al.*, 1995) ou lors de leur expansion (Menéndez *et al.*, 2008; Schönrogge *et al.*, 1998).

La seconde hypothèse propose que l'espèce invasive colonise une niche écologique vide (par exemple une nouvelle plante hôte) ou bien qu'elle s'attribue la niche d'espèces proches avec qui elle entre en compétition. De nombreux exemples montrent que l'espèce invasive s'impose alors, mais l'inverse arrive aussi parfois (Paini *et al.*, 2008). Les mécanismes impliqués dans les interactions espèces autochtones *versus* invasives sont généralement complexes, intervenant à plusieurs niveaux : démographique, génétique, physiologique ou comportemental, parfois indirects à travers la plante hôte (Brockerhoff *et al.*, 2006 b; Liebhold et Tobin, 2008; Simberloff, 1989). L'un des exemples les mieux documentés à ce sujet est celui des abeilles africaines *Apis mellifera scutellata* (Hymenoptera, Apidae) qui ont colonisé la quasi-totalité du continent américain lors des cinquante dernières années et remplacé en grande partie les abeilles européennes dans leur aire de distribution. Le succès invasif des abeilles africaines est lié à la fois à leur croissance démographique élevée, à la production de nombreux bourdons aux capacités reproductrices élevées (en termes physiologique et comportemental), au faible succès reproducteur des abeilles hybrides, ou encore à leur comportement d'usurpation de nids (Schneider *et al.*, 2004). Si les mécanismes de compétition entre espèces invasives et autochtones sont les mieux documentés, certaines études récentes ont démontré l'importance de considérer également des interactions de facilitation interspécifiques pour prédire le succès invasif de certaines espèces. Grover *et al.* (2007) ont par exemple expérimentalement démontré que l'efficacité de fourrageage des fourmis Argentines (*L. humile*) augmentait de façon linéaire avec l'augmentation des densités de pucerons (*Aphis fabae solanella* [Hemiptera, Aphididae]) sur *Solanum nigrum* (Solanaceae). Dans le futur, l'étude des mécanismes de compétition et facilitation inter-spécifiques devra être étendue aux interactions entre espèces invasives (introduites dans un même environnement), un phénomène reporté de façon croissante dans la littérature, notamment chez les insectes (Dangles *et al.*, 2008; Duyck *et al.*, 2006; Preisser *et al.*, 2008).

Phase d'expansion

Cette étape est caractérisée non seulement par une explosion démographique des populations naturalisées, mais aussi par une expansion géographique. Dans un premier temps, l'invasion touche souvent des habitats anthropisés (milieux agricoles, limites de zones urbaines, etc.) puis s'étend aux habitats naturels (Williamson, 1996). La prolifération nécessite que la population naturalisée soit capable de se disperser, de s'établir dans des milieux souvent hétérogènes et différents du milieu d'introduction, et d'atteindre une sorte d'équilibre (Levine, 2008; Lockwood *et al.*, 2007; Williamson, 1996). Pour ce faire, il y a nécessité de survivre à toutes les barrières écologiques et génétiques avec à chaque événement de fondation d'une nouvelle population un possible temps de latence (Lockwood *et al.*, 2007).



Nid de la chenille processionnaire du pin, *Thaumetopoea pityocampa* (© C. Robinet/Inra).

Une expansion stratifiée

Les possibilités de dispersion, surtout à longue distance, des populations et espèces vont directement influencer les vitesses d'expansion démo-

graphique et géographique (Suarez *et al.*, 2001). Chez les insectes, les expansions spatiales ne se produisent pas selon un modèle simple de diffusion spatiale de proche en proche, mais plutôt selon un modèle associant diffusion simple (locale) et événements de dispersion à longue distance souvent facilitée par les éléments naturels et/ou les activités anthropiques. Les capacités intrinsèques de dispersion des espèces d'insectes sont rarement suffisantes pour en faire des espèces invasives. L'homme a toujours joué un rôle majeur dans la dispersion par saut et à longue distance des espèces. L'expansion des insectes invasifs est ainsi dite stratifiée (Liebhold et Tobin, 2008). Par exemple, l'expansion du bombyx disparate (*Lymantria dispar* [Lepidoptera, Lymantriidae]) en Amérique du Nord est caractérisée par une dispersion par voie anémochorique des premiers stades larvaires à courte distance et par une dispersion *via* des transports humains accidentels sur de longues distances (Liebhold *et al.*, 1992). L'expansion des populations invasives peut donc être représentée comme une suite de processus d'introductions et d'établissements dont le succès dépend des facteurs identifiés dans les parties précédentes (par exemple effet « Allee », variations climatiques). Par exemple, Johnson *et al.* (2006) ont montré que la dynamique d'expansion du bombyx disparate, *L. dispar*, en Amérique du Nord est entrecoupée de périodes de stase du fait de forts effets « Allee » qui touchent les populations à faibles effectifs au niveau des fronts d'invasion. En raison de l'imprévisibilité spatiale et temporelle des événements de transport à longue distance qui créent ces populations de front, la prédiction de l'importance de ces effets, et par conséquent du succès d'expansion des insectes invasifs, est difficile (Tobin *et al.*, 2007). Dans le cas de la mineuse du marronnier (*Cameraria ohridella* [Lepidoptera, Gracillariidae]), Gilbert *et al.* (2004) ont montré que la fréquence des événements de dispersion à longue distance en Allemagne était plus élevée dans les zones à forte densité de population humaine où les probabilités de transports accidentels sont les plus fortes.

L'expansion géographique des populations ou espèces naturalisées peut également être liée à la sélection au fil du temps de leurs formes les plus dispersives (morphologie des ailes, comme chez le criquet *Metrioptera roeselii* [Orthoptera, Tettigoniidae] et le papillon *Hesperia comma* [Lepidoptera, Hesperidae] [Thomas *et al.*, 2001]).

L'espèce ou ses populations envahissantes doit présenter une plasticité phénotypique et/ou des capacités d'adaptation aux conditions locales suffisantes pour s'accroître et étendre son aire de répartition. Chez un insecte phytophage tel que l'aleurode *Bemisia tabaci*, les biotypes invasifs sont aussi ceux ayant le meilleur potentiel biotique, la capacité de se nourrir sur le plus grand nombre de plantes hôtes et de développer rapidement une résistance aux insecticides (voir chapitre 3 pour plus de détails).

Résistance biotique des écosystèmes

Le succès d'expansion (et dans certains cas d'établissement) des espèces invasives dépend en partie de la résistance biotique et abiotique que peuvent générer les écosystèmes naturels. Le concept d'« *ecosystem invasibility* » (qui a été particulièrement développé chez les plantes invasives) étudie les caractéristiques biotiques et abiotiques des écosystèmes qui favorisent ou défavorisent la capacité de colonisation d'une espèce invasive (Lonsdale, 1999). Chez les insectes, les facteurs abiotiques, comme l'humidité du sol pour la fourmi argentine *L. humile* (Menke et Holway, 2006) ou la température pour la teigne de la pomme de terre *T. solanivora* (Dangles *et al.*, 2008), ont une importance majeure dans le contrôle du succès de l'expansion des espèces introduites. La résistance biotique des écosystèmes est quant à elle principalement fonction de la diversité et de l'abondance de compétiteurs et antagonistes présents dans les environnements envahis et de leur capacité à s'adapter à une nouvelle espèce dans leur spectre de compétiteurs, proies ou hôtes. Il a par exemple été montré que les communautés de plantes présentant une grande diversité (par exemple les forêts mixtes) étaient moins susceptibles aux insectes ravageurs invasifs que des

communautés mono-spécifiques ou faiblement diversifiées (voir Brockerhoff *et al.* [2006 b] pour une discussion). Enfin, l'induction de défenses chez les plantes hôtes natives peut également être un frein à la propagation (Agrawal *et al.*, 2006).

Plusieurs travaux théoriques stipulent que l'expansion des espèces invasives peut également être influencée par la structure du paysage, et en particulier par la fragmentation des écosystèmes, mais les données empiriques sont limitées (Neubert *et al.*, 2000; With, 2002). Aketarawong *et al.* (2007) ont montré que l'expansion de la mouche des fruits *Bactrocera dorsalis* (Diptera, Tephritidae) en Asie pouvait être ralentie par la fragmentation des habitats qui conduit à l'isolement génétique de certaines populations. Dans le cas des insectes ravageurs invasifs, il est probable que la présence de monocultures favorise leur expansion en accélérant leur dynamique populationnelle, mais des études supplémentaires sont nécessaires pour confirmer la validité de cette hypothèse (Wilby et Thomas, 2002).

Conclusions

Les nombreux cas d'invasions documentés dans la littérature indiquent que les espèces invasives et les systèmes envahis interagissent le plus souvent de façon aléatoire, rendant la prédiction du succès invasif extrêmement complexe et dépendant de notre capacité à intégrer le rôle majeur joué par la variabilité des facteurs environnementaux dans nos études. À ce jour, notre compréhension conceptuelle des mécanismes d'invasion est principalement fondée sur des exemples d'espèces invasives présentant des taux de colonisation rapides, de fortes densités populationnelles dans la phase initiale de colonisation, ou encore des impacts écologiques ou économiques majeurs. Dans ce contexte, il est possible que notre vision du succès invasif des insectes sociaux tels que les abeilles, les guêpes ou les fourmis par rapport aux autres insectes soit en partie liée au fait que ces espèces principalement diurnes, facilement observables et aux piqûres redoutées ont fait l'objet d'une attention particulière de la part de la communauté scientifique (Moller, 1996). En dépit de leur difficulté

d'étude, les invasions ratées (par exemple celle du bostryche typographe *Ips typographus* [Coleoptera, Curculionidae] en Amérique du Nord; Schlyter et Anderbrant, 1989), ou bien cryptiques (Drosophilidae en forêt amazonienne; Martins, 2002) devraient toutefois recevoir une attention croissante sur le long terme afin de prédire au mieux l'issue des événements invasifs (les programmes de contrôle biologique peuvent dans ce contexte s'avérer intéressants, voir Grevstad, 1999; Simberloff, 1989). De même, les effets écologiques des espèces invasives ont le plus souvent été étudiés dans les écosystèmes tempérés, qui présentent des contraintes abiotiques annuellement contrastées et où le nombre d'espèces résidentes est relativement faible. L'étude du succès invasif de nouvelles espèces d'insectes introduites dans la zone intertropicale représente un défi majeur de la prochaine décennie, en particulier dans un contexte de changements climatiques (Walther *et al.*, 2009; Ward et Master, 2007).

AMPLEURS ET ACCÉLÉRATION DU PHÉNOMÈNE INVASIF À L'ÉCHELLE MONDIALE

Les invasions biologiques constituent *sensu lato* un phénomène en extension constante à l'échelle mondiale. Les causes en sont multiples et ont été abondamment présentées et discutées (voir notamment Kiritani et Yamamura, 2003, et FAO, 2008), mais deux d'entre elles jouent un rôle essentiel sur les trois phases de l'invasion.

L'intensification des échanges commerciaux et des déplacements humains (migrations, tourisme) joue un rôle majeur dans l'introduction croissante d'espèces allochtones.

En parallèle, le réchauffement climatique en cours induit des conditions de plus en plus favorables à l'établissement et à la prolifération de ces espèces introduites. Ce réchauffement climatique permet aussi l'expansion naturelle des espèces à fort pouvoir de dispersion.

Les exemples sont multiples, aussi bien dans les zones tempérées que dans les zones tropi-

cales. À l'échelle planétaire, on s'attend donc à observer de plus en plus d'étalements, voire de glissements d'aires de répartition entraînant la colonisation de nouvelles régions. L'attention des communautés politiques et scientifiques des pays les plus développés s'exerce particulièrement sur les extensions du sud vers le nord. En revanche, les extensions transversales, notamment dans la zone intertropicale, sont beaucoup moins étudiées alors qu'elles peuvent avoir de graves conséquences pour l'agriculture et la santé humaine dans certains pays parmi les plus pauvres (voir notamment Ward et Master, 2007). Des exemples récents montrent clairement l'importance des ravageurs invasifs d'une zone tropicale à une autre. On en présentera ici deux traitant de la santé des plantes : les mouches des fruits du genre *Bactrocera* (Diptera, Tephritidae) introduites en Amérique du Sud, dans les Mascareignes (océan Indien) et en Afrique subsaharienne en provenance d'Asie du Sud-Est; le « Greening » des agrumes ou « Huanglongbing » (*Yellow dragon disease*).

En Afrique, par exemple, les espèces de mouches des fruits du genre *Bactrocera* sont des insectes à haut potentiel biotique par rapport aux espèces natives du genre *Ceratitis*, ce qui leur permet non seulement de s'installer dans un nouvel habitat, mais aussi et surtout de coloniser rapidement et entièrement le nouvel habitat. Ce haut potentiel biotique est caractérisé par une longévité de 5-7 mois pour les espèces exotiques *versus* 2-4 mois pour les natives, une fécondité de 400-700 œufs *versus* 200-400 œufs pour les natives, et par une gamme de plantes hôtes 5 à 8 fois plus importantes pour les exotiques *versus* natives. De plus, leur comportement est plus adapté à la colonisation de nouveaux espaces, car les espèces du genre *Bactrocera* ont des aptitudes au vol que n'ont pas les espèces du genre *Ceratitis*. Donc leurs caractéristiques tant écologiques que comportementales leur donnent un avantage comparatif indéniable.

Sur le continent africain, les introductions les plus récentes sont celles de *B. zonata* (*peach fruit fly*) en Égypte à partir de 1996, *B. cucurbitae*

(*melon fly*) au Mali et en Afrique de l'Ouest à partir de 1999 (Vayssières *et al.*, 2004; Vayssières *et al.*, 2007), *B. invadens* au Bénin et en Afrique de l'Ouest à partir de 2004 (Vayssières *et al.*, 2005; Vayssières *et al.*, 2008) et *B. latifrons* (*solanum fruit fly*) en Tanzanie à partir de 2006 (Mwatawala *et al.*, 2007). Des actions coordonnées de lutte à travers des projets régionaux sont en cours afin d'essayer de mettre ces ravageurs en dessous d'un seuil économique de nuisibilité. La problématique « espèces invasives de téphritides » demande des efforts accrus avec la mise en œuvre d'actions multiples de lutte intégrée (*IPM-package*) durant de nombreuses années consécutives suivies d'une surveillance rigoureuse et constante. La lutte biologique classique avec des micro-hyménoptères est une composante très intéressante dans le cas des espèces invasives de mouches des fruits. La lutte biologique avec les fourmis tisserandes (*Oecophylla longinoda*) offre des potentialités nouvelles en Afrique de l'Ouest (Van Mele et Vayssières, 2007; Van Mele *et al.*, 2007; Vayssières *et al.*, 2007).

Quant au « Huanglongbing (HLB) », c'est sans conteste la maladie des agrumes la plus dévastatrice au monde, et la plus menaçante par son extension (Bové, 2006; Gottwald *et al.*, 1989; Gottwald *et al.*, 2007; Halbert et Manjunath, 2003). Il s'agit d'une maladie à bactéries intraphloémiques transmise par deux psylles (Hemiptera, Psyllidae), *Diaphorina citri* (Asian Citrus Psyllid) et *Trioza erythrae* (African Citrus Psyllid).

La première espèce de psylle, mentionnée pour la première fois en Chine en 1919, s'est progressivement étendue dans toute l'Asie du Sud-Est, à Madagascar, à Maurice et à la Réunion. Elle a été détectée également en Arabie saoudite en 1974 (Wooler *et al.*, 1974). Non signalée en Afrique, elle a été détectée pour la première fois au Brésil en 1942 (Lima, 1942), elle s'est étendue durant la dernière décennie en Amérique centrale avec un cas douteux au Honduras relevé lors d'un contrôle sanitaire à la frontière française en 1989 (Burckhart et Martinez, 1989). D'autres

détections plus récentes ont montré sa présence dans de nombreux pays mésoaméricains ou proches (Venezuela, Belize, Mexique) dans les Caraïbes (Guadeloupe en 1998; République dominicaine, Puerto Rico et Cuba en 2001 et îles Caïman en 2004) et dans le sud des États-Unis (Floride en 1998; Texas en 2001 et Louisiane en 2008) (sur cette extension voir : Etienne *et al.*, 1998; Gottwald *et al.*, 2007; Grafton-Cardwell *et al.*, 2005; Halbert et Manjunath, 2003; USDA, 2008). En Floride, la distribution de l'arbuste d'ornement *Murraya paniculata* (Rutaceae) (Oranger jasmin) par les jardinerias a été l'une des causes formellement identifiée de la dispersion de *D. citri*, puis du « Huanglongbing ».

Trioza erytrae est localisé en Afrique et au Moyen-Orient, au sud d'une ligne allant du Cameroun à l'Arabie saoudite. Il est également présent à Madagascar, à la Réunion et à l'île Maurice (OEPP/EPP, 1998). Cette distribution est basée sur un article assez ancien (van den Berg, 1990). Depuis, *T. erytrae* a été signalé sur l'île de Madère en 1994 (Fernandes et Franquinho Aguiar, 2001) et en 2002 dans les îles Canaries (OEPP/EPP, 2005).

CONSÉQUENCES ÉCONOMIQUES

Les invasions biologiques, notamment celles impliquant les vecteurs de maladies animales ou humaines, ou les ravageurs des cultures, peuvent mettre gravement en danger les communautés humaines, notamment les plus fragiles, que ce soit par les maladies ou par la réduction voire la destruction des ressources alimentaires (FAO, 2008).

Les impacts réels ou potentiels des invasions de vecteurs de maladies ou de ravageurs des cultures sont particulièrement difficiles à estimer et encore plus à anticiper, le phénomène invasif (*sensu lato*) étant le plus souvent lié à des causes contingentes multiples. Historiquement, de grandes invasions ont eu des répercussions humaines tragiques (mildiou de la pomme de terre en Irlande) ou des conséquences économiques graves (doryphore de la pomme de terre, *Leptinotarsa decemlineata*

[Coleoptera, Chrysomelidae], ou phylloxéra de la vigne, *Dactylospheera vitifoliae* [Hemiptera, Phylloxeridae], par exemple). Il en est de même des invasions périodiques de criquets (*Schistocerca gregaria* ou *Locusta migratoria* [Orthoptera, Acrididae]), phénomènes invasifs non liés à des introductions, mais non moins redoutables.

Aux États-Unis, Pimentel *et al.* (2004) estiment les pertes annuelles liées aux organismes invasifs à 120 milliards de dollars. Ces pertes cumulent les coûts directs, liés aux dommages, et indirects, liés à la lutte contre ces organismes. Les pertes liées aux insectes sont estimées à environ 20 milliards, soit 1/6^e des pertes totales, dont 14,5 milliards du fait des phytoravageurs. À titre de comparaison, les pertes les plus importantes sont occasionnées par les adventices et les pestes végétales (27 milliards), les phytopathogènes (25 milliards), les rongeurs et les chats (19 et 17 milliards respectivement), et enfin les maladies animales (17 milliards).

Les pertes dues aux mouches des fruits en Australie représenteraient plus de 100 millions de dollars australiens en l'absence de programme de lutte (White et Elson-Harris, 1992). Les exportations de mangues de l'Afrique de l'Ouest vers l'Europe sont actuellement menacées par les mouches des fruits, et en particulier par la nouvelle espèce invasive, *B. invadens*.

En ce qui concerne le « Huanglongbing », il se manifeste par un dépérissement progressif des arbres atteints, avec un jaunissement puis un flétrissement progressif du feuillage. Les pertes de production peuvent atteindre 30 % à 100 %, selon le degré d'atteinte et d'évolution de la maladie. La production d'un verger peut être complètement anéantie en 7 à 10 ans (Bové, 2006; Gottwald *et al.*, 2007). Plus de 100 millions d'arbres ont ainsi été détruits dans le Sud-Est asiatique, au Moyen-Orient et en Afrique du Sud, mettant en péril la culture des agrumes dans les pays concernés.

La maladie est apparue au Brésil en 2004, soit environ 60 ans après la détection de *D. citri*, et depuis près de 1 million d'arbres ont été détruits. En Floride, la maladie est également apparue en

2004, soit moins de six ans après la détection du vecteur, donc beaucoup plus rapidement qu'au Brésil, l'agent pathogène étant désormais présent de l'Argentine au sud des États-Unis.

Le risque qui pèse aujourd'hui sur les régions méditerranéennes est considérable. Les deux psylles vecteurs, *Diaphorina citri* et *Trioza erythrae*, sont sur la liste A1 des organismes de quarantaines de l'EPP0 (OEPP/EPPO, 1988, 1997). Toutes les conditions sont réunies pour que ces deux vecteurs, s'ils étaient introduits, puissent s'établir et proliférer avec des conséquences catastrophiques pour l'agrumiculture méditerranéenne.

COMMENT GÉRER CE PHÉNOMÈNE EN COURS D'AMPLIFICATION ?

Certes, des méthodes d'analyse du risque de plus en plus efficaces ont été développées et réglementées (voir notamment FAO, 2005, 2008). Toutefois, l'évolution rapide des contextes mondiaux (accroissement des échanges et réchauffement climatique) nécessite des ressources humaines et financières importantes pour leur mise en œuvre et implique de pouvoir disposer d'une masse de données fiables et complètes, régulièrement réévaluées et actualisées.

On n'insistera pas sur l'utilité évidente de développer les méthodes de surveillance, les méthodes d'identification pour qu'elles soient rapides et fiables, les études épidémiologiques, la recherche d'auxiliaires en lutte biologique, des plantes ou des races animales résistantes ainsi que des outils de modélisation adaptés (FAO, 2008). Mais surtout, la gestion du risque invasif nécessite une coordination et une gestion de l'information et des efforts de recherche sur les ravageurs et vecteurs de maladies à l'échelle mondiale. En particulier, il convient de tout mettre en œuvre pour permettre une implication active de plus en plus importante des équipes de recherche des pays de la zone intertropicale dans les réseaux mondiaux. Cela demande également un meilleur accès aux données historiques et leur analyse, ainsi qu'une meilleure collecte et un traitement de données détaillées pour toutes

les régions du monde. Cela est valable pour tous les ravageurs, et les mouches des fruits ne font pas exception à la règle. Bien entendu, les méthodes de prévention et de détection précoce sont à privilégier.

À l'échelle des différents pays, l'efficacité de la prévention des invasions passe par l'amélioration des contrôles aux frontières, mais surtout par la détection précoce et l'alerte rapide. Or, actuellement, la plupart des pays ne disposent pas d'un cadre législatif adéquat et/ou affectent des ressources insuffisantes aux mesures de contrôle et de surveillance. Parallèlement, une efficacité optimale des systèmes de surveillance nécessite le concours des principaux acteurs et en premier lieu des agriculteurs, par le développement de politiques incitatives efficaces passant, par exemple, par des dédommagements conséquents.

Dans les pays en voie de développement tout particulièrement, les services sanitaires ne disposent généralement pas des ressources nécessaires pour élaborer une politique efficace de gestion des invasions. Dans ce contexte plus que tout autre encore, la mise en place de structures de gestion coordonnées au niveau régional est un enjeu majeur du développement.

Il existe cependant un domaine où les ressources et la volonté politique existent, c'est celui de la lutte régionale contre les invasions de criquets, un fléau majeur dans les zones sahéliennes. Les ressources humaines et matérielles, les connaissances techniques et scientifiques ne manquent pas, avec une coordination internationale organisée et gérée par la FAO. Malgré tout cela, Doré *et al.* (2008) décrivent comment le manque d'études en sciences humaines et sociales a remis en cause l'efficacité de la stratégie de lutte préventive contre *S. gregaria*, lors de l'importante invasion de *S. gregaria* de 2003-2005 en Afrique de l'Ouest.

Ce dernier exemple montre bien l'importance de la prise en compte et de la synthèse de toutes les connaissances, scientifiques, techniques, économiques et sociales afin d'assurer une meilleure gestion des risques invasifs.

PLUS DE 1 000 ESPÈCES EXOTIQUES EN EUROPE

Pendant très longtemps, les travaux sur les insectes envahissants n'ont porté que sur des études de cas, concernant généralement des espèces susceptibles d'induire des dégâts économiques. Même dans les régions comme l'Amérique du Nord, l'Australie ou la Nouvelle-Zélande, où la notion d'invasion biologique a été prise en compte depuis au moins une cinquantaine d'années (Elton, 1958), il n'existe pas à ce jour d'inventaire global des espèces exotiques d'insectes introduites dans ces zones. De tels inventaires ne sont disponibles que pour certaines guildes, notamment d'insectes liés aux plantes ligneuses (Langor *et al.*, 2008; Mattson *et al.*, 1994), ou bien portent sur des groupes d'insectes interceptés par les services de quarantaine (Brocke-rhoff *et al.*, 2006a). C'est aussi le cas en Europe, où il a fallu attendre le début des années 2000 pour voir se réaliser des inventaires globaux des espèces d'insectes exotiques, au plan national ou régional, en Autriche (Essl et Rabitsch, 2002; Rabitsch et Essl, 2006), en Allemagne (Geiter *et al.*, 2002), en République tchèque (Šefrová et Laštůvka, 2005), en Scandinavie (NOBANIS, 2005), au Royaume-Uni (Hill *et al.*, 2005), en Suisse (Wittenberg, 2006) ainsi que plus récemment en Israël (Roll *et al.*, 2007). Cependant, ce n'est qu'après l'achèvement en 2008 d'un projet européen appelé DAISIE (*Delivering Alien Invasive Species Inventories in Europe*), ayant l'objectif d'inventorier l'ensemble des espèces animales et végétales introduites en Europe, que l'on a pu disposer d'une liste relativement exhaustive des insectes exotiques d'ores et déjà présents sur le continent européen, îles atlantiques incluses. Même si le statut exotique ou l'établissement effectif reste à confirmer pour certaines des espèces listées, notamment celles observées seulement à une ou deux reprises, un tel inventaire fournit une photographie instantanée de l'importance respective des groupes d'insectes concernés, de leur origine, des habitats colonisés et de l'évolution temporelle dans la colonisation du continent européen.

Ordres et familles concernés

Sur un total de près de 7 000 espèces exotiques animales et végétales considérées comme établies en Europe (DAISIE, 2009), les insectes représentent le deuxième groupe par ordre d'importance numérique après les plantes supérieures, avec un total de 1 390 espèces recensées en juin 2010, soit une contribution d'environ 19% à la faune exotique (Roques *et al.*, 2010). Leur diversité est assez étonnante, impliquant 16 ordres différents et 199 familles, mais seulement 16 d'entre elles n'ont pas de représentants dans la faune européenne indigène, à l'instar de la famille des Castniidés qui inclut le Lépidoptère du palmier, *Paysandisia archon* (Lepidoptera, Castniidae). Cette diversité n'est cependant qu'apparente. Trois ordres, Coléoptères, Hémiptères et Hyménoptères, sont en effet largement dominants, représentant respectivement 29%, 23% et 21% des espèces, loin devant les Diptères et Lépidoptères (7% chacun), les Thysanoptères (4%), et les Psocoptères (3%), les autres ordres contribuant chacun pour moins de 2% (fig. 2-2).

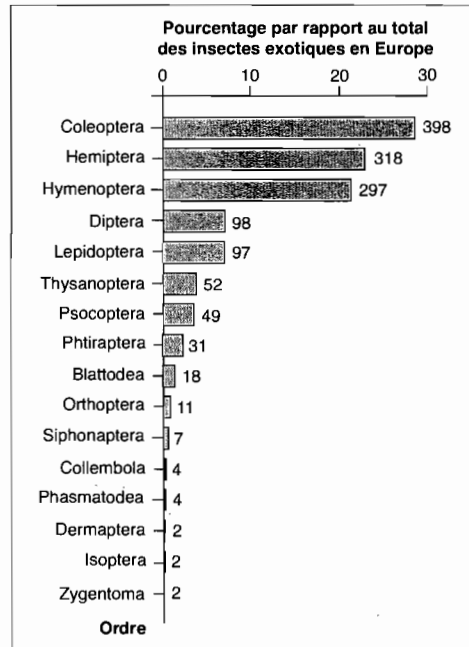


Figure 2-2 - Importance comparée des différents ordres d'insectes parmi les espèces exotiques présentes en Europe (données d'après Roques *et al.*, 2009).

De plus, seulement 31 familles présentent plus de 10 espèces introduites en Europe, avec une nette prédominance de 2 familles d'Hémiptères, les pucerons Aphididae (102 spp.) et les cochenilles Diaspididae (60 spp.), aux côtés des Hyménoptères parasites de la famille des Aphelinidae (63 spp.). La composition de cette faune exotique diffère notablement de celle de la faune indigène européenne telle qu'établie dans *Fauna Europaea*. Les groupes à régime piqueur-suceur dominant y présentent une importance relative significativement plus importante. La proportion de Psocoptères, Thysanoptères et Hémiptères est ainsi respectivement de trois, huit et dix fois plus importante dans la faune exotique, tandis que les Diptères sont trois fois moins représentés (Roques *et al.*, 2009). Cependant, les espèces exotiques ne représentent qu'environ 1,3% des 93 000 espèces d'insectes présentes en Europe (*Fauna Europaea*) et 1,6% de celles d'Israël (Roll *et al.*, 2007), alors que ce pourcentage s'élève à 3,2% au Canada (Langor *et al.*, 2008). Ces différences se retrouvent à des niveaux taxonomiques inférieurs. Les espèces exotiques de punaises ne représentent que 1,4% de la faune d'Hémiptères Hétéroptères en Europe contre 6,8% au Canada (Rabitsch, 2008).

Évolution temporelle et origine des introductions

La date précise d'arrivée en Europe reste inconnue pour la grande majorité des espèces d'origine exotique, car la plupart des introductions ont été accidentelles (voir ci-dessous). Le plus souvent, on ne dispose que de la date du premier signalement, qui n'intervient généralement que plusieurs années après l'arrivée de l'espèce, même pour des insectes d'une certaine taille comme le capricorne asiatique *Anoplophora glabripennis* (Coleoptera, Cerambycidae), pour lequel on considère un délai de 3 à 5 ans entre son introduction et son signalement (Hérard *et al.*, 2006). Cela reste cependant une approximation acceptable. On observe une accélération exponentielle de l'arrivée de nouvelles espèces exotiques d'insectes en Europe durant la seconde moitié du xx^e siècle. Le nombre moyen d'espèces d'insectes

exotiques nouvellement observées par année en Europe a presque doublé entre la période 1950-1975, où il s'élevait à 9,5, et la période 2000-2007, qui a vu arriver 15,9 espèces par an (fig. 2-3) (Roques *et al.*, 2009). Si l'on ne considère que les insectes liés aux plantes ligneuses, ces valeurs s'élèvent respectivement à 3,4 et 6,3 (Roques *et al.*, 2010).

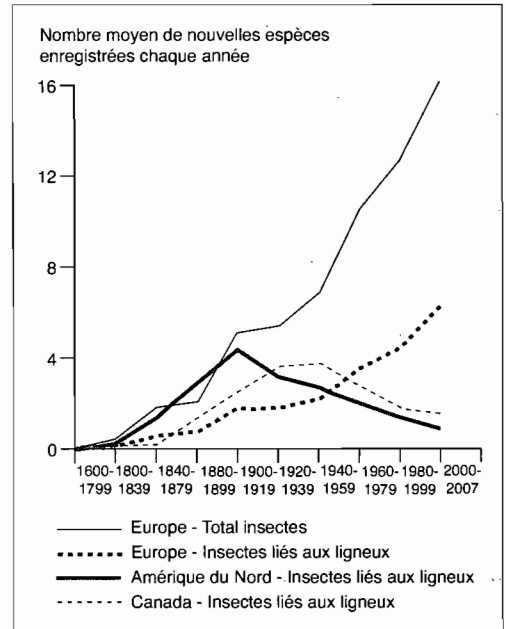


Figure 2-3 – Évolution dans le temps du nombre moyen d'espèces d'insectes exotiques, liées ou non aux plantes ligneuses, nouvellement observées par année en Europe, en Amérique du Nord et au Canada (d'après Roques *et al.*, 2009 et Langor *et al.*, 2008).

La même tendance est observée pour la plupart des groupes végétaux et animaux, mais avec une intensité moindre comparée à celle des insectes (DAISIE, 2009). En revanche, les processus apparaissent relativement différents en Amérique du Nord. Même si un nombre important d'espèces exotiques d'insectes continuent à s'établir (Haack, 2006) et à causer des dégâts spectaculaires, comme le bupreste asiatique (*emerald ash borer*) *Agrilus planipennis* (Coleoptera, Buprestidae), introduit en 2002 (Poland et Mc Cullough, 2006), le taux d'introduction aux États-Unis d'insectes liés aux plantes ligneuses semble avoir atteint un

maximum entre 1900 et 1919, puis avoir décliné ensuite (Sailer, 1983), tandis que ce déclin était décalé après les années 1980 pour le Canada (Langor *et al.*, 2008). Ce déclin est vraisemblablement à mettre en relation avec la mise en place de strictes réglementations de quarantaine édictées en 1912 aux États-Unis (*Plant Quarantine Act*) et en 1976 au Canada (Langor *et al.*, 2008) (fig. 2-3). Cependant, plusieurs modèles indiquent que la limite supérieure d'arrivée des insectes exotiques n'est pas encore atteinte pour les États-Unis et prédisent l'introduction d'au moins 115 nouvelles espèces pour 2020 (Levine et D'Antonio, 2003).

Cette accélération du processus d'arrivée de nouvelles espèces en Europe s'est accompagnée d'une modification de la contribution spécifique de chaque continent. À partir de la seconde moitié du xx^e siècle, plus de 30 % des espèces exotiques d'insectes provenaient d'Asie (fig. 2-4), et principalement de Chine, loin devant l'Amérique du Nord (25 %), alors que cette dernière région était la source dominante des espèces exotiques d'insectes avant 1950. En relation avec le réchauffement climatique, on doit aussi noter la contribution importante des zones tropicales et subtropicales à la colonisation de l'Europe. À peu près 500 espèces en provenance d'Australasie, d'Afrique, d'Amérique centrale et du Sud ou de zones tropicales non clairement identifiées sont d'ores et déjà présentes, principalement en zone méditerranéenne. L'origine des insectes exotiques diffère aussi largement selon les ordres. Ainsi, les espèces d'Hyménoptères, de Lépidoptères et d'Hémiptères observées en Europe viennent principalement d'Asie, mais les Diptères d'Amérique du Nord (Roques *et al.*, 2009). Les Coléoptères ont des origines plus diverses, avec une proportion notable de phytophages en provenance d'Australasie introduits avec les Eucalyptus et les Acacias, et d'espèces liées aux denrées stockées, pour la plupart désormais cosmopolites mais au départ d'origine tropicale ou subtropicale.

Régions et habitats colonisés

À l'exception de quelques pucerons comme *Aphis gossypii* (Hemiptera, Aphididae) ou de

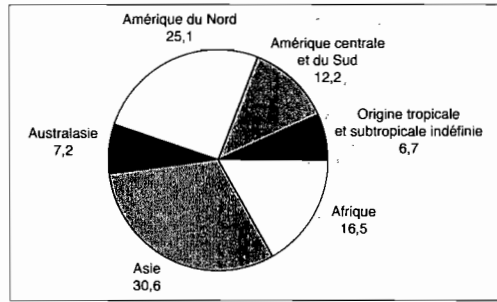


Figure 2-4 - Origine géographique des insectes exotiques établis en Europe (d'après Roques *et al.*, 2009).

Bruchidés se développant dans les denrées stockées (comme *Callosobruchus chinensis* [Coleoptera, Bruchidae]), très peu d'espèces d'insectes exotiques (moins de 1 %) ont pour l'instant colonisé plus de la moitié du continent européen (Roques *et al.*, 2009). À l'inverse, la majorité (43 %) de ces espèces reste confinée à un ou deux pays, sans que l'on puisse encore apprécier si cela correspond à une phase d'accumulation des populations avant expansion, ou bien à la présence de barrières intrinsèques ou externes à l'expansion. Le nombre d'espèces d'insectes exotiques varie largement entre pays et régions d'Europe, allant de 7 aux îles Féroé à plus de 600 en France et en Italie continentale (fig. 2-5, cf. cahier central) (Roques *et al.*, 2010).

Ces variations sont positivement corrélées à la superficie du pays et négativement à sa longitude, suggérant des effets climatiques. Les îles ont également été proportionnellement plus colonisées que les zones continentales. Cependant, les facteurs économiques, et notamment l'intensité du commerce international, semblent autant sinon plus importants que les facteurs climatiques (Pyšek *et al.*, 2010 b; Westphal *et al.*, 2008). Le nombre d'espèces d'insectes exotiques par pays européen rapporté à sa superficie est hautement corrélé avec son PIB et avec le volume de échanges commerciaux, en particulier agricoles (Roques *et al.*, 2009). Une corrélation similaire a été observée en Chine, où l'augmentation des invasions est plus importante dans les provinces côtières de l'Est et du Sud, qui sont les plus développées économiquement (Lin *et al.*, 2007). Levine *et al.* (2003)

ont également montré que l'augmentation de l'introduction des insectes exotiques depuis 1920 aux États-Unis était directement liée aux importations de marchandises.

Plus de la moitié (53 %) des espèces exotiques d'insectes en Europe ont un régime phytophage, les parasites/prédateurs et détritivores représentant à peu près la même proportion de 22-23 % (Roques *et al.*, 2009). L'importance relative de chaque guildes de phytophages semble différer entre faune exotique introduite et indigène. Une étude partielle concernant la Suisse et l'Autriche a révélé que les insectes piqueurs-suceurs, frugivores et seminiphages sont comparativement surreprésentés dans la faune exotique, alors que les défoliateurs externes et les ravageurs des racines y sont sous-représentés par rapport à leur importance dans la faune indigène (Kenis *et al.*, 2007).

La grande majorité (> 60 %) des espèces exotiques d'insectes ne se retrouvent pour l'instant que dans les zones d'activités liées à l'homme, en particulier les zones urbaines et péri-urbaines comme les parcs et jardins ou les champs cultivés (Pyšek *et al.*, 2010a; Roques *et al.*, 2009) alors qu'elles

sont majoritairement originaires de milieux naturels, notamment forestiers (fig. 2-6).

À l'inverse, les milieux naturels et semi-naturels, prairies et forêts, restent relativement peu colonisés en Europe. Moins de 20 % des espèces exotiques s'y retrouvent. On peut supposer que les milieux modelés par l'homme ont plus de chances d'être colonisés de manière primaire, car les espèces liées à l'activité humaine ont plus d'opportunités d'être transportées par l'homme que les autres (Kenis *et al.*, 2007). Mais ces données pourraient aussi indiquer que les milieux naturels opposent une plus grande résistance à l'établissement des exotiques avec, par exemple, des parasites et prédateurs en plus grand nombre ou des hôtes végétaux en meilleur état que dans les milieux urbanisés. On ne peut cependant exclure que cette relative fixation des exotiques en milieu anthropisé corresponde simplement à une phase classique de consolidation des populations exotiques pendant une période de latence plus ou moins longue, avant une expansion massive vers les milieux naturels telle qu'elle a pu être observée pour certaines espèces (Odegaard et Tommeras, 2000).

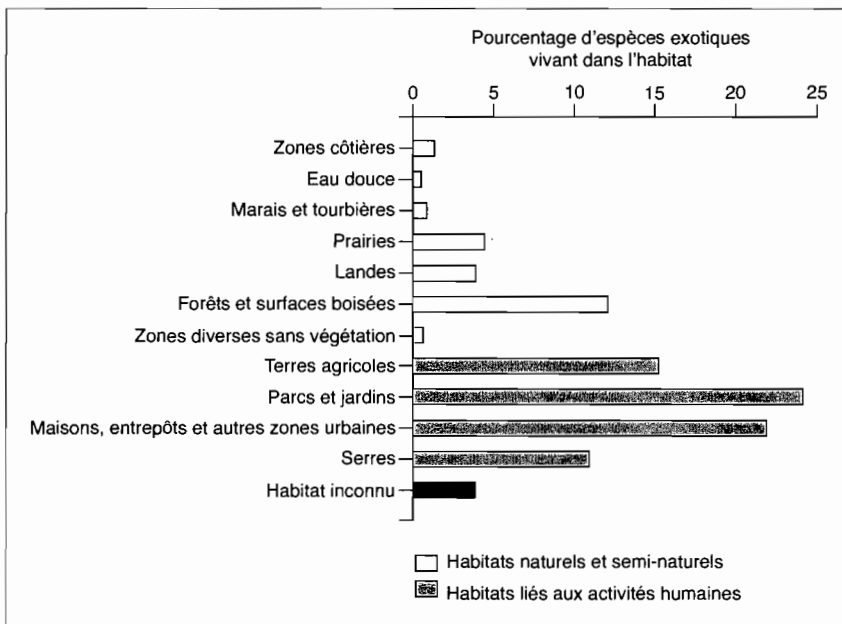


Figure 2-6 – Colonisation des habitats par les insectes exotiques (d'après Roques *et al.*, 2009).

Voies et vecteurs d'invasion

Les espèces d'insectes introduits intentionnellement par l'homme, dans le cadre de mise en œuvre de programme de lutttes biologiques notamment, ne représentent qu'une faible proportion (< 15 %) de la faune entomologique exotique en Europe, à l'inverse de ce qui est observé pour la majorité des autres groupes animaux et végétaux (Hulme *et al.*, 2008 ; fig. 2-7).

Environ 175 espèces ont été ainsi introduites à des fins de lutte biologique en serre ou en champ cultivé et se sont ensuite établies dans la nature (Roques *et al.*, 2010) comme la coccinelle asiatique, *Harmonia axyridis* (Coleoptera, Coccinellidae) (Brown *et al.*, 2008) ou l'Hyménoptère chalcidien parasite de psylles, *Encarsia formosa* (Hymenoptera, Aphelinidae) (Noyes, 2007). Moins d'une dizaine d'autres ont été introduites à des fins d'élevage et de loisirs, et se sont échappées dans la nature comme plusieurs espèces de blattes et de Lépidoptères Saturnidés tels le bombyx de l'ailanthe, *Samia cynthia* (Lepidoptera, Saturniidae).

Dans la plupart des cas, les vecteurs et voies d'invasion des espèces accidentellement introduites ne sont, en revanche, pas connus. Les plus probables sont déduits de la biologie et des hôtes des insectes en question, ou encore des interceptions par les services de quarantaine. On estime ainsi que plus de 80 % des espèces exotiques d'insectes sont arrivées en Europe comme contaminants de marchandises (Roques *et al.*, 2009), et principalement par le commerce des plantes ornementales sous toutes ses formes (fleurs coupées, plantes en pots, graines, bonsaïs, plantes d'aquarium, etc.) plutôt que par les produits alimentaires (fruits et légumes), les denrées stockées ou le commerce du bois (fig. 2-6 : cf. supra). Cette prédominance du commerce des plantes ornementales comme voie d'invasion est confirmée par l'analyse des interceptions de quarantaine effectuées entre 1995 et 2004 en Europe (Roques et Auger-Rozenberg, 2006) comme aux États-Unis (Work *et al.*, 2005). Près de 90 % des espèces exotiques de phytophages ayant envahi la Grande-Bretagne depuis 1970 sont également arrivées par cette

voie (Smith *et al.*, 2007). Cependant, la rapidité croissante des voyages transcontinentaux tend à dégager d'autres vecteurs d'invasion. Les fruits et légumes ramenés individuellement par les passagers semblent ainsi constituer une importante source d'entrée aux États-Unis de mouches de fruits, comme la mouche méditerranéenne *Ceratitis capitata* (Diptera, Tephritidae), et de cochenilles (Liebhold *et al.*, 2006).

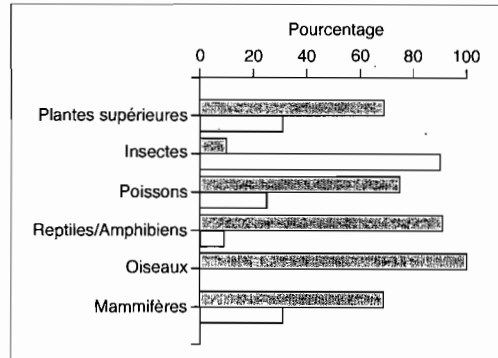


Figure 2-7 – Intentionnalité des introductions (en grisé) en Europe comparée aux introductions accidentelles observées dans différents groupes animaux et végétaux (en blanc) (données d'après DAISIE, 2009).

Une minorité d'espèces (< 20 %) voyagent comme « auto-stoppeurs » sur des matériaux n'ayant pas de signification biologique particulière pour elles. C'est par exemple le cas de Coléoptères staphylinés prédateurs voyageant dans le compost végétal (Odegaard et Tommeras, 2000), de fourmis vagabondes (*tramp ants*) comme la fourmi d'Argentine, *Linepithema humile* (Hymenoptera, Formicidae), importée avec divers matériaux, ou encore de moustiques comme *Aedes albopictus* (Diptera, Culicidae), le moustique tigre asiatique vecteur du Chikungunya, dont les œufs et les larves ont été introduits en Europe au travers du commerce des pneus usagés ou avec celui des « lucky bamboos » (*Dracaena sanderiana* [Poaceae]) par les jardinerie.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Agrawal A.A., Lau J.A. et Hambäck P.A. - 2006, Community heterogeneity and the evolution of interactions between plants and insect herbivores. *The Quarterly Review of Biology*, 81, 349-376.
- Aketarawong N., Bonizzoni M., Thanaphum S., Gomulski L.M., Gasperi G., Malacrida A.R. et Guglielmino C.R. - 2007, Inferences on the population structure and colonization process of the invasive oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* (Hendel). *Molecular Ecology*, 16, 3522-3532.

- Beaucornu J.C. et Launay H. - 1990, *Les puces de France et du Bassin méditerranéen occidental*. Faune de France 76, Lechevallier, Paris.
- Benkman C.W., Siepielski A.M. et Parchman T.L. - 2008, The local introduction of strongly interacting species and the loss of geographic variation in species and species interactions. *Molecular Ecology*, 17, 395-404.
- Bové J.M. - 2006, Huanglongbing: A destructive, newly-emerging, century-old disease of citrus. *Journal of Plant Pathology*, 88, 7-37.
- Brockerhoff E.G., John Bain J., Kimberley M. et Knížek M. - 2006a, Interception frequency of exotic bark and ambrosia beetles (Coleoptera: Scolytinae) and relationship with establishment in New Zealand and worldwide. *Canadian Journal of Forestry Research*, 36, 289-298.
- Brockerhoff E.G., Liebhold A.M. et Jactel H. - 2006 b, The ecology of forest insect invasions and advances in their management. *Canadian Journal of Forest Research*, 36, 263-268.
- Brown P.M.J., Adriaens T., Bathon H., Cuppen J., Goldarazena A., Hägg T., Kenis M., Klausnitzer B.E.M., Kovář I., Loomans A.J.M., Majerus M.E.N., Nedved O., Pedersen J., Rabitsch W., Roy H.E., Ternois V., Zakharov I.A. et Roy D.B. - 2008, *Harmonia axyridis* in Europe: spread and distribution of a non-native coccinellid. *BioControl*, 53, 5-21.
- Burckhart D. et Martinez M. - 1989, Note sur la présence au Honduras d'un redoutable ennemi des citrus : *Diaphorina citri* Kuwayama [Hom. Psylloidea Psyllidae]. *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 94, 65-66.
- Carlton J.T. - 1996, Biological invasions and cryptogenic species. *Ecology*, 77, 1653-1655.
- Chen Y.H., Opp S.B., Berlocher S.H. et Roderick G.K. - 2006, Are bottlenecks associated with colonization? Genetic diversity and diapause variation of native and introduced *Rhagoletis completa* populations. *Oecologia*, 149, 656-667.
- Clarck B.C. et Faeth S.H. - 1997, The consequences of larval aggregation in the butterfly *Chlosyne lacinia*. *Ecological Entomology*, 22, 408-415.
- Colautti R.I. et MacIsaac H.J. - 2004, A neutral terminology to define 'invasive' species. *Diversity and Distributions*, 10, 135-141.
- Colautti R.I., Ricciardi A., Grigorovich I.A. et MacIsaac H.J. - 2004, Is invasion success explained by enemy release hypothesis? *Ecology Letters*, 7, 721-733.
- Cornell H.V. et Hawkins B.A. - 1993, Accumulation of native parasitoid species on introduced herbivores: a comparison of hosts as natives and hosts as invaders. *American Naturalist*, 141, 847-865.
- Costedoat C., Pech N., Chappaz R. et Gilles A. - 2007, Novelty in hybrid zones: crossroads between population genomics and ecological approaches. *PlosOne*, 2(4), e357.
- Courchamp F., Clutton-Brock T. et Grenfell B. - 1999, Inverse density dependence and the Allee effect. *Trends in Ecology and Evolution*, 14, 405-410.
- DAISIE - 2009, *Handbook of alien species in Europe*. Springer, Dordrecht.
- Dangles O., Carpio C., Barragan A., Zeddani J.-L. et Silvain J.-F. - 2008, Temperature as a key driver of ecological sorting among invasive pest species in the tropical Andes. *Ecological Applications*, 18, 1795-1809.
- Darwin C. - 1859, *The origin of species, by mean of natural selection*. John Murray, London.
- Dlugosch K.M. et Parker I.M. - 2008, Founding events in species invasions: genetic variation, adaptive evolution, and the role of multiple introductions. *Molecular Ecology*, 17, 431-449.
- Doré A., Barbier M., Lecoq M. et Abdallahi Ould Babah M. - 2008, Prévention des invasions de criquets pèlerins : analyse socio-technique d'un dispositif de gestion du risque. *Cahiers Agricultures*, 17, 457-464.
- Drake J.A., Mooney H.A., di Castri F., Groves R.H., Kruger F.J., Rejmanek M. et Williamson M. - 1989, *SCOPE 37 Biological Invasions: A Global Perspective*. Wiley.
- Duyck P.F., David P., Junod G., Brunel C., Dupont R. et Quilici S. - 2006, Importance of competition mechanisms in successive invasions by polyphagous tephritids in La Réunion Island. *Ecology*, 87, 1770-1780.
- Ellstrand N.C. et Schierenbeck K.A. - 2000, Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97, 7043-7050.
- Elton C.S. - 1958, *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Methuen, London.
- Essl F. et Rabitsch W. - 2002, *Neobiota in Österreich*. Umweltbundesamt, Vienne.
- Etienne J., Burckhart D.B. et Grapin C. - 1998, *Diaphorina citri* (Kuwayama) en Guadeloupe, premier signalement pour les Caraïbes (Hem., Psyllidae). *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 103, 32.
- Fagan W.F., Lewis M.A., Neubert M.G. et van den Driessche P. - 2002, Invasion theory and biological control. *Ecology Letters*, 5, 148-157.
- Faleiro J.R. - 2006, A review of the issues and management of the red palm weevil *Rhynchophorus ferrugineus* (Coleoptera: Rhynchophoridae) in coconut and date palm during the last one hundred years. *International Journal of Tropical Insect Science*, 26, 135-154.

- FAO - 2005, *Analyse du risque phytosanitaire pour les organismes de quarantaine, incluant l'analyse du risque pour l'environnement et des organismes vivants modifiés. Normes internationales pour les mesures phytosanitaires*. Publication n° 11, Convention internationale pour la protection, Organisation des Nations unies pour l'alimentation et l'agriculture, Rome, Italie.
- FAO - 2008, 'Ravageurs et maladies transfrontières liés au changement climatique' dans Conférence de haut niveau sur la sécurité alimentaire : les défis du changement climatique et des bioénergies, Rome, Italie.
- Fernandes A. et Franquinho Aguiar A.M. - 2001, Development of quarantine pests *Toxoptera citricida* and *Trioxa erytraea* in the Archipelago of Madeira. *Boletín de Sanidad Vegetal, Plagas*, 27, 51-58.
- Follett P.A., Duan J., Messing R.H. et Jones V.P. - 2000, Parasitoid drift after biological control introductions: re-examining Pandora's box. *American Entomologist*, 46, 82-94.
- Geiter O., Homma S. et Kinzelbach R. - 2002, *Bestandaufnahme und Bewertung von Neozoen in Deutschland*. Forschungsbericht 296, Umweltbundesamt, Berlin.
- Gilbert M., Gregoire J.-C., Freise J.F. et Heitland W. - 2004, Long-distance dispersal and human population density allow the prediction of invasive patterns in the horse chestnut leafminer *Cameraria ohridella*. *Journal of Animal Ecology*, 73, 459-468.
- Giraud T., Pedersen J.S. et Keller L. - 2002, Evolution of supercolonies: the Argentine ants of Southern Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99, 6075-6079.
- Gorman M.L. - 1979, *Outline Studies in Ecology: Island Ecology*. Chapman & Hall, London.
- Gottwald T.R., Aubert B. et Xue-Yuan Z. - 1989, Preliminary analysis of citrus greening (Huanglongbing) epidemics in the People's Republic of China and French Reunion Island. *Phytopathology*, 79, 687-693.
- Gottwald T.R., da Graça J.V. et Bassanezi R.B. - 2007, *Citrus Huanglongbing: The pathogen and its impact*. *Online Plant Health Progress*.
- Grafton-Cardwell E.E., Godfrey K.E., Rogers M.E., Childers C.C. et Stansly P.A. - 2005, *Asian Citrus Psyllid*. University of California.
- Grevstad F.S. - 1999, Factors influencing the chance of population establishment: implications for release strategies in biocontrol *Ecological Applications*, 9, 1439-1447.
- Grover C.D., Dayton K.T., Menke S.B. et Holway D.A. - 2007, Effects of aphids on foliar foraging by Argentine ants and the resulting effects on other arthropods. *Ecological Entomology*, 33, 101-106.
- Haack R.A. - 2006, Exotic bark- and wood-boring Coleoptera in the United States: recent establishments and interceptions. *Canadian Journal of Forest Research*, 36, 269-288.
- Halbert S.E. et Manjunath K.L. - 2003, Asian Citrus Psyllid (Sternorrhyncha: Psyllidae) and greening disease of *Citrus*: a literature review and assessment of risk in Florida. *Florida Entomologist*, 87, 330-353.
- Hérard F., Ciampitti M., Maspero M., Krehan H., Benker U., Boegel C., Schrage R., Bouhot-Delduc L. et Bialooki P. - 2006, *Anoplophora* spp. in Europe: Infestations and management processes. *OEPP/EPPO Bulletin*, 36, 470-474.
- Hill M., Baker R., Broad G., Chandler P.J., Copp G.H., Ellis J., Jones D., Hoyland C., Laing I., Longshaw M., Moore N., Parrott D., Pearman D., Preston C., Smith R.M. et Waters R. - 2005, 'Audit of non-native species in England', *English Nature Research Report n° 662*, Peterborough.
- Holway D.A., Suarez A.V. et Case T.J. - 1998, Loss of intraspecific aggression in the success of a widespread invasive social insect. *Science*, 282, 949-952.
- Hopper K.R. et Roush R.T. - 1993, Mate finding, dispersal, number released, and the success of biological control introductions. *Ecological Entomology*, 18, 321-331.
- Hulme P.E., Bacher S., Kenis M., Klotz S., Kühn I., Minchin D., Nentwig W., Olenin S., Panov V., Pergl J., Pyšek P., Roques A., Sol D., Solarz W. et Vilà M. - 2008, Grasping at the routes of biological invasions: a framework for integrating pathways into policy. *Journal of Applied Ecology*, 45, 403-414.
- Jerde C.L. et Lewis M.A. - 2007, Waiting for invasions: a framework for the arrival of nonindigenous species. *American Naturalist*, 170, 1-9.
- Johnson D.M., Liebhold A.M., Tobin P.C. et Bjornstad O.N. - 2006, Allee effects and pulsed invasion by the gypsy moth. *Nature*, 444, 361-263.
- Keane R.M. et Crawley M.J. - 2002, Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution*, 17, 164-170.
- Kenis M., Auger-Rozenberg M.A., Roques A., Timms L., Péré C., Cock M.J.W., Settele J., Augustin S. et Lopez-Vaamonde C. - 2009, Ecological effects of invasive alien insects. *Biological Invasions*, 11, 21-45.
- Kenis M., Rabitsch W., Auger-Rozenberg M.-A. et Roques A. - 2007, How can alien species inventories and interception data help us prevent insect invasions? *Bulletin of Entomological Research*, 97, 489-502.
- Kinnison M.T., Unwin M.J. et Quinn T.P. - 2008, Eco-evolutionary vs. habitat contributions to invasion in salmon: experimental evaluation in the wild. *Molecular Ecology*, 17, 407-414.

- Kiritani K. et Yamamura K. - 2003, 'Exotic Insects and their pathways for invasion' dans Ruiz, G.M. et Carlton, J.T., *Invasive Species: Vectors and Management Strategies*, Island Press, Washington and London.
- Langor D.W., DeHaas L.J. et Footitt R.G. - 2008, Diversity of non-native terrestrial arthropods on woody plants in Canada. *Biological Invasions*, 11, 5-19.
- Lawton J.H. et Brown K.C. - 1986, The population and community ecology of invading insects. *Philosophical Transaction of the Royal Society of London Serie B*, 314, 607-616.
- Lee C.E. - 2002, Evolutionary genetics of invasive species. *Trends in Ecology and Evolution*, 17, 386-391.
- Levine J.M. - 2008, Biological invasions. *Current Biology*, 18, 57-60.
- Levine J.M. et D'Antonio C.M. - 2003, Forecasting biological invasions with increasing international trade. *Conservation Biology*, 17, 322-326.
- Levinson H. et Levinson A. - 1994, Origin of grain storage and insect species consuming desiccated food. *Journal of Pest Science*, 67, 47-60.
- Liebhald A.M., Halverson J.A. et Elmes G.A. - 1992, Gypsy moth invasion in North America: a quantitative analysis. *Journal of Biogeography*, 19, 513-520.
- Liebhald A.M. et Tobin P.C. - 2008, Population ecology of insect invasions and their management. *Annual Review of Entomology*, 53, 387-408.
- Liebhald A.M., Work T.T., McCullough D.G. et Cavey J.F. - 2006, Airline Baggage as a Pathway for Alien Insect Species Entering the United States. *American Entomologist*, 52, 48-54.
- Lima A.M.D.C. - 1942, *Insectos do Brazil. Homopteros 3*. Imprenso National, Rio de Janeiro.
- Lin W., Zhou G., Cheng X. et Xu R. - 2007, Fast Economic Development Accelerates Biological Invasions in China. *PlosOne*, 2(11), e1208.
- Lockwood J.L., Cassey P. et Blackburn M.B. - 2005, The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, 20, 223-228.
- Lockwood J.L., Hoopes M.F. et Marchetti M.P. - 2007, *Invasion ecology*. Blackwell Publishing, London.
- Lonsdale W.M. - 1999, Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology*, 80, 1522-1536.
- Lynch M., Conery J. et Bürger R. - 1995, Mutation accumulation and the extinction of small populations. *American Naturalist*, 146, 489-518.
- Malacrida A.R., Gomulski L.M., Bonizzoni M., Bertin S., Gasperi G. et Guglielmino C.R. - 2007, Globalization and fruitfly invasion and expansion: the medfly paradigm. *Genetica*, 131, 1-9.
- Martins M.B. - 2002, 'Drosophilid fruit-fly guilds in forest fragments' dans Bierregaard, R., Gascon, C., Lovejoy, T.E. et Mesquita, R.C.G., *Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest*, Yale University Press, New Haven.
- Mattson W.J., Niemelä P., Millers I. et Inguanzo Y. - 1994, Immigrant phytophagous insects on woody plants in the United States and Canada: an annotated list. USDA Forest Service, North Central Forest Experiment Station, St. Paul.
- Menéndez R., González-Megías A., Lewis O.T., Shaw M.R. et Thomas C.D. - 2008, Escape from natural enemies during climate-driven range expansion: a case study. *Ecological Entomology*, 33, 413-421.
- Menke S.B. et Holway D.A. - 2006, Abiotic factors control invasion by Argentine ants at the community scale. *Journal of Animal Ecology*, 75, 368-376.
- Moller H. - 1996, Lessons for invasion theory from social insects. *Biological Conservation*, 78, 125-142.
- Morris W.F. et Doak D.F. - 2002, *Quantitative Conservation Biology: Theory and Practice of Population Viability Analysis*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Mwatawala M., De Meyer M., White I.M., Maerere A. et Makundi R.H. - 2007, Detection of the solanum fruit fly, *Bactrocera latifrons* (Hendel) in Tanzania. *Journal of Applied Entomology*, 131, 501-503.
- Neubert M.G., Kot M. et Lewis M.A. - 2000, Invasion speeds in fluctuating environments. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 267, 1603-1610.
- NOBANIS - 2005, North European and Baltic Network on Invasive Alien Species, <http://www.nobanis.org/>.
- Novak S.J. - 2007, The role of evolution in the invasion process. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 3671-3672.
- Noyes J.S. - 2007, Universal Chalcidoidea database, <http://www.nhm.ac.uk/research-curation/research/projects/chalcidooids/>.
- Occhipinti-Ambrogi A. et Galil B.S. - 2004, A uniform terminology on bioinvasions: a chimera or an operative tool? *Marine Pollution Bulletin*, 49, 688-694.
- Ødegaard F. et Tømmerås B.A. - 2000, Compost heaps-refuges and stepping-stones for alien arthropod species in Northern Europe. *Diversity and Distributions*, 6, 45-59.
- OEPP/EPPO - 1988, Fiches informatives OEPP sur les organismes de quarantaine n° 151, Citrus greening bacterium et ses vecteurs *Diaphorina citri* et *Trioza erytrae*. *OEPP/EPPO Bulletin*, 18, 497-507.
- OEPP/EPPO - 1997, *Trioza erytrae and Citrus greening bacterium. Quarantine Pests for Europe*. CAB International, Wallingford.

- OEPP/EPPO - 1998, *Map no. 151 Trioza erytrae. Distribution Maps of Quarantine Pests for Europe*. CAB International, Wallingford.
- OEPP/EPPO - 2005, Diagnostic: *Trioza erytrae*. *OEPP/EPPO Bulletin*, 35, 357-360.
- Paini D.R., Funderburk J.E. et Reitz S.R. - 2008, Competitive exclusion of a worldwide invasive pest by a native. Quantifying competition between two phytophagous insects on two host plant species. *Journal of Animal Ecology*, 77, 184-190.
- Pimentel D., Zuniga R. et Morrison D. - 2004, Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics*, 52, 273-288.
- Poland T.M. et Mc Cullough D.G. - 2006, Emerald ash borer: Invasion of the urban forest and the threat to North America's ash resource. *Journal of Forestry*, 104, 118-124.
- Preisser E.L., Lodge A.G., Orwig D.A. et Elkinton J.S. - 2008, Range expansion and population dynamics of co-occurring invasive herbivores. *Biological Invasions*, 10, 201-213.
- Puillandre N., Dupas S., Dangles O., Zeddam J.-L., Capdevielle-Dulac C., Barbin K., Torres-Leguizamon M. et Silvain J.-F. - 2008, Genetic bottleneck in invasive species: the potato tuber moth adds to the list. *Biological Invasions*, 10, 319-333.
- Pyšek P., Bacher S., Chytrý M., Jarošík V., Wild J., Celestigrapow L., Gassó N., Kenis M., Lambdon P.W., Nentwig W., Pergl J., Roques A., Sádlo J., Solarz W., Vilá M. et Hulme P.E. - 2010a, Contrasting patterns in the invasions of European terrestrial and freshwater habitats by alien plants, insects and vertebrates. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 317-331.
- Pyšek P., Jarošík V., Hulme P.E., Kühn I., Wild J., Arianoutsou M., Bacher S., Chiron F., Didžiulis V., Essl F., Genovesi P., Gherardi F., Hejda M., Kark S., Lambdon P.W., Desprez-Loustau M.-L., Nentwig W., Pergl J., Poblisaj K., Rabitsch W., Roques A., Roy D.B., Shirley S., Solarz W., Vilá M. et Winter M. - 2010b, Disentangling the role of environmental and human pressures on biological invasions across Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, early edition, www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1002314107.
- Pyšek P., Richardson D.M., Rejmánek M., Webster G., Williamson M. et Kirschner J. - 2004, Alien plants in checklists and floras: towards better communication between taxonomists and ecologists. *Taxon*, 53, 131-143.
- Rabitsch W. - 2008, Alien True Bugs of Europe (Insecta: Hemiptera: Heteroptera). *Zootaxa*, 1827, 1-44.
- Rabitsch W. et Essl F. - 2006, Biological invasions in Austria: patterns and case studies. *Biological Invasions*, 8, 295-308.
- Raffa K.F. et Berryman A.A. - 1983, The role of host plant resistance in the colonization behavior and ecology of bark beetles (Coleoptera: Curculionidae). *Ecological Monographs*, 53, 27-49.
- Richardson D.M., Pyšek P., Rejmánek M., Barbour M.G., Panetta F.D. et West C.J. - 2000, Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, 6, 93-107.
- Roll U., Dayan T. et Simberloff D. - 2007, Non-indigenous insect species in Israel and adjacent areas. *Biological Invasions*, 9, 629-643.
- Roques A. et Auger-Rozenberg M.A. - 2006, Tentative analysis of the interceptions of nonindigenous organisms in Europe during 1995-2004. *EPPO Bulletin*, 36, 490-496.
- Roques A., Kenis M., Lees D., Lopez-Vaamonde C., Rabitsch W., Rasplus J.-Y. et Roy D.B. - 2010, *Alien terrestrial arthropods of Europe*. Pensoft, Sofia.
- Roques A., Rabitsch W., Rasplus J.-Y., Lopez-Vaamonde C., Nentwig W. et Kenis M. - 2009, 'Alien terrestrial invertebrates of Europe' dans DAIŠIE, *Handbook of alien species in Europe*, Springer, Dordrecht.
- Sailer R.I. - 1983, 'History of insect introductions' dans Wilson, C.L. et Graham, C.L., *Exotic plant pests and North American agriculture*, Academic Press, New York.
- Sakai A.K., Allendorf F.W., Holt J.S., Lodge D.M., Molofsky J., With K.A., Baughman S., Cabin R.J., Cohen J.E., Ellstrand N.C., McCauley D.E., O'Neil P., Parker I.M., Thompson J.N. et Weller S.G. - 2001, The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32, 305-332.
- Schlyter F. et Anderbrant O. - 1989, Mass attack of trees by *Ips typographus* induced by sex specific pheromone: a model of attack dynamics. *Holarctic Ecology*, 12, 415-426.
- Schneider S.S., DeGrandi-Hoffman G. et Smith D.R. - 2004, The African honeybee: factors contributing to a successful biological invasion. *Annual Review of Entomology*, 49, 351-376.
- Schönrogge K., Stone G.N. et Crawley M.J. - 1995, Spatial and temporal variation in guild structure – parasitoids and inquilines of *Andricus quercuscalicis* (Hymenoptera, Cynipidae) in its native and alien ranges. *Oikos*, 72, 51-60.
- Schönrogge K., Walker P. et Crawley M.J. - 1998, Invaders on the move: parasitism in the sexual galls of four alien gall wasps in Britain (Hymenoptera: Cynipidae). *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 265, 1643-1650.
- Šefrová H. et Laštůvka Z. - 2005, Catalogue of alien animal species in the Czech Republic. *Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis*, 53, 151-170.

- Shea K. et Chesson P. - 2002, Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, 17, 170-176.
- Simberloff C. - 1989, 'Which insect introduction succeed and which fail?' dans Drake, J.A., Mooney, H.A., di Castri, F., Groves, R.H., Kruger, F.J., Rejmanek, M. et Williamson, M., *SCOPE 37 Biological Invasions: A Global Perspective*, Wiley, London.
- Smith R.M., Baker R.H.A., Malumphy C.P., Hockland S., Hammon R.P., Ostojá-Starzewski J.C. et Collins D.W. - 2007, Recent non-native invertebrate plant pest establishments in Great Britain: origins, pathways, and trends. *Agricultural and Forest Entomology*, 9, 307-326.
- Stone G.N. et Sunnucks P.S. - 1993, Genetic consequences of an invasion through a patchy environment - the cynipid gallwasp *Andricus quercuscalicis* (Hymenoptera: Cynipidae). *Molecular Ecology*, 2, 251-268.
- Suarez A.V., Holway D.A. et Case T.J. - 2001, Patterns of spread in biological invasions dominated by long-distance jump dispersal: insights from Argentine ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98, 1095-1100.
- Suarez A.V. et Tsutsui N.D. - 2008, The evolutionary consequences of biological invasions. *Molecular Ecology*, 17, 351-360.
- Theoharides K.A. et Duker J.D. - 2007, Plant invasion across space and time: factors affecting nonindigenous species success during four stages of invasion. *New Phytologist*, 176, 256-273.
- Thomas C.D., Bodsworth E.J., Wilson R.J., Simmons A.D., Davis Z.G., Musche M. et Conradt L. - 2001, Ecological and evolutionary processes at expanding range margins. *Nature*, 411, 577-581.
- Thomas M.L., Tsutsui N.D. et Holway D.A. - 2005, Intraspecific competition influences the symmetry and intensity of aggression in the Argentine ant. *Behavioural Ecology*, 16, 472-481.
- Tobin P.C., Whitmire S.L., Johnson D.M., Bjørnstad O.N. et Liebhold A.M. - 2007, Invasion speed is affected by geographic variation in the strength of Allee effects. *Ecology Letters*, 10, 36-43.
- USDA - 2008, Citrus Greening - Regulatory Updates. Plant Health.
- van den Berg M.A. - 1990, The citrus psylla, *Trioza erytreae* (Del Guercio) (Hemiptera: Triozidae): A review. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 30, 171-194.
- Van Mele P. et Vayssières J.-F. - 2007, Weaver ants help farmers to capture organic markets. *Alternative Pesticides News*, 75, 9-11.
- Van Mele P., Vayssières J.-F., Van Tellingen E. et Vrolijk J. - 2007, Effects of the African weaver ant *Oecophylla longinoda* in controlling mango fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Journal of Economic Entomology*, 100, 695-701.
- Vayssières J.-F., Sanogo F. et Noussourou M. - 2004, Inventaire des espèces de mouches des fruits (Diptera: Tephritidae) inféodées au manguier au Mali et essais de lutte raisonnée. *Fruits*, 59, 3-16.
- Vayssières J.-F., Goergen G., Lokossou O., Dossa P. et Akponon C. - 2005, A new *Bactrocera* species in Benin among mango fruit fly (Diptera: Tephritidae) species. *Fruits*, 60, 371-377.
- Vayssières J.-F., Rey J.Y. et Traoré L. - 2007, Distribution and host plants of *Bactrocera cucurbitae* in West and Central Africa. *Fruits*, 62, 391-396.
- Vayssières J.-F., Sinzogan A. et Bokonon Ganta A. - 2008, The new invasive fruit fly species, *Bactrocera invadens* Drew Tsuruta & White. IITA-CIRAD.
- Venette R.C. et Ragsdale D.W. - 2004, Assessing the invasion by soybean aphid (Homoptera: Aphididae): Where will it end? *Annals of the Entomological Society of America*, 97, 219-226.
- Vilà M., Basnou C., Pyšek P., Josefsson M., Genovesi P., Gollasch S., Nentwig W., Olenin S., Roques A., Roy D., Hulme P.E. et DAISIE partenaires - 2009, How well do we understand the impacts of alien species on ecosystem services? A pan-European cross-taxa assessment. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 8, 135-144.
- Walther G.R., Roques A., Hulme P.E., Sykes M.T., Pyšek P., Kühn I., Zobel M. et membres du groupe de travail Climate Change - Biological Invasions du projet ALARM - 2009, Alien species in a warmer world: risks and opportunities. *Trends in Ecology and Evolution*, 24, 686-692.
- Ward N.L. et Master G.J. - 2007, Linking climate change and species invasion: an illustration using insect herbivores. *Global Change Biology*, 13, 1605-1615.
- Warren C.R. - 2007, Perspectives on the 'alien' versus 'native' species debate: a critique of concepts, language and practice. *Progress in Human Geography*, 31, 427-446.
- Westphal M.I., Browne M., MacKinnon K. et Noble I. - 2008, The link between international trade and the global distribution of invasive alien species. *Biological Invasions*, 10, 391-398.
- White I.M. et Elson-Harris M.M. - 1992, *Fruit flies of economic significance: their identification and bionomics*. CAB International, Wallingford.
- Whitfield C.W., Behura S.K., Berlocher S.H., Clark A.G., Johnston J.S., Sheppard W.S., Smith D.R., Suarez A.V., Weaver D. et Tsutsui N.D. - 2006, Thrive out of Africa: ancient and recent expansions of the Honey Bee, *Apis mellifera*. *Science*, 314, 642-645.
- Wilby A. et Thomas M.B. - 2002, Natural enemy diversity and pest control: patterns of pest emergence with agricultural intensification. *Ecology Letters*, 5, 353-360.

Williamson M. - 1996, *Biological invasions*. Chapman & Hall, London.

Williamson M. et Fitter A. - 1996, The varying success of invaders. *Ecology*, 77, 1661-1666.

With K.A. - 2002, The landscape ecology of invasive spread. *Conservation Biology*, 16, 1192-1203.

Wittenberg R. - 2006, *Invasive alien species in Switzerland. An inventory of alien species and their threat to biodiversity and economy in Switzerland*. Federal Office for the Environment, Bern.

Wooler A., Padgham D. et Arafat A. - 1974, Outbreaks and new records. Saudi Arabia. *Diaphorina citri* on citrus. *FAO Plant Protection Bulletin*, 22, 93-94.

Work T.T., Mc Cullough D.G., Cavey J.F. et Komsa R. - 2005, Arrival rate of non-indigenous insect species into the United States through foreign trade. *Biological Invasions*, 7, 323-332.

Yamanaka T., Tatsuki S. et Shimada M. - 2008, Adaptation to the new land or effect of global warming? An age-structured model for rapid voltinism change in an alien lepidopteran pest. *Journal of Animal Ecology*, 77, 585-596.

Roques A., Dangles Olivier, Gauthier Nathalie, Sarah J.L., Vayssières J.F., Vidal Claire.

Les bio-invasions d'insectes.

In : Sauvion N. (ed.), Calatayud Paul-André (ed.), Thiéry D. (ed.), Marion-Pol F. (ed.). Interactions insectes-plantes.

Marseille (FRA), Versailles : IRD, Quae, 2013, p. 33-56.

ISBN 978-2-7099-1746-9, 978-2-7592-2018-2