

QUESTION 1

Les invasions biologiques : un risque pour la biodiversité à l'échelle mondiale

Jean-Claude LEFEUVRE¹

¹ Muséum National d'Histoire Naturelle, ERT Biodiversité fonctionnelle et gestion des territoires, Campus de Beaulieu - Avenue du Général Leclerc - CS 74205, 35042 Rennes Cedex – Courriel : Jeanclaudelefeuvre@wanadoo.fr

Résumé

Les invasions biologiques sont considérées par de nombreux organismes internationaux, dont l'UICN, comme la deuxième cause d'appauvrissement de la biodiversité au niveau international, juste après la destruction des habitats. La prise de conscience de la gravité actuelle du problème a été d'autant plus longue à obtenir que depuis le début de la période climatique interglaciaire dans laquelle nous vivons, l'homme n'a eu cesse de véhiculer hors de leurs habitats d'origine des espèces végétales et animales et ce, malgré les « dégâts » occasionnés aux écosystèmes servant de lieu d'accueil.

Le transfert des organismes vivants par les hommes, une réalité ancienne

Transfert et domestication de plantes utiles

Lorsque les hommes du Néolithique du Moyen-Orient ont étendu leur champ d'action à partir du « croissant fertile » en imposant leur culture et leur savoir-faire vers le Nord de l'Europe, ils ont favorisé les premiers transferts d'espèces étrangères sur notre territoire. Les conséquences de cette néolithisation ont été terribles pour les écosystèmes autochtones : une déforestation aussi rude -même si elle a mis beaucoup plus de temps- que celle que subit actuellement l'Amazonie pour permettre l'invasion volontaire et dirigée de plantes cultivées, telles que le blé, l'orge ou l'avoine, avec une transformation concomitante importante des lambeaux d'écosystèmes forestiers persistants par le pâturage (droit de glandage pour les porcs ou de pacage pour les bovins, tels qu'ils existent encore dans certaines parties de la Corse).

On s'inquiète, à juste raison, du nombre d'espèces végétales et animales qui disparaissent chaque jour en Amazonie avant même, pour beaucoup d'entre elles, d'avoir été décrites. C'est oublier que ce type de mise en valeur qui substitue à la forêt primitive des paysages agricoles fait partie de la culture européenne. Malgré la disparition de nos grands herbivores sauvages (chevaux, aurochs, bisons), pour ne citer que la partie visible de l'iceberg, malgré donc la mise à mal de la diversité biologique autochtone, nous avons transféré cette stratégie de défrichage dans tous les continents soumis à notre convoitise, l'exemple le plus parlant de ce savoir-faire étant les États-Unis d'Amérique. Tous ces terrains conquis ont été des lieux privilégiés d'introduction d'espèces. L'histoire humaine est jalonnée de ces introductions de « bonnes espèces étrangères » destinées en principe à renforcer les ressources alimentaires d'une population mondiale en progression numérique constante. La Nouvelle-Calédonie nous fournit d'ailleurs un bel exemple de la généralité de cette liaison entre migrations humaines et introduction d'espèces : les premiers mélanésiens qui se seraient établis dans ces îles, il y a environ 35 000 ans, seraient responsables de l'introduction précoce d'espèces végétales à usage alimentaire, médicinal, voire symbolique (Bourret, 1979 ; Mac Kee, 1994) telles que les ignames, les bananes, les bambous, la canne à sucre, l'hibiscus, etc. Il est vrai que les arrivées d'espèces allochtones servant à l'alimentation, y compris des arbres producteurs de fruits tel le châtaignier véhiculé par les légions de César, ont été largement amplifiées en ce qui concerne les végétaux par la découverte au cours du temps de leur capacité à couvrir d'autres besoins. C'est ainsi que des plantes d'intérêt médicinal ont été introduites en Europe par des moines, tels les Bénédictins, pendant une période s'étendant de 1 000 à 1 500 ans après J.-C. Mais la découverte d'autres propriétés, telles que la production de fibres (chanvre, lin, coton, ...), de gommés (acacia ...), de latex (hévéa), sans compter le bois d'œuvre, la pâte à papier, l'énergie, etc., confortera l'idée que l'introduction d'espèces constitue un plus pour la nation qui les reçoit. Très vite, on oubliera d'ailleurs que ces plantes sont étrangères. Des pommes de terre péruviennes au blé noir de Mandchourie, du maïs et des haricots de Mésoamérique aux pommiers du Caucase ou au lin du Proche-Orient, quel agriculteur européen actuel penserait qu'elles viennent d'ailleurs ? Quel éleveur français

de dindes, de poules ou de pintades s'imagine encore que les premières viennent de Mésoamérique et du sud de l'Amérique du Nord, les secondes d'Indonésie et les troisièmes d'Afrique tropicale ? Dès lors que de telles implantations d'espèces « utiles » sont réussies, ces espèces sont considérées comme autochtones. Qui oserait dire actuellement que la pomme de terre -malgré les difficultés de Parmentier pour la faire admettre- ou le maïs signalé pour la première fois à Bayonne vers 1565-1570 sont des plantes étrangères ? Notre comportement va plus loin dans l'acceptation de ces « étrangères » dès lors qu'elles jouent un rôle primordial dans l'économie et la résolution de problèmes d'autosuffisance alimentaire (les affres de la famine constituant toujours un vrai cauchemar pour les humains). Malgré les milliers d'hectares de maïs se substituant année après année aux autres plantes cultivées depuis le Moyen-Âge, qui oserait classer cette espèce dans la catégorie des espèces envahissantes ? Qui envisagerait d'ailleurs de souligner que, comme beaucoup d'espèces introduites par la volonté des hommes, ces plantes se substituent parfois à des forêts -(d'arbres introduits, il est vrai) elles-mêmes installées en lieu et place de landes et marais (pour exemple, la forêt d'Aquitaine) ? Qui se permettrait de mettre en avant le fait que, comme un certain nombre d'espèces envahissantes, ces plantes sont à l'origine de dégâts environnementaux rarement évoqués : derrière la destruction des paysages construits au fil du temps, parfois sur des centaines d'années mais inadaptés à ce genre de cultures, se cache l'élimination ou la réduction de populations végétales ou animales caractéristiques des systèmes de polyculture-polyélevage. Se cachent également des atteintes aux systèmes aquatiques à cause des problèmes de ressources en eau que posent ces cultures tant sur le plan quantitatif (drainage, irrigation) que qualitatif (excès d'azote et de phosphore provenant des engrais minéraux et pesticides transférés des bassins versants vers les rivières).

Pour être juste, il faut considérer que la plupart des plantes « alimentaires » domestiques, « améliorées », peu nombreuses au demeurant (31 plantes référencées par la FAO comme importantes dont 3, le blé, le riz, le maïs, fournissent 41 % de l'alimentation végétale de la population humaine mondiale), sont des plantes qui restent sous contrôle : dès lors qu'on ne les cultive plus, elles peuvent disparaître.

Il s'agit d'ailleurs « d'invasions » à caractère tellement temporaire qu'il a fallu songer à conserver les variétés locales (ou cultivars primitifs) menacées par les nouvelles lignées de sélection. Elles représentent en effet le réservoir à long terme de la diversité génétique. Depuis le début de la sélection raisonnée au XIX^e siècle, des collections ont été constituées dans les jardins botaniques, puis dans les centres de recherche agronomique. Il faudra attendre les années 1960 pour que les chercheurs proposent la création de structures spéciales chargées de rassembler, d'entretenir, de décrire et de diffuser les collections de ressources génétiques (banques de gènes) pour les espèces domestiquées importantes.

Apologie de l'acclimatation ou plaidoyer pour l'acclimatation d'espèces étrangères

On conçoit dans un tel contexte que le besoin d'introduction destiné à renforcer le potentiel productif des nations ait toujours eu d'ardents défenseurs. Ceux-ci trouveront avec la multiplication des voyages d'exploration à partir du XVI^e siècle de nouveaux motifs de satisfaction : la découverte de nouveaux continents, dont les Amériques, révèle la prodigieuse diversité des flores exotiques, en particulier celle des

flores tropicales. Les jardins d'acclimatation vont voir le jour. Parmi eux, l'un des tout premiers, les Jardins du Roy créés en 1635, n'aura d'autre but que de faciliter les introductions d'espèces exotiques. La réussite de ces introductions par des savants tels que Bernard de Jussieu (1699-1777) a suscité l'admiration. Cette tradition sera maintenue lors de la transformation des Jardins du Roy en Muséum national d'histoire naturelle en 1793. Geoffroy Saint-Hilaire (1778-1844), zoologiste, créera à cette époque non seulement la ménagerie du Jardin des Plantes mais surtout la Société Impériale d'Acclimatation (qui ne se transformera en Société Nationale de Protection de la Nature qu'après la dernière guerre mondiale).

Sous les tropiques, les Européens constitueront des réseaux de jardins d'introductions, afin de mettre en valeur les régions dont ils avaient pris le contrôle. L'exemple le plus illustre est celui du Jardin des Pamplemousses, créé par Pierre Poivre à l'île Maurice en 1767. Ce type d'initiative va largement favoriser aux XVIII^e et XIX^e siècles un prodigieux brassage des flores tropicales.

Parallèlement, en Europe, on découvre les mérites des « belles étrangères ». L'engouement pour les plantes d'ornement bat son plein. Aristocrates du XVIII^e siècle puis riches bourgeois se lancent non seulement dans des collections thématiques mais aussi dans l'obtention de variétés horticoles. Il faut dire que cette mode des plantes ornementales est encouragée au plus haut sommet de l'État : l'impératrice Joséphine, passionnée de botanique, fait venir du monde entier des espèces destinées aux jardins d'agrément. C'est un peu plus tard, en 1855, que la notion de plantes envahissantes est évoquée par De Candolle mais surtout sous l'angle d'une extension d'aire pouvant aboutir au cosmopolitisme d'une espèce.

Comment s'étonner dès lors que cette envie « d'enrichir » le patrimoine naturel de notre pays trouve encore de larges échos dans l'opinion publique, relayés il est vrai par de talentueux paysagistes comme Gilles Clément, inventeur du « jardin en mouvement » ? Dans « Éloge des vagabondes ; herbes, arbres et fleurs à la conquête du monde », il prône la plus grande liberté, fustige les énergies qui se mobilisent contre « l'intolérable processus de l'évolution », s'oppose à une attitude conservatrice et considère « *la multiplicité des rencontres et la diversité des êtres comme autant de richesses ajoutées au territoire* ». « *J'observe la vie dans sa dynamique. Avec son taux ordinaire d'amoralité. Je ne juge pas mais prends parti en faveur des énergies susceptibles d'inventer des situations nouvelles. Au détriment du nombre. Diversité de configuration contre diversité des êtres. L'un n'interdit pas l'autre* ».

Il est vrai également que même des scientifiques comme Chauvet et Olivier, préoccupés par l'érosion de la biodiversité et par les moyens de remédier tant à la disparition des espèces sauvages qu'aux espèces domestiques, ne considèrent pas dans un ouvrage publié en 1993 à l'issue du sommet de la Terre à Rio de Janeiro (1992) (où sera signée la convention sur la biodiversité), « l'impact des espèces introduites » comme un réel problème. Ils partent du principe évoqué ci-dessus que « *lors de ses migrations, l'homme a toujours transporté avec lui, volontairement ou non, animaux et plantes qu'il a introduits dans les espaces qu'il colonisait* ». Ils considèrent que « *si elles ont été accentuées par les déplacements et facilitées par les moyens de transport modernes, les migrations d'espèces n'ont pas cessé depuis l'origine de la vie sur terre* ». Ils en concluent que « *ce n'est donc pas un phénomène récent, et il serait vain de chercher à s'en prémunir de façon absolue* ». Ce point de vue était partagé en 1995

par l'Académie des Sciences qui, dans le rapport n° 33 sur « Biodiversité et Environnement » précisait que « *la science biologique a mis en évidence deux phénomènes : les espèces apparaissent et s'éteignent au cours de l'évolution et ce renouvellement s'effectue au rythme de millions d'années. À une échelle de temps plus proche de la durée de la vie humaine, une espèce nouvellement introduite dans un écosystème peut en quelques générations éliminer une de celles qui y résidaient et assurer globalement les mêmes fonctions... Le monde biologique est l'objet d'une perpétuelle transformation. Figurer la biosphère dans son état actuel ou retourner aux situations passées ne sont que des utopies* ».

Un « vagabondage » mondial, et variable dans le temps, d'espèces d'origine diverse

Cette relative indifférence cache en réalité le manque de connaissances qui a prévalu longtemps dans les milieux scientifiques à propos de ce très vieux problème d'espèces envahissantes, qui dévoile ses inconvénients au fur et à mesure des changements qui affectent actuellement notre planète. On a déjà peine à croire au nombre d'espèces sauvages que l'homme a véhiculé depuis le début de la préhistoire, volontairement ou non, au cours de ses multiples migrations et voyages de découvertes. Certes, la littérature regorge de faits concernant souvent une ou quelques espèces, des faits souvent anecdotiques, rarement quantifiés et sans analyse d'impact : on sait, par exemple, que l'armée napoléonienne en transportant son fourrage et ses céréales est responsable involontaire de la propagation de nombreuses espèces messicoles. On peut aussi retrouver les dates des introductions pour de nombreuses plantes : on sait, par exemple, que l'ailanthe (*Ailanthus altissima*) a été envoyée en 1751 par le père d'Incarville sous forme de graines à Bernard de Jussieu, ou que la grande berce (*Heracleum mantegazzianum*) sera rapportée également sous forme de graines du Mont Elbrouz en Abkhazie par deux botanistes, E. Levier et S. Sommier. Semée et multipliée par l'horticulteur genevois H. Correvon sur les bords de la rivière Kliutch à 1 800 mètres d'altitude, elle se répand rapidement en Europe à partir du canton de Vaud.

Le cas de l'ailanthe est intéressant car cette plante, considérée comme ornementale, va très vite être utilisée en arbres d'alignement à cause de sa croissance très rapide. Cette « vagabonde » qui produit de nombreuses graines et surtout drageonne, devient très vite, en moins d'un siècle, un élément du paysage arboré européen (Clément, 2002) et ce, malgré certains désagréments tels que l'odeur désagréable de son feuillage lorsqu'il est froissé, un bois cassant sans valeur, un pouvoir allergisant de sa sève et un nectar qui communique une odeur d'urine de chat au miel. Le succès grandissant de cet arbre à la fin du XIX^e siècle tient au fait de son changement de statut : de plante ornementale elle devient plante utilitaire. Elle est en effet la plante hôte des chenilles du papillon *Samia (Attacus) cynthia*. Les cocons de celui-ci étaient renommés en Chine pour la production d'une fibre textile, l'ailantine. Lors de la catastrophe de la maladie des vers à soie, la pébrine, qui ruine l'industrie de la soie cévenole, on plante abondamment l'ailanthe dans les Cévennes en espérant trouver un substitut à la soie du bombyx du mûrier. Hélas, la soie du samia ne connaît pas le succès escompté. Il ne reste dans le paysage cévenol, comme trace de la richesse passée due aux magnaneries, que quelques mûriers et des boisements d'ailanthes le long des routes, concurrençant une autre étrangère, le pseudo-acacia ou robinier d'Amérique, dont la vitesse de propagation est comparable à celle des ailanthes.

On ne peut malheureusement pas être aussi précis sur les 440 (Vitousek et *al.*, 1996) ou 479 (Weber, 1979) espèces vasculaires naturalisées en France dont 300 exotiques, « *s'établissant de manière permanente dans de nombreuses stations, éliminant toute forme de concurrence* », seraient considérées comme envahissantes (Allain, 2000). Ces chiffres eux-même ont besoin d'être revus si l'on considère des travaux comme ceux de Planty-Tabacchi (1993) qui ne recense pas moins de 420 espèces végétales étrangères sur environ 1400 espèces que comporte la flore des zones rivulaires de la Garonne et de l'Adour ainsi que de leurs affluents. Planty-Tabacchi (1993) précise que près de 19 % de ces plantes ont été introduites avant 1500 contre 73 % après (pour 8 %, la date d'introduction reste indéterminée). Dans cette étude, 2 périodes se distinguent avant 1500 : l'Antiquité, avec 8,6 % d'espèces introduites, et le bas Moyen-Âge (1 000 à 1 500 ans après J.-C.), avec 7,8 %. Du XVI^e siècle à nos jours, les introductions ont été plus nombreuses. Près de 40 % ont été introduites entre 1750 et 1900. Fait notable, en contradiction avec l'idée d'une augmentation sans précédent du nombre des espèces introduites au cours du XX^e siècle sur ces rivières, seulement 6,9 % ont été introduites après 1900. Parmi les éléments à prendre en compte, il faut souligner la relation entre les époques majeures d'introduction et les aires d'origine :

- pour les espèces originaires d'Europe et de la région méditerranéenne, l'Antiquité et le bas Moyen-Âge ;
- pour les plantes d'origine eurasiatique et moyen-orientale, l'Antiquité et la période 1750-1800 ;
- pour les introductions en provenance d'Afrique, la fin du XVIII^e et le début du XIX^e siècles ;
- pour celles provenant d'Australie, exclusivement le début du XIX^e siècle ;
- pour les espèces asiatiques, le bas Moyen-Âge et le XIX^e siècle ;
- pour les espèces d'Amérique du Nord, le XVII^e mais surtout la période 1750-1900 ;
- pour les espèces originaires d'Amérique centrale et du Sud, le XVI^e siècle mais aussi surtout la période 1750-1900.

Des espèces introduites « nuisibles »

En réalité, on ne peut pas dire que les scientifiques avaient négligé de s'intéresser aux espèces envahissantes. En effet, avec le développement de l'agriculture, très vite est apparue la notion de plantes nuisibles, de mauvaises herbes, ou les « weeds » et les « pests » des auteurs anglais. Ces espèces concurrençant les espèces cultivées dès que la vigilance de l'homme est prise en défaut, il a fallu s'organiser pour lutter contre les plantes adventices qui ne sont pas toutes des plantes étrangères mais qui sont potentiellement exportables car faisant partie du cortège des plantes cultivées (voir plus haut les plantes messicoles exportées par les armées napoléoniennes). De plus, de nombreux mollusques et insectes venus d'ailleurs ont causé des dégâts importants et il a fallu développer une véritable guerre contre les « ravageurs des cultures ». De multiples ouvrages ont vu le jour concernant la protection des cultures contre des plantes adventices introduites ou, surtout, des insectes. Il est vrai que le problème du phylloxera est encore présent dans tous les esprits. C'était la première fois que l'introduction en Europe d'un insecte venu d'un autre pays (les USA), et surtout d'un autre continent,

frappait aussi durement tout un pan de l'économie agricole, ruinant notamment le vignoble français. Comme le fait remarquer Simberloff (1986), les insectes introduits n'attirent l'attention du public que lorsqu'ils deviennent des ravageurs. Ils n'intéressent les États que lorsqu'ils entraînent des surcoûts importants. Ainsi Pimentel (1993) estimait que les insectes allochtones étaient responsables chaque année de 13 milliards de dollars de dégâts aux cultures, sans compter la somme de 1,2 milliard de dollars consacrée aux pesticides pour lutter contre eux. Ils peuvent même jouer un rôle « politique », y compris au niveau politique international : Simberloff rapporte que le ministre de l'Agriculture du 3^{ème} Reich, avant la dernière guerre mondiale, accusa les Anglais d'avoir dispersé des larves de doryphores par voie aérienne sur les zones les plus importantes de cultures de pommes de terre d'Allemagne. Au moment de la guerre froide, l'Angleterre est à nouveau accusée d'avoir utilisé ce procédé contre l'Europe de l'Est, la presse russe nommant les doryphores « les ambassadeurs à 6 pattes de Wall Street ».

Malgré ces anecdotes qui ont mis quelques espèces envahissantes d'insectes sous les feux de l'actualité à différentes époques, il faut relativiser la connaissance que nous pouvons avoir de ce groupe. Arnett estimait, en 1983, le nombre d'espèces d'insectes à 1 111 225 à un moment où, sur la base des travaux d'Erwin (1982) sur la richesse en coléoptères « et autres espèces d'arthropodes » de la forêt tropicale, on envisageait que les insectes pouvaient compter entre 2 500 000 et 30 000 000 d'espèces. Pour Simberloff (1986), l'ampleur de cette incertitude explique l'indigence des informations sur les espèces introduites. Seules les espèces devenues envahissantes et provoquant des dégâts font l'objet de recherches approfondies. Pourtant, lorsque la documentation existe, elle est pleine d'enseignement. C'est ainsi que Sailer (1983) a pu montrer la provenance des insectes introduits dans 48 États contigus des USA : environ 66 % proviennent de la région Paléarctique ouest -ce qui montre le rôle des « colonisateurs humains » dans les introductions d'espèces- alors que seulement 14 % proviennent de Mésoamérique et d'Amérique du Sud, sources pourtant d'une diversité biologique très importante. Il est évident que de telles informations sont pourtant nécessaires à ceux qui ont choisi de lutter contre les ravageurs de culture en utilisant soit leurs prédateurs, soit leurs parasites habituels dans leur pays d'origine. C'est en effet l'un des mérites de l'agronomie d'avoir su développer la lutte biologique, ouvrant ainsi la voie à tout un pan de recherches sur les modalités de contrôle des espèces envahissantes lorsqu'elles sont fortement implantées, en prenant toutefois les précautions nécessaires pour que l'organisme « introduit » (pour lutter contre une espèce envahissante) ne se trompe pas de cible et ne provoque pas d'autres dégâts collatéraux, comme cela a été observé récemment en Belgique lors de l'introduction d'une coccinelle.

Cette coccinelle d'origine asiatique, *Harmonia axyridis*, a été volontairement importée en Belgique dans les environs de Grund en 2001. À la fin de 2004, elle semble avoir colonisé toute la Belgique, sauf le Sud. Entrant en compétition avec les espèces indigènes pour la nourriture et l'espace, elle est capable de se nourrir de leurs larves. Elle peut de plus provoquer des nuisances en s'agrégant par milliers dans les maisons pour passer l'hiver. Enfin, elle a l'habitude de se nourrir de fruits abîmés en fin de saison : aux USA, les coccinelles récoltées avec le raisin lors des vendanges produisent des substances toxiques qui modifient le goût du vin (San Martin et al., 2005).

C'est également grâce aux recherches effectuées dans le secteur agronomique qu'est née l'idée d'une stratégie de lutte contre les invasions biologiques, avec en particulier, la proposition en 1952 de la Convention internationale sur la protection des végétaux (*the International Plant Protection Convention*, IPPC). Signée par 111 pays, cette convention a pour objectif « *de proposer des actions sûres et efficaces pour prévenir la diffusion et l'introduction de pestes nuisibles aux plantes et aux produits végétaux, et de promouvoir les mesures appropriées pour leur contrôle* ». La convention définit le terme de « peste » de la façon suivante : « *toute espèce, lignée ou biotype de plantes, d'animaux ou d'agents pathogènes dommageables aux plantes et aux produits végétaux* ».

Un autre regard sur les espèces introduites

Le renversement de tendance

Hormis donc le secteur agronomique et les avancées obtenues dans la protection des végétaux utilitaires d'intérêt économique, il existait il y a encore moins de vingt ans (et même dix si l'on se réfère à l'Académie des Sciences en France) une forte proportion de scientifiques qui paraissaient relativement indifférents au problème des espèces envahissantes. Le Conseil de l'Europe lui-même reconnaissait que « *la nécessité de prévenir l'introduction d'espèces ou de races exotiques d'animaux et de plantes continue dans de nombreux pays à se heurter à l'indifférence des pouvoirs publics et de la population* (de Klemm, 1996) ». Comment et pourquoi a-t-on pu assister à un revirement tel que, partout dans le monde, de plus en plus de chercheurs se penchent sur l'impact des organismes introduits ? Pourquoi de grandes organisations internationales comme l'UICN en arrivent-elles à poser la question :

“Why the problem of invasive alien species requires an urgent response ?”

Les réponses à une telle question sont nombreuses, elles relèvent aussi bien d'une attitude éthique que d'analyses scientifiques ou économiques mais concernent, qu'on le veuille ou non, l'avenir d'une planète et d'un patrimoine naturel que nous léguerons aux générations futures.

Tout le monde s'accorde pour reconnaître que l'augmentation des moyens de transport et la rapidité des communications entre pays et continents, en favorisant largement « la libre » circulation des hommes et des biens, a conduit à augmenter au cours du XX^e siècle la capacité de diffusion des espèces, leur introduction volontaire ou non dans une multitude de pays qui, au cours des siècles précédents, n'avaient que peu ou pas d'échanges avec le reste du monde. L'économie de marché, en développant un marché mondial et global, n'a fait que renforcer les échanges de produits d'origine végétale ou animale : si les barrières douanières résistent encore entre les grands blocs qui veulent s'assurer la suprématie des marchés, beaucoup de barrières biogéographiques se sont abolies sans parfois qu'on y prenne garde ou qu'on s'en aperçoive.

Par exemple, il aura fallu plusieurs décennies et une augmentation sans précédent des problèmes de santé, entraînant des interdictions de commercialisation de certains produits de la mer tels les mollusques, pour s'apercevoir de la diffusion mondiale de nombreuses micro-algues toxiques. Cette propagation était liée, en partie, au remplacement des ballasts de pierre et de gravier des navires en bois par des compartiments remplis de liquide des navires en acier, ce qui permettait des transferts d'un continent à l'autre et des introductions d'espèces indésirables lors des déballastages. Il est vrai que, dans le même temps, les échanges de mollusques entre les continents ne faisaient que renforcer ce processus d'espèces envahissantes. Il suffit, en effet, de se référer à la maladie de l'huître plate (*Ostrea*) en France et son remplacement par des huîtres « portugaises », puis « japonaises », pour comprendre que l'on a multiplié les occasions d'introductions au cours de ce siècle. À tel point, en ce qui concerne les introductions d'espèces étrangères par des mollusques eux-mêmes introduits, que l'on a baptisé l'étang de Thau « le jardin d'acclimatation de la Méditerranée ».

Si d'aucun considère que la Terre est devenue un grand village, on peut penser que la mondialisation faisant fi des océans, en rapprochant artificiellement les continents, pourrait, si l'on n'y prend garde, recréer une Pangée factice, presque plus favorable à la diffusion des espèces que celle d'il y a 250 millions d'années car des moyens de transport, tels que les transports aériens et terrestres, « éliminent » les barrières physiques que peuvent constituer les chaînes de montagnes.

Il est difficile d'envisager que les mêmes personnes soient capables de vitupérer contre une banalisation de la planète vue à travers le regard qu'elles portent sur l'architecture des grandes métropoles « envahies par les gratte-ciel au point qu'il est difficile de différencier certains quartiers de Sydney de ceux de Sao Paulo ou de New York » et, dans le même temps, s'extasier devant les milliers d'hectares de zones humides du Canada et des États-unis envahis par la salicaire de nos fossés européens, mettant à mal la diversité biologique américaine.

Alors doit-on continuer à faire l'éloge de ces étrangères souvent belles ? La banalisation de la planète, l'homogénéisation des différents milieux est-elle acceptable ? Doit-on admettre la disparition d'espèces qui ont réussi depuis quelques millénaires à se maintenir, malgré l'évolution de leurs habitats sous l'emprise des activités humaines, et qui risquent de ne pas résister à la concurrence de leurs consœurs imposées par les hommes ? Découvrir des chardonnerets ou des pinsons des arbres à Perth en Australie, en lieu et place des perruches, ou découvrir des vols d'étourneaux européens ou des moineaux « parisiens » aux États-Unis, fait-il partie de ce que nous souhaitons ? Doit-on laisser certains « jardiniers du dimanche » faire la promotion dans des émissions de radio hebdomadaires de nouvelles espèces exotiques introduites en France sans grand contrôle et dans le même temps dépenser des centaines de milliers d'euros pour l'éradication des jussies (*Ludwigia peploides* et *L. grandiflora*) en vente libre dans toutes les jardinerie ? Doit-on maintenir en réserve naturelle nationale les Marais d'Orx envahis par ces dernières espèces ou proposer les Marais du Viguié en Camargue comme espace protégé quand on voit des ragondins d'Amérique du Sud « naviguer » dans des chenaux envahis de jussies, provenant du Pérou et de l'Uruguay, drainant d'anciennes rizières transformées en prairies broutées par des chevaux camarguais qui y consomment une espèce de *Paspalum*, graminée tropicale ?

Cette banalisation de la planète Terre, cette homogénéisation possible, sont accélérées par une évolution des comportements humains qui favorisent la multiplication des échanges entre les pays et les continents. Parmi eux, on peut citer l'abolition de la saisonnalité des ventes de fruits et légumes : vouloir consommer des fraises, des cerises, des melons ou des haricots verts à Noël implique à la fois des introductions d'espèces domestiques dans des pays situés sous des latitudes différentes et, en retour, des transferts de produits végétaux intercontinentaux entre nouveaux lieux de production et consommation, pouvant favoriser l'introduction de parasites et « ravageurs » de culture. Parallèlement, et porteur de davantage de risques, l'engouement constant pour les belles étrangères s'est traduit par des échanges de plantes sauvages ou ornementales domestiquées, sous forme de graines, de propagules ou de plantes entières entre continents. En terme de diversité, on conçoit que le nombre d'espèces concernées soit sans commune mesure avec les espèces dites utilitaires. Si la nielle des blés (*Agrostemma githago*), supposée originaire d'Anatolie, n'a cessé d'accompagner les céréales partout où on les cultive, c'est-à-dire à peu près dans le monde entier (Clément, 2002), si le doryphore aux larves folivores a accompagné la pomme de terre lors de son transfert d'Amérique en Europe, si le phylloxera des racines de vignes américaines a franchi l'Atlantique avec sa plante hôte, on comprend l'importance des risques que font courir les transferts souvent peu, ou pas, contrôlés de plantes ornementales entières. Elles peuvent, en effet, être des vecteurs d'introductions « réussies » de champignons, de parasites, de virus, de bactéries pathogènes, d'arthropodes épi- ou hypogés dont certains sont susceptibles de s'adapter aux plantes indigènes (voisines ou non) du pays récepteur.

De la définition des espèces envahissantes aux conséquences de leur extension

Heureusement, toute espèce importée, volontairement ou non dans un pays, ne se transforme pas toujours en espèce introduite réellement, c'est-à-dire présente de manière au moins fugace à l'état sauvage. Quant aux espèces introduites, elles peuvent rester cantonnées là où elles ont été implantées. Elles ne sont considérées comme espèces naturalisées que lorsqu'elles s'étendent naturellement hors du point d'implantation. Parmi les espèces naturalisées, sont considérées comme espèces envahissantes, celles qui par leur prolifération dans des milieux naturels ou modifiés y produisent des changements significatifs de composition, de structure et/ou de fonctionnement des écosystèmes (Cronk et Fuller, 1995).

Williamson et Fitter (1996), se basant sur de nombreux exemples, montrent qu'en général, sur 1000 espèces importées, 100 peuvent être considérées comme introduites, 10 sont réellement naturalisées et une seule deviendra envahissante (règle des 3 x 10). L'exemple de la Grande-Bretagne qu'il donne montre que, malgré cette réduction drastique entre espèces importées et espèces réellement envahissantes, on ne peut négliger un tel phénomène : 12 000 importées deviennent 1 600 introduites qui donneront 200 naturalisées dont 39 seront envahissantes. Le succès des invasions dépend, entre autre, des traits d'histoire de vie caractérisant les envahisseurs. Parmi eux, Baker (1974) inclut pour les plantes leur capacité à se reproduire par voie sexuée et asexuée, une croissance rapide, avec un temps court entre germination et maturité sexuelle et, enfin, une capacité d'adaptation remarquable à des environnements contraignants (par la plasticité phénotypique permettant de répondre au stress) ou

hétérogènes. Malheureusement, peu de données empiriques existent pour soutenir ou réfuter la liste des caractéristiques qui font d'une espèce une envahissante performante (Thebaud et *al.*, 1996). Si, à la suite des travaux d'Elton (1958), l'idée que plus une communauté végétale est riche moins elle a de risque d'être envahie, a trop facilement été adoptée, selon Rejmanek (1989), il semble néanmoins que les milieux les plus sensibles aux invasions par des végétaux étrangers sont généralement :

- 1) fortement perturbés ;
- 2) pauvres en ressources trophiques ;
- 3) pauvres en réserves de propagules (Crawley, 1987).

Si les perturbations semblent unanimement admises comme favorisant les invasions par des végétaux (Hobbs et Huenneke, 1992), le débat sur la liaison entre diversité écologique du milieu récepteur et « invasibilité » n'est toujours pas clos, certains considérant que cette relation peut être soit négative, soit positive (Prieur-Richard et Lavorel, 2000). Ces ébauches d'explication sur la vulnérabilité des systèmes aux invasions biologiques conduisent néanmoins à poser la question suivante : doit-on admettre qu'après avoir créé les conditions les plus favorables à la transformation¹ d'espèces introduites en espèces envahissantes nous acceptons aussi les changements climatiques que nous avons induits, comme éléments facilitant le remplacement de la flore et de la faune locales par des espèces venues d'ailleurs ?

Le domaine couvert par les invasions biologiques est en effet global et le coût de ces invasions est énorme, tant au niveau environnemental qu'économique (Mc Neely et *al.*, 2001). Les espèces étrangères envahissantes se sont étendues ou ont affecté virtuellement chaque type d'écosystème du globe. Elles ont contribué à des centaines d'extinctions d'autres espèces, spécialement en condition d'insularité. Sur le plan économique, si l'on tient compte de l'ensemble des secteurs d'activités qui pâtissent de ces invasions biologiques, tels que l'agriculture (avec les ravageurs de culture ou les parasites, par exemple), la pêche et la conchyliculture (avec les micro-algues toxiques notamment, interdisant la mise sur le marché de certains produits), le tourisme (avec, par exemple, les marées vertes), la santé humaine (avec les micro-organismes pathogènes ou la libération de toxines), les transports par voies d'eau (avec la jacinthe) pour ne citer que quelques cas, on arrive à des dépenses énormes. La simple invasion des ruchers par l'acarier *Varroa* a un coût estimé pour la Nouvelle-Zélande de 267 à 602 millions de dollars US. Pour Pimentel et ses collaborateurs (2005) qui ont tenté d'agrégier les coûts économiques de tous les dégâts occasionnés par les espèces étrangères et le coût de leur contrôle dans un pays donné, on arrive à des dépenses annuelles estimées à 120 milliards par an, seulement pour les USA. Ces chiffres récents permettent de comprendre comment, peu à peu, la communauté scientifique a pu être mobilisée pour tenter de répondre aux multiples questions posées par l'accroissement du nombre d'espèces envahissantes se développant à l'échelon de la planète, soumise à des changements globaux.

¹ Transformation grâce aux perturbations infligées à nos espèces autochtones et surtout à nos écosystèmes appauvris ou trop enrichis : la dissémination des espèces n'est pas seulement facilitée par l'agitation humaine, elle est étroitement liée à l'altération qualitative du milieu (Clément, 2002)

Certes, quelques écologistes s'étaient préoccupés de ce problème au milieu du XX^e siècle, comme Elton (1958) publiant « *The ecology of invasions by animals and plants* ». Mais il faut réellement attendre 1982 pour voir se développer, à l'initiative du *Scientific Committee on Problems of the Environment* (SCOPE), dépendant de l'ICSU, un programme international. Accepté lors de son assemblée générale d'Ottawa, il aura pour titre « l'Écologie des invasions biologiques » (*Ecology of Biological Invasions*). L'un des premiers ouvrages conventionnels de ce programme, édité par Groves et Burdon (1986), est consacré à l'Australie dont le nombre d'espèces introduites et naturalisées dans au moins 4 États (South Australia, Victoria, New South Wales et Queensland) a augmenté de manière linéaire au cours du temps. Depuis l'arrivée des Européens en 1788, le processus d'invasion a continué à la vitesse de 4 à 6 nouvelles introductions par an (Specht, 1981). Un autre volume issu du même programme est publié la même année par Baker et ses collaborateurs (1986) : il développe le problème des espèces envahissantes en Amérique du Nord et à Hawaï où l'on estime que, sur les 2 690 espèces végétales de cette île, 946 sont des espèces introduites. Environ 800 espèces indigènes sont en danger et l'on pense que 200 espèces endémiques pourraient avoir disparu à cause des espèces étrangères (Vitousek, 1988). Le volume traitant de l'Afrique du Sud est également produit en 1986 par Mc Donald, Kruger et Ferrar. Celui concernant l'Europe et le bassin méditerranéen, édité par di Castri, Hansen et Debussche, ne paraîtra qu'en 1990. Quant à l'ouvrage concernant les Tropiques, édité par Ramakrishnan, il sort en 1991. Entre temps, une synthèse de l'ensemble du programme, intitulée « *Biological invasion, a global perspective* » paraîtra en 1989, éditée par Drake, Mooney, di Castri, Groves, Kruger, Rejmanek et Williamson.

Des espèces envahissantes posant problème dans différentes parties du monde

Grâce à tous ces travaux, la littérature regorge maintenant d'exemples destinés à frapper l'opinion publique et à expliciter en quoi les espèces introduites peuvent poser d'évidents problèmes à la flore et à la faune autochtones. Parmi ces exemples, on peut trouver pêle-mêle aussi bien des animaux que des végétaux. Parmi les plus cités, figure l'exemple du lapin dont 12 couples furent introduits en 1859 en Australie. À la fin du XIX^e siècle, leur nombre était estimé à 900 millions. Ils ont été la cause de la destruction de nombreux biotopes, de l'extension de l'érosion des terres par destruction de la végétation, de l'extinction de certains marsupiaux, tels les « bandicoots ».

Il est vrai que le lapin ne constitue en Australie qu'une introduction « réussie » parmi d'autres allant d'espèces sauvages, tel le renard, aux espèces domestiques « marronnées », telles que l'âne, le dromadaire ou même les chevaux, qu'il faut périodiquement abattre d'une manière qui rappelle plus la guerre que la chasse.

L'étourneau figure aussi en bonne place. On sait que 60 individus furent lâchés dans Central Park (New York) en 1890. En 1918, sept États étaient touchés par cette invasion. Depuis 1962, l'espèce est présente sur tout le territoire des USA.

Les opuntias font également partie des espèces végétales envahissantes souvent citées. Parmi eux figure *Opuntia ficus indica* qui fut importé en Europe dès les premiers

voyages de Christophe Colomb et qui, après l'Espagne, gagna l'Afrique du Nord. En 1776, Thierry de Ménouville découvre à la Havane une recette de teinture rouge-carmin obtenue à partir de la cochenille *Coccus cacti* inféodée à cet opuntia. Devenue utilitaire, une nouvelle vague d'extension partie des Canaries permettra à cette plante d'étendre son aire. Actuellement, on trouve des opuntias dans toutes les régions subtropicales du globe. Introduites au Queensland (Australie) à la fin du XIX^e siècle, deux espèces, *Opuntia inermis* et *O. stricta*, couvraient 24 millions d'hectares en 1920.

Parmi les plantes dont l'extension mondiale en domaine tropical et subtropical défraya la chronique, on trouve en milieu terrestre *Lantana camara*, issue de Mésoamérique. Elle est considérée par Bromilow comme l'une des dix plus inquiétantes plantes envahissantes dans le monde. Elle est l'hôte privilégié des territoires perturbés secondarisés (Arbonnier, 2000). En milieu aquatique, c'est la jacinthe d'eau qui est la plus souvent évoquée. Elle ne comprend pas moins de 7 espèces dont *Eichhornia crassipes*, la plus connue. Son invasion a bouleversé le fonctionnement de rivières, de canaux, de retenues, de lacs, tant en Afrique qu'en Asie du Sud-Est. Elle est maintenant présente dans 50 pays et sur les 5 continents. Elle a envahi, en Afrique de l'Est, le lac Victoria et a donné lieu à un documentaire intitulé « Le cauchemar de Darwin » suite à une autre invasion, la perche du Nil, introduite en 1950. Pendant quelques décennies, ce poisson prédateur est resté à un niveau de population très bas puis, dans les dix dernières années, il a explosé sur le plan démographique, provoquant l'extinction de près de 200 espèces sur les 400 endémiques de *Cichlidae* que comptait le lac (Lodge, 2001). La taille importe peu : *Pseudorasbora parva*, poisson en provenance de Corée, plus petit qu'une ablette, est en train de s'étendre en Europe et est capable de supplanter en quelques années les espèces dominantes de *Cyprinidae* des eaux douces, courantes ou stagnantes. Ce poisson fait courir des dangers importants à la faune piscicole puisqu'il est l'hôte de parasites, tels que le trématode ubiquiste *Clinostomum complanatum*, qui l'infestent à l'état de métacercaire et dont les hôtes définitifs sont souvent des hérons (*Ardea cinerea*, *Nycticorax nycticorax*) et différentes espèces d'aigrettes (*Egretta garzetta* ou *E. alba*).

Bien d'autres espèces aquatiques sont devenues des « envahisseurs » qui posent problème :

- en eau douce, le mollusque *Dreissena polymorpha* (sans doute originaire de la Mer Noire et de la Caspienne) qui a conquis le Nord et le Nord Ouest de l'Europe et, en 1985, a envahi les grands lacs aux USA avant de gagner le Mississipi, influence profondément le fonctionnement de nombreux écosystèmes aquatiques (certains substrats rocheux des grands lacs sont recouverts par plus de 10 000 individus par mètre carré) ;
- en milieu marin, un autre mollusque, *Crepidula fornicata*, introduit en Europe notamment dans les années 1970 avec *Crassostrea gigas*, modifie lui aussi de grandes étendues dans les eaux peu profondes de certaines baies, telle la baie de Saint Brieuc (France) où le tonnage a été évalué à 250 000 (Goulletquer et al., 2002).

Les îles ont largement fait les frais des introductions de plantes étrangères. Dans celles qui posent problème, on trouve l'ajonc européen, *Ulex europaeus*. Importé au

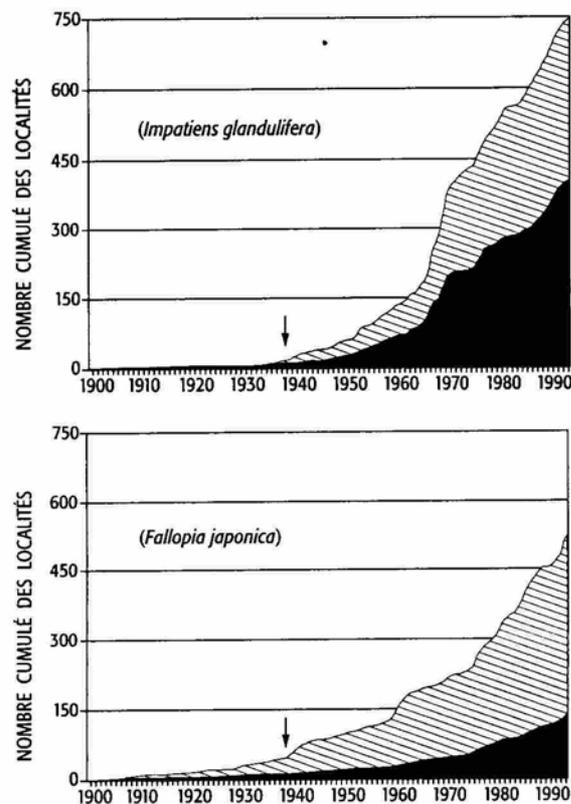
XVIII^e siècle par les Anglais en Nouvelle-Zélande, pour créer des haies autour des champs, l'espèce couvre maintenant une importante surface, notamment dans l'île du Sud et semble difficile à éradiquer. Les Bretons n'ont pas fait mieux en introduisant cette espèce sur l'île de la Réunion, croyant bien faire : cultivé, l'ajonc était baptisé au début du XX^e siècle le « fourrage d'or ». Depuis, les ajoncs se développent sur le haut des pentes, occupant notamment le terrain des *Philippia* après incendie. Toujours à la Réunion, *Rubus molucensis*, baptisée « la vigne marron », s'est répandue dans toute l'île jusqu'à 2 600 mètres, menaçant en particulier la régénération de la forêt de Bellouve peuplée d'un arbre endémique, le tamarin *Acacia heterophylla*.

À Tahiti, l'extension de *Miconia calvescens* menace les peuplements d'arbres situés au dessous de 1 500 mètres.

Cette liste « à la Prévert » n'a d'autre intérêt que de montrer qu'en moins de vingt ans, un nouveau problème touchant au fonctionnement de la planète et à la préservation de notre patrimoine est en train d'apparaître et qu'on n'a pas suffisamment pris conscience à temps des menaces qu'il peut générer.

Parallèlement, le nouveau regard porté par les scientifiques dévoile la complexité des problèmes à résoudre. C'est ainsi que Pysek et Prach (1995), comparant les traits d'histoire de vie de 4 espèces envahissantes en zones alluviales européennes (*Impatiens glandulifera*, *Heracleum mantegazzianum*, *Fallopia japonica* et *F. sachalensis*), montrent que ces plantes se différencient les unes des autres par leurs types, leur mode de régénération, leur mode de dissémination. Elles ont simplement en commun leur caractère rudéral (occupation des milieux perturbés) et leur stratégie de compétition. L'élément le plus original des travaux de ces 2 chercheurs réside dans le fait qu'étudiant la dynamique d'invasion de ces 4 espèces en République tchèque, ils ont mis en évidence une phase de latence (*lag phase*) depuis leurs introductions au cours du XIX^e siècle jusque dans les années 1940, au cours de laquelle les populations de ces espèces restent très restreintes, suivie d'une phase de croissance exponentielle du nombre de localités (phase envahissante) pendant les cinquante dernières années, avec diversification des habitats « contaminés ». Cet exemple souligne que, derrière la notion de plantes introduites, peut se cacher des capacités insoupçonnées de transformation de plantes naturalisées en plantes envahissantes (Figure 1).

Figure 1 : Courbes d'invasion de 2 espèces introduites en République tchèque, devenues invasives après un « temps de latence » de près de 40 ans (Pysek et Prach,1993)



En ordonnées : nombre cumulé de localités connues : en noir, celles de zone alluviale, en hachuré, d'autres habitats.

Parmi les autres faits qui ont affiné la réflexion sur les précautions à prendre en cas d'introduction, le cas de l'érismaire de la Jamaïque, *Oxyura jamaicensis*, est assez exemplaire. Introduits au *Wildfowl Trust* de Slimbridge, ils se sont échappés à partir de 1952. Sir Peter Scott a reconnu très tôt sa responsabilité dans l'introduction de cette espèce en Europe, tout en soulignant qu'il s'agissait d'un fait inoffensif. Nous savons maintenant que cette apparence était trompeuse puisqu'une espèce européenne voisine, l'érismaire à tête blanche (*O. leucocephala*), dont l'état de conservation était déjà précaire, est maintenant directement menacée par l'espèce introduite qui s'hybride avec elle (Dubois et Perennou, 1997). Si les Européens ont bénéficié et bénéficient encore d'exportations indéniables en provenance des Amériques (du rat musqué du Nord, *Ondatra zibethica*, au ragondin du Sud, *Myocastor coypus*, ou à l'écureuil de Caroline, *Sciurus carolinensis* ; du *Phylloxera* au doryphore ; de la *Spartina alterniflora* aux jussies et au myriophylle du Brésil, sans compter les écrevisses rouges de Louisiane, *Procambarus limosus*, les poissons-chats, *Ictalurus melas* et *I. nebulosus*, la grenouille-taureau, *Rana casteibeina*, ou le tout nouveau venu, l'insecte coléoptère *Diabrotica virgifera*, ravageur du maïs, etc.), l'Europe le leur rend bien, notamment avec les plantes des zones humides : des centaines d'hectares de marais de Louisiane sont désormais couverts par l'hybride de *Typha latifolia* x *Typha angustifolia*, venu d'Europe ; il en est de même de nombreux marais saumâtres ou salés envahis par l'hybride européen et américain du roseau (*Phragmites australis*). De nombreuses zones humides sont également couvertes de *Phalaris arundacea*. Mais *Lythrum salicaria*, notre salicaire

introduite volontairement comme plante horticole, médicinale et mellifère en Amérique du Nord par des colons dès la fin du XVIII^e siècle, connaît depuis une cinquantaine d'années une dynamique envahissante très forte dans toute la zone tempérée océanique. Elle représente vraisemblablement l'espèce végétale actuellement la plus envahissante dans les zones humides de l'Amérique du Nord, sa vitesse d'extension étant estimée à 115 000 ha / an (Malecki et al., 1993). Les recherches menées sur cette plante, qui peut atteindre 2 voire 3 mètres en Amérique contre 1,2 à 2 mètres en France et dont la biomasse est plus grande dans les pays « conquis » que dans les habitats d'origine (Blossy et Notzold, 1995), semblent indiquer que la compétitivité des populations envahissantes serait directement liée à l'absence de consommateurs ou de pathogènes - ce qui toutefois reste à démontrer, d'après Thebaud et Simberloff (2001). Si cette hypothèse doit être regardée comme intéressante, car elle semble se vérifier chez de nombreuses espèces végétales envahissantes telles que *Solidago gigantea* dans son aire d'introduction en Europe (Jakobs et al., 2004), la salicaire fait courir d'autres risques que celui de réduire globalement la biomasse de 44 plantes indigènes ou même, dans certains cas, de remplacer la flore diversifiée des zones humides américaines par un peuplement quasi-monospécifique. Des recherches récentes viennent en effet de montrer que les composés phénoliques relargués par les feuilles en décomposition de cette plante seraient responsables de la mortalité de têtards, pouvant atteindre jusqu'à 50 % du peuplement larvaire d'amphibiens, toutes espèces confondues (Chapin et Brown, 2003). Quand on connaît l'état des populations d'amphibiens de par le monde, on peut mieux comprendre pourquoi une espèce végétale étrangère introduite peut provoquer bien d'autres dégâts que ceux qu'elle peut occasionner en entrant en compétition avec la flore locale. Le coût des dommages que cause cette espèce introduite, établie dans 48 États, et des opérations de contrôle la concernant est estimé à 45 millions de dollars par an.

Le cas de l'invasion de l'algue *Caulerpa taxifolia* en mer Méditerranée est intéressant à plus d'un titre, non à cause de la polémique suscitée (bien que d'aucun pense que l'obligation d'organiser un colloque à l'Académie des Sciences en 1997 a beaucoup fait auprès des scientifiques pour considérer que les espèces envahissantes posaient un réel problème), mais à cause de plusieurs faits. Parmi ceux-ci, il y a la rapidité de colonisation de cette algue analogue à celle d'une autre algue (*Ulva sp.*) sur les côtes bretonnes. En ce qui concerne cette dernière, on ne sait pas encore s'il s'agit d'une anthropophyte (espèce introduite) ou d'une apophyte (espèce indigène favorisée par l'homme), pour reprendre les définitions de Quezel et al. (1990). Il se pourrait qu'il s'agisse bien d'une espèce autochtone qui a explosé sur le plan démographique (en fonction d'apport excédentaire de nitrate dans un environnement où le phosphore n'est pas limitant à cause de ses teneurs élevées) et s'est étendue sur une grande partie du littoral (plus de 60 communes touchées). Quant à *Caulerpa taxifolia*, si l'on admet qu'elle a été introduite à partir des aquariums de Monaco, sa vitesse de colonisation a pu être d'autant plus rapide que l'environnement méditerranéen a changé. On sait, en effet, que lors de l'ouverture du canal de Suez, percé par Ferdinand de Lesseps, 200 à 300 espèces de la mer Rouge ont migré vers le nord et sont restées confinées pendant longtemps dans le bassin oriental de la Méditerranée. Leur progression récente dans l'ensemble du bassin méditerranéen (on trouve maintenant des barracudas de toutes classes d'âge au voisinage des îles de Port-Cros et de Porquerolles) est interprétée comme le signe d'un réchauffement des eaux lié aux changements climatiques. Si tel était le cas, cela signifierait qu'une espèce introduite comme *Caulerpa taxifolia* (et sans doute beaucoup d'autres, comme d'ailleurs une autre caulerpe, *C. racemosa* et ses trois

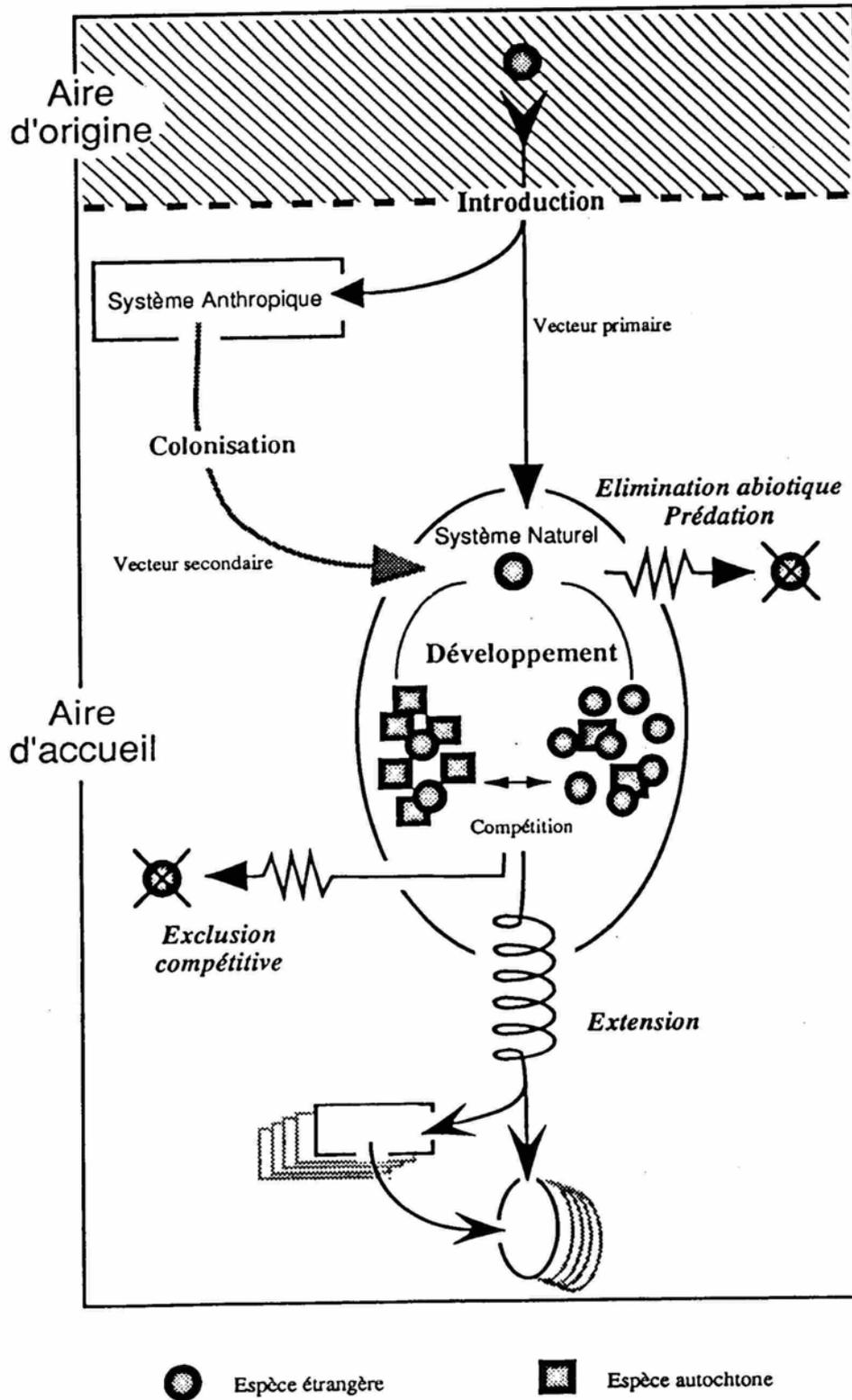
varités *occidentalis*, *turbinata-uvifera* et *lamourouxii*) peut se transformer plus rapidement en espèce envahissante et poser davantage de problèmes à cause des changements climatiques qui affectent la planète. Il s'agit bien sûr d'hypothèses mais c'est sûrement un exemple à méditer.

Du concept d'invasion biologique à la création d'un programme mondial sur les espèces envahissantes (GISP)

Depuis les travaux développés en grande partie à partir du programme SCOPE, le concept d'invasion biologique couvre désormais l'ensemble des mécanismes, depuis l'introduction d'une espèce jusqu'à l'invasion proprement dite. Ces mécanismes ont été regroupés dans un modèle conceptuel proposé par Planty-Tabacchi (1993) qui distingue 4 phases principales :

- 1) **L'introduction** : les vecteurs d'introduction depuis la patrie d'origine vers la patrie d'accueil, ou vecteurs de migration (V.P.), sont sous influence anthropique directe (consciente ou non). La patrie d'origine définit une grande partie du potentiel d'adaptation d'une espèce vis-à-vis de sa patrie d'accueil.
- 2) **La colonisation** : la colonisation d'un système dit naturel par une étrangère peut se faire directement (l'homme est directement impliqué -V.P.) ou par le biais d'un vecteur secondaire de migration (V.S.) : l'espèce est introduite dans un milieu anthropisé (V.P.) puis colonise le milieu dit naturel (V.S.).
- 3) **Le développement** : l'installation d'une espèce dans une communauté naturelle découle des conditions abiotiques ambiantes et des propriétés intrinsèques à l'espèce ainsi que de la « capacité d'accueil » de la communauté « contaminée ». Deux cas de figure peuvent alors se produire : soit **L'élimination** souvent rapide de l'espèce étrangère en cas de conditions environnementales hostiles, d'une compétition importante ou d'une pression de prédation élevée, soit **L'intégration** lorsque l'espèce étrangère est nettement avantagée du point de vue compétitif (absence de prédateur et de parasite par exemple). On peut alors parler d'invasion au sens strict du terme. Le développement peut s'accompagner d'un réajustement génétique.
- 4) **L'extension** : l'espèce envahissante est capable d'occuper d'autres communautés et migre même vers d'autres types d'écosystèmes (Figure 2).

Figure 2 : Mécanismes principaux du processus des invasions (Planty-Tabacchi, 1993)



Pendant toute cette première phase de recherche sur les espèces exotiques envahissantes, cinq questions ont fortement mobilisé la communauté scientifique :

- 1) Peut-on caractériser les espèces envahissantes ?
- 2) Peut-on caractériser les milieux vulnérables ?
- 3) Quelle est la place des espèces envahissantes au sein des communautés ?
- 4) Peut-on définir un caractère de « dangerosité », le degré de menace d'une invasion biologique ?
- 5) Quelles sont en particulier les conséquences des invasions sur la structure et le fonctionnement des systèmes envahis ?

En arrière-plan, une autre question importante pour le développement d'une stratégie destinée à enrayer ce phénomène s'est posée : ce phénomène est-il prédictible ?

Il faut reconnaître que, si de nombreux progrès ont été réalisés dans le domaine de la connaissance pour répondre à ces questions, beaucoup reste à faire pour avoir des explications satisfaisantes.

C'est en partie pour faire le bilan de ces connaissances acquises qu'en 1996 a été organisé, à Trondheim en Norvège, par les Nations unies et le gouvernement norvégien, la première conférence internationale sur les espèces exotiques envahissantes (EEE), avec comme objectif supplémentaire, celui d'examiner si la globalisation pouvait avoir des conséquences néfastes sur l'environnement.

Les participants à cette conférence ont conclu que les EEE étaient devenues une des menaces principales pour la biodiversité dans le monde.

Ils ont recommandé la mise en œuvre immédiate d'une stratégie mondiale et de dispositifs permettant de traiter le problème. Le programme mondial sur les espèces envahissantes, le *Global Invasive Species Programme* (GISP), a été lancé en 1997. Présidé par Harold A. Mooney pendant sa première phase (1997-2000), ce programme est coordonné par le Comité scientifique sur les problèmes d'environnement (SCOPE), l'Union internationale pour la conservation de la nature (UICN) et le Centre international pour l'agriculture et la bioscience (CAB-International). L'exigence d'une approche pluri-disciplinaire créative a permis de mettre sur pied un programme qui intègre l'expertise et les capacités d'un nombre d'acteurs de plus en plus diversifiés (scientifiques, spécialistes en matière d'environnement, juristes, gestionnaires de ressources naturelles, décideurs, etc.). Plus de 50 gouvernements ainsi que de nombreuses industries, des instituts scientifiques, des ONG et des organisations intergouvernementales ont approuvé l'appel à la mise en œuvre de mesures lancées par le GISP. Un premier bilan d'activités a été établi qui propose : un premier ensemble d'évaluations globales, le développement d'une stratégie mondiale, un guide sur les méthodes de prévention et de gestion, et le lancement d'une base de données pilotes. En 2001, l'Organe subsidiaire chargé de fournir des avis scientifiques, techniques et technologiques (OSASTT) à la Conférence des parties à la Convention sur la diversité biologique (CDB) a fortement soutenu le GISP qui s'est engagé en 2002 dans une deuxième phase sous la présidence de Jeffrey K. Waage.

Parmi les ouvrages issus de ce programme, on peut citer dans les tous premiers : « *Invasive Species in a changing World* » édité par Mooney et Hobbs (2000), « *The Economics of Biological Invasions* » de Perrings, Williamson et Dalmazzone (2000) ainsi que « *A Guide to designing Legal and Institutional Frameworks on Alien invasive Species* » de Shine, Williams et Gündling (2000) qui marquent bien la volonté du GISP de développer des approches pluridisciplinaires associant sciences de la nature et sciences de la société. Ces livres seront suivis de « *Global Strategy on invasive Alien Species* » édité par McNeely, Mooney, Neville, Schei et Waage (2001) ainsi que de « *A Toolkit of Best Prevention and Management Practices* » de Wittenberg et Cock (2001). Le dernier en date, correspondant tout à fait aux missions de la SCOPE, est édité par Mooney, Mack, McNeely, Neville, Schei et Waage (2005) et livre une nouvelle synthèse sur le problème des espèces étrangères envahissantes.

L'intérêt du GISP est double. D'une part, il a permis le développement de connaissances nouvelles tant sur la biologie des espèces et la capacité de certaines à occuper de nouveaux territoires, que sur le fonctionnement d'écosystèmes originaux², ou « écosystèmes émergents », créés à base d'espèces « étrangères ». D'autre part, il a permis le développement d'une stratégie globale sur les espèces étrangères envahissantes par l'établissement de recommandations pour modifier les lois des pays concernés ainsi que les conventions internationales et par la proposition d'une véritable « boîte à outils » pour bloquer ou contrôler les introductions d'espèces et les éradiquer, lorsque nécessaire.

On peut considérer que ce type d'organisation et que l'investissement de plus en plus grand de scientifiques à l'échelon international commencent à attirer l'attention des hommes politiques et à faire bouger les choses au niveau des États. C'est ainsi que le Président Clinton, le 2 février 1999, a autorisé l'allocation de 28 millions de dollars contre les espèces introduites envahissantes et a mobilisé le gouvernement fédéral sur ce sujet en créant un conseil interagences sur les espèces envahissantes pour produire un plan de défense -*Cette somme considérée comme incitative ne représente que peu de chose par rapport aux 600 millions de dollars déjà dépensés annuellement à cette époque par le gouvernement fédéral, somme à laquelle il faut ajouter une dépense du même ordre par l'ensemble des États et sans doute un peu plus, selon Simberloff (communication personnelle).*-

Le développement de législations nationales et internationales adaptées aux problèmes posés par les introductions d'espèces

Les législations les plus complètes et les plus draconiennes en matière d'introduction sont certainement celles de l'Australie et de la Nouvelle-Zélande, pays qui sont probablement ceux qui ont le plus souffert des méfaits d'organismes introduits (de Klemm, 1996). Parmi les pays qui se sont mobilisés le plus rapidement pour se prémunir contre les introductions d'espèces étrangères, on peut citer l'Australie. Il est

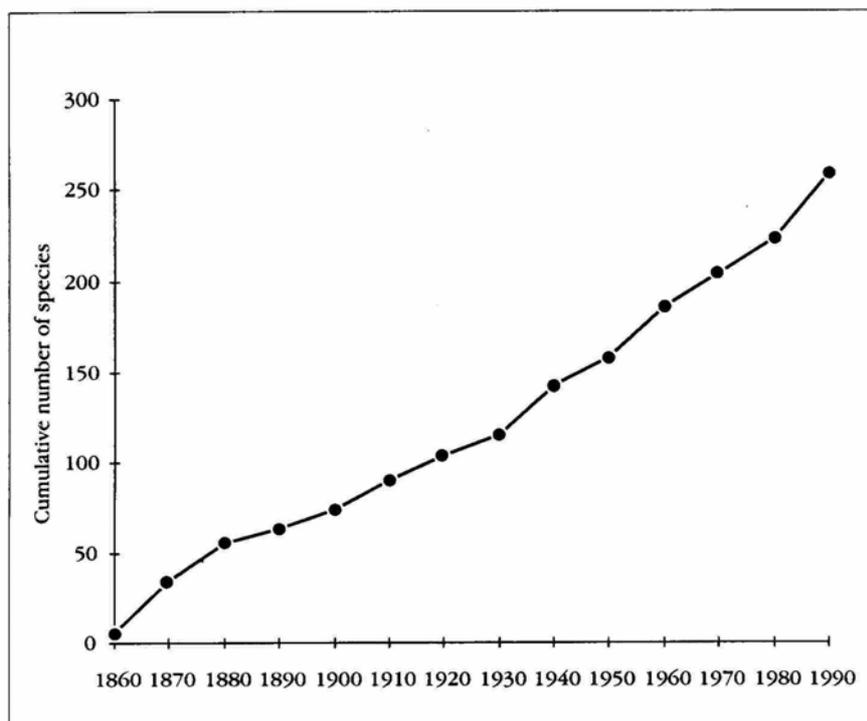
² Le concept de « transformateurs » (« *transformers species* » de Wells et *al.*, 1986) concerne ces espèces envahissantes qui changent le caractère, la forme ou la nature des écosystèmes (Richardson et *al.*, 2000)

vrai que cette « île-continent » a, depuis l'arrivée des colons européens en 1788, subi en un laps de temps très court -un peu plus de 200 ans- d'introductions accidentelles ou délibérées, de nombreuses espèces dont beaucoup sont devenues envahissantes. Michael (1981) estimait que les plantes introduites représenteraient 10 % du total des 15 000 à 20 000 plantes vasculaires répertoriées en Australie. En 1986, les pertes provoquées par les plantes étrangères indésirables, uniquement dans les domaines de l'agriculture et de la foresterie, étaient estimées à 500 millions de dollars par an. On comprend que très tôt le gouvernement australien ait pris deux importantes options dans ce domaine : empêcher d'une manière sélective les entrées de nouvelles plantes sur le territoire et réglementer l'apport de tous végétaux. À cette époque, 66 espèces et 20 genres de plantes étaient strictement interdits d'entrée en Australie. Ce type de mesure a été pris sur la base du concept d'analyse de risque causé par les « pestes introduites » (Kahn, 1979), en tenant compte des considérations biologiques, politiques, sociales et économiques. Ce type de risque est évalué en se basant sur :

- 1) l'existence réelle d'une méthodologie d'inspection utile et efficace ;
- 2) des opérations possibles de sauvegarde ;
- 3) l'existence de maladies ou désordres dans le pays d'origine provoqués par un agent inconnu ;
- 4) les connaissances acquises sur le cycle de vie d'organismes mis en quarantaine ;
- 5) l'efficacité des services techniques sur lesquels s'appuyer dans le pays importateur où des organismes à risque seraient introduits.

Cette philosophie a conduit à amender la Convention internationale sur la protection des végétaux qui inclut maintenant « la mise en quarantaine des pestes ». Ces démarches australiennes concordent avec celles prises par la Nouvelle-Zélande qui a largement fait les frais d'espèces végétales introduites (Figure 3). Elles sont adoptées par de nombreux pays. Elles ont surtout permis de réfléchir à la mise au point d'une véritable stratégie contre les plantes envahissantes. À ce propos, il faut d'ailleurs rappeler qu'il n'existe pas, pour le commerce des animaux vivants, de convention internationale équivalente à celle des plantes.

Figure 3 : Taux de naturalisation entre 1860 et 1990 des 258 « mauvaises herbes » terrestres et aquatiques connues actuellement en Nouvelle-Zélande (d'après Owen, 1988)



74 % des mauvaises herbes envahissantes terrestres et 54 % des plantes envahissantes aquatiques ont été introduites volontairement en Nouvelle-Zélande comme plantes ornementales.

Consciente de ce problème, la Nouvelle-Zélande a mis en place, dès 1967, une loi sur les animaux (*Animals Act*), modifiée en 1990. Cette loi soumet à autorisation l'importation de tous les animaux étrangers au pays. Aucune autorisation ne peut être délivrée pour les espèces susceptibles de causer des dommages substantiels aux ressources naturelles ou dont l'éradication, nécessaire dans le cas où ces espèces venaient à s'établir dans le milieu naturel, serait impossible, irréalisable en pratique, difficile ou coûteuse. Ces espèces comprennent tous les serpents (il n'y a pas de serpents indigènes en Nouvelle-Zélande), tous les animaux venimeux, l'écureuil *Sciurus carolinensis*, le renard *Vulpes vulpes*, le vison d'Amérique *Mustela vison*, le rat musqué *Ondatra zibethicus*, le ragondin *Myocastor coypus*, les hamsters *Mesocricetus spp.* et les mangoustes *Herpestes spp.* Dans le cas où une autorisation d'importation peut être accordée, elle ne peut l'être que si elle est dans l'intérêt public. Les autorisations peuvent être assorties de conditions, notamment en ce qui concerne les mesures de sécurité à prendre pour éviter les évasions. Une caution peut être exigée pour couvrir les frais de capture ou d'abattage des animaux échappés. La détention et le lâcher dans le milieu naturel d'organismes importés sans autorisation sont interdits. À ce dispositif viennent s'ajouter les mesures établies par la loi du 26 Août 1993 sur la « biosécurité » dont l'objet est la gestion des risques associés à l'introduction d'organismes vivants. Ce texte s'applique à tous les organismes et aux structures génétiques capables de se répliquer elles-mêmes. En ce qui concerne les importations, sont définies comme marchandises à risques (*risk goods*) tous les organismes ou matières organiques qui, en raison de leur nature ou de leur origine, peuvent être raisonnablement soupçonnés de présenter un risque pour les organismes présents en Nouvelle-Zélande. Toute importation de ces marchandises nécessite une autorisation sanitaire. La gestion du

risque à l'intérieur du pays se fait au moyen de stratégies de gestion des organismes indésirables (*pest management strategies*). Ces stratégies sont destinées à éliminer ou minimiser les risques économiques et écologiques présentés par les introductions pour, entre autres, la viabilité d'espèces rares ou menacées, la survie ou la répartition des espèces indigènes, les processus écologiques et la diversité biologique. Fait important pour la Nouvelle-Calédonie, il peut y avoir des stratégies nationales et régionales (stratégie de pays, stratégie de province). Les stratégies sont approuvées après procédure complexe, par actes réglementaires. Les inspecteurs chargés de l'application d'une stratégie sont dotés de pouvoirs considérables : arrestation, fouille, perquisition, saisie, destruction d'organismes importés, etc. Il est possible d'établir des zones contrôlées (*controlled areas*) où toute entrée, sortie ou mouvement de certains organismes peut être interdit et dans lesquelles des mesures de destruction peuvent être prises. La loi prévoit également la possibilité de proclamer un état d'urgence en matière de biosécurité (*biosecurity emergency*) au cas où viendrait à être signalée la présence d'un organisme nouveau, susceptible de causer des pertes économiques ou écologiques sensibles, s'il s'établit dans le pays.

Pour bien situer l'étendue du problème juridique, il faut préciser qu'en 1996 le Conseil de l'Europe « *regrettant qu'il n'existe pas, semble-t-il, d'études scientifiques générales portant sur les nombreuses introductions qui ont déjà été effectuées en Europe* », précisait que « *si cette étude existait, elle aurait sans nul doute pu montrer l'ampleur du problème, analyser son évolution, identifier les voies les plus importantes par lesquelles les introductions se produisent, et évaluer l'efficacité des mesures de contrôle déjà prises* ». La prise de conscience des risques liés aux introductions ayant été graduelle, la législation n'a en conséquence évolué que lentement. Cette évolution est dans la plupart des pays loin d'être achevée (de Klemm, 1996). C'est dans ce contexte que le Conseil de l'Europe a décidé de s'intéresser à l'état du droit international et des législations nationales des pays européens en matière d'introduction et de présenter un certain nombre de propositions visant à renforcer les mécanismes de contrôle nationaux. Il s'agit selon lui non seulement de pouvoir prévenir les introductions indésirables mais aussi d'être en mesure de suivre et, autant que possible, d'éradiquer les espèces écologiquement nuisibles qui ont déjà été introduites.

En ce qui concerne le droit international, il faut rappeler que la Convention sur la diversité biologique (1992), dans son article 8(h), souligne que « *chaque partie contractante, dans la mesure du possible et selon qu'il conviendra (...) empêche d'introduire, contrôle et éradique les espèces exotiques qui menacent des écosystèmes, des habitats ou des espèces* ». Pour sa part, la Convention de Berne, en son article II.2, dispose « *que chaque partie contractante s'engage (...) à contrôler strictement l'introduction des espèces non indigènes* ». La Convention de Bonn (1979) sur la conservation des espèces migratrices appartenant à la faune sauvage dispose, en particulier dans les lignes directrices qu'elle établit en matière de conclusion, d'accords relatifs aux espèces décrites dans son annexe II (article 5) : « *tout accord, lorsque cela s'avère approprié et possible, devrait aussi et notamment prévoir (...) le contrôle strict de l'introduction des espèces exotiques nuisibles à l'espèce migratrice concernée et le contrôle de celles qui auront déjà été introduites* » (voir le problème des érismaures).

Il est remarquable de penser que des pays en voie de développement ont largement anticipé sur beaucoup de pays dits développés en matière de droit. Pour exemple, le protocole relatif aux zones protégées ainsi qu'à la faune et à la flore

sauvages dans les régions d'Afrique Orientale (Nairobi, 1985) dispose en son article 7 que : « *les parties contractantes prennent toutes les mesures appropriées pour interdire l'introduction intentionnelle d'espèces non autochtones ou nouvelles qui risquent d'entraîner des changements importants ou nuisibles dans la région de l'Afrique orientale* ».

Le protocole relatif aux zones et à la vie sauvage spécialement protégées de la région des Caraïbes (Kingstone, 1990) reprend pratiquement l'article 7 précité en étendant la notion d'interdiction intentionnelle ou accidentelle dans la nature d'espèces non indigènes ou modifiées génétiquement.

Le développement de stratégies nationales, clefs pour prévenir, éradiquer ou contrôler les espèces envahissantes

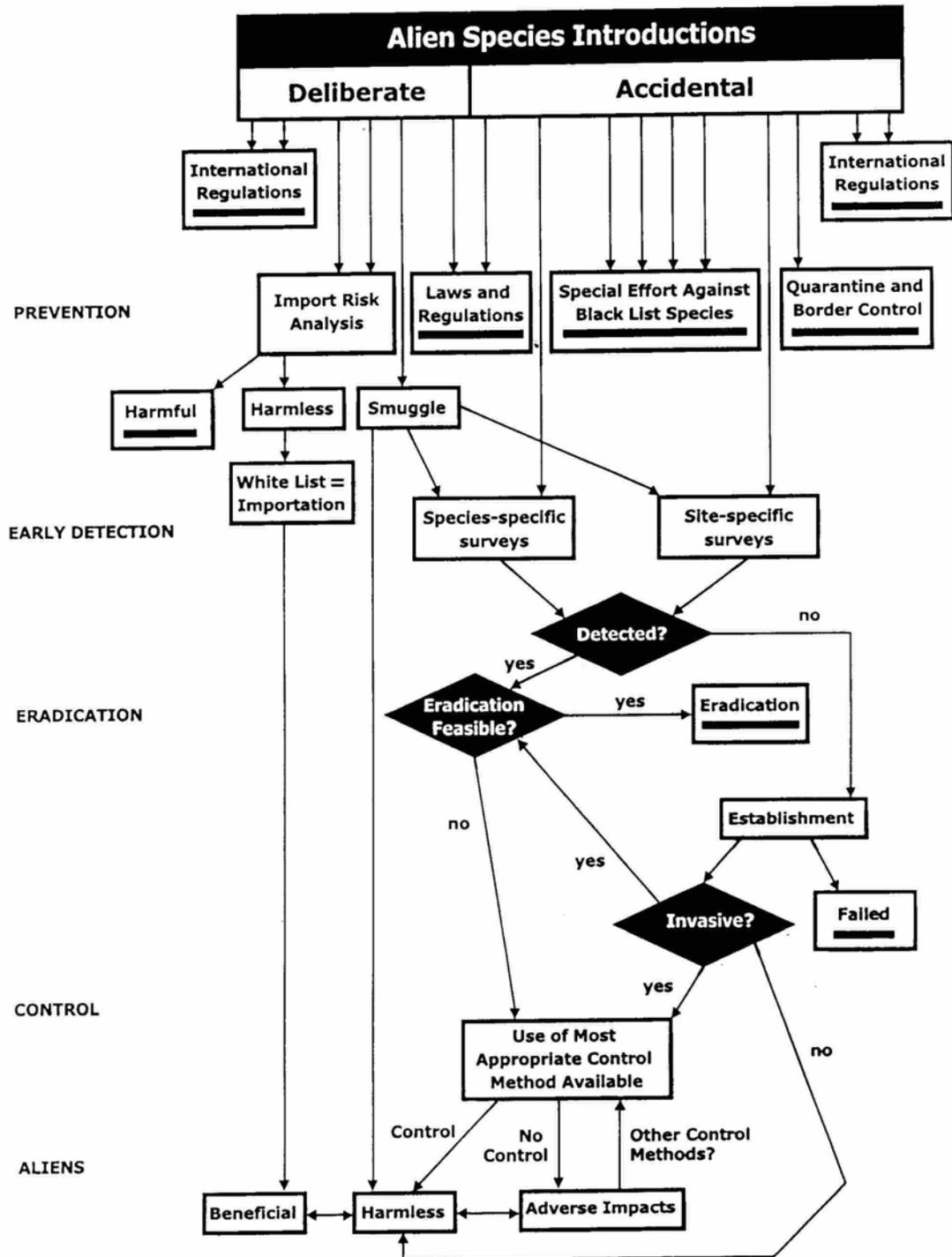
Une véritable « trousse à outils » a été discutée en 1999 à Kuala-Lumpur dans le cadre du GISP par un groupe d'experts, dont Jean-Yves Meyer, pour permettre aux nations de se prémunir le mieux possible contre les espèces exotiques envahissantes et de déterminer les meilleures pratiques de gestion permettant leur contrôle, voire leur éradication.

Le développement d'une stratégie nationale résumant les buts et objectifs est considéré par les experts comme la première étape d'un plan qui doit conduire à la préservation ou à la restauration d'écosystèmes « fonctionnels », « en bonne santé ». Un tel plan prévoit en priorité une évaluation initiale des caractéristiques locales et régionales de la diversité biologique, formées par les espèces autochtones (espèces ordinaires, endémiques, rares -degré de rareté- ou menacées, etc.) et allochtones pour lesquelles il faut distinguer les « non nuisibles » de celles qui provoquent des dommages (EEE) et dont il faut déterminer les impacts. Quatre options majeures sont prévues pour maîtriser les espèces étrangères : la prévention, la détection précoce, l'éradication, et le contrôle. L'option la plus rentable est celle qui consiste à prévenir les introductions. Une méthode d'exclusion, basée sur les voies d'entrées possibles plutôt que sur les espèces prises individuellement, semble la plus efficace. Il s'agit de concentrer les efforts sur les sites où les espèces étrangères ont le plus de chance de traverser les frontières d'un pays.

Trois possibilités principales existent pour se prémunir contre les EEE :

- 1) une interception basée sur un renforcement des règlements avec des inspections et le paiement de droits d'entrée ;
- 2) le traitement du matériel suspecté d'être contaminé par des espèces allochtones ;
- 3) l'interdiction de certaines facilités en faisant référence aux règlements internationaux (Figure 4).

Figure 4 : Résumé des options possibles à prendre en compte quand on s'intéresse aux espèces allochtones (introduites)



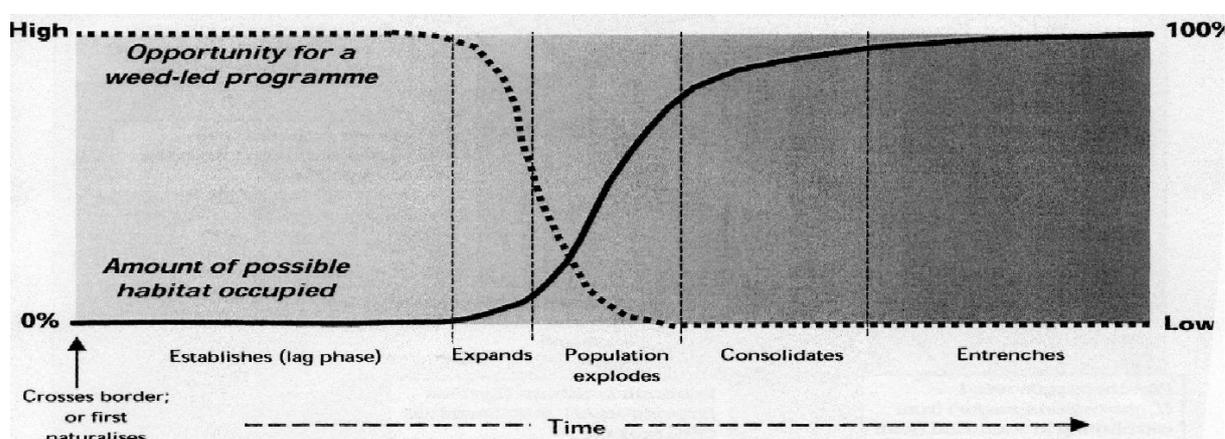
Les barres noires marquent le stade potentiel final d'espèces étrangères introduites. Les losanges symbolisent les points importants où peuvent se produire des changements et où des décisions doivent être prises (d'après Wittenberg et Cock, 2001)

La détection précoce d'espèces potentiellement envahissantes est souvent cruciale car elle permet de se prononcer sur le fait que l'éradication est encore faisable ou non. Cette détection précoce passe donc par la mise au point de systèmes de

surveillance. Ceux-ci peuvent être focalisés sur des espèces ou sur des sites spécifiques. La surveillance particulière centrée sur des espèces doit prendre en considération les caractéristiques écologiques des espèces-cibles. La surveillance de sites spécifiques a pour objectif de détecter les espèces envahissantes, soit au niveau de points d'entrée à hauts risques, soit au niveau d'espaces de grande valeur pour la biodiversité.

Lorsque la prévention échoue, l'éradication doit être entreprise. Elle peut s'avérer être un succès et peu coûteuse si la détection de l'espèce étrangère est faite précocement. Il est recommandé, toutefois, d'analyser correctement le coût et les chances de succès d'une telle opération et de mobiliser les ressources matérielles et humaines adéquates avant d'entreprendre quoi que ce soit (Figure 5).

Figure 5 : Relations entre les différentes phases de développement et d'extension d'une espèce introduite devenant envahissante et les possibilités de programmes d'éradication, de contrôle ou de non-intervention (d'après Williams, 1997)



Néanmoins, il faut reconnaître que, dans le passé, des éradications réussies ont eu lieu sur des bases scientifiques parfois ténues et avec des analyses réduites sur les chances de succès. Elles concernent des plantes, des insectes ou des mollusques mais également des vertébrés, notamment des rongeurs (tels les rats sur certaines îles ou tel le ragondin en Angleterre). Ce succès a été obtenu de manière très diverse :

- 1) le contrôle mécanique (arrachage des plantes envahissantes, telle la jussie en France, ramassage des mollusques terrestres, comme les achatines) ;
- 2) le contrôle chimique en utilisant par exemple des appâts toxiques contre les vertébrés ;
- 3) la gestion de l'habitat, tel le contrôle de la végétation par le pâturage ou le feu ;
- 4) la chasse pour les espèces envahissantes de vertébrés ;
- 5) l'utilisation de techniques empruntées à la lutte biologique, telle l'utilisation de mâles stériles, etc.

La plupart des tentatives d'éradication tentent de combiner plusieurs de ces méthodes (Figure 2, d'après Wittenberg et Cock, 2001)

Lorsque l'éradication n'est pas envisageable, l'objectif sera de réduire l'abondance et la densité de l'organisme envahisseur pour le maintenir en dessous d'un seuil acceptable. Les méthodes décrites ci-dessus sont toutes envisageables mais doivent

être adaptées aux sites à contrôler : dans de nombreuses aires protégées, l'usage des pesticides ou la pratique de la chasse sont prohibés. Par ailleurs, dans des lieux où il serait envisageable d'utiliser des pesticides spécifiques, ceux-ci peuvent provoquer l'apparition de populations résistantes. Enfin, l'utilisation de moyens mécaniques peut être limitée par le coût de la main-d'œuvre ou l'absence de volontaires acceptant d'intervenir périodiquement, parfois sur le long terme. Le contrôle biologique, largement utilisé pour lutter contre les ravageurs de culture, peut aussi être envisagé dans les cas d'espaces dédiés à la préservation du patrimoine naturel. Dans ce cas, les espèces candidates au contrôle doivent faire l'objet de recherches préalables montrant qu'elles sont parfaitement utilisables pour la cible choisie et uniquement cette cible.

Clément (2002) propose une autre voie encore peu explorée. Partant du principe que la dissémination des espèces est étroitement liée à l'altération qualitative de nombreux habitats, il propose une politique ambitieuse nécessitant encore de très nombreuses recherches : celle qui consiste à « décontaminer » les milieux en les débarrassant des nutriments en excès, des pesticides, des métaux lourds, etc. Pour lui, la « requalification » des habitats est le seul moyen d'empêcher ou de stopper l'arrivée de plantes étrangères envahissantes. Cette proposition tient compte du fait que de nombreuses recherches mettent en évidence que des milieux dégradés, fortement perturbés, sont considérés comme des territoires « d'accueil » pour beaucoup d'étrangères à forte valence écologique. Elle postule que les opérations de restauration d'habitat peuvent soit précéder, soit être envisagées lorsque les problèmes posés par des espèces exotiques envahissantes prennent de l'importance. Le but est de favoriser les espèces autochtones, y compris par des renforcements de populations si nécessaire, et de recréer les communautés d'origine en leur donnant artificiellement le moyen de devenir plus compétitive que les espèces envahissantes.

L'archipel de Nouvelle-Calédonie : des habitats et des écosystèmes menacés par des espèces envahissantes

Introduction

Comme nous l'avons souligné plus haut, l'expansion du commerce international et l'apparition de nouveaux moyens de transport ont permis au phénomène d'invasions de s'exprimer dans toutes les régions du globe. Cependant, certains pays se sont avérés plus sensibles. C'est le cas de la plupart des îles, quelle que soit leur taille. Toutes sont particulièrement concernées par le phénomène des invasions biologiques et de ses conséquences. C'est le cas de l'Australie (Groves et Burdon, 1986), de la Nouvelle-Zélande (Collin et Mc Coll, 1992). Il en est de même pour les îles Hawaii (Baker et *al.*, 1986), de l'archipel Crozet et des Kerguelen (Carcaillet, 1993), des Mascareignes, dont la Réunion et Maurice, pour ne citer que les îles les mieux étudiées. Ces îles peuvent servir d'exemples en terme de stratégie pour la Nouvelle-Calédonie et fournir des éléments de réflexion sur le contrôle des animaux ou des végétaux étrangers, introduits ou risquant de l'être.

Devant les menaces actuelles et futures qui pèsent sur le patrimoine naturel exceptionnel des trois provinces, la province du Nord, la province du Sud, et la province des Îles, il importe que la Nouvelle-Calédonie, considérée à l'échelon mondial comme un « point chaud » ou « hot-spot » de la diversité, puisse développer rapidement une stratégie sur les espèces exotiques envahissantes en se fixant des objectifs à court et à long terme qui puissent permettre les actions suivantes :

- parfaire son inventaire de faune et de flore et en évaluer l'originalité (taux d'endémisme entre autres, existence d'espèces considérées comme rares dans d'autres secteurs de la planète, ...)
- inventorier les espèces introduites en essayant, autant que faire se peut, de définir leur origine, les « chemins » directs ou indirects de l'introduction, les portes d'entrée plausibles, les époques ou dates d'introduction ;
- évaluer le degré d'intégration : espèce introduite considérée comme indigène (par exemple, la carpe en France); espèce introduite considérée comme dommageable ailleurs mais pas encore en Nouvelle-Calédonie (espèce à surveiller) ; espèce en extension provoquant des dégâts importants sur la diversité biologique néo-calédonienne ;
- définir pour les espèces à risques des méthodes d'éradication qui tiennent compte de la spécificité du problème : éradication conjointe de plusieurs espèces pour restaurer un habitat (par exemple, la forêt sèche) si toutes les espèces envahissantes sont uniquement localisées sur le milieu qu'elles ont contribué à dégrader ; éradication sur toute l'île pour des espèces à fort pouvoir d'adaptation ;
- mettre au point des mesures de contrôle aux frontières et notamment dans les endroits de pénétration préférentiels (ports, aéroports, etc.) pour se prémunir

contre toute nouvelle introduction ou pour faciliter une éradication rapide d'une espèce à risque localisée.

C'est sur la base de telles propositions, qui seront détaillées au cours de ce rapport, que le groupe d'experts a souhaité apporter sa contribution, en replaçant son travail dans un contexte beaucoup plus large, embrassant une partie du Pacifique afin d'une part de percevoir rapidement des risques potentiels d'introductions dommageables et, d'autre part de tirer partie des expériences de pays comme la Nouvelle-Zélande, l'Australie et Haïti fortement concernés par le phénomène d'invasion et son contrôle.

Il existe plusieurs approches pour aborder le problème des espèces envahissantes dans une région déterminée. Ainsi, un ouvrage récent vient d'être publié sur les plantes « invasives » en France (Muller, 2004). L'essentiel de l'ouvrage décrit parfaitement pour chaque espèce ses caractéristiques morphologiques, son territoire d'origine et les modalités de son apparition en Europe, sa distribution actuelle en Europe, en France, ses modes de reproduction et de dissémination. Certes, pour chacune des espèces, sont abordés sommairement les milieux naturels qu'elle colonise, les nuisances créées par son invasion, etc. À aucun moment, une approche par milieu, par habitat ou par écosystème ne permet de se faire une idée sur les milieux français les plus menacés par une ou des espèces étrangères dont le caractère envahissant, outre qu'il peut être à l'origine de la disparition d'espèces rares ou menacées, ou de milieux exceptionnellement riches, peut compromettre fortement le fonctionnement de certains écosystèmes. C'est du moins ce qui préoccupe maintenant de nombreux scientifiques (Hobbs et *al.*, 2006), inquiets par ces nouveaux écosystèmes ou écosystèmes « émergents » (*novel ecosystems, emerging ecosystems*), formés par la combinaison d'espèces étrangères souvent dominantes, et qui se substituent aux écosystèmes autochtones, cette transmutation pouvant être souhaitée (cas de nombreuses forêts de production constituées d'arbres introduits) ou accidentelle.

Une approche par milieu peut donc compléter l'approche habituelle - mais nécessaire - par espèce. En évaluant le degré de « contamination » par des espèces allochtones envahissantes, ou le degré de perturbation d'un écosystème par une ou plusieurs espèces, cette approche permet de porter un autre diagnostic sur des milieux typiquement néo-calédoniens pour lesquels un maximum d'efforts d'éradication, de contrôle, et de restauration devra être porté.

Ne pouvant traiter l'ensemble des habitats de l'archipel, nous avons choisi de donner deux exemples de cette approche. Le premier concerne les milieux aquatiques d'eau douce, soumis à la pression de plusieurs espèces envahissantes de végétaux ou d'animaux, introduites volontairement ou accidentellement. Le second est dédié à un écosystème exceptionnel, fortement menacé à l'échelon mondial, la forêt sèche, dont le devenir est largement conditionné par le contrôle d'une espèce allochtone de grand herbivore naturalisé et considéré maintenant par certains comme une véritable espèce indigène.

Cas des milieux aquatiques d'eau douce et espèces envahissantes *

Le réseau hydrographique de la Grande Terre est assez dense, mais la forme allongée de l'île et son relief montagneux ne favorisent pas le développement de cours d'eau de grande longueur.

Le contraste topographique et hydrologique entre les deux côtes est important :

- la côte Ouest possède les bassins versants les plus étendus et les fleuves les plus longs mais de débits très variables, aux cours inférieurs sinueux, se terminant par des zones deltaïques et de vastes mangroves ;
- la côte Est est caractérisée par des fleuves et des rivières plus courtes, très nombreux et bien alimentés, quelquefois ponctués de cascades et se terminant par des estuaires profonds et étroits, bordés de mangroves de faible superficie.

Il est à noter que, malgré cette répartition typologique, le bassin versant le plus vaste est celui du Diahot, situé à l'extrémité Nord de la grande île.

Les étangs, les lacs et les marais occupent une superficie d'environ 4 000 hectares.

Les massifs ultramafiques du Sud de la Grande Terre ont évolué en pseudo-karsts extrêmement originaux (nombreuses dépressions fermées et cavités) : la plaine des Lacs constitue l'exemple le plus remarquable de zone humide dépendant de ce type de substrat.

Les îles Loyauté ne comportent aucun réseau hydrographique constitué. Le ruissellement est éphémère et l'eau de pluie pénètre en totalité dans le massif corallien jusqu'à rencontrer l'eau de mer, qui s'est infiltrée latéralement, et sur laquelle elle vient former une « lentille d'eau douce » (Keith, 2005).

La diversité et la spécificité de ces milieux aquatiques ont engendré une forte diversité des espèces qui y sont inféodées (Marquet et *al.*, 2003). Du fait de l'isolement de la Nouvelle-Calédonie depuis environ 65 à 80 millions d'années, les peuplements faunistiques des écosystèmes d'eau douce des trois provinces présentent non seulement des taux d'endémisme élevés mais aussi un degré de spécialisation remarquable conduisant à une richesse spécifique bien supérieure à celle des îles voisines d'origine volcanique.

Grâce aux recherches effectuées depuis la fin du XIX^e siècle sur ces milieux et surtout depuis quelques années (1997 à 2002), dans le cadre des missions Chloé (coordonnées par le Muséum national d'histoire naturelle et l'association Symbiose) portant sur les trois provinces, l'inventaire de la faune des eaux douces commence à prendre tournure. Il est vrai qu'au cours de ces missions, qui furent à l'origine de la découverte de plusieurs espèces nouvelles pour la science, 83 rivières de la province du

* avec la collaboration de Philippe KEITH et Joël JÉRÉMIE, Muséum national d'histoire naturelle

Sud, 139 rivières de la province du Nord et une trentaine de trous d'eau de la province des Îles ont été prospectés. En l'état actuel des prospections, la flore aquatique de la grande île comprend entre 50 et 60 espèces (espèces sub-aquatiques non comprises) dont 11 (12) sont endémiques, 4 espèces étant très rares (J. Jérémie, données non publiées). Les travaux de Mary (2002) permettent maintenant d'avoir une bonne vision sur les communautés benthiques d'invertébrés des rivières néo-calédoniennes qui sont dominées largement par les insectes (75% des 167 taxons identifiés). Les milieux les plus favorables au développement de la macrofaune benthique et qui présentent la diversité spécifique maximale sont les ruisseaux forestiers. Ce que l'on sait également maintenant, c'est que la richesse spécifique en poissons des « creeks » calédoniens (64 espèces) est largement supérieure à celle de la Réunion (25 espèces) ou de la Polynésie française (37 espèces), (Keith, 2005). Il en est de même pour les crustacés décapodes : 37 espèces en Nouvelle-Calédonie, 10 espèces à la Réunion, 18 espèces en Polynésie, 25 dans les îles Fidji et 19 aux Vanuatu. Sur les 64 espèces de poissons, 11 sont endémiques tandis que l'on compte 14 crustacés décapodes endémiques sur les 37 espèces recensées (près de 40%). Le record d'endémicité pour les groupes aquatiques appartient aux invertébrés. C'est ainsi que chez les mollusques gastéropodes d'eau douce, on a identifié 65 espèces endémiques pour un total de 81, soit plus de 80%, le record étant détenu par la famille des *Hydrobiidae* avec 100%. En l'état actuel des connaissances, cet endémisme pourrait également atteindre 100% chez certains groupes d'insectes, tels que les trichoptères et les éphéméroptères. Parmi les « points chauds » de la biodiversité d'eau douce, la plaine des Lacs se distingue avec un taux d'endémisme très élevé, aussi bien pour la flore que pour la faune. En ce qui concerne les invertébrés, on note par exemple deux genres endémiques de mollusques : *Glyptophysa* (*Planorbidae*) et *Heterocyclus* (*Hydrobiidae*). Chez les crustacés décapodes, le genre *Paratya* est représenté par 5 espèces (alors qu'on ne connaissait qu'une seule autre espèce en dehors de la Nouvelle-Calédonie). Parmi les espèces de poissons endémiques de Nouvelle-Calédonie qui fréquentent cette plaine, le *Galaxias neocaledonicus* serait un vestige de l'ancienne faune du Gondwana qui présente des affinités avec la faune de Nouvelle-Zélande.

Les rivières de Nouvelle-Calédonie sont pauvres en éléments nutritifs et les biocénoses s'y sont adaptées, tout en restant fragiles. Toute perturbation dans ce type d'écosystème oligotrophe entraîne un déséquilibre immédiat des peuplements, la pauvreté en nutriments allant de pair avec la fragilité de l'écosystème. Par ailleurs, la majorité des espèces de poissons et de crustacés sont amphidromes, c'est-à-dire qu'elles passent la plus grande partie de leur vie en eau douce, mais leur développement passe par une phase larvaire marine obligatoire de quelques mois. Il est donc très important de maintenir dans leur intégralité fonctionnelle les corridors, sources, rivières, estuaires, et l'océan.

Espèces végétales aquatiques envahissantes, ou susceptibles de l'être

Malgré la présence de nombreuses espèces endémiques et la fragilité de ces systèmes, tout comme en milieu terrestre, les introductions d'espèces aquatiques ont été nombreuses. C'est le cas en ce qui concerne la flore puisque 12 (voire 14) espèces végétales sont des espèces envahissantes, ou susceptibles de l'être. Il s'agit de : *Hydrilla verticillata*, *Lemna aequinoctialis*, *Pistia stratiotes*, *Nymphoides indica*, *Eichhornia crassipes*, *Typha domingensis*, *Azolla pinnata*, *Marsilea mutica*, *Salvinia auriculata*, *Ipomoea aquatica*, *Ludwigia octovalvis*, et *Cladium mariscus*. Parmi les espèces

invasives, *Hydrilla verticillata*, *Lemna aequinoctialis*, *Salvinia auriculata*, *Azolla pinnata* et *Eichhornia crassipes* sont désormais très communes en Nouvelle-Calédonie.

Globalement, en l'état actuel des prospections, on peut fournir pour dix espèces la répartition suivante sur la Grande Terre :

- *Lemna aequinoctialis* : rivières de la côte Ouest ; au nord de Koumac à Balade ; au centre entre Bourail, Canala et La Foa ;
- *Nymphoides indica* : au nord de Koumac, à Ouégoa et à Néhoué ; au centre entre Ponérihouen, Canala, Moindou et Koné ;
- *Azolla pinnata* : presque partout sauf la plaine des Lacs et le massif ultramafique du Sud entre Thio, Yaté et Plum ;
- *Typha domingensis* : au nord, région de Koumac et Ouégoa ; au centre et sud, de Ponérihouen et Poya à la plaine des Lacs ;
- *Cladium mariscus* : au nord de Koumac et Thiébaghi ; au sud de Bouloupari, à Plum et Yaté ;
- *Marsilea mutica* : presque partout, sauf entre Koné-Touho et Canala-Bourail ;
- *Salvinia auriculata* : au nord, Ouégoa et Koumac ; Témala ; La Foa ;
- *Hydrilla verticillata* : au centre, entre Bourail, Moindou et Canala ; près de Nouméa ;
- *Ludwigia octovalvis* : presque partout ;
- *Eichhornia crassipes* : s'observe un peu partout, surtout dans la région de Bourail et de Boghen.

Comme on peut le constater, la répartition de toutes les espèces pouvant poser des problèmes est désormais connue et pourra être visualisée sur des cartes.

Parmi les plantes qu'il conviendrait d'ores et déjà soit d'éradiquer, lorsque c'est encore possible, soit de contrôler, ou soit de surveiller, on trouve les espèces suivantes :

Eichhornia crassipes est la seule de ces plantes invasives à figurer sur la liste noire de l'UICN des 100 espèces invasives considérées comme des pestes à l'échelon mondial. Il est vrai que cette espèce, originaire du bassin amazonien, pose d'énormes problèmes dans certaines régions en raison de sa capacité de prolifération. Introduite volontairement souvent comme plante ornementale (elle est présente à ce titre dans les bassins du centre Tjibaou) ou d'une manière accidentelle, elle s'est parfaitement adaptée aux régions tropicales. Elle se reproduit végétativement par stolon et produit également d'importantes quantités de graines à durée de vie très longue. Signalée pour la première fois en Afrique dans le delta du Nil, en Afrique du Sud, au Zimbabwe (ex Rhodésie du Sud) dès 1937, elle a colonisé l'Afrique de l'Est et de l'Ouest à partir des années 1950. À l'échelon mondial, elle est signalée dans plus de 50 pays. Elle est abondante à Hawaii, aux Fiji, en Nouvelle-Zélande, en Australie, en Chine, au Vietnam, en Thaïlande, en Malaisie, aux Philippines, etc. Diverses méthodes ont été utilisées pour soit l'éradiquer, soit contrôler son expansion. Parmi elles, figurent l'arrachage, le dragage, parfois par des engins spécialement mis au point pour la récolter, l'usage de pesticides comme au Soudan où malgré d'énormes investissements, cette lutte chimique n'a eu que de faibles effets. Les quelques résultats positifs obtenus en utilisant soit du 2,4-D ou du glyphosate l'ont été dans des secteurs faiblement infestés -sauf en Floride, d'après Simberloff et ses collaborateurs (1997), où le résultat a été spectaculaire sur une population bien établie et dense- et dans des régions climatiquement peu favorables à la croissance de la plante. En lutte biologique, deux charançons, *Neochetina bruchi* et *N. eichhorniae*, et un papillon, *Samoedes albignathalis*, ont permis dans certains cas un début de contrôle. Un nouveau papillon, *Aegina infusella*, est maintenant testé.

Salvinia auriculata est une fougère aquatique originaire d'Amérique du Sud qui est répandue dans les eaux douces stagnantes des zones tropicales, subtropicales et même dans les régions tempérées chaudes. Elle est présente en Nouvelle Guinée, aux Nouvelles Hébrides, à Hawaï, aux Fiji, en Polynésie française. On peut la considérer comme envahissante à Vanuatu et en Nouvelle-Calédonie. Elle fait partie de la liste des plantes nuisibles dans 3 états d'Australie, dont l'Australie de l'Ouest. Espèce à croissance rapide, hautement compétitive avec les espèces indigènes, *Salvinia auriculata* se disperse aisément soit par l'eau courante, soit par les animaux, ou soit par les bateaux. Elle forme des tapis de végétation dense qui réduisent fortement la lumière ainsi que la teneur en oxygène de l'eau. Elle affecte la qualité de l'eau et contribue à l'altération des zones humides. Sa présence en densité dans les eaux stagnantes affecte la biodiversité en faisant régresser le nombre d'espèces et d'individus de nombreux groupes végétaux et d'animaux parmi lesquels on compte les plantes immergées et les poissons. Il semble que le contrôle chimique soit possible (Parsons and Cuthbertson, 1992) mais le contrôle biologique apparaît de loin comme le plus efficace. Des résultats spectaculaires ont été obtenus grâce à l'utilisation du charançon *Cyrtobagous salviniae*. Une pyrale (lépidoptère), *Samea multiplicalis*, a également été utilisée mais avec un moindre succès.

Pistia stratiotes est une plante flottante en rosette, d'origine inconnue, qui est maintenant une plante pan-tropicale largement répandue dans les lagunes, les lacs, les étangs, les canaux de drainage où elle peut former des tapis très denses. Elle peut aussi être présente dans les rizières et s'enraciner parfois sur les bancs vaseux. Elle est considérée comme responsable du blocage des systèmes d'irrigation, de la création d'habitats favorables aux moustiques et de dégâts causés aux piscicultures. Elle est considérée comme envahissante au nord (de la Chine à l'Indonésie) comme au sud du Pacifique (Nouvelle-Zélande) et, pour l'instant, uniquement dans la partie centrale à Hawaï et Guam. Elle est présente dans de nombreuses autres îles. Elle peut se reproduire par graines mais se dissémine plus facilement par rupture des stolons isolant des individus qui sont véhiculés par l'eau. Très utilisée en aquariophilie, et comme plante ornementale dans les mares et bassins des jardins, elle est facilement dispersée d'un plan d'eau à l'autre par les barques de pêcheurs notamment. Le charançon *Neohydronomus pulchellus*, originaire d'Amérique du Sud, a permis d'une manière substantielle de réduire l'expansion de *P. stratiotes* en Australie et au Zimbabwe. Un lépidoptère, *Samea multiplicalis*, pourrait également être utilisé. Une noctuelle, *Spodoptera pectinicornis*, remplace désormais les herbicides pour lutter contre cette plante en Thaïlande.

Hydrilla verticillata, connue sous le nom d'élodée de Floride, fréquente en général les eaux stagnantes ou les parties lentes des cours d'eau. Elle peut aussi se développer dans les eaux saumâtres. Aux Fiji, où elle est considérée comme invasive, elle forme de véritables tapis dans les canaux et les mares situés au niveau de la mer mais elle est aussi présente en eau douce dans les rivières. On la trouve à Guam, à Hawaï, en Polynésie française, en Australie, ... Elle se dissémine soit par graines, soit par fragments véhiculés par l'eau. Les moyens de contrôle sont soit mécaniques (avec un succès limité et des risques de dissémination de la plante à cause de la fragmentation), soit chimiques, (l'acrolone et le fluridone étant utilisés aux USA dans les eaux courantes tandis que, dans les mares et les étangs, la lutte se fait à l'aide de toute une série de pesticides, dont le diquat et le paraquat, capables de tuer rapidement la plante (Parsons and Cuthbertson, 1992)). Il est à noter que de telles pratiques sont incompatibles avec la protection de milieux caractérisés par la présence de nombreuses espèces endémiques.

Lemna aequinoctialis est fréquente dans les lacs d'eau douce, les étangs, les canaux et la partie lente des rivières. Elle se propage soit par graines soit par transport de l'ensemble de la plante. Cette espèce s'est répandue dans toutes les régions tropicales et subtropicales du globe où elle est partout très abondante.

Ludwigia octovalvis est une jussie qui peut occuper des situations très différentes selon les régions. À Hawaï, par exemple, on la trouve dans les étangs, les rivières et les canaux entre 0 et 1 050 m mais aussi en forêt humide. Aux Fiji, où elle est présente de 0 à 800 m, on peut la trouver aussi bien dans les cocoteraies que dans les rizières, les champs de cannes à sucre, les pâtures et le long des routes. D'une manière générale, cette plante aquatique s'adapte aux sols humides et peut se développer en altitude (jusqu'à 2 000 m en Nouvelle-Guinée). Elle est largement répandue dans toutes les îles du Pacifique où elle est souvent considérée comme une plante envahissante. Les graines flottantes sont dispersées par l'eau.

Ipomoea aquatica est une plante cultivée pour ses feuilles. Elle s'est répandue dans les rivières, étangs et les champs de taro à Hawaï. Elle se propage par graine et par voie végétative. Cultivée aux Fiji où elle est probablement autochtone, elle l'est aussi en Micronésie ou aux îles Salomon, mais dans de nombreuses îles, elle peut s'échapper des champs pour devenir envahissante. C'est le cas de Guam et de la Polynésie française. Sa vente et sa distribution sont maintenant interdites en Floride. Des tentatives de contrôle ont été faites en utilisant des herbicides (comme le paraquat) qui sont inacceptables dans des secteurs à haute valeur écologique. Aucun contrôle biologique ne semble avoir été mis au point dans les pays où elle est considérée comme allochtone.

Parmi les espèces non encore présentes, mais qui pourraient poser des problèmes, on trouve *Egeria densa* : élodée brésilienne, originaire d'Amérique du Sud, une espèce susceptible de former des tapis très denses faisant disparaître les espèces aquatiques autochtones des lacs et des rivières. Elle se propage par fragments, mais elle

a été aussi dispersée par l'aquariophilie. Elle est naturalisée à Hawaï dans les étangs et les canaux à courant lent (Wagner et *al.*, 1999). En dehors d'Hawaï, elle est connue en Polynésie française ainsi qu'à l'île de Pâques, en Nouvelle-Zélande, et en Australie. Les seules tentatives d'éradication entreprises l'ont été avec le pesticide diquat, ce qui ne peut être envisagé en Nouvelle-Calédonie.

Il faut noter que les six premières plantes décrites, en étant susceptibles d'envahir les lacs, les mares et les rivières, peuvent provoquer une baisse de l'oxygénation et de la lumière, une augmentation de la turbidité et de la sédimentation à cause de la matière organique produite, l'assèchement ou l'eutrophisation des cours d'eau, et l'obstruction des canaux d'irrigation. Dans le cas particulier de la Nouvelle-Calédonie, leur présence dans la partie basse des rivières peut ainsi remettre en cause la possibilité de migration de nombreux poissons endémiques et, à terme, entraîner leur disparition. Il n'en reste pas moins que l'usage des herbicides est à proscrire dans des milieux aussi fragiles. Quant à la lutte biologique, elle ne peut être envisagée qu'après un examen sérieux des conséquences de ce que l'on doit considérer comme de nouvelles introductions.

Espèces animales aquatiques introduites, potentiellement envahissantes

En ce qui concerne les crustacés et les poissons, la plupart des introductions, d'après Keith (2005), ont été réalisées à l'initiative de la Commission du Pacifique Sud (CPS) « à une époque où l'on pensait que le développement et l'autosuffisance alimentaire passaient par la mise en place d'élevages d'espèces faciles à élever ». D'autres introductions sont dues à l'initiative de pêcheurs ou d'aquariophiles, les poissons d'aquariophilie en vente libre constituant tous un danger potentiel pour les milieux aquatiques de Nouvelle-Calédonie.

Chez les crustacés, deux espèces d'écrevisses ont été introduites : *Cherax tenuimanus* et *Cherax quadricarinatus*. La première, introduite en 1986, est une espèce originaire d'Australie. Destinée à l'élevage, elle n'a pas résisté aux températures estivales (Marquet et *al.*, 2003). L'autre espèce, en provenance du Queensland, a été importée en 1992. Sur les 11 spécimens, 8 sont morts peu après ; les survivants (2 mâles et une femelle) ont été placés dans un abreuvoir à bétail près de Boulouparis. Trois mois plus tard, 740 écrevisses ont pu être repêchées. L'espèce se répand actuellement chez des particuliers qui les élèvent dans de petits réservoirs (Marquet et *al.*, 2003).

Chez les poissons, les espèces qui furent introduites seraient au nombre de 13 (Keith, 2005) : le tilapia du Mozambique *Oreochromis mossambicus*, le *Tilapia zillii*, le *Sarotherodon occidentalis*, le black-bass à grande bouche *Micropterus salmoides*, le gourami perlé *Trichogaster pectoralis*, le dalag *Channa striata*, le guppy *Poecilia reticulata*, la gambusie *Gambusia affinis*, le porte-épée *Xiphophorus hellerii*, le gourami géant *Osphronemus gouramy*, la carpe *Cyprinus carpio*, le carassin doré ou poisson rouge *Carassius auratus*, et la truite arc-en-ciel *Oncorhynchus mykiss*. Les 4 dernières espèces (gourami, carpe, poisson rouge et truite) ne semblent pas s'être acclimatées. La carpe et la truite arc-en-ciel sont considérées par la « *global invasive database* » comme présentes, avec un statut incertain, bien que la dernière soit résolument absente. D'autres espèces introduites semblent avoir disparu. C'est le cas notamment du gambusie originaire du sud des USA et du nord du Mexique. Cette espèce a été introduite dans le monde entier pour lutter contre les moustiques avant de s'apercevoir que ce poisson extrêmement agressif, s'attaquant aux petites espèces de poissons, et en particulier à

leurs fraies, est aussi hôte potentiel d'helminthes parasites transmissibles aux autres espèces de poissons. Cette espèce, introduite à la même époque que le guppy et pour les mêmes raisons, ne serait, semble-t-il, plus présente en Nouvelle-Calédonie (Marquet et *al.* 2003). Il en est de même de *Tilapia zillii*, introduit pour contrôler l'expansion de la végétation aquatique et pour son élevage, et du dalag, un prédateur de poissons, de crustacés et de mollusques qui n'a jamais été retrouvé dans les creeks calédoniens mais qui aurait fréquenté la région de Thio (Marquet et *al.* 2003).

Sur les 13 espèces de poissons introduites, 10 l'ont été avant 1960 et seules six se sont acclimatées et sont largement répandues en Nouvelle-Calédonie. Parmi elles, on trouve :

- le tilapia du Mozambique dont 40 ont été introduits en 1955 en provenance de Manille par H. Van Pel (de la CPS) en vue de l'élevage ;
- le *Sarotherodon*, espèce africaine sans doute introduite par hasard en même temps que l'espèce précédente ;
- le guppy originaire du continent américain, utilisé pour contrôler les larves de moustiques, sans doute introduit par les Américains pendant la deuxième guerre mondiale (Godard et *al.*, 1982), fait qui avait été contesté par Laird (1956), et qui est maintenant acclimaté sur tout le territoire, y compris les îles Loyauté ;
- le porte-épée originaire de golfe du Mexique, acclimaté dans plusieurs rivières de la Grande Terre ;
- le black-bass à grande bouche originaire du continent Nord américain, introduit le 26 juillet 1960 pour le développement de la pêche sportive en eau douce et pour le contrôle des tilapias, qui est actuellement largement répandu dans les lacs du Sud et dont la dissémination continue dans les plans d'eau par l'intermédiaire des pêcheurs ;
- le *Trichogaster pectoralis*, introduit en 1955 dans le cadre de projets aquacoles, présent dans la province Nord et dans le bassin du Diahot.

Ces espèces peuvent présenter un danger pour les espèces indigènes. Ainsi, Lever (1997) constate que le guppy peut s'attaquer aux oeufs d'autres poissons. Il en est de même du porte-épée. L'impact de ces 2 espèces sur les populations des espèces autochtones de Nouvelle-Calédonie n'a pas été entrepris. C'est également le cas pour le tilapia acclimaté et pour le black-bass à grande bouche qui semblent tous deux être à l'origine de la disparition de l'espèce de poisson endémique *Galaxias neocaledonicus* qui, rappelons-le, n'est connu que de Nouvelle-Calédonie. La présence de ces prédateurs dans d'autres milieux, tels que le bas des rivières ou les estuaires, pourrait, par prédation des jeunes stades, mettre en danger les espèces endémiques amphidromes dont les populations ont souvent des effectifs faibles.

À ce propos, il est à noter que le transfert direct de la législation française peut conduire à des absurdités : le black-bass, espèce introduite responsable de la disparition d'une espèce endémique, est l'une des rares espèces de poisson « protégée » de Nouvelle-Calédonie, avec date d'ouverture et de fermeture de la pêche, détermination d'une taille de capture, contrôle par des gardes-pêche, etc., alors qu'aucune des espèces

endémiques ne bénéficie d'une quelconque protection. Il est également intéressant de signaler que, même si pour certaines l'acclimatation n'a pas réussi, parmi les espèces de poissons introduits en Nouvelle-Calédonie, 4 espèces appartiennent à la liste noire de l'UICN des 100 espèces posant de graves problèmes comme espèces envahissantes à l'échelon mondial. Il s'agit de la carpe, de la truite arc-en-ciel, du tilapia du Mozambique et de la gambusie. Enfin, il faut être conscient que certains secteurs commerciaux constituent des lieux à haut risque si aucune surveillance n'est exercée : la vente des *Eichhornia* (jacinthe d'eau) dans les jardinerie, leur usage dans des bassins d'ornement - y compris au centre Djibaou - montrent bien comment des espèces dangereuses pour les milieux aquatiques peuvent se disséminer. Il en est de même avec certains vertébrés : la tortue de Floride, si attrayante à l'état juvénile, et que l'on trouve en vente libre dans tous les magasins dédiés à l'aquariophilie, ne présente plus d'intérêt lorsqu'elle est adulte. Pour cette raison, on commence à la trouver dans certains lacs et étangs de Nouvelle-Calédonie où elle pourrait occasionner des dégâts non négligeables sur la faune autochtone. Cette tortue est aujourd'hui interdite d'importation mais reste paradoxalement autorisée à la vente. Il faut également souligner que tous les poissons vendus en animalerie pourraient avoir des impacts importants, en particulier sanitaires, s'ils étaient relâchés dans le milieu naturel.

Les introductions volontaires ou non d'espèces peuvent donc conduire à la disparition d'espèces uniques au monde. C'est bien pour cette raison qu'elles doivent faire l'objet d'un contrôle très strict, quelles que soient les raisons avancées pour ces introductions (Gargominy *et al.*, 1996).

Milieux terrestres : le cas de la forêt sèche et du cerf rusa

À la fin de l'Éocène, la flore et la végétation de la Nouvelle-Calédonie subissent des modifications considérables à la suite d'un phénomène géologique majeur : la mise en place progressive d'un feuillet de roches ultrabasiques qui a recouvert une grande partie de l'île (Jaffré, 2003). Réduite par l'altération et l'érosion, ces roches subsistent en massifs discontinus qui constituent les terrains miniers de la grande île. Ces massifs occupent aujourd'hui 5 500 km², soit un tiers de la superficie de la Grande Terre. Cet événement géologique qui a mis en place des roches riches en métaux et excessivement pauvres en éléments nutritifs s'est traduit par la mise en place de substrats peu favorables à la végétation, pauvres en matière organique, et a provoqué la disparition d'une partie notable de la végétation d'origine, en majorité des arbres. En revanche, il a favorisé une spéciation active par radiation adaptative et constitué une barrière écologique qui a limité l'installation d'espèces allochtones pantropicales, « l'aboutissement de ce lent processus conduisant à une végétation d'une remarquable originalité » (Jaffré, 2003). On comprend, dès lors, l'importance qu'occupent ces terrains ultrabasiques dans la mise en place d'une biodiversité néo-calédonienne remarquable à l'échelle mondiale : on recense sur ces terrains miniers 2 145 espèces différentes, dont 81,4 % sont endémiques de la Nouvelle-Calédonie, et dont 35 % sont strictement exclusives de ces sols ultramafiques. Il en résulte que, dans la globalité, la flore de Nouvelle-Calédonie comprend un nombre exceptionnel d'espèces indigènes. Malheureusement, depuis quelques siècles, elles sont de plus en plus concurrencées par un nombre important d'espèces introduites, estimées à environ 1 600 espèces par MacKee (1994).

Actuellement, la Nouvelle-Calédonie est caractérisée sur la Grande Terre par cinq grands types de formations végétales naturelles ou sub-naturelles :

- les mangroves ;
- la forêt dense humide sempervirente ;
- la forêt sclérophylle, ou forêt sèche ;
- les maquis de basse et moyenne altitude (jusqu'à 850 - 900 m d'altitude) ;
- les maquis d'altitude.

Toutes ces formations présentent un très grand intérêt mais il faut reconnaître que, malgré la faible densité de la population humaine, les écosystèmes néo-calédoniens ont subi, comme beaucoup d'autres milieux insulaires, d'importants dégâts. Le territoire est même cité par Myers comme l'un des dix points chauds de la déforestation tropicale (Myers *et al.*, 2000). La conversion de terres pour l'élevage et les incendies ont joué un rôle important dans la dégradation des formations végétales les plus caractéristiques. Depuis la fin du XIX^e siècle, l'exploitation minière s'y est ajoutée : le décapage du sol qu'elle entraîne et l'érosion qui en découle ont fortement affecté les maquis et les forêts denses. À tous ces facteurs s'ajoutent également les introductions volontaires ou non d'espèces végétales et animales dont certaines ont pu devenir envahissantes, notamment parce que la dégradation des écosystèmes leur offrait des opportunités d'installation (plantes d'espace ouvert notamment) et de prolifération. Certaines de ces espèces sont d'introduction ancienne. Avant même l'arrivée des Européens, des introductions d'espèces végétales ont été effectuées par les Mélanésiens à des fins médicinales, alimentaires ou tout simplement ornementales. Les espèces introduites par les Européens n'ont pas toutes réussi à s'implanter en raison du climat. D'autres se sont par contre échappées des jardins et figurent désormais dans la végétation de l'île. Certaines espèces posent problème, se multipliant sans qu'il existe de facteurs de contrôle suffisant dans l'écosystème. D'autres composent les végétations secondaires ouvertes de type savane, utilisées comme pâturage par les éleveurs (Toutain, 1998). Parmi ces plantes, certaines ont été introduites pour « l'amélioration » des pâturages, alors que d'autres sont au contraire des adventices de pâturage non consommées par les ruminants domestiques (de Garine-Wichatitsky *et al.*, 2004). On considère actuellement que la quasi-totalité des plantes envahissantes de l'archipel néo-calédonien est trouvée sur la Grande Terre (64 espèces, soit 98%) (Meyer *et al.*, 2005). Les animaux domestiques ou non, introduits volontairement ou accidentellement, ont une part de responsabilité importante dans la dégradation des écosystèmes néo-calédoniens. Parmi ces animaux, les mammifères herbivores ont joué un rôle non négligeable dans le recul des végétations primaires. Déforestation, incendies, pâturage par des animaux domestiques, espèces envahissantes végétales ou animales ont particulièrement touché les forêts. La forêt dense humide sempervirente couvre actuellement 21% de la Grande Terre et occupe encore localement des massifs de plusieurs dizaines de milliers d'hectares, bien qu'elle ait perdue 2/3 de sa surface originelle. Elle est remplacée dans ses faciès de dégradation par des savanes arborées et des maquis. Les maquis de basse et moyenne altitude, dont une petite partie seulement serait climacique, constituent désormais le type de végétation le plus répandu. Ils couvrent en effet un quart de la Grande Terre, soit un peu plus que la forêt dense humide sempervirente. La conservation de la biodiversité extrêmement riche en micro-endémisme de ces maquis miniers apparaît comme un des défis à relever d'urgence pour la Nouvelle-Calédonie. La forêt sèche,

quant à elle, a été fortement touchée, ce qui conduit à la considérer comme une des priorités majeures de la Nouvelle-Calédonie dans le domaine de la conservation de son patrimoine naturel, priorité pour laquelle a été engagée depuis 4 ans la plus grande opération de protection d'un écosystème en Nouvelle-Calédonie.

Cette forêt tropicale sèche aurait couvert, il y a environ 3 000 ans, une surface pouvant atteindre les 4 500 km² (Jaffré et Veillon, 1991 ; WWF, 2003, 2004) et située sur la côte Ouest de la Grande Terre (entre 20° et 22° de latitude S et entre 164° et 167° de longitude E). Aujourd'hui, il reste moins de 50 km² de cette forêt, soit environ 1 % de sa surface primitive. Encore faut-il préciser qu'il s'agit d'une formation composée de 106 sites de forêt relictuelle, eux-mêmes morcelés en plus de 240 fragments souvent de petite taille allant de 1 à 470 hectares et très éparpillés le long d'un gradient NS de plus de 300 km. Le statut actuel de la forêt sèche en Nouvelle-Calédonie confère au pays une mission de conservation d'autant plus évidente que les forêts sèches sont parmi les écosystèmes les plus menacés au monde. Par ailleurs, les particularités de la forêt sèche néo-calédonienne, constituée de plus de 456 espèces végétales parmi lesquelles figurent 262 endémiques (Jaffré et *al.*, 2001), placent la Nouvelle-Calédonie devant une responsabilité internationale dans le domaine de la biodiversité mondiale. Cette écorégion « forêt tropicale sèche » est en effet l'une des 238 écorégions prioritaires au niveau mondial pour la conservation (WWF, 2004). Cela doit conduire non seulement à pratiquer une politique de maintien de cette forêt exceptionnelle mais aussi à la restaurer.

Les massifs forestiers reliques occupent le plus souvent des propriétés privées appartenant à des éleveurs. La côte Ouest est en effet marquée par l'élevage d'animaux domestiques « classiques », dont les bovins et les chevaux. C'est la principale activité des Calédoniens d'origine européenne dont les exploitations de type extensif sont dénommées « stations ». Il est important de souligner que les surfaces de pâturage représentent 93% de la surface agricole de la grande île. Elles ont été aménagées soit à partir de formations boisées défrichées, soit sur savanes « naturelles ». Le cheptel bovin s'est constitué dès 1853 par arrivages successifs qui ont accompagné la colonisation européenne (Dubois, 1984). Les premiers éleveurs, d'origine anglo-saxonne, introduisirent les premiers effectifs importants de bovins à partir de l'Australie. En 1999, le cheptel était estimé à 120 000 têtes (Schwartz, 1999). Il s'agit de la principale source de revenus agricoles du territoire. Au niveau des pâturages, les charges sont parfois élevées, avec en moyenne 0,5 à 1 tête/ha. Cet élevage est complété par celui de chevaux dont le nombre était estimé à 11 000 en 1999.

L'impact de ces grands herbivores domestiques, bovins et équins, n'a pas été évalué précisément mais il doit être beaucoup plus important que l'on ne le pense si l'on prend en compte les difficultés de régénération de certaines espèces végétales indigènes, incapables de résister au broutage et au piétinement. Il est certain que l'analyse des rapports formations autochtones / formations secondaires dues au pâturage aurait été fort utile. Il en est de même de l'évaluation du degré « d'invasion » des plantes fortement colonisatrices et notamment celle des plantes exotiques, introduites volontairement ou non, et de leur relation avec l'intensité du pâturage. Des travaux menés par l'IAC sont en cours sur ce thème.

Ce que l'on sait par ailleurs, c'est que cette modification importante d'une grande partie de l'île par l'élevage classique est accentuée par l'introduction d'autres

mammifères domestiques dont beaucoup sont redevenus sauvages (espèces férales). C'est le cas notamment d'un certain nombre de caprins dont beaucoup se sont « ensauvagés » ; c'est aussi celui des cochons sauvages (*Sus scrofa domestica*), descendant probablement d'animaux introduits par des navigateurs (dont James Cook) à la fin du XVIII^e siècle, qui ont colonisé la Grande Terre et les îles Loyauté. Leurs dégâts sont nombreux, tant au niveau des cultures vivrières que des plantes indigènes. L'inconvénient de ces cochons sauvages par rapport aux mammifères précédents est qu'ils constituent également une menace pour certaines espèces animales, parmi lesquelles figurent des espèces endémiques comme le cagou dont ils peuvent détruire les pontes, ou certains reptiles ou même des invertébrés dont quelques espèces de mollusques (Bulimes, etc.).

Parmi les mammifères introduits volontairement figurent également deux lagomorphes : le lapin de garenne (*Oryctolagus cuniculus*) et des *Sylvilagus sp.* ainsi qu'un grand herbivore, le cerf rusa (*Cervus timorensis rusa*). C'est, semble-t-il, cette espèce introduite qui actuellement pose le plus de problème à ceux qui tentent de maintenir et de restaurer la forêt sèche.

Le cerf rusa, une espèce au statut ambigu

Le cerf rusa, appelé aussi rusa ou cerf de Java, est originaire d'Indonésie. Cerf dominant dans tout l'archipel indo-pacifique, il était un candidat tout trouvé pour coloniser une île caractérisée par l'absence de vertébrés herbivores sauvages. Introduit en Nouvelle-Calédonie en 1870 avec seulement 12 individus, le cerf rusa a en quelques dizaines d'années envahi la presque totalité de la Grande Terre. Parmi les raisons invoquées pour expliquer l'extension de cette espèce, sont souvent mis en avant la faculté d'adaptation de l'espèce, un contexte écologique favorable, l'absence d'obstacles naturels mais aussi l'absence de prédateurs, et de très bonnes conditions sanitaires (Desvals et *al.*, 1992). Le nombre de cerfs présents sur la Grande Terre était estimé entre 100 000 et 120 000 têtes environ dans les années 1990 (Chardonnet et Lartigues, 1992). L'espèce a été considérée comme envahissante à cause de la densité d'individus atteinte dans certaines zones où elle dépasserait les 350 individus par km² alors qu'on estime comme forte une densité de 20 têtes par km² (0,2 tête à l'hectare).

Le statut de cette espèce est ambigu pour plusieurs raisons :

- La relative ancienneté de son introduction (1870) et sa présence sur l'ensemble de la Grande Terre lui confère un véritable statut d'espèce indigène. En effet, même s'il n'a pas encore acquis une valeur sacrée et ne fait pas partie des représentations symboliques du monde mélanésien, le cerf rusa est aujourd'hui partie intégrante de la culture néo-calédonienne. Il est même l'un des animaux emblématiques du territoire aux côtés d'espèces endémiques comme le notou (*Ducula goliath*), le cagou (*Rhynocetos jubatus*) ou la perruche d'Ouvéa (*Eunymphicus cornatus uveaensis*). C'est ainsi que l'image du cerf apparaît aussi bien sur le blason de communes que sur les billets de banque, les timbres-poste, les cartes postales, les boîtes d'allumettes, les tee-shirts, etc. Au titre d'animal sauvage « indigène », le cerf est considéré comme un animal de chasse (Schwartz, 1999).
- Parallèlement, il pourrait être crédité du statut d'animal « domestique ». Son élevage s'est en effet développé vers le milieu des années 1980 avec la mise

en place d'une législation permettant le développement d'une filière *Cervidae* (Le Bel, 1993). En 1998 (Le Bel *et al.*, 1999), on comptait 12 000 individus répartis dans une trentaine de fermes produisant 211 tonnes de venaison exportée vers l'Union européenne. Animal grégaire, sa nourriture est composée d'herbes, de feuilles et de fruits. Son comportement de paasseur mixte lui permet de valoriser aussi bien les zones de parcours embuissonnées que les pâturages améliorés (Corniaux *et al.*, 1997). Il présente ainsi de nombreuses qualités pour les éleveurs même s'il ne représente que moins de 1 % des cerfs élevés dans le monde (Maudet, 1998).

- Il représente également un apport protéinique important pour les populations rurales qui le chassent tout au long de l'année. Une restriction de la vente des balles limite aujourd'hui la capacité des chasseurs à réguler les populations de ce cerf.
- Compte tenu des densités atteintes *in natura*, ce cerf peut être considéré comme une espèce envahissante participant au façonnage et à la transformation des paysages et jouant un rôle significatif dans la dégradation de la biodiversité, notamment dans des régions comme celle de la côte Ouest (Le Bel, 1999).

Pour de nombreux auteurs, l'introduction des cerfs a contribué d'une manière significative au recul des végétations primaires de la Grande Terre et tout particulièrement de la forêt sèche. En effet, l'étude par radio-pistage de son comportement spatial (de Garine-Wichatitsky *et al.*, 2004) révèle des déplacements limités et une fidélité au site remarquable ainsi qu'une fréquentation préférentielle des zones de forêts sèches (comparativement, les bovins effectuent des déplacements plus importants et fréquentent plus rarement ce qui reste de forêt sèche). L'abrutissement excessif que le cerf opère entraîne par endroit une modification des faciès de végétation ce qui, avec le piétinement, a pour conséquence, entre autres, la disparition du sous-bois de la forêt sclérophylle. L'enquête menée par de Garine-Wichatitsky et ses collaborateurs (2004) sur 12 sites de forêts sèches *sensu stricto* a permis de relever les impacts provoqués par les activités de ces ruminants (abrutissement, frottis, etc.). L'analyse de la fréquence de consommation de 103 taxons n'indique pas de différences significatives en fonction du type biologique des plantes (graminées / herbacées / ligneux) ou de leur statut (endémique / indigène / introduite), ce qui confirme la stratégie opportuniste de cette espèce introduite. Toutefois, il faut considérer que parmi les espèces endémiques de la forêt sèche, classées comme menacées par l'UICN, 7 espèces seraient directement menacées par le cerf alors que 4 espèces ne semblent pas subir d'impact sérieux.

Selon une étude, la résistance au broutage de certaines plantes allochtones peut aboutir à la formation de faciès monospécifiques ou à la disparition locale de certaines espèces de la forêt sclérophylle, tel le faciès à *Homalium deplanchei* dans le secteur de Dèva à Bourail (Jaffré *et al.*, 1998). Dans cette même région, le cerf rusa est par ailleurs suspecté de favoriser l'extension de certaines adventices comme le goyavier (*Psidium guajava*) et le lantana (*Lantana camara*). L'action conjointe du cerf et d'une autre espèce introduite, le lapin (*Oryctolagus cuniculus*), aurait même contribué à la quasi-extinction d'un petit arbre de la forêt sclérophylle, *Pittosporum tianianum* (Gargominy *et al.*, 1996), déclaré éteint en 1994 et redécouvert en 2002.

Il ressort de l'ensemble des recherches consacrées aux interactions cerf rusa / forêt sèche que :

- L'omniprésence du cerf à l'intérieur ou à proximité des lambeaux encore existants de forêt sèche ne permet pas d'envisager son éradication de l'ensemble de la Grande Terre. Une telle proposition rencontrerait d'ailleurs une très forte opposition de la part des populations locales. Le cerf fait en effet partie intégrante de la vie des Calédoniens. Il est l'animal le plus chassé du territoire (de Garine, 2002) et constitue un apport protéinique non négligeable pour les communautés rurales. Par ailleurs, la filière d'élevage de cerfs dont l'exportation de venaison a représenté 93,7 millions de CFP pratique des captures régulières sur le cheptel sauvage (de Garine-Wichatitsky et *al.*, 2004).
- La solution la plus pragmatique consiste à gérer ce problème à une échelle locale, soit en créant des zones protégées du bétail et des cerfs par des clôtures (comme c'est le cas de la forêt sèche de Mépouirai sud depuis 1994, de Tiéa à Pouembout et plus récemment des forêts de Malhec à Koumak et Beaupré à Poya), soit en gérant localement les populations d'ongulés qui fréquentent les îlots de forêt sèche, en mettant en place par exemple des plans de chasse raisonnée. Les dégâts occasionnés par ce cerf conduisent à empêcher à tout prix son introduction dans les autres îles de l'archipel.

L'état de cette forêt très fragmentée nécessitera à terme d'envisager soit d'améliorer la « qualité » de la matrice dans laquelle sont inclus ces fragments, soit de créer des corridors permettant de mettre en réseau ces systèmes relictuels. Ces corridors devront faire l'objet de véritables « études d'impact » afin de mettre en avant tant les avantages que certains inconvénients, comme l'« aide » à la diffusion d'espèces « non souhaitées ». L'intérêt que présente cette forêt à l'échelon national et mondial, avec un taux d'endémisme de près de 50 %, oblige à mettre au point une stratégie de conservation : les mesures déjà envisagées, où alternent des zones de protections dures avec des zones où seront privilégiés des plans de gestion permettant le contrôle des espèces envahissantes les plus dommageables, constituent une voie intéressante qui semble socialement acceptable. Elle doit être complétée, compte tenu de l'état actuel de cette forêt, par une politique ambitieuse de restauration, telle que celle préconisée par le WWF (2004), initiateur du séminaire « restauration des forêts tropicales sèches de Nouvelle-Calédonie ».

Bibliographie

- ALLAIN Y.M., 2000 - *Invasions biologiques et collections*. Hommes et Plantes, 36.
- ARBONNIER M., 2000 - *Arbres, arbustes et lianes des zones sèches d'Afrique de l'Ouest*. Paris, CIRAD, MNHN, UICN, 541 p.
- ARNETT R.H., 1983 - *Statut of the taxonomy of the insects of America north of Mexico: a preliminary report prepared for the subcommittee for the insect fauna of North America*. Inédit.
- BAKER H.G., 1974 - The Evolution of Weeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5: 1-24.

- BLOSSEY B., NÖTZOLD R., 1995 - Evolution of increased competitive ability in invasive non indigenous plants: a hypothesis. *Journal of Ecology*, 83: 887-889.
- BOURRET D., 1979 – « Ethnobotanique = Ethnobotany ». In Sautter C. (coord.) : *Atlas de la Nouvelle Calédonie et dépendances*. Orstom, Paris, 3 p.
- CARCAILLET C., 1993 – Les plantes allochtones envahissantes de l'archipel Crozet, Océan Austral. *Revue d'écologie*, 48(1) : 3-20.
- CHAPIN C.T., BROWN C.J., 2003 - Food web consequences of secondary compounds in invasive plants. *Proceedings of the Society of Wetland Scientist*: 103.
- CHARDONNET P., LARTIGUES A., 1992 - *Gestion de la faune sauvage terrestre vertébrée dans la Province Sud de Nouvelle-calédonie : avis et propositions*. Maisons-Alfort, CIRAD-IEMVT, 150 p.
- CHAUVET M., OLIVIER L., 1993 - *La biodiversité, enjeu planétaire*. Paris, Sang de la terre, 415 p.
- CLÉMENT G., 2002 - *Éloge des vagabondes ; herbes, arbres et fleurs à la conquête du monde*. Paris, Nil Editions, 199 p.
- CORNIAUX C., LE BEL S., SARRAILH J., 1997 - *Shrub palatability to rusa deer (Cervus timorensis russa) in New Caledonia*. XVIIIth IGC, Canada.
- CRAWLEY M.J., 1987 – « What makes a community invasible? » In Gray A.J., Crawley M.J., Edwards P.J. (eds): *Colonization, succession and stability*. Oxford, Blackwell Scientific Publications: 429-453.
- CRONK Q.C.B., FULLER J.L., 1995 - *Plant invaders: the threat to natural ecosystems*. London, Chapman & Hall, 241 p.
- DE GARINE I., 2002 - *Études des aspects socio-culturels de la chasse en Nouvelle-Calédonie*. IAC. Programme Elevage et Faune, Païta, Nouvelle Calédonie. Rapport N° 4-2002 : 1-45
- DE GARINE-WICHATISKY M., SPAGGIARI J., MÉNARD C., 2004 - *Écologie et impacts des ongulés introduits sur la forêt sèche de Nouvelle-Calédonie. Rapport de recherche*. Institut agronomique néo-calédonien, 115 p.
- DE KLEMM C., 1996 - *Les introductions d'organismes non indigènes dans le milieu naturel*. Strasbourg, Ed. Conseil de l'Europe, Sauvegarde de la Nature n° 73, 96 p.
- DESVALS M., LAMBERT C., LEROUX H., 1992 - Bilan de quatre années de surveillance sanitaire de la population cervine en Nouvelle-Calédonie. *Revue d'Elevage et de Médecine Vétérinaire de Nouvelle-Calédonie*, 16 : 25-32.
- DI CASTRI F., HANSEN A.J., DEBUSSCHE M. (eds.), 1990 - *Biological invasions in Europe and the Mediterranean Basin*. Kluwer Academic Publishers, Vol. 65. Monographiae Biologicae, 463 p.
- DRAKE J.A., MOONEY H.A., DI CASTRI F., GROVES R.H., KRUGER F.J., REJMANEK M., WILLIAMSON M. (Eds.), 1989 - *Biological invasions; a global perspective*. Chichester, John Wiley & Sons, 525 p.
- DUBOIS J.P., 1984 - L'élevage bovin en Nouvelle-Calédonie. *Revue d'Elevage et de Médecine Vétérinaire de Nouvelle-Calédonie*, 2 : 43-58.
- DUBOIS P.J., PERENNOU C., 1997 - Protection d'un oiseau menacé, l'érisma à tête blanche *Oxyura leucocephala*. *Ornithos*, 4 : 49-53.
- ELTON C., 1958 (réed. 2000) – *The Ecology of Invasion by Animals and Plants*. The University of Chicago Press, 196 p.
- ERWIN T.L., 1982 - Tropical forests: their richness in Coleoptera and other arthropod species. *Coleopterists Bulletin*, 36: 74-75.
- GARGOMINY O., BOUCHET P., PASCAL M., M. JAFFRÉ, TOURNEUR J.-C., 1996 - Conséquences des introductions d'espèces végétales et animales sur la

- biodiversité en Nouvelle-Calédonie. *Revue d'écologie*, 51(4) : 375-402.
- GODARD P., LABOUTE P., SYLLEBRANQUE J.J., 1982 - *L'île la plus proche du Paradis*. Nouméa, Editions d'art Calédoniennes.
- GOULLETQUER Ph., BACHELET G., SAURIAU P.G., NOEL P., 2002 – « Open Atlantic coast of Europe - a century of introduced species into french waters ». In Leppäkoski E., Gollash S., Olenin S. (eds): *Invasive species of Europe - Distribution, impact and management*. Dordrecht/Boston/London, Kluwer Academic Publishers, 276-290.
- GROVES R.H., BURDON J.J. (Eds.), 1986 - *Ecology of biological invasions*. Cambridge, New York, Cambridge University Press, 166 p.
- HOBBS R.J., ARICO S., ARONSO J., BARON J.S., BRIDGEWATER P., CRAMER V.A., EPSTEIN P.R., EWEL J.J., KLINK C.A., LUGO A.E., NORTON D., OJIMA D., RICHARDSON D.M., SANDERSON E.W., VALLADARES F., MONTERRAT V., ZAMORA R., ZOBEL M., 2006 - Novel ecosystem: theoretical and management aspect of the new ecological world order. *Global Ecology and Biogeography*, 15(1): 1-7.
- HOBBS R.J., HUENNEKE L.F., 1992 - Disturbance, diversity and invasion: implication for conservation. *Conservation Biology*, 6(3): 324-327.
- JAFFRÉ T., 2003 - Une flore exceptionnelle. *Sciences au Sud, Le Journal de l'IRD*, 20 : 8.
- JAFFRÉ T., BOUCHET P., VEILLON J.M., 1998 - Threatened plants of New Caledonia: Is the system of protected areas adequate? *Biodiversity and Conservation*, 7(1) : 109-135
- JAFFRÉ T., MORAT P., VEILLON J.M., RIGAULT F., DAGOSTINI G., 2001 - *Composition et caractérisation de la flore indigène de Nouvelle-Calédonie = Composition and characterisation of the native flora of New Caledonia*. IRD Nouméa, No 4, 121 p.
- JAFFRÉ T., VEILLON J.M., 1991 - *La forêt sclérophylle de la province Sud de la Nouvelle-Calédonie*. Orstom, Nouméa (NCL), No 6, 93 p., cart. :Carte: 3:1/10.000 h.t., tabl. - (Sciences de la Vie.Botanique.Conventions (NCL))
- JAKOBS G., WEBER E., EDWARDS P.J., 2004 - Introduced plants of the invasive *Solidago gigantea* (Asteracea) are larger and grow denser than conspecific in the native range. *Diversity and Distributions*, 10(1): 11-19.
- KAHN R.P., 1979 - A concept of pest risk analysis. *European and Mediterranean Plant protection Organisation Bulletin*, 9(1): 119-130.
- KEITH P., 2005 - Revue des introductions de poissons et de crustacés décapodes d'eau douce en Nouvelle Calédonie. *Revue d'écologie*, 60(1) : 45-55
- LAIRD M., 1956 - Studies of mosquitoes and freshwater ecology of the south Pacific. *Bulletin of the Royal Society of New Zealand*, 6: 1-288
- LE BEL S., 1993 - *Recherches menées sur les cervidés par le CIRAD-EMVT*. Paris, INRA, 5 p.
- LE BEL S., BRESCIA F., BARRÉ N., 1999 - *Étude de la biologie du cerf rusa (Cervus timorensis rusa) en milieu naturel, base d'un plan de gestion des populations de cervidés sauvages. Étude de cas : la propriété Metzdorf sur la côte Ouest de la Nouvelle-Calédonie*. CIRAD-EMVT, Port-Laguerre, 63 p.
- LEVER C., 1997 - *Naturalized fishes of the world*. San Diego, Academic Press, 408 p.
- LODGE D.M., 2001 – « Lakes ». In Chapin III F.S., Sala O.E., Huber-Samwald E. (ed.): *Global Biodiversity in a Changing Environment: Scenarios for the 21 st Century*. New York, Springer Verlag : 277-313.

- MACKEE H.S., 1994 - *Catalogue des plantes introduites et cultivées en Nouvelle-Calédonie*. 2^{ème} Ed. Paris, Muséum national d'histoire naturelle, 164 p.
- MALECKI R.A., BLOSSEY B., HIGHT S.D., SCHOEDER D., KOK L.T., COULSON J.R., 1993 - Biological control on purple loostrife. *Bioscience* 43(10): 680-686.
- MARQUET G., KEITH P., VIGNEUX E., 2003 - *Atlas des poissons et des crustacés d'eau douce de Nouvelle-Calédonie*. Paris, Muséum national d'histoire naturelle, Collection Patrimoines Naturels 58, 282 p.
- MARY N.J., 2002 - Spatio-temporal variations in the macroinvertebrate assemblages of New Caledonia streams. *Bulletin français de la pêche et de la protection des milieux aquatiques*, 364(1) : 197-215.
- MAUDET F., 1998 - *Caractérisation génétique des populations de cerfs rusa (Cervus timorensis russa) en élevage à l'île Maurice*. DEA Univ. Rennes 1, doc. multigr.
- MCDONALD H.A., KRUGER F.J., FERRAR A.A. (eds.), 1986 - Ecology and management of biological invasions in Southern Africa. Cape Town, Oxford University Press, 324 p.
- MCNEELY J.A., MOONEY H.A., NEVILLE L.E., SCHEI P., WAAGE J.K. (eds.), 2001 - *A global strategy on invasive alien species*. IUCN Gland, Switzerland, and Cambridge, UK, 50 p.
- MICHAEL P.W., 1981 - Alien plants. In Groves R.H. (ed.): *Australian vegetation*. Cambridge University Press: 44-64.
- MOONEY H.A., HOBBS R.J., 2000 - *Invasive species in a changing world*. Washington DC, Island Press, 384 p.
- MOONEY H.A., MACK R.N., MCNEELY J.A., NEVILLE L.E., SCHEI P.J., WAAGE J.K. (eds.), 2005 - *Invasive alien species. A new synthesis*. Washington DC., Island Press, 368 p.
- MÜLLER S. (coord.), 2004 - *Les plantes invasives en France : état des connaissances et propositions d'actions*. Paris, Muséum national d'histoire naturelle, 168 p.
- MÜLLER S. (coord.), 2004 - *Les plantes invasives en France : état des connaissances et propositions d'actions*. Paris, Muséum national d'histoire naturelle, 168 p.
- MYERS N., MITTERMEIER R.A., MITTERMEIER C.G., DA FONSECA A.B., KENT J., 2000 - Biodiversity hotspot for conservation priorities. *Nature*, 403(6772): 853-858.
- OWEN S.J., 1988 - *Department of Conservation Strategic Plan for Managing Invasive Weeds*. Wellington, New Zeland, Department of Conservation, 86p.
- PARSONS W.T., CUTHBERTSON E.G., 1992 - *Noxious Weeds of Australia*. Melbourne, Australia, Inkata Press, 698 p.
- PERRINGS C., WILLIAMSON M., DALMAZZONE S. (eds.) 2000 - *The economics of biological invasions*, Cheltenham, UK, Edward Elgar, 249 p.
- PIMENTEL D., 1993 - « Habitat factors in new pest invasions ». In Kim K.C., McPherson B.A. (Eds.): *Evolution of insects pests: Patterns of variation*. New York, John Wiley & Sons Inc.: 165-181.
- PIMENTEL D., ZUNIGA R., MORRISON D., 2005 - Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics*, 52(3): 273-288.
- PLANTY-TABACCHI A.M., 1993 - *Invasions des corridors riverains fluviaux par des espèces végétales d'origine étrangère*. Thèse de doctorat, Université Paul Sabatier-Toulouse III, 176 p.
- PRIEUR-RICHARD A.H., LAVOREL S., 2000 - Invasions: the perspective of diverse plant communities. *Austral Ecology*, 25(1): 1-7.

- PYSEK P., PRACH K., 1993 - Plant invasions and the role of riparian habitats: a comparison of four species alien to Central Europe. *Journal of Biogeography*, 20(4): 413-420.
- PYSEK P., PRACH K., 1995 - Invasion dynamics of *Impatiens glandulifera*: a century of spreading reconstructed. *Biological conservation*, 74(1): 41-48.
- QUEZEL P., BARBERO M., BONIN G., LOISEL R., 1990 – « Recent plant invasions in the circum Mediterranean region ». In Di Castri F., Hansen A.J., Debussche M.: *Biological invasions in Europe and the Mediterranean basin*. Dordrecht, Kluwer Academic Publisher: 51-60.
- RAMAKRISHNAN P.S. (ed.), 1991 - *Ecology of biological invasion in the tropics*. New Delhi, International Scientific Publications, 195 p.
- REJMÁNEK M., 1989 – « Invasibility of plant communities ». In Drake J. A., Mooney H. A., Di Castri F., Groves R.H., Kruger K.J., Rejmanek M., Williamson M. (eds.): *Biological invasions: A global perspective*. Chichester, John Wiley & Sons: 369-388.
- RICHARDSON D.M., ALLSOPP N., D'ANTONIO C.M., MILTON S.J., REJMÁNEK M., 2000 - Plant invasions: the role of mutualism. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 75, 65-93.
- SAILER R.I., 1983 - « History of insect introductions. In Wilson C.L., Graham C.L. (eds.): *Exotic plant pests and North American Agriculture*. New York, Academic press: 15-38.
- SAN MARTIN G., ADRIAENS T., HAUTIER L., OTTART N., 2005 - La coccinelle asiatique *Harmonia axyridis*. *Insectes*, 136 : 7-11.
- SCHWARTZ T., 1999 - *L'organisation spatiale du cerf rusa (Cervus timorensis rusa) en zone de savane à Poya (Nouvelle-Calédonie) : mise en place d'un SIG (système d'information géographique), outil d'aide à la gestion*. Paris, Muséum National d'Histoire Naturelle, Mémoire DEA : Environnement, Temps, Espaces, Sociétés (ETES) : Ecologie, Gestion des milieux, Biodiversité, 97 p.
- SHINE C., WILLIAMS N., GÜNDLING L., 2000 - *A guide to designing legal and institutional frameworks on alien invasive species*. Gland, Switzerland, Cambridge and Bonn, IUCN, 138p.
- SIMBERLOFF D., 1986 – « Introduced insect: a biogeographic and systematic perspective ». In Mooney H.A. and Drake J.A. (eds.) : *Ecology of biological invasions of North America and Hawaii*, New York, Springer-Verlag, 3-26.
- SIMBERLOFF D., SCHMITZ D.C., BROWN T.C., (eds), 1997 - *Strangers in paradise: impact and management of non indigenous species in Florida*. Washington, DC, Island Press, 467 p.
- SPECHT R.L., 1981 – « Major vegetation formations in Australia ». In Keast A. (ed.): *Ecological Biogeography of Australia*. The Hague, Junk: 165-297.
- THÉBAUD C., FINZI A.C., AFFRE L., DEBUSSCHE M., ESCARRÉ J., 1996 - Assessing why two introduced *Conyza* differ in their ability to invade Mediterranean old fields. *Ecology*, 77: 791-804.
- THÉBAUD C., SIMBERLOFF D., 2001 - Are plants really larger in their introduced ranges? *American naturalist*, 157: 231-236.
- TOUTAIN B., 1998 - *Utilisation et avenir des ressources renouvelables dans la Province Nord de Nouvelle-Calédonie*. CIRAD-EMVT, CIRAD-TERA, doc. multigr.
- VITOUSEK P.M., 1988 – « Diversity and biological invasions of oceanic islands ». In Wilson E.O., Peter F.M. (eds): *Biodiversity*. Washington DC, National Academy of Sciences: 181-189.
- VITOUSEK P.M., D'ANTONIO C.M., LOOPE L.L., WESTERBROOKS R., 1996 - Biological

- invasions as global environmental change. *American Scientist*, 84: 468-478.
- WAGNER W.L., HERBST D.R., SOHMER S.H., 1999 - *Manual of the flowering plants of Hawai'i. Revised Edition*. Honolulu, University of Hawaii Press and Bishop Museum Press, 1853 p.
- WEBER W.J., 1979 - *Health hazards from pigeons, starlings and english sparrows: diseases and parasites associated with pigeons, starlings and english sparrows which affect domestic animals*. Fresno, CA, Thomson Publications, 138 p.
- WELLS M.J., POYNTON R.J., BALSINHAS A.A., MUSIL C.F., JOFFE H., VAN HOEPEN E., ABBOTT S.K., 1986 – “The history of introduction of invasive alien plants to southern Africa”. In Macdonald I.A.W., Kruger F.J., Ferrar A. A. (eds.): *The ecology and management of biological invasions in Southern Africa*. Cape Town, Republic of South Africa, Oxford University Press: 21–35.
- WILLIAMS P.A., 1997 - *Ecology and management of invasive weeds*. Wellington, New Zealand, Department of Conservation, Conservation Sciences Publication No. 7, 67 p.
- WILLIAMSON M., FITTER A., 1996 - The characters of successful invaders. *Biological conservation*, 78(1-2): 163-170.
- WITTENBERG R., COCK M.J.W., GLOBAL INVASIVE SPECIES PROGRAMME (eds.), 2001 - *Invasive alien species: a toolkit of best prevention and management practices*. Oxon, UK, CABI Publishing, 228 p.
- WWF, 2003 - *Indicators for measuring progress towards forest landscape restoration. A framework for WWF's Forests for Life program*. Internal paper, 4 p.
- WWF, 2004 - *Recréer des forêts tropicales sèches en Nouvelle-Calédonie : Contribution à une vision pour la restauration*. Rapport scientifique, 27p.