

CHAPITRE 3

PROCESSUS D'INVASIONS BIOLOGIQUES : DE L'APPROCHE DESCRIPTIVE À L'APPROCHE PRÉDICTIVE

BIOLOGICAL INVASION PROCESSES: EVALUATION AND PREDICTION

Benoît FACON¹, Ludovic MAILLERET², David RENAULT³ & Lionel ROQUES⁴

¹ UMR CBGP, INRA, 34000 Montpellier, France & UMR Peuplements Végétaux et Bioagresseurs en Milieu Tropical, CIRAD-Université de la Réunion, Pôle de Protection des Plantes, 97410 Saint Pierre, France. E-mail: facon@supagro.inra.fr

² UMR ISA, INRA-CNRS-Université Nice Sophia Antipolis, 400 route des Chappes, Sophia Antipolis, France. E-mail: ludovic.mailleret@sophia.inra.fr

³ Université de Rennes 1, UMR CNRS 6553 EcoBio, 263 Avenue du Gal Leclerc, Rennes, France. E-mail: david.renault@univ-rennes1.fr

⁴ Centre de Recherche PACA, UR BioSP, Domaine St Paul, Site Agroparc, 84914 Avignon. E-mail: lionel.roques@avignon.inra.fr

Comprendre les déterminants des invasions est devenu une priorité des politiques environnementales. Un des principaux objectifs des recherches actuelles dans le domaine est de mieux prédire et contrôler les nouvelles invasions. Au cours des dernières décennies, la communauté scientifique s'est attachée à trouver des éléments généraux d'explication des invasions, qui pourraient dépasser les particularités de chaque système biologique. Il s'agit d'identifier les caractéristiques qui prédisposent une espèce à devenir envahissante d'une part, et celles qui rendent un écosystème sensible aux invasions d'autre part. L'étude menée par Ducatillon *et al.* (ce fascicule) compile ainsi des données utiles à l'évaluation du risque d'invasion de plusieurs espèces végétales ligneuses, au travers d'une analyse des traits de reproduction, des banques de graines, des modalités de dispersion, ou bien encore l'histoire de l'introduction de plusieurs espèces du genre *Hakea*.

Dans ce contexte, la connaissance des routes d'invasion constitue une facette importante des recherches sur les invasions biologiques. De telles études visent à identifier les populations d'origine, les modes de transport empruntés par les organismes, le nombre d'étapes lors du processus d'introduction, etc. (Guillemaud *et al.*, 2011). Elles permettent de documenter *a posteriori* les portes de sortie et d'entrée, les modes de transport les plus courants, et les facteurs facilitant les invasions biologiques (agriculture, déplacement humain, transports). L'inférence des histoires d'invasion combine généralement les données historiques d'observation aux données génétiques (Estoup & Guillemaud, 2010). Par des approches statistiques appropriées, il est possible d'identifier les scénarios d'introduction les plus vraisemblables. Nous pouvons alors, par exemple, détecter des cas où l'invasion résulte du mélange de populations issues d'introductions multiples, une situation jugée particulièrement à risque dans la mesure où de telles populations invasives peuvent être dotées d'un fort potentiel adaptatif (Ravigné *et al.*, ce fascicule).

Par ailleurs, tous les habitats ne présentent pas la même sensibilité aux invasions biologiques. Au sein des écosystèmes terrestres, la proportion d'espèces introduites est largement dépendante de la typologie des habitats (Chytry *et al.*, 2008). Un certain nombre de facteurs biotiques et abiotiques déterminent le degré d'invasibilité d'un écosystème, tels que le nombre et la nature des vecteurs d'introduction, le niveau de diversité fonctionnelle au sein des communautés, ou bien encore la naïveté des espèces autochtones (Levine *et al.*, 2004 ; With, 2004 ; Catford *et al.*, 2009 ;

Hooper & Dukes, 2010). Dans le cas de la liane *Merremia peltata*, la structure du peuplement récepteur, ainsi que les essences servant de points de fixation expliquent en grande partie la forte présence de cette espèce dans les forêts secondaires (Tassin & Laizé, ce fascicule).

Une fois établie au sein d'une nouvelle aire géographique, la dynamique d'expansion géographique d'une espèce introduite est fortement dépendante de ses capacités de dispersion. Lorsqu'elle se déroule de manière naturelle, l'expansion spatiale des organismes invasifs peut être réalisée *via* une propagation de proche en proche sur des échelles qui dépendent des capacités de déplacement de l'espèce. La capacité des organismes à assurer les différents coûts inhérents à ces déplacements va conditionner le succès de leur expansion (Bonte *et al.*, 2011). À petite échelle géographique, les patrons de mouvement des espèces invasives peuvent être conditionnés par différents éléments du paysage du milieu colonisé, notamment la distribution des points de nourrissage. Ainsi, l'étude des activités de prospection et des domaines vitaux chez des chats a permis de rendre compte de l'importance de la présence de proies dans leurs patrons de déplacement (Bonnaud *et al.*, ce fascicule).

Enfin, le comportement des espèces invasives dans l'environnement d'introduction peut être différent de celui exprimé au sein de leur environnement natif. Certains phénomènes, comme l'existence d'événements de dispersion à longue distance, ou la sélection de phénotypes disperseurs peuvent influencer fortement l'étape d'expansion (Philipps *et al.*, 2008 ; Shine *et al.*, 2011). Les interactions biotiques (compétition, prédation, mutualisme, etc.) peuvent également différer au sein de l'aire envahie. Ces aspects doivent être considérés précisément afin d'apprécier l'impact d'une invasion sur la biodiversité indigène. Les modèles développés dans le cadre des réponses fonctionnelles, qui étudient la variation du taux de consommation des prédateurs en fonction de la densité des proies et de la présence éventuelle de compétiteurs, révèlent ainsi l'importance des interactions prédateur-prédateur au cours d'une activité d'approvisionnement (Médoc & Spataro, ce fascicule).

Pour conclure, la mise en œuvre de modèles mécanistes (métapopulations, équations différentielles, équations aux dérivées partielles, etc.) est indispensable à la description de la dynamique d'une espèce invasive en interaction avec d'autres espèces et avec son environnement. De tels modèles doivent permettre d'évaluer le rôle de facteurs biotiques et abiotiques sur la dynamique de l'espèce, et plus particulièrement sur le succès de la phase d'installation ou la vitesse d'expansion dans le cas de modèles spatio-temporels. Dans cet objectif de prédiction, ou de compréhension du rôle de certaines covariables environnementales, l'estimation des paramètres de ces modèles à partir d'observations de terrain apparaît comme une étape indispensable. Le couplage de modèles mécanistes décrivant une dynamique partiellement ou indirectement observée avec des modèles statistiques décrivant le processus d'observation semble offrir un cadre prometteur pour cette étape d'estimation. Utilisées dans ce cadre, les méthodes bayésiennes permettent d'estimer une distribution de probabilité associée aux paramètres des modèles mécanistes et donc d'utiliser ces modèles pour tester différents scénarios et mesurer l'incertitude associée à chacun de ces scénarios.

Understanding the determinants of invasions has become an environmental policy priority. A major goal of current researches in this field is to better predict and control new and future invasions. During the past decades, the scientific community has sought to find general elements explaining invasions that might exceed the particularities of each biological system. The purpose of such researches is to identify characteristics that, on one hand, predispose a species to become invasive and, on the other hand, render an ecosystem sensitive to invasion. In their study, Ducatillon *et al.* (this volume) compiled several informations that can further serve as a basis for the assessment of the invasion risk of several plant species. Specifically, these authors analysed

reproductive traits, seed banks, dispersal modes and capacities, and the introduction history of several species from *Hakea* genus.

Knowledge of invasion routes is an important facet of research on biological invasions. Such studies aim to identify the indigenous populations at the origin of the introduction, the modes of transport used by these organisms, and the number of steps associated with the process of introduction, etc. (Guillemaud *et al.*, 2011). These data aid the subsequent documentation of exit and entrance gates, the most common modes of transport, and the main factors facilitating biological invasions (e.g. agriculture, human displacement, transportation). Inferences of invasion history are usually based on the combined consideration of historical observation data and genetic data (Estoup & Guillemaud, 2010). Then, using appropriate statistical approaches, the most likely scenarios of introduction can be identified. We can then, for example, detect cases in which invasion results from the mixing of populations stemming from multiple introductions, a situation considered to be particularly risky because such invasive populations may have strong adaptive potential (Ravigné *et al.*, this volume).

Furthermore, not all habitats show the same sensitivity to biological invasions. In terrestrial ecosystems, the proportion of introduced species depends largely on the typology of habitats present in the recipient locality (Chytrý *et al.*, 2008). A number of biotic and abiotic factors, such as the number and nature of introduction vectors, the level of functional diversity within communities, or even the naivety of indigenous species, determine the susceptibility of an ecosystem to invasion (Levine *et al.*, 2004; With, 2004; Catford *et al.*, 2009; Hooper & Dukes, 2010). For example, the strong presence of the vine *Merremia peltata* in secondary forests can be explained largely by the structure of the recipient settlement and by the presence of deciduous trees used as attachment points (Tassin & Laizé, this volume).

Once established in a new geographical area, the dynamics of an introduced species' geographic expansion depends strongly on its capacity for dispersal. The natural spatial expansion of invasive organisms may occur *via* step-by-step propagation at scales that depend on the species' capacity for displacement. The capacity of organisms to deal with the various costs linked to these trips will determine the success of their expansion (Bonte *et al.*, 2011). On a small geographical scale, the movement patterns of invasive species can be conditioned by various elements of the colonized landscape, including the distribution of trophic patches. For example, study of domestic and feral cats' exploration activities and vital areas has helped underline the importance of the presence of prey to their travel patterns (Bonnaud *et al.*, this volume).

Finally, the behaviour of invasive species in introduced localities may differ from that expressed in their native environments. Factors such as long-distance dispersal events or the selection of dispersing phenotypes can strongly influence expansion dynamics (Philipps *et al.*, 2008; Shine *et al.*, 2011). Biotic interactions (e.g. competition, predation, mutualism) may also differ within the invaded area. These aspects must be considered accurately when assessing the impact of an invasion on indigenous biodiversity. Thus, models developed within the framework of functional responses of a predator, *i.e.* comparisons of the relationship between resource consumption and resource availability, demonstrate the importance of predator–predator interaction (mutual interference) in the course of foraging activities (Médoc & Spataro, this volume).

To conclude, the implementation of mechanistic models (e.g. meta-populations, differential equations, partial differential equations) is essential for the description of invasive species dynamics in interaction with both the abiotic environment and other species. Such models must enable evaluation of the exact roles of abiotic and biotic factors in the dynamics of the species, specifically in the success of the installation phase, or in the velocity of expansion in the case of spatio-temporal models. With this objective of prediction, or of understanding the roles of some environmental covariates, the estimation of model parameters based on field observations is clearly essential. The coupling of mechanistic models describing partially or indirectly observed dynamics with statistical models describing the observation process seems to offer a promising

framework to guide the estimation step. In this context, Bayesian methods are used to estimate probability distributions associated with the parameters of mechanistic models, enabling utilization of these models to test different scenarios and measure the uncertainty associated with each of these scenarios.

RÉFÉRENCES

- BONTE, D., VAN DYCK, H., BULLOCK, J.M., COULON, A., DELGADO, M., GIBBS, M., LEHOUCQ, V., MATTHYSEN, E., MUSTIN, K., SAASTAMOINEN, M., SHTICKZELLE, N., STEVENS, V.M., VANDEWOESTINE, S., BAGUETTE, M., BARTON, K., BENTON, T.G., CHAPUT-BARDY, A., CLOBERT, J., DYTHAM, C., HOVESTADT, T., MEIER, C.M., PALMER, S.C.F., TURLURE, C. & TRAVIS, J.M. (2012).— Costs of dispersal. *Biol. Rev.*, 87: 290-312.
- CATFORD, J.A., JANSSON, R. & NILSSON, C. (2009).— Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Divers. & Distrib.*, 15: 22-40.
- CHYTRY, M., MASKELL, L.C., PINO, J., PYŠEK, P., VILÀ, M., FONT, X. & SMART, S.M. (2008).— Habitat invasions by alien plants: a quantitative comparison among Mediterranean, subcontinental and oceanic regions of Europe. *J. Appl. Ecol.*, 45: 448-458.
- ESTOUP, A. & GUILLEMAUD, T. (2010).— Reconstructing routes of invasion using genetic data: why, how and so what? *Mol. Ecol.* 19: 4113-4130.
- GUILLEMAUD, T., CIOSI, M., LOMBAERT, E. & ESTOUP, A. (2011).— Biological invasions in agricultural settings: Insights from evolutionary biology and population genetics. *C. R. Biologies*, 334: 237-246.
- HOOPER, D.U. & DUKES, J.S. (2010).— Functional composition controls invasion success in a California serpentine grassland. *J. Ecol.*, 98: 764-777.
- LEVINE, J.M., ADLER, P.B. & YELENIK, S.G. (2004).— A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecol. Letters*, 7: 975-989.
- PHILLIPS, B.L., BROWN, G.P., TRAVIS, J.M.J. & SHINE, R. (2008).— Reid's paradox revisited: the evolution of dispersal kernels during range expansion. *Am. Nat.*, 172: S34-S48.
- SHINE, R., BROWN, G.P. & PHILLIPS, B.L. (2011).— An evolutionary process that assembles phenotypes through space rather than through time. *PNAS USA*, 108: 5708-5711.
- WITH, K.A. (2004).— Assessing the risk of invasive spread in fragmented landscapes. *Risk Anal.*, 24: 803-815.