

CHAPITRE 2

INVASIONS BIOLOGIQUES ET FONCTIONNEMENT DES ÉCOSYSTÈMES ; CARACTÉRISATION DES IMPACTS ÉCOLOGIQUES LIÉS AUX ESPÈCES INVASIVES

BIOLOGICAL INVASIONS AND ECOSYSTEM FUNCTIONING; ASSESSMENT OF THE ECOLOGICAL IMPACTS DRIVEN BY INVASIVE SPECIES

Julien CUCHEROUSSET¹, Guillaume FRIED², Julien COTE¹ & David RENAULT³

¹ CNRS, Université Toulouse III Paul Sabatier, ENFA; UMR5174 EDB (Laboratoire Évolution & Diversité Biologique); 118 route de Narbonne. F-31062 Toulouse, France. E-mails: julien.cucherousset@univ-tlse3.fr; julien.cote@univ-tlse3.fr

² Anses-Laboratoire de la Santé des Végétaux, 755 avenue du campus Agropolis, CS 30016. F-34988 Montferrier-sur-Lez cedex, France. E-mail: guillaume.fried@anses.fr

³ Université de Rennes 1, UMR CNRS 6553 EcoBio, 263 avenue du G^{al} Leclerc, Rennes, France. E-mail: david.renault@univ-rennes1.fr

De nombreuses invasions biologiques induisent des perturbations écologiques qui se propagent à tous les niveaux d'organisation biologique au sein des écosystèmes receveurs (Cucherousset & Olden, 2011 ; Vilà *et al.*, 2011). Néanmoins, même si les espèces introduites constituent un facteur souvent associé à une érosion de la biodiversité, il reste difficile de déterminer si elles constituent la cause directe de cette érosion, ou si d'autres perturbations d'origine anthropique associées aux changements globaux (par exemple : destruction des habitats, fragmentation, eutrophisation, pollution, surexploitation, etc.) en sont la cause directe. Dans ce second cas, l'installation et le développement des populations d'espèces introduites pourraient être facilités par ces perturbations multiples, la présence d'espèces introduites n'étant alors que la résultante de ces perturbations. Ainsi, il apparaît primordial de déterminer si les espèces introduites sont des 'passagers' des changements globaux, accompagnatrices passives des modifications environnementales causées par l'homme ou si, au contraire, elles en sont des acteurs authentiques agissant directement sur les écosystèmes receveurs (MacDougall & Turkington, 2005). Ces deux hypothèses ne se résument pas à une simple opposition dichotomique, les espèces pouvant jouer alternativement chaque rôle au cours du temps. En effet, des espèces introduites qui profitent initialement de changements écosystémiques pour s'installer, peuvent, par leur persistance, accentuer à plus long terme les effets écologiques d'autres perturbations anthropiques.

Traditionnellement, la plupart des études portant sur les conséquences écologiques des invasions biologiques se concentraient sur leurs impacts directs aux niveaux d'organisation biologique les plus bas, c'est-à-dire aux niveaux génétiques, individuels et populationnels. Ces travaux ont notamment permis de fournir de nombreux exemples d'impacts écologiques, parfois inattendus, des espèces invasives issues de la plupart des groupes taxinomiques et dans tous les environnements à travers le globe. Un nombre croissant d'études porte désormais sur les impacts écologiques des invasions biologiques à des niveaux d'organisation biologique plus élevés, *i.e.* les communautés, les réseaux trophiques et les écosystèmes. Ces travaux ont d'ailleurs permis de mettre en évidence la complexité des interactions biotiques nouvellement mises en place entre espèces natives et introduites et leurs conséquences en cascades, parfois difficiles à prévoir, sur les réseaux trophiques et le fonctionnement des écosystèmes.

Il est désormais avéré que les invasions biologiques peuvent induire des modifications structurelles dans les communautés, en modifiant notamment la diversité taxinomique. L'échelle

d'analyse des impacts des invasions influence également fortement la direction des changements observés (Powell *et al.*, 2011) : positive à l'échelle régionale (diversité gamma) en augmentant le nombre total d'espèces du pool régional mais plus souvent négative à l'échelle locale (diversité alpha) par des extirpations d'espèces natives causées par les espèces introduites. À l'échelle globale, les espèces introduites peuvent induire une homogénéisation des faunes et des flores (Olden *et al.*, 2011 ; Toussaint *et al.*, 2014).

Dans ce contexte, les expériences menées sur le Rhododendron (*Rhododendron ponticum*) révèlent l'ampleur des effets négatifs de cette espèce introduite sur la flore indigène (Messerli & Larrue, ce fascicule), les placettes et les îlots envahis présentant des indices de diversité de communautés végétales significativement plus faibles que les placettes et îlots non envahis. Les expériences d'éradication de certaines espèces invasives, telles que le Rat noir (*Rattus rattus*) et les Griffes de sorcière (*Carpobrotus* spp.), constituent des opportunités uniques pour quantifier les impacts de ces organismes sur la structure des communautés animales (Braschi *et al.*, ce fascicule) et végétales (Krebs, Affre *et al.*, ce fascicule). Dans ce contexte, les suivis temporels après éradication ont permis de démontrer une très forte augmentation de la présence des espèces natives traduisant les capacités de résilience des communautés d'arthropodes, de plantes et de certains reptiles (Krebs, Abba *et al.*, ce fascicule) suite à des perturbations causées par l'introduction d'espèces.

Ces exemples montrent que l'exclusion compétitive des espèces natives par les espèces introduites écologiquement proches est un impact fréquent dans de nombreux cas d'invasions biologiques. Les effets de certaines espèces végétales invasives peuvent toutefois s'avérer moins marqués, voire nuls, en raison, par exemple, du niveau de compétition interspécifique existant au sein des placettes colonisées, et de l'utilisation par l'espèce invasive d'une niche écologique ou fonctionnelle vide, comme l'illustre le cas de l'Ambroisie à épis lisses (*Ambrosia psilostachya*) dans les pelouses sableuses de Camargue (Fried *et al.*, ce fascicule). La relation négative observée entre l'abondance d'une plante invasive et celle de la végétation indigène souligne alors l'importance des processus de résistance biotique (Levine *et al.*, 2004).

Pour conclure, les recherches menées jusqu'à présent afin d'évaluer les impacts écologiques liés aux invasions biologiques fournissent des bases de connaissances importantes. Il est désormais capital d'y intégrer d'autres facteurs biologiques et écologiques pour mieux appréhender les effets des espèces invasives sur la structure des communautés et des réseaux trophiques mais également sur le fonctionnement des écosystèmes (Strayer, 2012 ; Hulme *et al.*, 2013). Des approches expérimentales doivent être menées afin de mieux comprendre la contribution relative des différentes facettes des changements globaux, tels que la pollution ou le réchauffement climatique, sur les impacts écologiques observés. En effet, les habitats fortement pollués ou plus généralement perturbés favoriseraient l'installation des espèces introduites. Cette hypothèse suggère une meilleure capacité des espèces introduites à faire face aux polluants et aux différents stress environnementaux causés par les activités anthropiques. Enfin, de nombreux impacts sur l'écosystème sont extrêmement 'discrets', et restent bien souvent méconnus et/ou non caractérisés, notamment lorsqu'ils mettent en jeu les micro-organismes. La mise en place de nouvelles interactions biotiques telles que la compétition et la prédation entre espèces natives et introduites au sein des communautés envahies peut à son tour causer une modification de la structure des communautés et des réseaux trophiques. Il sera donc important à l'avenir d'intégrer une dimension temporelle aux mesures d'impact, afin d'identifier dans quelles conditions ces impacts persistent, s'accroissent ou au contraire diminuent, suite aux changements écologiques et évolutifs des individus de l'espèce introduite, ou de la communauté envahie (Strayer *et al.*, 2006).

Many biological invasions induce ecological disturbances that spread to all levels of biological organization in the recipient ecosystems (Cucherousset & Olden, 2011; Vilà *et al.*,

2011). Although introduced species are often associated with loss of biodiversity, it is often difficult to determine if they are the direct cause of the erosion in biodiversity. Indeed, anthropogenic activities leading to habitat destruction, fragmentation, eutrophication, pollution, and overexploitation of resources could be, in some cases, the main drivers of this loss of biodiversity. In addition, the establishment and development of introduced species populations may be facilitated by these multiple environmental disturbances; in other words, the presence of introduced species in many localities may be merely the result of these disturbances. Thus, it remains to be elucidated if introduced species are 'passengers' of global changes, *i.e.* passive accompanists of environmental changes resulting from human activities, or if they are genuine actors affecting recipient ecosystems directly (MacDougall & Turkington, 2005). Furthermore, species can play both roles (passengers, genuine actors) alternately over time: introduced species whose establishment benefits initially from ecological disturbance of the recipient habitat (passenger) can further enhance the ecological impacts of other human disturbances when the population persists over the long term (genuine actor).

The large majority of studies assessing the ecological consequences of biological invasions have focused on the direct impacts of invaders at the lowest levels of biological organization, *i.e.* by investigating the effects of biological invasions on native taxa at the genetic, individual, and population levels. These works have resulted in a large number of examples depicting the ecological impacts of invasive species on native ones, from different taxonomic groups and in all environments across the globe. Now, a growing body of research focuses on the ecological impacts of biological invasions at higher levels of biological organization, *i.e.* at the community, food web, and ecosystem levels. These recent investigations have also helped to highlight the complexity of the new biotic interactions between indigenous and introduced species, and their cascading implications for food webs and ecosystem functioning.

Researches have now proven that biological invasions may induce significant changes in community structure, in particular by amending taxonomic diversity. The scale of analysis of the impacts of invasions also strongly influences the direction of the observed changes (Powell *et al.*, 2011): positive at a regional scale (gamma diversity), by increasing the total number of species in the regional pool, but most often negative at a local scale (alpha diversity) due to the extirpation of indigenous species resulting from the establishment of introduced species. On a global scale, invasive species can induce the homogenization of fauna and flora (Biological homogenization) (Olden *et al.*, 2011; Toussaint *et al.*, 2014).

In this context, experiments conducted on *Rhododendron ponticum* reveal the extent of the negative effects of introduced species on indigenous flora (Messerli & Larrue, this volume); invaded plots and heathlands have significantly lower indices of plant community diversity than do non-invaded plots and heathlands. In parallel, experimental eradication of some invasive species, such as black rat *Rattus rattus* and the alien plant *Carpobrotus acinaciformis*, provide unique opportunities to quantify the impacts of these organisms on the structure of animal (Braschi *et al.*, this volume) and plant communities (Krebs, Affre *et al.*, this volume). Post-eradication time-based follow-up studies have demonstrated dramatic increases in the presence of indigenous species, highlighting the resilience of arthropod, plant, and reptile (Krebs, Abba *et al.*, this volume) communities following disturbance resulting from the invasive species.

These examples show that the competitive exclusion of indigenous species by ecologically similar introduced taxa is a frequent impact in many cases of biological invasions. The effects of some invasive plant species can, however, be less pronounced or non-existent. Indeed, the existing level of interspecific competition within colonized plots, or the use of an ecological or functionally empty niche, can limit the effects of introduced species, as in the case of smooth-spiked ragweed *Ambrosia psilostachya* in the sandy lawns of Camargue (Fried *et al.*, this volume). The observed negative relationship between the abundance of an invasive plant and that of the indigenous vegetation highlights the importance of the biotic resistance process (Levine *et al.*, 2004).

To conclude, researches that have been conducted so far in order to assess the environmental impacts related to biological invasions have provided a significant foundation of knowledge. The integration of other biological and ecological factors is now essential to better apprehend the effects of invasive species on community structure, food webs and ecosystem functioning (Strayer, 2012; Hulme *et al.*, 2013). Experimental approaches must be designed to better understand the relative contributions of the different facets of global changes, such as pollution or global warming, on the observed ecological impacts. Indeed, highly polluted or disturbed habitats may favour the establishment of introduced species. This hypothesis suggests that introduced species have a superior ability to cope with pollutants and environmental stressors resulting from various human activities. Finally, many ecosystem impacts are extremely ‘discrete’ and often remain unrecognized and/or uncharacterized, especially when they involve microorganisms. The establishment of new biotic interactions, such as parasitism, competition and predation, between indigenous and introduced species in invaded communities may, in turn, change the structure of the community and of the food web. Finally, future investigations will have to incorporate a temporal dimension to impact measurements, with the aim of identifying the environmental conditions under which these impacts persist, increase, or decrease following ecological and evolutionary changes in individuals of the introduced species or of the invaded community (Strayer *et al.*, 2006).

RÉFÉRENCES

- CUCHEROUSSET, J. & OLDEN, J.D. (2011).— Ecological impacts of non-native freshwater fishes. *Fisheries*, 36: 215-230.
- HULME, P.E., PYŠEK, P., JAROŠÍK, V., PERGL, J., SCHAFFNER, U. & VILÀ, M. (2013).— Bias and error in understanding plant invasion impacts. *TREE*, 28: 212-218.
- 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.
- MACDOUGALL, A.S. & TURKINGTON, R. (2005).— Are invasive species the drivers or passengers of change in degraded ecosystems? *Ecology*, 86: 42-55.
- OLDEN, J.D., LOCKWOOD, J.L. & PARR, C.L. (2011).— Species invasions and the biotic homogenization of faunas and floras. Pp 224-243 in: R.J. Whittaker & R.J. Ladle (eds). *Conservation Biogeography*. Wiley-Blackwell.
- POWELL, K.I., CHASE, J.M. & KNIGHT, T.M. (2011).— A synthesis of plant invasion effects on biodiversity across spatial scales. *Amer. J. Bot.*, 98: 539-548.
- STRAYER, D.L. (2012).— Eight questions about invasions and ecosystem functioning. *Ecol. Letters*, 15: 1199-1210.
- STRAYER, D.L., EVINER, V.T., JESCHKE, J.M. & PACE, M.L. (2006).— Understanding the long-term effects of species invasions. *TREE*, 21: 645-651.
- TOUSSAINT, A., BEAUCHARD, O., OBERDORFF, T., BROSE, S & VILLEGER, S. (2014).— Historical assemblage distinctiveness and the introduction of widespread non-native species explain worldwide change in freshwater fish taxonomic dissimilarity. *Global Ecol. Biogeogr.*, 23: 574-584.
- VILÀ, M., ESPINAR, J.L., HEJDA, M., HULME, P.E., JAROŠÍK, V., MARON, J.L., PERGL, J., SCHAFFNER, U., SUN, Y. & PYŠEK, P. (2011).— Ecological impacts of invasive alien plants: A meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecol. Letters*, 14: 702-708.