



Évolution holocène de la faune de Vertébrés de France : invasions et extinctions

Juillet 2003

Michel Pascal ¹, Olivier Lorvelec ¹, Jean-Denis Vigne ², Philippe Keith ³ & Philippe Clergeau ¹

¹ Institut National de la Recherche Agronomique – Unité SCRIBE - Équipe Gestion des populations invasives - Campus de Beaulieu - Avenue du Général Leclerc - F 35 042 Rennes Cedex - Email : pascal@beaulieu.rennes.inra.fr, lorvelec@beaulieu.rennes.inra.fr, clergeau@beaulieu.rennes.inra.fr.

² Centre National de la Recherche Scientifique - ESA 8045 Archéozoologie, histoire des sociétés humaines et des peuplements animaux - Muséum National d'Histoire Naturelle – Bâtiments d'Anatomie Comparée - Département Écologie et Gestion de la Biodiversité - 55, rue Buffon - F 75 005 Paris - Email : Vigne@mnhn.fr.

³ Muséum National d'Histoire Naturelle - Département Écologie et Gestion de la Biodiversité - Laboratoire d'Ichtyologie - 57, rue Cuvier - F 75 231 Paris Cedex 05 - Email : keith@mnhn.fr.

1. Citation

Il est suggéré de citer ce document ou ses notes de la manière qui suit.

- Document dans son intégralité :

Pascal M., Lorvelec O., Vigne J.-D., Keith P. & Clergeau P. (coordonnateurs), 2003. *Évolution holocène de la faune de Vertébrés de France : invasions et disparitions*. Institut National de la Recherche Agronomique, Centre National de la Recherche Scientifique, Muséum National d'Histoire Naturelle. Rapport au Ministère de l'Écologie et du Développement Durable (Direction de la Nature et des Paysages), Paris, France. Version définitive du 10 juillet 2003 : 381 pages.

- Notes (exemple) :

Pascal M. & Vigne J.-D., 2003. Le Hérisson d'Europe : *Erinaceus europaeus* (Linné, 1758). Pages 264-265, in : *Évolution holocène de la faune de Vertébrés de France : invasions et disparitions* (M. Pascal, O. Lorvelec, J.-D. Vigne, P. Keith & P. Clergeau, coordonnateurs), Institut National de la Recherche Agronomique, Centre National de la Recherche Scientifique, Muséum National d'Histoire Naturelle (381 pages). Rapport au Ministère de l'Écologie et du Développement Durable (Direction de la Nature et des Paysages), Paris, France. Version définitive du 10 juillet 2003.

2. Résumé

Le travail réalisé à l'occasion de cette synthèse a eu pour objectif principal de stabiliser la perception du phénomène d'invasion biologique au sein des peuplements de Vertébrés de France à l'échelle de temps de l'Holocène (entre 9200 ans avant J.-C. et 2002).

Il a consisté à confronter, pour chaque espèce susceptible d'avoir constitué des populations pérennes en France, le plus grand nombre possible d'informations relevant de champs disciplinaires très variés, paléontologie, archéologie, histoire, biogéographie, histoire naturelle, écologie, épidémiologie, pour ne citer que les principales, afin d'établir son statut d'autochtone ou d'allochtone dans les différentes entités biogéographiques de France.

Outre que, pour plusieurs taxons, il n'a pas été possible d'aboutir à une conclusion définitive en la matière en raison de la dispersion et de l'inégalité qualitative et quantitative de la documentation, l'évolution rapide des connaissances produites par les différentes disciplines citées amènera très certainement à opérer des révisions à l'avenir. Nous n'en voulons pour preuve que l'évolution qu'a connue le présent rapport entre sa première version (janvier 2002) et celle-ci. Le nombre d'espèce dont le statut a été examiné, s'est accru de 629 à 699 alors que celui des espèces retenues comme répondant à la définition de l'invasion biologique a décliné de 158 à 154 et que celui des espèces considérées comme disparues de France est passé de 26 à 51. L'intégration des informations nouvelles au sein des bases de données constituées à l'occasion de ce travail sera poursuivie à l'avenir, dans la mesure du possible, par l'équipe Gestion des populations invasives (Institut National de la Recherche Agronomique), en connexion avec les bases de données nationales gérées par l'unité mixte de service Inventaire du Patrimoine Biologique (département Écologie et Gestion de la Biodiversité, Muséum National d'Histoire Naturelle).

C'est donc le statut de 699 espèces de Vertébrés qui a été examiné à travers un réseau de 53 spécialistes, tant scientifiques que gestionnaires de l'environnement ou amateurs. Ceux-ci ont analysé et synthétisé l'information contenue dans plus de 1300 documents dont la majorité sont des rapports ou des thèses publiés pendant les deux dernières décennies et à ce jour jamais cités dans la littérature scientifique. Au nombre de ces 699 espèces, 585 ont été retenues comme autochtones, disparues ou allochtones de la faune holocène de la totalité de la France ou d'une de ses 17 entités biogéographiques retenues pour les besoins de l'étude (11 entités terrestres et 6 bassins hydrographiques).

Parmi ces 585 espèces, 154, soit plus du quart, se sont établies en France ou au moins dans une de ses entités biogéographiques au cours de l'Holocène et sont représentées ou ont été représentées pendant plusieurs siècles par une ou des populations répondant à la définition suivante de l'invasion biologique : une invasion biologique est le fait d'une espèce qui a accru son aire de répartition initiale pendant une période de temps définie, en liaison ou non avec l'activité humaine, et constitue, dans la partie nouvelle de son aire de répartition, une ou des populations pérennes se reproduisant et se maintenant sur place sans d'obligatoires apports extérieurs. Cette définition induit deux corollaires :

- une espèce est dite autochtone de France ou d'une de ses entités biogéographiques, si elle est réputée s'être reproduite au début de l'Holocène dans les milieux dulçaquicoles, saumâtres ou terrestres de ce territoire, qu'elle y soit actuellement présente, disparue ou de retour après une disparition temporaire,

- une espèce est dite allochtone de France ou d'une de ses entités biogéographiques si, ne se reproduisant pas dans ses milieux dulçaquicoles, saumâtres ou terrestres au début de l'Holocène, elle y constitue actuellement ou y a constitué pendant plusieurs siècles avant de disparaître, une ou des populations s'y reproduisant de façon pérenne.

Parmi ces 154 espèces, figurent 7 Oiseaux et 3 Mammifères qui, autochtones de France au début de l'Holocène, ont colonisé une ou des régions biogéographiques du pays après une disparition totale. Y figurent également 2 espèces allochtones de France actuellement disparues après plusieurs siècles de présence sur le territoire ainsi que l'Ours brun (*Ursus arctos*) qui, autochtone de France continentale, a été introduit en Corse à la fin du Moyen Âge où il a constitué des populations marronnes avant de disparaître dans le courant du 17^{ème} siècle.

Parmi ces 154 espèces, 86, soit plus de la moitié, sont des espèces nouvelles pour la France. Autrement dit, le nombre d'invasions biologiques recensées au cours de l'Holocène passe du simple au double selon que l'on considère le sujet à l'échelle géographique de la France ou à celle des entités biogéographiques qui la composent. Une perception fondée des invasions biologiques ne peut donc avoir pour cadre géographique celui des entités administratives ou politiques mais bien celui des entités biogéographiques.

Au nombre des 585 espèces de la faune holocène de France, 51 sont actuellement disparues du pays. Parmi elles, 10 (2 Oiseaux et 8 Mammifères) sont aujourd'hui éteintes sur l'ensemble de leur aire mondiale de répartition. En conséquence, au cours des 11 derniers millénaires, le renouvellement de la faune de Vertébrés de France présente un solde positif de 35 espèces (86-51).

La répartition des 585 espèces de la faune holocène de France entre les 4 entités systématiques traditionnellement reconnues montre de fortes disparités. L'avifaune est largement majoritaire avec 308 espèces, suivie de la faune mammalienne qui totalise 127 espèces, de l'herpétofaune qui compte 80 espèces et de l'ichthyofaune avec 70 espèces.

La part constituée par les 154 espèces répondant à la définition de l'invasion biologique, au sein de chacune de ces entités systématiques, est elle-même très variable et sans rapport avec l'effectif d'espèces que comporte chacune de ces entités. C'est ainsi que, respectivement, 31, 17, 68 et 38 espèces de l'ichthyofaune, de l'herpétofaune, de l'avifaune et de la faune mammalienne, sont concernées. L'ichthyofaune et la faune mammalienne sont donc les deux entités systématiques les plus affectées par les invasions biologiques alors qu'elles se situent respectivement au dernier et au second rang, en termes de nombre d'espèces, au sein de la faune de Vertébrés. Restreindre l'analyse aux espèces allochtones de l'ensemble du territoire ne change pas cette conclusion.

Cet ordre n'est à nouveau pas respecté si l'attention se porte sur les disparitions d'espèces. En effet, 2, 2, 28 et 19 espèces autochtones de l'ichthyofaune, de l'herpétofaune, de l'avifaune et de la faune mammalienne de France sont actuellement entièrement disparues du territoire. Cet ordre n'est également pas respecté si l'attention se porte sur le renouvellement de faune au cours de l'Holocène. En effet, si l'augmentation holocène du nombre d'espèces en France s'élève à 19 pour l'ichthyofaune, elle n'est que de 7 pour l'herpétofaune et de 10 pour l'avifaune. Pendant le même laps de temps, l'effectif d'espèces de la faune mammalienne a décliné d'une unité.

La forte variabilité observée des taux de disparition, d'apparition d'espèce et, en conséquence, de renouvellement de la faune au sein des quatre ensembles systématiques traditionnellement retenus au sein du taxon monophylétique des Vertébrés, conduit à la conclusion que les observations réalisées à l'échelle d'un infra-taxon ne sont pas généralisables aux autres infra-taxon et, à plus forte raison, au taxon dans son ensemble.

Le nombre d'espèces de Vertébrés répondant à la définition de l'invasion biologique au cours des 7 périodes de l'Holocène, est consigné dans la figure 1 du document. Excepté la vague néolithique, le processus d'invasion s'accélère sans surprise dès le début du 19^{ème} siècle et le nombre d'invasions recensées entre 1945 et 2002 représente à lui seul 49 % du total. Cette analyse ne tient pas compte de la durée respective de chacune des périodes prises en considération. Pour pallier cet inconvénient, le taux séculaire d'invasion, défini comme le nombre d'espèces de Vertébrés ayant envahi la France ou au moins une de ses entités biogéographiques pendant un siècle au cours de chacune des 7 périodes de l'Holocène, a été établi (figure 2 du document). Ce taux séculaire d'invasion, stable et inférieur à l'unité pendant les 10 800 premières années, débute une croissance exponentielle avec la période des grandes explorations européennes (1600) et atteint la valeur de 132 invasions par siècle pour la deuxième partie du 20^{ème} siècle.

Si la dimension temporelle est indispensable pour statuer sur le caractère autochtone ou allochtone d'une espèce, ces deux derniers résultats montrent, en outre, que l'approche historique est indispensable à l'appréhension fondée du phénomène d'invasion biologique.

La note réalisée pour chacune des 154 espèces de Vertébrés répondant à la définition de l'invasion biologique, comprend une synthèse des travaux ayant pour objet la détermination de l'impact des populations allochtones sur leurs écosystèmes d'accueil en France. Des travaux relatifs aux impacts écologiques, aux impacts socio-économiques ou à ces deux types d'impacts, ont été recensés pour les populations allochtones de respectivement 11, 14 et 13 espèces. À l'heure actuelle, l'impact écologique et socio-économique de 116 espèces représentées par des populations allochtones en France, soit 75 % de l'ensemble, est totalement non documenté et l'impact écologique n'est documenté, la plupart du temps de façon très fragmentaire, que pour les populations de 24 espèces soit 16 % de l'ensemble.

La note réalisée pour chacune des 154 espèces répondant à la définition de l'invasion biologique, comprend également une synthèse des mesures de gestion mises en place à l'égard de leurs populations allochtones. Si les populations de 45 espèces font l'objet de mesures de gestion fondées sur des préoccupations socio-économiques, aucune ne l'est au nom de préoccupations uniquement environnementales. Seules les populations des deux espèces de Rats (*Rattus rattus* et *R. norvegicus*) ont fait l'objet de mesures de gestion à la fois à but environnemental (en milieu insulaire) et socio-économique (en milieu urbain et rural). À l'heure actuelle, les populations allochtones de 107 espèces de Vertébrés, soit 70 % des espèces concernées, ne font l'objet d'aucune mesure de gestion.

Si le caractère allochtone d'une espèce ne justifie pas à lui seul d'entreprendre une gestion de ses populations, documenter l'impact des populations allochtones sur les écosystèmes d'accueil et la biodiversité autochtone constitue un préalable indispensable, ne fut-ce que pour élaborer et argumenter une politique globale de gestion des espèces allochtones. Cette documentation est très restreinte à ce jour. D'où vient cette importante lacune ? Il est clair que la seule désaffection récente des travaux d'histoire naturelle par la science académique n'explique pas l'ampleur du phénomène. L'intérêt des naturalistes pour les espèces allochtones a toujours été limité. Quand ces espèces occasionnent de fortes pertes économiques ce sont les services spécialisés de l'état qui prennent en charges les études. Celles-ci sont alors orientées en fonction des missions particulières de ces services qui n'ont que rarement procédé à des études holistiques prenant en compte l'impact sur les écosystèmes d'accueils. Combler les lacunes dans le domaine de l'impact des populations allochtones sur le fonctionnement de leurs écosystèmes d'accueil nécessiterait donc de convaincre à la fois les naturalistes et la science académique de l'intérêt que présentent les travaux relatifs aux espèces allochtones, puissante source potentielle de perturbation au sein des écosystèmes et excellents modèles pour appréhender de nombreux sujets de science fondamentale.

À ce jour, 70 % des espèces répondant à la définition de l'invasion biologique n'ont fait l'objet d'aucune mesure de gestion. D'où provient cette seconde carence ? Il faut y voir, à nos yeux, une raison psychologique, celle de penser que ce type de problème n'est pas soluble en dépit d'exemples documentés, et l'absence de reconnaissance de la Recherche-Action par la science académique française.

Quoi qu'il en soit, la récente et forte accélération du taux séculaire d'invasion enregistrée au sein des peuplements de Vertébrés de France, qui s'élève à 132 invasions par siècle pour la deuxième partie du 20^{ème} siècle, conduit à penser que le sujet des invasions biologiques sera de plus en plus préoccupant à l'avenir, non seulement en raison de leurs impacts socio-économiques, mais aussi en raison des perturbations qu'elles engendrent dans le fonctionnement des écosystèmes. Outre les études d'impacts et les outils de gestion, il devient urgent de se doter d'outils d'alerte précoce et d'outils juridiques destinés à enrayer ou, pour le moins, à réduire ce processus à l'avenir. L'efficacité de tels outils nécessitera l'élaboration d'une stratégie nationale, qui elle-même ne sera pleinement efficace qu'intégrée à une stratégie européenne.

3. Sommaire

1.	Citation.....	1
2.	Résumé.....	2
3.	Sommaire.....	6
4.	Préambule.....	12
5.	Définitions	14
5.1.	Invasion biologique et espèce invasive	14
5.2.	Autochtone et allochtone	16
6.	Matériel et méthodes	17
6.1.	Niveau taxonomique	17
6.2.	Marronnage et transfert	17
6.3.	Arrangement systématique et nomenclature	18
6.4.	Structuration temporelle : rôle prééminent de l'histoire	19
6.5.	Structuration spatiale : importance de la biogéographie	23
6.6.	Organisation du réseau.....	24
7.	Résultats	25
7.1.	Bases de données	25
7.2.	Notes associées aux bases de données	26
7.3.	Espèces candidates examinées et retenues : règles et exceptions.....	27
7.4.	Synthèse globale des résultats.....	28
8.	Bibliographie	33
9.	Annexes.....	37
9.1.	Annexe A : lettre de commande	37
9.2.	Annexe B : découpage géographique	40
9.3.	Annexe C : listes des coordonnateurs et des collaborateurs aux notes.....	44
9.3.1.	Coordonnateurs (n = 5).....	44
9.3.2.	Collaborateurs aux notes (n = 48).....	44
a)	Poissons	44
b)	Amphibiens et Reptiles (collaboration française).....	45
c)	Amphibiens et Reptiles (collaboration internationale).....	45
d)	Oiseaux	45
e)	Mammifères (collaboration française).....	46
f)	Mammifères (collaboration internationale).....	47
9.3.3.	Autres lecteurs et contributeurs à l'organisation du réseau (tous groupes taxonomiques confondus)	47
9.4.	Annexe D : définitions des champs des bases de données	48
9.4.1.	Champs de la première base de données	48
9.4.2.	Champs de la deuxième base de données.....	49
9.4.3.	Champs de la troisième base de données.....	49
9.4.4.	Champs de la quatrième base de données	50

9.5.	Annexe E : notes relatives aux espèces autochtones disparues de France ou éteintes sur l'ensemble de leur aire mondiale de répartition (n= 49)	51
9.5.1.	Ichthyofaune.....	53
	L'Aphanius d'Espagne : <i>Aphanius iberus</i> (Cuvier & Valenciennes, 1846)	53
	Le Cyprinodonte de Valence : <i>Valencia hispanica</i> (Valenciennes in Cuvier & Valenciennes, 1846)	53
9.5.2.	Herpétofaune	55
	La Caouanne : <i>Caretta caretta</i> (Linné, 1758)	55
	L'Acanthodactyle commun : <i>Acanthodactylus erythrurus</i> (Schinz, 1833).....	56
9.5.3.	Avifaune	58
	Le Pélican frisé : <i>Pelecanus crispus</i> Bruch, 1832.....	58
	L'Ibis chauve : <i>Geronticus eremita</i> (Linné, 1758)	58
	L'Ibis falcinelle : <i>Plegadis falcinellus</i> (Linné, 1766).....	59
	Le Canard siffleur : <i>Anas penelope</i> Linné, 1758.....	60
	Le Fuligule nyroca : <i>Aythya nyroca</i> (Güldenstädt, 1770).....	61
	La Sarcelle marbrée : <i>Marmaronetta angustirostris</i> (Ménétries, 1832)	62
	Le Harle piette : <i>Mergellus albellus</i> (Linné, 1758).....	63
	Le Harle huppé : <i>Mergus serrator</i> Linné, 1758	64
	L'Érismature à tête blanche : <i>Oxyura leucocephala</i> (Scopoli, 1769)	64
	L'Aigle ibérique : <i>Aquila adalberti</i> C.L. Brehm, 1861	65
	L'Aigle criard : <i>Aquila clanga</i> Pallas 1811	66
	L'Aigle impérial : <i>Aquila heliaca</i> Savigny, 1809	67
	L'Aigle pomarin : <i>Aquila pomarina</i> C.L. Brehm, 1831	67
	Le Pygargue à queue blanche : <i>Haliaeetus albicilla</i> Linné, 1758	68
	Le Faucon lanier : <i>Falco biarmicus</i> Temminck, 1825	70
	Le Faucon émerillon : <i>Falco columbarius</i> Linné, 1758	70
	Le Faucon d'Éléonore : <i>Falco eleonora</i> Gené, 1839	71
	Le Lagopède des saules : <i>Lagopus lagopus</i> (Linné, 1758)	72
	La Grue cendrée : <i>Grus grus</i> (Linné 1758).....	73
	L'Outarde barbue : <i>Otis tarda</i> Linné, 1758.....	76
	Le Pluvier guignard : <i>Charadrius morinellus</i> (Linné, 1758).....	78
	Le Combattant varié : <i>Philomachus pugnax</i> (Linné, 1758).....	79
	Le Grand Pingouin : <i>Pinguinus impennis</i> (Linné, 1758)	80
	Le Grand-duc nain corso-sarde : <i>Bubo insularis</i> Mourer-Chauviré & Weesie, 1986.....	81
	L'Engoulevent à collier roux : <i>Caprimulgus ruficollis</i> Temminck, 1820	82
	L'Agrobate roux : <i>Cercotrichas galactotes</i> (Temminck, 1820).....	83
	Le Traquet rieur : <i>Oenanthe leucura</i> (Gmelin, 1789).....	84
9.5.4.	Faune mammalienne	86
	La Musaraigne endémique de Corse : <i>Episoriculus corsicanus</i> (Bate, 1944)	86
	Le Lynx pardelle : <i>Lynx pardinus</i> (Temminck, 1827)	87
	Le Phoque gris : <i>Halichoerus grypus</i> (Fabricius, 1791).....	89
	Le Phoque moine de Méditerranée : <i>Monachus monachus</i> (Hermann, 1779).....	89
	Le Cheval : <i>Equus ferus</i> Boddaert, 1785.....	91
	L'Hydrontin : <i>Equus hydruntinus</i> Stehlin & Graziozi, 1935	93
	L'Élan : <i>Alces alces</i> (Linné, 1758).....	94
	Le Bison d'Europe : <i>Bison bonasus</i> (Linné, 1758).....	95
	L'Aurochs : <i>Bos primigenius</i> Bojanus, 1827	96
	Le Bouquetin ibérique : <i>Capra pyrenaica</i> Schinz, 1838.....	98
	La Siciste des bouleaux : <i>Sicista betulina</i> (Pallas, 1779)	100
	Le Campagnol méditerranéen : <i>Microtus cabrerai</i> Thomas, 1906	100
	Le Campagnol des hauteurs : <i>Microtus gregalis</i> (Pallas, 1779)	101
	Le Campagnol de Male : <i>Microtus malei</i> Hinton, 1927	102
	Le Campagnol nordique : <i>Microtus oeconomus</i> (Pallas, 1776).....	103
	Le Mulot endémique corso-sarde : <i>Rhagamys orthodon</i> (Hensel, 1856).....	104
	Le Campagnol endémique corso-sarde : <i>Tyrrhenicola henseli</i> (Forsyth Major, 1882).....	106
	Le Lapin rat : <i>Prolagus sardus</i> (Wagner, 1829).....	108

9.6. Annexe F : notes relatives aux espèces allochtones pour au moins une entité biogéographique de France et aux espèces autochtones temporairement disparues de France puis de retour (n = 154 invasions biologiques).....	111
9.6.1. Ichthyofaune.....	112
L'Aspe : <i>Aspius aspius</i> (Linné, 1758).....	112
Le Carassin doré : <i>Carassius auratus</i> (Linné, 1758).....	112
Le Carassin commun : <i>Carassius carassius</i> (Linné, 1758).....	115
Le Carassin argenté : <i>Carassius gibelio</i> (Bloch, 1782).....	115
La Carpe commune : <i>Cyprinus carpio</i> Linné, 1758.....	116
Le Goujon : <i>Gobio gobio</i> (Linné, 1766).....	119
L'Able de Heckel : <i>Leucaspis delineatus</i> (Heckel, 1843).....	119
L'Ide mélanote : <i>Leuciscus idus</i> (Linné, 1766).....	120
L'Épirine lippue : <i>Pachychilon pictus</i> (Heckel & Kner, 1858).....	121
Le Vairon : <i>Phoxinus phoxinus</i> (Linné, 1766).....	121
Le Pseudorasbora : <i>Pseudorasbora parva</i> (Schlegel, 1842).....	122
Le Gardon : <i>Rutilus rutilus</i> (Linné, 1758).....	122
Le Rotengle : <i>Scardinius erythrophthalmus</i> (Linné, 1758).....	123
La Tanche : <i>Tinca tinca</i> (Linné, 1758).....	124
La Vimbe : <i>Vimba vimba</i> (Linné, 1758).....	124
Le Silure glane : <i>Silurus glanis</i> Linné, 1758.....	125
Le Poisson-chat : <i>Ameiurus melas</i> (Rafinesque, 1820).....	126
Le Brochet : <i>Esox lucius</i> Linné, 1758.....	127
L'Umbre pygmée : <i>Umbra pygmaea</i> (De Kay, 1842).....	128
La Petite marène : <i>Coregonus albula</i> (Linné, 1758).....	129
La Truite arc-en-ciel : <i>Oncorhynchus mykiss</i> (Walbaum, 1792).....	130
L'Omble chevalier : <i>Salvelinus alpinus</i> (Linné, 1758).....	133
L'Omble de fontaine : <i>Salvelinus fontinalis</i> (Mitchill, 1815).....	135
Le Cristivomer : <i>Salvelinus namaycush</i> (Walbaum, 1794).....	136
La Gambusie : <i>Gambusia holbrooki</i> Girard, 1859.....	137
La Grémille : <i>Gymnocephalus cernuus</i> (Linné, 1758).....	138
La Perche : <i>Perca fluviatilis</i> Linné, 1758.....	138
Le Sandre : <i>Sander lucioperca</i> (Linné, 1758).....	139
Le Crapet de roche : <i>Ambloplites rupestris</i> (Rafinesque, 1817).....	140
La Perche soleil : <i>Lepomis gibbosus</i> (Linné, 1758).....	141
L'Achigan à grande bouche : <i>Micropterus salmoides</i> (Lacépède, 1802).....	141
9.6.2. Herpétofaune.....	143
Les Spéléropès : genre <i>Speleomantes</i> Dubois, 1984.....	143
Le Triton crête italien : <i>Triturus carnifex</i> (Laurenti, 1768).....	144
Le Discoglosse peint : <i>Discoglossus pictus</i> Otth, 1837.....	145
Le Pélobate cultripède : <i>Pelobates cultripedes</i> (Cuvier, 1829).....	147
Le Xénope lisse : <i>Xenopus laevis</i> (Daudin, 1802).....	148
La Grenouille verte de Bedriaga : <i>Rana bedriagae</i> Camerano, 1882.....	150
La Grenouille verte de Berger : <i>Rana bergeri</i> Günther, 1985.....	152
La Grenouille taureau : <i>Rana catesbeiana</i> Shaw, 1802.....	154
La Grenouille verte comestible : <i>Rana kl. esculenta</i> Linné, 1758.....	156
La Grenouille verte de Lessona : <i>Rana lessonae</i> Camerano, 1882.....	157
La Grenouille verte rieuse : <i>Rana ridibunda</i> Pallas, 1771.....	158
La Tortue mauresque : <i>Testudo graeca</i> Linné, 1758.....	160
La Tortue de Floride (la Trachémyde écrite) : <i>Trachemys scripta</i> (Schoepff, 1792).....	162
La Vipère aspic : <i>Vipera aspis</i> (Linné, 1758).....	165
L'Hémidactyle verruqueux : <i>Hemidactylus turcicus</i> (Linné, 1758).....	168
La Tarente de Maurétanie : <i>Tarentola mauritanica</i> (Linné, 1758).....	170
Le Lézard des ruines : <i>Podarcis sicula</i> (Rafinesque-Schmaltz, 1810).....	171
9.6.3. Avifaune.....	173
Le Grèbe à cou noir : <i>Podiceps nigricollis</i> C.L. Brehm, 1831.....	173
Le Fulmar boréal : <i>Fulmarus glacialis</i> (Linné, 1761).....	174
Le Fou de Bassan : <i>Morus bassanus</i> (Linné, 1758).....	175
Le Grand Cormoran : <i>Phalacrocorax carbo</i> (Linné, 1758).....	177
La Grande aigrette : <i>Ardea alba</i> Linné, 1758.....	179
Le Héron garde-bœufs : <i>Bubulcus ibis</i> (Linné, 1758).....	180

L'Aigrette garzette : <i>Egretta garzetta</i> (Linné, 1766).....	181
La Cigogne blanche : <i>Ciconia ciconia</i> (Linné, 1758)	182
La Cigogne noire : <i>Ciconia nigra</i> (Linné, 1758)	184
La Spatule blanche : <i>Platalea leucorodia</i> (Linné, 1758)	185
L'Ibis sacré : <i>Threskiornis aethiopicus</i> (Latham, 1790).....	186
Le Flamant du Chili : <i>Phoenicopterus chilensis</i> Molina, 1782	187
Le Canard mandarin : <i>Aix galericulata</i> (Linné, 1758)	188
Le Canard chipeau : <i>Anas strepera</i> Linné, 1758	189
L'Oie cendrée et l'Oie marronne : <i>Anser anser</i> (Linné, 1758)	190
Le Fuligule milouin : <i>Aythya ferina</i> (Linné, 1758).....	192
Le Fuligule morillon : <i>Aythya fuligula</i> (Linné, 1758)	193
La Bernache du Canada : <i>Branta canadensis</i> (Linné, 1758).....	194
Le Cygne tuberculé : <i>Cygnus olor</i> (J.F. Gmelin, 1789).....	195
Le Harle bièvre : <i>Mergus merganser</i> Linné, 1758.....	198
L'Eider à duvet : <i>Somateria molissima</i> (Linné, 1758)	199
Le Vautour moine : <i>Aegyptius monachus</i> (Linné, 1766).....	200
Le Vautour percnoptère : <i>Neophron percnopterus</i> (Linné, 1758).....	201
La Perdrix rouge : <i>Alectoris rufa</i> (Linné, 1758)	202
Le Colin de Californie : <i>Callipepla californica</i> (Shaw, 1798).....	205
Le Colin de Virginie : <i>Colinus virginianus</i> (Linné, 1758)	205
Le Francolin noir : <i>Francolinus francolinus</i> (Linné, 1766).....	206
Le Faisan de Colchide : <i>Phasianus colchicus</i> Linné, 1758.....	207
Le Faisan vénéré : <i>Syrnaticus reevesii</i> (J.E. Gray, 1829)	209
L'Échasse blanche : <i>Himantopus himantopus</i> (Linné, 1758).....	210
L'Avocette élégante : <i>Recurvirostra avosetta</i> Linné, 1758.....	211
Le Grand Gravelot : <i>Charadrius hiaticula</i> Linné, 1758.....	212
La Barge à queue noire : <i>Limosa limosa</i> (Linné, 1758)	213
Le Courlis cendré : <i>Numenius arquata</i> (Linné, 1758)	215
Le Goéland argenté : <i>Larus argentatus</i> Pontoppidan, 1763.....	215
Le Goéland cendré : <i>Larus canus</i> Linné, 1758	219
Le Goéland brun : <i>Larus fuscus</i> Linné, 1758	220
Le Goéland railleur : <i>Larus genei</i> Brème, 1839	222
Le Goéland marin : <i>Larus marinus</i> Linné, 1758.....	223
La Mouette mélanocéphale : <i>Larus melanocephalus</i> Temminck, 1820.....	224
Le Goéland leucophée : <i>Larus michahellis</i> Naumann, 1840	226
La Mouette leucocéphale : <i>Larus ridibundus</i> Linné, 1766.....	229
Le Pigeon marron (le Pigeon biset) : <i>Columba livia</i> J.F. Gmelin, 1789	230
La Tourterelle turque : <i>Streptopelia decaocto</i> (Frisvaldsky, 1838).....	234
L'Inséparable de Fisher : <i>Agapornis fischeri</i> Reichenow, 1887	235
La Perruche à collier : <i>Psittacula krameri</i> (Scopoli, 1769).....	236
Le Coucou geai : <i>Clamator glandarius</i> (Linné, 1758)	237
La Chouette de Tengmalm : <i>Aegolius funereus</i> (Linné, 1758)	238
Le Guêpier d'Europe : <i>Merops apiaster</i> Linné, 1758	239
Le Pic noir : <i>Dryocopus martius</i> (Linné, 1758).....	240
L'Hirondelle rousseline : <i>Hirundo daurica</i> Linné, 1771	241
Le Rougequeue noir : <i>Phoenicurus ochruros</i> (S.G. Gmelin, 1774)	242
La Grive litorne : <i>Turdus pilaris</i> Linné, 1758	243
La Bouscarle de Cetti : <i>Cettia cetti</i> (Temminck, 1820)	245
La Cisticole des joncs : <i>Cisticola juncidis</i> (Rafinesque, 1810).....	246
L'Hypolaïs polyglotte : <i>Hippolaïs polyglotta</i> (Vieillot, 1817).....	247
Le Roitelet à triple bandeau : <i>Regulus ignicapillus</i> (Temminck, 1820).....	248
La Fauvette babillarde : <i>Sylvia curruca</i> (Linné, 1758)	249
Le Léiothrix jaune : <i>Leiothrix lutea</i> (Scopoli, 1786).....	250
La Rémiz penduline : <i>Remiz pendulinus</i> (Linné, 1758)	250
Le Cassenoix moucheté : <i>Nucifraga caryocatactes</i> (Linné, 1758)	251
L'Étourneau unicolore : <i>Sturnus unicolor</i> Temminck, 1820	253
L'Étourneau sansonnet : <i>Sturnus vulgaris</i> Linné, 1758	254
Le Moineau domestique : <i>Passer domesticus</i> (Linné, 1758).....	256
Le Capucin bec-de-plomb : <i>Euodice malabarica</i> (Linné, 1758).....	260
Le Sizerin flammé : <i>Carduelis flamma</i> (Linné, 1758).....	260

Le Bec-croisé des sapins : <i>Loxia curvirostra</i> Linné, 1758	261
Le Serin cini : <i>Serinus serinus</i> (Linné, 1766)	262
9.6.4. Faune mammalienne.....	264
Le Hérisson d'Europe : <i>Erinaceus europaeus</i> Linné, 1758.....	264
La Musaraigne musette : <i>Crocidura russula</i> (Hermann, 1780).....	265
La Musaraigne des jardins : <i>Crocidura suaveolens</i> (Pallas, 1811).....	267
La Pachyure étrusque : <i>Suncus etruscus</i> (Savi, 1822).....	268
Le Loup : <i>Canis lupus</i> Linné, 1758	270
Le Renard roux : <i>Vulpes vulpes</i> (Linné, 1758).....	272
Le Chat marron (le Chat sauvage) : <i>Felis silvestris</i> Schreber, 1775	273
Le Lynx boréal : <i>Lynx lynx</i> (Linné, 1758)	278
La Fouine : <i>Martes foina</i> (Erxleben, 1777).....	281
Le Vison d'Europe : <i>Mustela lutreola</i> (Linné, 1761).....	282
La Belette d'Europe : <i>Mustela nivalis</i> Linné, 1766	283
Le Vison d'Amérique : <i>Mustela vison</i> Schreber, 1777	284
Le Raton laveur : <i>Procyon lotor</i> (Linné, 1758)	286
L'Ours brun : <i>Ursus arctos</i> Linné, 1758	288
La Genette commune : <i>Genetta genetta</i> (Linné, 1758)	290
Le Sanglier d'Eurasie et le Porc marron : <i>Sus scrofa</i> Linné, 1758	292
Le Cerf élaphe : <i>Cervus elaphus</i> Linné, 1758.....	294
Le Cerf sikka : <i>Cervus nippon</i> Temminck, 1838	295
Le Daim européen : <i>Dama dama</i> (Linné, 1758).....	296
La Chèvre marronne (la Chèvre égagre) : <i>Capra aegagrus</i> Erxleben, 1777.....	298
Le Bouquetin des Alpes : <i>Capra ibex</i> Linné, 1758.....	299
Le Mouflon de Corse (le Mouflon d'Orient) : <i>Ovis orientalis</i> S.G. Gmelin, 1774.....	301
Le Chamois : <i>Rupicapra rupicapra</i> (Linné, 1758)	304
L'Ecureuil à ventre rouge : <i>Callosciurus erythraeus</i> (Pallas, 1779).....	308
La Marmotte des Alpes : <i>Marmota marmota</i> (Linné, 1758)	309
Le Tamia de Sibérie : <i>Tamias sibiricus</i> (Laxmann, 1769).....	312
Le Mulot sylvestre : <i>Apodemus sylvaticus</i> (Linné, 1758).....	313
La Souris domestique : <i>Mus musculus</i> Linné, 1758	314
Le Rat musqué : <i>Ondatra zibethicus</i> (Linné, 1766)	317
Le Rat surmulot : <i>Rattus norvegicus</i> (Berkenhout, 1769).....	318
Le Rat noir : <i>Rattus rattus</i> (Linné, 1758).....	320
Le Lérot : <i>Eliomys quercinus</i> (Linné, 1766)	323
Le Loir gris : <i>Myoxus glis</i> (Linné, 1766)	324
Le Ragondin : <i>Myocastor coypus</i> (Molina, 1782).....	325
Le Lièvre italique : <i>Lepus corsicanus</i> de Winton, 1898	326
Le Lièvre d'Europe : <i>Lepus europaeus</i> Pallas, 1778	327
Le Lièvre ibérique : <i>Lepus granatensis</i> Rosenhauer, 1856	328
Le Lapin de garenne : <i>Oryctolagus cuniculus</i> (Linné, 1758).....	329

9.7.	Annexe G : notes relatives à des espèces de pays frontaliers susceptibles de s'établir à brève échéance en France (n = 14)	333
9.7.1.	Herpétofaune	334
	La Grenouille verte des Balkans : <i>Rana kurtmuelleri</i> Gayda, 1940, en Italie	334
	La Couleuvre tesselée : <i>Natrix tessellata</i> (Laurenti, 1768), en Suisse	335
9.7.2.	Avifaune	337
	L'Érismature rousse : <i>Oxyura jamaicensis</i> (Gmelin, 1789), en Grande-Bretagne	337
	L'Élanion blanc : <i>Elanus caeruleus</i> (Desfontaines, 1789), dans la péninsule ibérique	338
	La Talève sultane : <i>Porphyrio porphyrio</i> (Linné, 1758), en Espagne	339
	La Grue cendrée : <i>Grus grus</i> (Linné 1758), en Allemagne	340
	Le Roselin cramoiisi : <i>Carpodacus erythrinus</i> (Pallas, 1770), en Suisse et en Belgique	341
9.7.3.	Faune mammalienne	343
	Le Chien viverrin : <i>Nyctereutes procyonoides</i> (Gray, 1834), en Allemagne	343
	Le Phoque gris : <i>Halichoerus grypus</i> (Fabricius, 1791), dans les îles britanniques	344
	Le Raton laveur : <i>Procyon lotor</i> (Linné, 1758), en Allemagne	346
	L'Écureuil de Finlayson : <i>Callosciurus finlaysonii</i> (Horsfield, 1824), en Italie	346
	L'Écureuil gris : <i>Sciurus carolinensis</i> (J.F. Gmelin, 1788), en Italie	347
	Le Tamia de Sibérie : <i>Tamias sibiricus</i> (Laxmann, 1769), en Belgique	349
	Le Lapin américain : <i>Sylvilagus floridanus</i> (J.A. Allen, 1890), en Italie	351
9.8.	Annexe H : liste des espèces candidates examinées et retenues (n = 585)	353
9.9.	Annexe I : liste des espèces candidates examinées et non retenues (n = 114)	367
9.9.1.	Ichthyofaune	368
a)	Espèces candidates non retenues dans la seule première base	368
b)	Espèces candidates non retenues dans la première et la deuxième bases	368
c)	Espèces candidates non retenues dans la première et la troisième bases	368
9.9.2.	Herpétofaune	368
a)	Espèces candidates non retenues dans la seule première base	368
b)	Espèces candidates non retenues dans la première et la deuxième bases	368
c)	Espèces candidates non retenues dans la première et la troisième bases	368
9.9.3.	Avifaune	368
a)	Espèces candidates non retenues dans la seule première base	368
b)	Espèces candidates non retenues dans la première et la deuxième bases	368
c)	Espèces candidates non retenues dans la première et la troisième bases	368
9.9.4.	Faune mammalienne	368
a)	Espèces candidates non retenues dans la seule première base	368
b)	Espèces candidates non retenues dans la première et la deuxième bases	368
c)	Espèces candidates non retenues dans la première et la troisième bases	368
9.10.	Annexe J : exemple de démarche ayant conduit à ne pas retenir une espèce parmi celles répondant à la définition de l'invasion biologique	376
	Le Huchon : <i>Hucho hucho</i> (Linné, 1758)	376
	La Gorgebleue à miroir : <i>Luscinia svecica</i> (Linné, 1758)	377
	Le Castor canadien : <i>Castor canadensis</i> Kuhl, 1820	379

4. Préambule

La lettre de commande du 22 novembre 2000 (Annexe A) de la Sous-Direction de la Chasse, de la Faune et de la Flore Sauvage (Direction de la Nature et des Paysages, Ministère de l'Écologie et du Développement Durable ex Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement) précise la nature de sa commande mais non les buts qui la sous-tendent.

S'il n'était pas dans notre intention de nous substituer aux instances ministérielles pour les définir, il importait cependant de procéder à un minimum de spéculations dans ce domaine. En effet, la nature des informations collectées, la forme des fichiers et des documents à constituer se devaient de servir ces buts.

Nous sommes partis des hypothèses suivantes :

- le Ministère souhaite élaborer des textes d'application de la loi Barnier (loi n° 95-101 du 2 février 1995 - J.O. du 3 février 1995) qui intègrent, en droit français, divers principes d'actions adoptés au plan international dont celui de "précaution" qui a vu le jour lors de la Conférence sur la Biodiversité de Rio en 1992,
- ce principe, intégré dans le texte de loi comme suit : *"L'absence de certitude ne doit pas retarder l'adoption de mesures effectives et proportionnées pour prévenir des dommages graves irréversibles... ne doit pas être interprétée comme une recommandation systématique d'abstention... mais comme une incitation à l'action"* (Kourilisky & Viney, 2000 - page 12), nécessite, entre autres, une analyse du risque fondé sur des expertises scientifiques et,
- le Ministère adhère à l'idée que les invasions biologiques constituent l'une des causes majeures à l'origine de l'accélération de la disparition de taxons observée à l'échelle du globe au cours des quatre derniers siècles, partageant en cela un fort consensus international (CBD, 2001).

Cette démarche nous a amenés à conclure que le Ministère souhaitait disposer d'un ensemble d'informations validées concernant :

- la réalité du statut des différentes espèces de Vertébrés actuellement présentes sur le territoire métropolitain,
- les modalités qui ont présidé aux processus d'invasions biologiques sur ce territoire,
- l'évolution diachronique de ces processus,
- l'évolution de l'aire de répartition et des effectifs des populations concernées par ces processus,
- l'expression des perturbations occasionnées aux écosystèmes d'accueil ainsi qu'à l'Homme et à ses activités par ces populations, lorsque ces perturbations ont été identifiées,
- les mesures de gestion dont ces populations ont éventuellement fait l'objet.

Ces informations doivent éclairer sa politique globale sur le sujet des invasions biologiques de Vertébrés et lui permettre, entre autres, d'orienter ses décisions quant à la gestion d'éventuels problèmes de Biologie de la Conservation générés par ces invasions. D'après Barbault (1997) *"... la biologie de la conservation est une réponse de la communauté scientifique à la crise de la biodiversité... discipline de crise (Soulé, 1985) : elle doit passer du statut de science qui enregistre des catastrophes à une science d'action... discipline de synthèse, elle applique les principes de l'écologie, de la biogéographie, de la génétique des populations, de l'anthropologie, de l'économie, de la sociologie etc., au maintien de la diversité biologique sur l'ensemble de la planète"*.

En conséquence, si le produit de notre travail se doit à terme de contribuer à apprécier la nature et l'importance des phénomènes d'invasions biologiques de Vertébrés dans l'espace et le temps à l'échelle de la France, il ne pourra en aucun cas constituer à lui seul l'élément déterminant d'une politique de gestion de situations particulières ni se substituer à l'analyse au cas par cas préconisée, à titre d'exemple et pour les seules opérations d'éradication, par Pascal & Chapuis (2000). En effet, notre document ne prétend nullement traiter au fond les aspects sociologiques, économiques, politiques, etc., du sujet, éléments qui, d'après la définition de Barbault que nous faisons la nôtre, doivent être pris en compte pour établir les politiques de gestion dans ce domaine. En d'autres termes, ce n'est pas parce qu'une population résulte d'une invasion biologique qu'elle doit obligatoirement faire l'objet d'une opération de gestion. À l'opposé, ce n'est pas parce qu'une population est autochtone qu'elle ne doit pas faire l'objet d'une opération de gestion.

L'objectif fixé est ambitieux, même s'il a été limité *a priori* aux domaines terrestres, dulçaquicoles et saumâtres du territoire européen de la France, nommé France par la suite pour raison de commodité, car il n'est pas question ici d'étendre ce travail aux Départements, Pays et Territoires d'Outre-Mer. En effet, la France est connue pour la richesse de ses milieux qui appartiennent à plusieurs grandes provinces biogéographiques. Son peuplement humain est ancien et la documentation paléontologique, archéologique et historique qui s'y rapporte est riche comparée à celle d'autres contrées de la planète. Recueillir, organiser, et synthétiser le minimum d'informations nécessaires à une vision un tant soit peu crédible des phénomènes d'invasions biologiques à l'échelle du pays et de l'histoire ne pouvait être que l'œuvre d'un ensemble de personnes travaillant en réseau. La mise en place de ce réseau et son animation ne pouvait que nécessiter du temps et celui initialement imparti à la commande a été seulement d'un an. Nous avons été conscients, qu'à cette échéance, le travail serait loin d'être abouti. Nous avons donc conçu son exécution sur le long terme et considéré le travail relatif à la commande comme une étape initiale destinée avant tout à tester le fondement de divers concepts et l'efficacité d'une méthode de travail.

Cette politique du long terme a été exposée à l'occasion d'une présentation de l'état d'avancement des travaux à la Commission Faune du Ministère (Conseil National de la Protection de la Nature) le 20 septembre 2001. Lors de cette réunion, nous avons proposé :

- de produire, à l'échéance fixée par la lettre de commande, un premier rapport devant être considéré comme provisoire,
- d'en identifier les imperfections et,
- d'achever la mission confiée au terme de l'année 2002.

En l'absence d'objections à ces propositions, un document provisoire a été communiqué au Ministère le 4 janvier 2002 :

Pascal M., Lorvelec O., Vigne J.-D., Keith P. & Clergeau P. (coordonnateurs), 2002. *Évolution de la Faune de Vertébrés en France métropolitaine depuis le début de l'Holocène. Invasions et extinctions.* Institut National de la Recherche Agronomique, Centre National de la Recherche Scientifique, Muséum National d'Histoire Naturelle. Rapport au Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement (Direction de la Nature et des Paysages), Paris, France. Version provisoire du 4 janvier 2001 : 225 pages.

Le présent document en constitue sa version finale.

5. Définitions

D'aucuns déplorent souvent que le vocabulaire associé aux travaux portant sur les invasions biologiques soit emprunté à celui de la guerre. Ce constat est valable pour les documents rédigés en langue française comme pour ceux rédigés en langue anglaise. Nous avons vainement cherché des termes alternatifs satisfaisants. Plutôt que d'élaborer des néologismes, nous avons préféré conserver le vocabulaire existant et chercher à définir de façon précise l'emploi que nous avons fait de chacun de ses termes.

5.1. *Invasion biologique et espèce invasive*

Nombre de définitions de l'invasion biologique (Williamson, 1996 *i.a.*) ont été proposées depuis la publication de l'ouvrage pionnier d'Elton (1958). Comme suite à l'analyse des arguments avancés par différents auteurs, nous avons retenu la définition suivante : **une invasion biologique est caractérisée par l'accroissement durable de l'aire de répartition d'un taxon**. Selon cette définition simple, les invasions biologiques ne se limitent pas à celles d'origine anthropique, mais intègrent les invasions spontanées, processus naturel, identifié à l'échelle des temps géologiques, et réputé participer à l'évolution des espèces (Darwin, 1859 ; Mac Arthur & Wilson, 1967 ; Wilson, 1969 *i.a.*).

Le qualificatif d'invasif et son substantif associé sont des néologismes d'origine anglo-saxonne, utilisés dans des textes français depuis la fin des années 1970, initialement dans le domaine médical (méthodes d'investigation invasives) et pour l'essentiel par la seule littérature scientifique. L'*Invasive Species Specialist Group* (ISSG) de l'Union International pour la Conservation de la Nature et des Ressources Naturelles (IUCN, Anonyme, 1999) qualifie d'invasive une espèce qui, s'étant établie dans un nouveau domaine géographique (écosystèmes ou habitats naturels ou semi-naturels), y est un agent de perturbation et nuit à la diversité biologique. Notons qu'en toute rigueur, on ne devrait parler que de populations invasives et non d'espèces invasives puisque, sous le terme d'espèce sont rassemblées toutes les populations, y compris celles de l'aire d'origine auxquelles ne peut s'appliquer le qualificatif. Par ailleurs, l'IUCN (Shine *et al.*, 2000) restreint l'emploi de ce qualificatif aux invasions biologiques d'origine anthropique. La réduction voulue du champ d'application du qualificatif est générée par le souci d'efficacité des spécialistes de ce groupe, impliqué dans l'élaboration de stratégies de gestion vis-à-vis de populations introduites par l'Homme et provoquant de graves perturbations à leurs écosystèmes d'accueil.

Cette réduction du champ d'application est justifiée par l'acceptation de la règle empirique suivante, actuellement admise par la communauté scientifique : 90 % des tentatives d'introductions se soldent par des échecs et, parmi celles couronnées de succès, 90 % sont réputées ne pas générer de "perturbations majeures" (Williamson, 1996). D'après cette appréciation empirique, une introduction réussie générant des perturbations constitue donc un événement rare au regard du nombre d'introductions et, à plus forte raison, du nombre d'invasions biologiques. Il est cependant admis par de nombreux spécialistes que le recul du temps fait souvent défaut pour apprécier la solidité de l'installation d'une espèce introduite (Wilson, 1993), et qu'il peut s'écouler un substantiel laps de temps entre cette installation et la perception de la nature et de l'importance des perturbations qu'elle est susceptible d'engendrer (Vigne & Valladas, 1996). À l'inverse, il est des cas où les effets pervers d'une invasion biologique s'estompent avec le temps. Le principe de précaution évoqué plus haut nous a donc incités à ne pas prendre en compte le critère de nuisance avérée, toute invasion biologique engendrant des perturbations dont la gravité sera ou non perçue et appréciée.

Une seconde conséquence de ce constat est que l'appréciation de la nature et de l'ampleur des risques engendrés par une invasion biologique ne peut se dispenser de l'analyse historique qui sera d'autant plus pertinente qu'elle portera sur un long pas de temps.

Par ailleurs, apprécier de façon fondée le rôle de l'Homme dans la dynamique des invasions biologiques implique la prise en compte simultanée des invasions spontanées et des invasions d'origine anthropiques. Certaines des invasions spontanées intervenues durant l'Holocène pouvant résulter de facteurs climatiques (Holocène ancien, "Petit Âge Glaciaire"), c'est aussi le moyen d'aborder la question de l'effet d'un réchauffement sur l'aire de répartition des taxons.

Enfin, la définition de l'ISSG repose sur la notion "d'établissement" d'une espèce sans préciser ce que recouvre exactement ce terme. Pour les besoins de notre travail, nous considérons que l'établissement d'une espèce sur un espace nouveau se caractérise par la pérennisation de sa population locale par sa reproduction *in situ* sans l'aide d'apports extérieurs. Sont donc volontairement exclus de notre champ d'investigation, les espèces occupant de tels espaces par le biais de dèmes uniquement entretenus par un flux, comme c'est le cas pour certaines espèces dont les populations sources sont localisées dans des pays frontaliers. Sont également exclues de l'analyse les espèces occupant temporairement ces espaces dans l'accomplissement de diverses étapes de leur cycle biologique à l'exclusion de la reproduction, comme la migration, l'hivernage etc. De nombreuses espèces d'oiseaux sont dans ce cas, mais aussi des espèces migratrices amphihalines thalassotoques de poissons. Le qualificatif d'**établie** ou plus fréquemment de **naturalisée**, sera accordé à une espèce dont les populations introduites dans le milieu naturel se perpétuent de façon autonome. Celui d'**acclimatée** sera réservé à une espèce pouvant être représentée dans la nature par un grand nombre de sujets qui, ne s'y reproduisant pas, n'y constituent pas de populations pérennes à l'instant considéré.

Dans le cadre de ce travail, **une invasion biologique est le fait d'une espèce qui a accru son aire de répartition initiale, avec ou sans rapport avec l'activité humaine, et constitue, dans l'aire nouvellement conquise, une ou des populations pérennes se reproduisant et se maintenant sur place sans d'obligatoires apports extérieurs.**

L'intérêt de prendre en considération une définition aussi large réside dans la nécessité qu'elle implique de réaliser une typologie globale des invasions en fonction des mécanismes qui en sont à l'origine, de permettre d'examiner dans une perspective historique l'évolution de l'importance de ces divers mécanismes, et de tenter d'établir une relation entre ces différents types d'invasions et les perturbations qu'elles engendrent dans les écosystèmes d'accueil.

Appartiennent donc à cet ensemble :

- les espèces dont l'établissement est sans rapport évident avec une quelconque activité humaine. Il s'agira d'**invasions biologiques spontanées**,
- les espèces dont l'établissement est en rapport avec des activités humaines :
 - si cet établissement est indirectement lié à des activités humaines, suite à des modifications de milieux générées par l'Homme par exemple (connexions par canaux de réseaux hydrographiques, déboisement et création d'*open fields* et de bocages, voies de circulation, etc.), il s'agira d'**invasions biologiques sub-spontanées**,
 - si cet établissement est la conséquence directe d'un transport par l'Homme, il s'agira d'**introductions**, ces dernières pouvant être **accidentelles** ou **délibérées**.

Les populations invasives, au sens de la définition de l'ISSG et, par abus de langage, les espèces invasives, constituent donc un sous-ensemble des cas d'invasions biologiques retenus dans ce document. Nous proposons donc de ne pas utiliser comme synonymes les expressions "invasion biologique" et "**espèce invasive**" et de limiter strictement l'emploi de la seconde expression aux **espèces qui, s'étant établies dans une nouvelle aire géographique du fait de l'activité humaine, y sont un agent de perturbation et nuisent à la diversité biologique.**

5.2. Autochtone et allochtone

Apprécier l'importance des invasions biologiques dans la constitution actuelle des faunes nécessite de disposer d'un référentiel permettant de statuer sur le caractère allochtone ou autochtone de chaque espèce.

D'après l'ISSG (Anonyme, 1999), le qualificatif d'autochtone est associé à une espèce, une sous-espèce ou une entité d'un niveau taxonomique inférieur qui se trouve à l'intérieur de son aire de répartition naturelle ou dans son aire de dispersion potentielle (c'est-à-dire, dans le domaine géographique qu'elle occupe naturellement ou peut occuper sans interventions humaines par introduction ou démarches particulières). Ce qualificatif s'oppose à celui d'allochtone (exotique, exogène, étrangère) qui est associé à une espèce, une sous-espèce ou une entité d'un niveau taxonomique inférieur se trouvant à l'extérieur de son aire de répartition naturelle ou de son aire de dispersion potentielle (c'est-à-dire, hors du domaine géographique qu'elle occupe naturellement ou peut occuper sans interventions humaines par introduction ou démarches particulières). Ces qualificatifs sont applicables à toute partie d'un individu (gamète ou propagule) susceptible de survivre et de se reproduire.

Par cette définition, les spécialistes de l'ISSG circonscrivent strictement l'objet de leurs travaux aux invasions biologiques d'origine anthropique. En particulier, en élargissant l'aire de répartition d'une espèce autochtone à son aire de répartition potentielle, ils éliminent totalement de leur champ d'investigation les invasions biologiques spontanées.

Souhaitant prendre en compte les invasions biologiques spontanées dans le cadre de notre travail pour les raisons exposées précédemment, nous retiendrons les définitions d'autochtone et allochtone de l'ISSG sans étendre l'aire de répartition naturelle d'une espèce à son aire de dispersion potentielle.

Nous considérons comme autochtone de France ou d'une de ses entités biogéographiques, une espèce qui, réputée s'être reproduite initialement dans ses milieux dulçaquicoles, saumâtres ou terrestres, y est actuellement présente, disparue ou de retour suite à une disparition temporaire.

Nous considérons comme allochtone de France ou d'une de ses régions biogéographiques, une espèce qui, réputée initialement absente de ses milieux dulçaquicoles, saumâtres ou terrestres, y constitue actuellement une ou des populations s'y reproduisant de façon pérenne.

Pour des raisons d'homogénéité et afin d'éviter des interrogations sans objet, les termes autochtone et allochtone seront systématiquement utilisés plutôt que ceux d'endogène, indigène, aborigène, spontané ou natif (anglicisme) d'une part, et ceux d'exogène, allogène, étranger ou exotique d'autre part.

Ces définitions, pour être opérationnelles, impliquent de préciser à quels niveaux taxonomiques, temporels, et spatiaux elles sont employées.

6. Matériel et méthodes

6.1. Niveau taxonomique

Pour des raisons de cohérence, nous nous sommes limités au niveau taxonomique de l'espèce. Chaque taxon sera donc identifié par sa seule dénomination binominale linnéenne empruntée à un ou des documents de référence et regroupera implicitement l'ensemble des sous-espèces et populations dont il est constitué.

De nombreuses controverses ont cours sur la situation taxonomique de diverses sous-espèces de Vertébrés. Le débat peut être encore plus vif quand il s'agit de populations sauvages issues de formes domestiques (cf. marronnage). S'opposent, dans ce dernier cas, une systématique "zootechnicienne" à une systématique "naturaliste". C'est cette seconde que nous avons retenue, n'attribuant pas de statut spécifique ou sub-spécifique aux formes domestiques et aux formes redevenues sauvages.

6.2. Marronnage et transfert

L'Homme est à la source des processus de marronnage en intervenant de façon accidentelle (évasions) ou délibérée (lâchers) dans la constitution de populations sauvages issues de stocks domestiques. Nous utiliserons le terme général de marron pour désigner ces animaux, de préférence à ceux de haret, féral (anglicisme), divaguant ou errant souvent associés par l'usage à des taxons ou à des faits anecdotiques plutôt qu'à un processus écologique précis et de portée significative.

Pour prendre en compte et identifier le cas des populations sauvages issues de populations domestiques, un même taxon pourra cependant être subdivisé en sous-ensembles, sans valeur taxonomique à nos yeux, identifiés par leurs seuls noms vernaculaires. À titre d'exemple, à *Felis silvestris* seront associés deux noms vernaculaires correspondant au Chat marron (ou Chat haret) et au Chat sauvage.

Une certaine ambiguïté règne quant à la définition accordée au terme de **transfert** et au domaine qu'il recouvre par rapport au marronnage. Le terme de transfert (ou translocation) sera ici limité à l'introduction délibérée d'animaux sauvages collectés dans la nature. Celui de **marronnage** sera étendu à toutes les introductions accidentelles ou délibérées qui ont été précédées d'une multiplication en élevage. Deux degrés de marronnage peuvent alors être distingués :

- le premier relatif à l'introduction accidentelle ou délibérée d'individus issus d'une simple phase de multiplications en élevage (un ou plusieurs cycles de reproduction) sans sélection dirigée,
- le second relatif à l'introduction accidentelle ou délibérée d'individus issus d'une série de phases de multiplication en élevage associées à une sélection dirigée. Les individus issus de cette phase de sélection peuvent ou non extérioriser des phénotypes très différents de leurs ancêtres sauvages.

Même en l'absence de sélection dirigée, le passage par la multiplication en élevage induit des processus de sélection, ne serait-ce que celui de la tolérance à la captivité, et l'échantillonnage en milieu naturel, même dans le cas d'un simple transfert, constitue en lui-même une sélection au sein de la variabilité inhérente à la population sauvage source.

6.3. Arrangement systématique et nomenclature

Nous nous sommes conformés à l'arrangement systématique issu de la démarche cladistique (cf. synthèse de Lecointre & Le Guyadère, 2001). La terminologie de la systématique classique demeure cependant prégnante. Afin de faciliter l'accès aux documents, nous avons conservé dans les textes les termes Vertébrés, Amphibiens, Oiseaux et Mammifères correspondant à des groupes monophylétiques, mais aussi Poissons et Reptiles, correspondant à des groupes paraphylétiques. En revanche, suivant Maddison & Maddison (1998), nous avons identifié dans les bases de données seize groupes monophylétiques organisés selon une hiérarchie simplifiée adaptée à la faune holocène des Vertébrés de France :

Vertebrata
 Hyperoartia
 Gnathostomata
 Actinopterygii
 Chondrostei
 Teleostei
 Sarcopterygii
 Lissamphibia (ou Amphibia)
 Urodela & Anura
 Amniota
 Mammalia
 Chelonii
 Sauria
 Aves & Squamata

La correspondance avec les termes Vertébrés, Poissons, Amphibiens, Reptiles, Oiseaux et Mammifères, est la suivante :

Vertebrata : Vertébrés
 Hyperoartia : Poissons pour partie (Lamproies)
 Gnathostoma : Poissons pour partie et Vertébrés terrestres
 Actinopterygii : Poissons pour partie
 Sarcopterygii : Poissons pour partie et Vertébrés terrestres
 Lissamphibia (ou Amphibia) : Amphibiens actuels
 Urodela : Urodèles
 Anura : Anoures
 Amniota : Amniotes
 Mammalia : Mammifères
 Chelonii : Reptiles pour partie
 Sauria : Oiseaux et Reptiles pour partie
 Aves : Oiseaux
 Squamata : Reptiles pour partie

À l'intérieur de ces groupes monophylétiques, nous avons retenu les arrangements systématiques proposés par :

- Kottelat (1997) pour les Poissons,
- Larson & Dimmick (1993) pour les Urodèles en général, et MacGregor *et al.* (1990) pour le genre *Triturus*,
- Dubois (1983 & 1984) pour les Anoures en général, Ford & Cannatella (1993) pour les Bombinatoridae, et Dubois & Ohler (1995) pour le sous-genre *Pelophylax* du genre *Rana*,
- David (1994) pour les Chéloniens,
- Gauthier *et al.* (1988) et Estes *et al.* (1988) pour les Squamates en général, Ineich (1995) pour les Serpents, et Arribas (1999) pour le genre *Iberolacerta*,

- Voous (1960) pour les Oiseaux,
- Wilson & Reeder (1993) pour les Mammifères, en prenant en compte toutefois la récente décision (1^{er} septembre 2002 - cas 3010) de la Commission Internationale de Nomenclature Zoologique concernant les ancêtres d'animaux domestiques qui, créant des exceptions à la règle d'antériorité, valide l'application des appellations de formes sauvages à toutes les formes domestiques ou marronnes en dérivant (par exemple *Bos primigenius* pour l'Aurochs et toutes les formes domestiques et marronnes de Bœufs et de Zébus en dérivant, à la place de *B. taurus*).

Sauf exception, nous avons retenu la nomenclature binominale préconisée par Keith & Allardi (2001) pour les Poissons, par Gasc *et al.* (1997) pour les Amphibiens et Reptiles, par Dubois *et al.* (2000) pour les Oiseaux, et par Wilson & Reeder (1993) pour les mammifères.

Nous avons retenu, sauf exception, la nomenclature des noms français préconisée par Keith & Allardi (2001) pour les Poissons, par la Société Herpétologique de France (3^{ème} édition à paraître de l'Atlas de répartition des Amphibiens et des Reptiles de France, Jean Lescure, comm. pers., octobre 2001) eux-mêmes en grande partie inspirés de Lescure (1988), Lescure *et al.* (1990) et Le Garff (1999), pour les Amphibiens et Reptiles, par Dubois *et al.* (2000) pour les Oiseaux, et par les auteurs de l'Atlas des Mammifères sauvages de France (Fayard, 1984) et Mitchell-Jones *et al.* (1999) pour les Mammifères.

6.4. Structuration temporelle : rôle prééminent de l'histoire

La constitution des peuplements actuels de Vertébrés de France garde l'empreinte du dernier événement climatique majeur ressenti à l'échelle planétaire : la fin du dernier âge glaciaire. Le retrait de la calotte glaciaire, conséquence d'un réchauffement global du climat, a débuté vers 15 000 ans avant J.-C. Il a provoqué de profondes modifications de l'aire de répartition de nombreuses espèces, entraînant vers le nord celles inféodées au froid, et autorisant l'expansion septentrionale d'espèces confinées auparavant dans les refuges ibérique, italien et dalmate, entre autres (Taberlet *et al.*, 1998 ; Hewitt, 1999).

L'essentiel des grandes modifications climatiques et de leurs conséquences géomorphologiques, telle la transgression marine, s'achève avec l'avènement de l'Holocène dont la date est fixée par les géologues aux environs de 9200 avant J.-C. (Magny, 1995). **C'est le fait qu'une espèce se reproduisait en France à cette date conventionnelle de 9200 ans avant J.-C. qui est considérée ici pour juger de son caractère autochtone.**

Le diagnostic de la présence initiale des taxons de Vertébrés terrestres a été réalisé sur la base de la confrontation d'informations paléontologiques, archéozoologiques, textuelles et biogéographiques. Pour certaines espèces, ces informations sont très parcellaires voire inexistantes. La poursuite du réchauffement du climat entre 9200 et 3000 avant J.-C. a probablement permis une remontée plus tardive d'un certain nombre d'espèces vers les régions septentrionales de la France continentale. Elles pourraient, si leur passé était mieux documenté, entrer dans la catégorie des allochtones. Statuer de leur indigénat de façon rigoureuse n'est souvent pas possible dans l'état actuel des connaissances. C'est notamment le cas des espèces d'Amphibiens et de Reptiles présentes actuellement sur les îles des rivages de la Manche et de l'Atlantique. Ces espèces, parfois qualifiées de "Cryptogéniques" (Carlton, 1996), ont été considérées comme autochtones par défaut.

La documentation fossile, archéozoologique et textuelle est dispersée à l'extrême entre des bases de données non publiées, des rapports tels les documents finaux de synthèse (DFS) des opérations d'archéologie de sauvetage, des mémoires universitaires de tous niveaux, des publications, des ouvrages, *etc.*, ce qui en rend l'accès ardu. Les rares et récentes tentatives de synthèse ont toujours été limitées à un groupe taxinomique ou à une région (Vigne, 1998) et ce domaine de connaissance pâtit de l'absence de réseaux organisés comme ceux qui lient ichthyologistes, herpétologistes, ornithologistes ou mammalogistes amateurs et professionnels. En attendant que se mettent en place les indispensables bases de données archéozoologiques nationales que le présent travail devrait contribuer à stimuler, nous ne pouvons prétendre à l'exhaustivité en la matière en dépit de l'effort consenti pour réunir le plus grand nombre possible d'informations. Pour les oiseaux notamment, nous avons limité notre quête à une douzaine d'ouvrages et d'articles de synthèse, la collecte des informations dispersées dans la littérature restant à faire.

Par ailleurs, la documentation paléontologique et archéozoologique souffre de trois types de faiblesses, deux intrinsèques et incontournables, la troisième méthodologique. La première des faiblesses intrinsèques réside dans le processus de conservation des restes osseux qui favorise la représentation des taxons dont le squelette résiste le mieux aux rigueurs du temps. La seconde est en rapport avec les agents responsables de l'accumulation de ce matériel. Il s'agit la plupart du temps d'agents biologiques. Parmi ceux-ci figurent des animaux comme des Rapaces nocturnes ou diurnes et des Carnivores dont les restes des proies contenus dans les accumulations de pelotes de régurgitation, les aires, les latrines ou les tanières constituent de précieuses sources d'informations (Andrews, 1990). Il s'agit aussi de l'Homme dont les dépotoirs domestiques constituent des gisements de choix pour les archéologues (Lyman, 1994). Même lorsque les comportements alimentaires de ces agents sont considérés comme opportunistes avec quelques raisons, ils témoignent cependant toujours d'une sélection des espèces disponibles au sein des biocénoses locales. La représentation des taxons de Vertébrés dans les assemblages fossiles est donc toujours biaisée en faveur des taxons les mieux conservés ou les plus attractifs pour le ou les consommateurs qui les ont accumulés. La faiblesse d'ordre méthodologique réside dans l'hétérogénéité des techniques de collecte utilisées sur les sites de fouilles. En particulier, l'accès aux restes des espèces de Vertébrés de petites taille qui représentent la majeure partie des taxons des peuplements est accessible par un tamisage fin et adéquat rarement pratiqué (Vigne, 1997).

Il convient en outre de noter que les informations paléontologiques et archéozoologiques renseignent rarement sur le fait qu'une espèce s'est reproduite *in situ*. Ce fait est particulièrement préoccupant pour celles connues pour réaliser à l'heure actuelle d'importants mouvements de migration comme de nombreux oiseaux. Ce n'est que très exceptionnellement que l'on dispose des preuves archéozoologiques nécessaires (ossements de jeunes de l'année ; coquilles d'œufs déterminables, *etc.*) et que l'on s'y est intéressé dans les analyses archéozoologiques. Le caractère d'allochtone ou d'autochtone de telles espèces a été retenu par la confrontation de renseignements issus de la connaissance de leur biologie actuelle et de la biogéographie en sus des informations paléontologiques et historiques.

Des événements d'ajustement isolant des réseaux hydrographiques à leur embouchure ou mettant en relation des têtes de bassins hydrologiques se sont poursuivis jusque vers 3000 ans avant J.-C. Ces événements ont modulé la conquête des réseaux hydrographiques de la France par des espèces de poissons principalement du bassin de la mer Noire *via* le Danube, et accessoirement, du bassin du golfe du Lion *via* le Rhône (Keith, 1998 *i.a.*). Dans le cas des Poissons, c'est donc la date de 3000 ans avant J.-C. qui a été retenue comme initiale.

De récents travaux montrent que, depuis l'avènement Néolithique de l'élevage et de l'agriculture qui a débuté en France au 6^{ème} millénaire avant J.-C., l'Homme interfère avec les processus naturels d'invasions de Vertébrés, d'une part directement, en introduisant délibérément ou accidentellement des espèces allochtones (Auffray *et al.*, 1988, Auffray & Britton-Davidian, 1992 ; Vigne, 1993, 1994 & 1999 ; Callou, 1995 ; Steadman, 1995 ; Audouin-Rouzeau & Vigne, 1997 *i.a.*), d'autre parts indirectement, en modifiant les habitats, autorisant ainsi des invasions biologiques sub-spontanées (Vigne *et al.*, 1997 *i.a.*).

Plus récemment, la prééminence de l'Homme dans ces processus s'est affirmée pendant la Période romaine (Lepetz & Yvinec, 2002), puis du 14^{ème} au 16^{ème} siècles avec les grandes découvertes, au 19^{ème} et au début du 20^{ème} siècle avec la réalisation de grands travaux (invasion Lessepsienne, Por, 1978 & 1990 *i.a.*), mais surtout depuis la fin du dernier conflit mondial. Ce dernier événement est contemporain de l'amorce d'une forte augmentation du volume des échanges internationaux, des linéaires de communications terrestres (Forman & Deblinger, 1998 ; Meunier 1999 *i.a.*) et de la démographie humaine (United Nation, 1994). Il est aussi l'amorce d'une importante évolution des motivations à l'origine des introductions (Gargominy *et al.*, 1996 *i.a.*), de profonds changements de l'usage de l'espace sous la contrainte d'un fort renouvellement des pratiques culturelles et d'élevages et enfin d'une mutation touchant l'habitat rural et les processus d'urbanisation et de gestion du périurbain (Dubois, 1998 *i.a.*).

Apprécier l'importance des invasions biologiques dans l'actuelle composition des faunes nécessite donc d'intégrer la dimension de l'Histoire au sens large, incluant donc la Préhistoire récente. Avec l'arbitraire que comporte tout découpage chronologique, nous avons documenté chacune des périodes suivantes :

- d'environ 9200 ans avant J.-C. (dates calibrées) à 3000 ans avant J.-C. Cette période débute avec la fin de la dernière fluctuation climatique forte du Tardiglaciaire (Dryas récent) et le brutal réchauffement holocène (Préboréal) dont la violence n'a eu d'équivalent que 120 000 ans plus tôt (transition à l'Eémien). Cette première période voit l'avènement de l'agriculture et de l'élevage en Europe de l'Ouest et s'achève avec les premiers impacts généralisés de l'anthropisation sur les paysages,
- d'environ 3000 ans avant J.-C. à l'an 0. Cette période voit se généraliser l'agriculture et l'élevage en Europe de l'Ouest et s'achève avec la mise en place de la *Pax romana*,
- de l'an 0 à 1600. Cette période s'achève avec le début des grandes découvertes maritimes européennes,
- de 1600 à 1800. Cette période couvre la diaspora européenne à travers le monde,
- de 1800 à 1914. Cette période couvre l'avènement de l'ère industrielle, de la vapeur et de son utilisation dans les moyens de transport. Elle constitue également l'âge d'or des jardins d'acclimatation en Europe,
- de 1914 à 1950. Cette période couvre les deux conflits mondiaux à l'origine d'intenses échanges,
- de 1950 à 2002. Cette période est le témoin en Europe de profondes mutations d'usage de l'espace, des pratiques et spéculations culturelles, et de la banalisation de la détention par des particuliers d'un nombre croissant d'animaux allochtones.

Cette typologie historique établie *a priori* est susceptible de générer de fausses interprétations et de conduire à des conclusions erronées. En particulier, les périodes considérées ne couvrent pas la même durée. Elle est destinée à évoluer au gré de l'analyse des bases de données et de l'intégration d'informations archéozoologiques nouvelles.

Outre la littérature spécialisée, la source d'informations paléontologiques et archéologiques consultée relative aux Mammifères a été la base de données constituée entre 1994 et 1998 dans le cadre du Programme National Diversité Biologique (PNDB) du Centre National de la Recherche Scientifique (Programme Environnement, Vie et Société) pour les besoins du projet Processus Tardiglaciaires et Holocènes de mise en place des faunes actuelles (Vigne, 1998). Sa gestion scientifique est assurée par l'ESA 8045, Archéozoologie et Histoire des Sociétés (Centre National de la Recherche Scientifique - Muséum National d'Histoire Naturelle). Sa gestion technique est placée sous la responsabilité de l'unité Inventaire et Suivi de la Biodiversité (Muséum National d'Histoire Naturelle). Elle a été référencée comme suit : PTH¹, 1998.

Les informations archéologiques et textuelles relatives aux oiseaux proviennent principalement de la base de données "Hommes et animaux en Europe" réunie par F. Audoin-Rouzeau (1993) ainsi qu'à sa mise à jour en cours d'achèvement. Cet ensemble documentaire a été référencé comme suit : HAE-FAR., 1993.

Quand une espèce est dite absente des enregistrements paléontologiques du Pléistocène de France, argument partiel mais qui permet cependant d'affirmer dans certains cas que l'espèce s'est établie dans le pays en des temps reculés, cela signifie qu'il n'en a pas été trouvé mention dans Mourer-Chauviré (1975), Vilette (1983), Laroulandie (2000) ou Louchart (2001).

Les sources paléontologiques, archéologiques et historiques utilisent des échelles temporelles variées. Dans les textes, nous nous sommes efforcés de conserver l'échelle de temps historique (avant J.C. - après J.C.). Cependant, il est parfois fait allusion aux périodes temporelles utilisées par les différentes disciplines évoquées, périodes que le tableau 1 permet de situer dans le temps.

¹ Les personnes suivantes ont contribué à documenter la base de données Processus Tardiglaciaires et Holocènes de mise en place des faunes actuelles (PTH), souvent par des données inédites : R.-M. Arbogast (CNRS), A. Argant (INRAP), F. Audoin-Rouzeau (CNRS), J.-C. Auffray (CNRS), P. Auguste (CNRS), S. Aulagnier (CNRS), G. Auxiette (INRAP), A. Bridault (CNRS), P. Brugal (CNRS), P. Brunet-Lecompte (Univ. Dijon), C. Callou (MNHN), I. Carrère (EHESS), J. Chaline (Univ. Dijon), J.-L. Chapuis (MNHN), B. Clavel (INRAP), F. David (CNRS), F. Delpech (CNRS), J. Despriée (SRA Centre), L. Fontana (CNRS), V. Forest (INRAP), C. Griggo (Univ. Grenoble), C. Guintard (ENV Nantes), L. Hachem (Univ. Paris 1), D. Hadjouis (MNHN), C. Henry (SRA Centre), C. Hermetey-Tesnier (Univ. Dijon), M.-P. Horard-Herbin (Univ. Tours), M. Jeannet (Dr. Sci.), D. Joly (Ville Chartes), J.-C. Le Blay (Dr. Vét.), M. Leguilloux (INRAP), Y. Lignereux (ENV Toulouse), C. Loreda de March (MNHN), M.-C. Marinval (Univ. Paris I), J.-C. Marquet (Mus. Grand-Pressigny), M. Mashkour (MNHN), H. Maurin (MNHN), P. Migaud (Dr Vét.), V. Mistrot (Dr. Archéol.), M.-H. Moncel (EPHE), C. Mourer-Chauviré (CNRS), M. Patou-Mathis (CNRS), F. Poitevin (EPHE), F. Poplin (MNHN), T. Poulain, I. Rodet-Bélarbi (INRAP), M.R. Séronie-Vivien (Dr.), H. Sidi-Maamar (INRAP), A. Tresset (CNRS), C. Vadet (Mus. Boulogne), C. Vallet (INRAP), J.-D. Vigne (CNRS) & E. Vila (CNRS). Les premiers traitements de la base ont été réalisés avec la collaboration de C. Callou, P. Haffner, H. Maurin (MNHN) & J.-D. Vigne (CNRS).

Tableau 1 - L'Holocène en Europe de l'Ouest (correspondances temporelles). Les dates sont conventionnelles. Elles sont tirées de Magny (1995) qui s'appuie lui-même sur les données établies dans les carottes glaciaires.

Années (référence : J.-C.)	Échelle géologique	Échelle biostratigraphique	Industries lithiques et métallurgiques
Depuis -820	Holocène	Sub-atlantique	Périodes historiques Âge du Fer
-3450 / -820		Sub-boréal	Âge du Bronze (début entre -2300 et -1900) Néolithique
-4880 / -3450		Atlantique récent	Néolithique
-6900 / -4880		Atlantique ancien	Néolithique (début entre -5600 et -4800) Mésolithique
-8030 / -6900		Boréal	Mésolithique
-9200 / -8030		Préboréal	Mésolithique Épipaléolithique
-16 000 / -9200	Pléistocène	Tardiglaciaire	Azilien Magdalénien
-68 000 / -16 000		Würm	Solutréen Aurignacien ...

6.5. Structuration spatiale : importance de la biogéographie

Les définitions d'allochtone et d'autochtone se réfèrent à la notion d'aire de répartition initiale d'une espèce. Celle-ci n'a aucune raison de correspondre aux limites géographiques des états et encore moins à des limites administratives au sein d'états dont le territoire inclut des aires biogéographiques variées comme c'est le cas de la France. C'est ainsi qu'une espèce donnée peut fort bien être autochtone, voire endémique, d'une partie du territoire national et allochtone d'une autre partie.

Pour tenir compte de l'hétérogénéité de la France, il est proposé sa partition en onze entités sur la base du croisement de caractères géomorphologiques et biogéographiques. Cette partition, non dépourvue d'un certain arbitraire, utilise plusieurs grands fleuves comme éléments frontaliers de certaines entités (Annexe B). Si un fleuve peut constituer une frontière pour divers taxons de Vertébrés terrestres en jouant un rôle de barrière difficilement franchissable, l'ensemble de son bassin versant constitue une entité biogéographique pour les Vertébrés aquatiques. C'est pourquoi, à cette première partition retenue pour les Vertébrés terrestres, se superpose une seconde, fondée sur l'emprise géographique des bassins versants pour les Vertébrés aquatiques (Annexe B).

Cette partition *a priori* en vastes secteurs interdit implicitement la prise en compte dans ce travail de certains phénomènes qualifiés d'invasion biologique à l'échelle locale. Il s'agit en particulier de la colonisation récente par certaines espèces autochtones de milieux dont elles étaient totalement absentes par le passé. À titre d'exemple, peuvent être citées les récentes colonisations de certains milieux urbains par le Merle noir (*Turdus merula*) au 19^{ème} siècle. Cette partition exclue également de ce travail les espèces ayant réalisées une invasion biologique à l'intérieur d'une entité donnée. À titre d'exemple, la Rainette méridionale (*Hyla meridionalis*) a été introduite récemment à Port-Cros et peut-être anciennement à Porquerolles (îles d'Hyères) mais est globalement autochtone de la frange méditerranéenne de la France continentale qui constitue une des entités retenues.

À l'intérieure de chaque groupe monophylétique, les renseignements relatifs à la répartition spatiale des espèces en France et dans le monde proviennent généralement des documents suivants :

- pour les Poissons, du travail de Keith (1998) et de la synthèse de Keith & Allardi (2001),
- pour les Amphibiens et les Reptiles, des atlas de répartition de France (Anonyme, 1987 ; Castanet & Guyetant, 1989), de Suisse (Grossenbacher, 1988 ; Hofer *et al.*, 2001) et d'Europe (Gasc *et al.*, 1997) et de la synthèse chorologique de Parent (1981). Les renseignements relatifs à la Corse sont issus des travaux de Delaugerre & Cheylan (1992) pour le présent, complété par ceux de Vigne *et al.* (1997), d'Hervet & Salotti (2000) et de Bailon (2001) pour les informations archéozoologiques,
- pour les Oiseaux, de l'atlas de Voous (1960) et de celui de Yeatman-Berthelot & Jarry (1994) enrichies des dernières observations figurant dans Dubois *et al.* (2000),
- pour les Mammifères, les renseignements relatifs à leur aire de répartition mondiale ont été empruntés à Wilson & Reeder (1993), ceux relatifs à leur aire de répartition européenne à Mitchell-Jones *et al.* (1999), et ceux propres à leur aire de répartition en France, à l'Atlas des Mammifères Sauvages de France (Fayard, 1984) et à une riche documentation établie depuis la date de parution de cet ouvrage, entre autres par les agents de l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage.

6.6. Organisation du réseau

Le travail de collecte et de synthèse des informations s'est fait sous la responsabilité de cinq coordonnateurs, coéditeurs de ce document. Il s'agit de :

- Jean-Denis Vigne pour les aspects d'Archéozoologie,
- Philippe Keith pour les Poissons,
- Olivier Lorvelec pour les Amphibiens et les Reptiles,
- Philippe Clergeau pour les Oiseaux,
- Michel Pascal pour les Mammifères.

Chaque coordonnateur a fait appel à des personnes ressources jugées compétentes pour documenter divers éléments du champ dont il a la charge. La liste de ces collaborateurs, signataires ou cosignataires de notes, figure en Annexe C.

7. Résultats

7.1. Bases de données

Quatre bases de données ont été constituées (la définition de leurs champs respectifs est consignée en Annexe D).

Toutes les espèces de Vertébrés autochtones (présentes ou réputées présentes au début de l'Holocène ou 3000 ans avant J.-C. pour les seuls Poissons), qu'elles soient actuellement disparues ou encore présentes (après une éventuelle disparition momentanée) et toutes les espèces allochtones (absentes ou réputées absentes au début de l'Holocène ou 3000 ans avant J.-C. pour les seuls Poissons) actuellement présentes dans les milieux terrestres, dulçaquicoles ou saumâtres de la France, sont répertoriées dans une première base de données (Base 1). N'entrent dans cette base que les espèces ayant constitué ou constituant actuellement des populations pérennes se reproduisant sur le territoire français et en sont exclues, à trois exceptions près (*cf. infra*), les espèces allochtones actuellement non représentées par de telles populations. L'ensemble de ces espèces peut être classé selon la typologie suivante, chaque groupe étant illustré par un exemple :

- initialement présentes, dites autochtones pour la France :
 - actuellement absentes :
 - ✓ éteintes sur l'ensemble de leur aire mondiale de répartition (l'Hydrontin : *Equus hydruntinus*),
 - ✓ disparues de France ou ne s'y reproduisant plus (la Caouanne : *Caretta caretta*),
 - actuellement présentes :
 - ✓ ne s'étant pas établies dans de nouvelles entités biogéographiques (l'Euprocte des Pyrénées : *Euproctus asper*),
 - ✓ s'étant établies dans de nouvelles entités biogéographiques. Il s'agit d'une partie de l'ensemble des espèces répondant à la définition de l'invasion biologique (la Tarente de Maurétanie : *Tarentola mauritanica*, établie en Corse),
 - ✓ disparues de France puis établies à nouveau. Il s'agit d'une petite partie de l'ensemble des espèces répondant à la définition de l'invasion biologique (le Loup : *Canis lupus*),
- initialement absentes, dites allochtones pour la France. Il s'agit d'une partie de l'ensemble des espèces répondant à la définition de l'invasion biologique (le Rat noir : *Rattus rattus*).

La deuxième base de données (Base 2) est un sous-ensemble de la première base. Elle ne concerne que les espèces autochtones actuellement éteintes sur l'ensemble de leur aire mondiale de répartition ou disparues de France. Elle renferme l'ensemble des connaissances disponibles relatives aux causes et à l'époque de disparition de l'espèce pour chaque sous-ensemble biogéographique du pays.

La troisième base de données (Base 3) est également un sous-ensemble de la première base. Elle concerne les espèces allochtones et les espèces autochtones temporairement disparues de France. Elle contient donc toutes les espèces qui répondent à la définition de l'invasion biologique. Elle renferme l'ensemble des connaissances disponibles relatives à la nature et à l'époque de ou des invasions connues pour chaque sous-ensemble biogéographique du pays.

La quatrième base de données (Base 4) fait référence à des espèces dont la majorité ne figure pas dans la première base. Il s'agit d'espèces allochtones ou autochtones de régions frontalières et qui sont susceptibles, sur la base de certains de leurs traits de vie, de s'établir à brève échéance dans certaines entités biogéographiques de France. La liste des espèces mentionnées est certainement incomplète et cette base ne figure dans ce rapport que pour attirer l'attention sur la dimension européenne du sujet. Elle peut constituer l'amorce d'un travail à mener à l'échelle de l'Europe sur un découpage biogéographique qui s'affranchirait des frontières politiques des états.

7.2. Notes associées aux bases de données

À chaque taxon de la deuxième base de données est associée une note de synthèse des connaissances paléontologiques, archéozoologiques et historiques relatives à l'évolution de sa répartition géographique au cours du temps, et aux causes et époques connues de sa disparition ou de son extinction. L'ensemble des notes relatives à cette base constitue l'Annexe E de ce rapport.

À chaque taxon de la troisième base de données est associée une note de synthèse des connaissances relatives à l'aire initiale de répartition du taxon dans le monde, ses modalités d'arrivée en France s'il est allochtone de France ou dans de nouvelles entités biogéographiques s'il est autochtone de France (origine des fondateurs et nombre ; date(s), lieu(x) et causes de l'introduction), sa répartition géographique actuelle en France, les impacts socio-économique et environnementaux connus, et les modalités de gestion dans le milieu naturel dont ses populations allochtones ont éventuellement fait l'objet. L'absence d'information sur l'un ou l'autre de ces champs est notée. L'ensemble de ces notes constitue l'annexe F.

À chaque taxon de la quatrième base de données est associée une note de synthèse des connaissances relatives à ses modalités d'établissement, sa répartition géographique actuelle, ses impacts connus sur les peuplements végétaux et animaux, et les modalités de gestion dont il fait actuellement l'objet dans le pays limitrophe concerné. L'appréciation du risque de voir l'espèce s'établir sur le territoire français est documentée. L'ensemble de ces notes constitue l'annexe G.

Les références bibliographiques relatives aux différents points documentés figurent en fin de chaque note. Chacune d'entre elles constitue donc une entité autonome. En l'absence de références académiques, la validité des sources retenues, rapports ou articles de presse par exemple, a été laissée à l'appréciation des coordonnateurs. Aucune contrainte de volume n'a été imposée aux rédacteurs. Le seul critère de censure appliqué a été la pertinence des informations au regard des différents champs à documenter. En conséquence, la différence de volume des notes reflète le plus souvent une disparité du niveau de connaissance d'un taxon à l'autre.

7.3. Espèces candidates examinées et retenues : règles et exceptions

Le contenu des notes évoquées ci-dessus a soutenu l'argumentaire à l'origine de l'inscription des espèces dans l'une ou l'autre des bases selon les différentes catégories de critères retenues. L'ensemble des espèces examinées et retenues comme appartenant à la faune de France pendant tout ou partie de l'Holocène constitue l'Annexe H.

Nombre d'espèces candidates ont été écartées. La liste de ces espèces réparties en fonction des critères qui ont conduit à les rejeter constitue l'Annexe I.

À titre d'exemple, la démarche qui a conduit à éliminer trois taxons de la liste des espèces réputées avoir récemment envahi une entité géographique du pays a été consignée dans l'annexe J. Il s'agit dans un cas, celui de la Gorgebleue à miroir (*Luscinia svecica*), d'une espèce qui a manifesté récemment une très active dynamique de conquête de territoire mais n'est pas retenue pour des raisons, entre autres, de systématique. Dans les deux autres cas, celui du Huchon (*Hucho hucho*) et du Castor canadien (*Castor canadensis*), il s'agit d'espèces allochtones de France et introduits récemment mais dont les populations n'ont pas perduré, pour le premier en raison de la destruction de son milieu par l'Homme et pour le second en raison de mesures prises très précocement par le Ministère de l'Environnement.

Cependant, trois espèces ont été maintenues dans la base des espèces ayant réalisées une invasion biologique et ont fait l'objet d'une note alors qu'elles sont réputées ne plus être représentées actuellement en France. Elles ont été retenues pour conserver la trace du caractère exemplaire de l'histoire de leur introduction et de leur disparition. Il s'agit du Lièvre italique (*Lepus corsicanus*), introduit avant le 14^{ème} siècle en Corse et réputé disparu récemment. Il a été conservé en raison de l'ancienneté de son introduction, de la durée de sa persistance, et de la cause rigoureusement anthropique de sa disparition, la chasse. Il s'agit aussi du Francolin noir (*Francolinus francolinus*), introduit puis disparu du continent et de Corse après 200 ans de présence. Il a été conservé pour les raisons évoquées pour le Lièvre italique, mais aussi parce que d'importantes populations de l'espèce persistent actuellement en Italie. Enfin, il s'agit de l'Ours brun (*Ursus arctos*), autochtone de France continentale mais qui a été introduit en Corse au 15^{ème} siècle et y a constitué des populations marronnes jusqu'à l'aube du 17^{ème} siècle. Ce cas constitue un rare exemple de marronnage d'un grand prédateur.

Le Cerf élaphe (*Cervus elaphus*) aurait pu constituer un cas analogue à celui de l'Ours brun car il a été introduit en Corse à l'Époque romaine, voir un peu avant, pour en disparaître à la fin des années 1960. Sa récente introduction en Corse à partir de sujets en provenance de Sardaigne où l'espèce est également allochtone, permet de l'intégrer de façon cohérente dans la base 3 des invasions biologiques.

7.4. Synthèse globale des résultats

Le travail réalisé à l'occasion de cette synthèse a eu pour objectif principal de stabiliser la perception que nous pouvons avoir à l'heure actuelle du phénomène d'invasion biologique au sein des peuplements de Vertébrés de France à l'échelle de l'Holocène. Il a donc consisté à confronter pour chaque espèce prise en considération l'ensemble des informations disponibles relevant de champs disciplinaires très variés, paléontologie, archéologie, archéozoologie, histoire, biogéographie, histoire naturelle, écologie, épidémiologie, pour ne citer que les principales, afin d'établir son statut d'autochtone ou d'allochtone à la faune holocène de France. Outre que, pour plusieurs taxons, il n'a pas été possible d'aboutir à une conclusion définitive en la matière, l'évolution rapide des connaissances produites par les différentes disciplines citées amènera très certainement à opérer des révisions à l'avenir. Nous n'en voulons pour preuve que l'évolution qu'a connue le présent rapport entre sa première version (janvier 2002) et celle-ci. Le nombre d'espèce dont le statut a été examiné, s'est accru de 629 à 699 alors que celui des espèces retenues comme s'étant établies en France ou dans au moins une nouvelle entité biogéographique a décliné de 158 à 154 et que celui des espèces actuellement disparues de France est passé de 26 à 51. L'intégration des informations nouvelles au sein des bases de données constituées à l'occasion de ce premier travail sera poursuivie à l'avenir, dans la mesure du possible, par l'équipe "Gestion des populations invasives" du centre INRA de Rennes.

Au nombre des 699 espèces de Vertébrés dont le statut a été examiné à ce jour, 585 ont été retenues comme autochtones, disparues ou allochtones de la faune holocène d'au moins une des entités biogéographiques ou de la totalité de la France.

Parmi ces 585 espèces retenues, 154 soit plus du quart (26 %), se sont établies en France ou dans au moins une de ses entités biogéographiques au cours de l'Holocène. Parmi ces 154 espèces, figurent 7 espèces d'Oiseaux et 3 de Mammifères qui, autochtones de France, ont recolonisé une ou des régions biogéographiques du pays après une disparition totale, et 3 espèces allochtones (2 pour l'ensemble de la France et 1 pour une entité biogéographique, la Corse) actuellement disparues après plusieurs siècles de présence sur le territoire. Ces 154 espèces répondent à la définition de l'invasion biologique.

Parmi ces 154 espèces, 86 soit plus de la moitié (56 %), sont des espèces nouvelles pour la France à l'échelle de temps de l'Holocène.

L'écart entre les deux fréquences citées ci-dessus, 154 et 86, montre qu'une perception fondée des invasions biologiques ne peut avoir pour cadre géographique celui des entités administratives ou politiques mais bien celui des entités biogéographiques.

Au nombre des 585 espèces retenues, 51 (9 %) sont actuellement disparues de France dont 10 (2 Oiseaux et 8 Mammifères) sont aujourd'hui éteintes sur l'ensemble de leur aire mondiale de répartition.

En conséquence, au cours des 11 derniers millénaires, le renouvellement de la faune de Vertébrés de France, hors espèces marines, présente un solde positif de 35 espèces (86 – 51), soit 6 % du total des 585 espèces retenues. Ce solde pourrait cependant être revu à la baisse avec l'intégration de plusieurs espèces d'Oiseaux, entre autres, probablement disparues de France, mais qui ne peuvent être retenues comme telles à l'heure actuelle car leur éventuel processus de disparition n'est pas documenté.

La répartition des 585 espèces retenues parmi les 4 entités systématiques traditionnellement reconnues montre de fortes disparités. L'avifaune est largement majoritaire comptant 308 espèces, soit près de 53 % de l'ensemble, suivi de la faune mammalienne qui totalise 127 espèces (22 %), suivi elle-même de l'herpétofaune qui compte 80 espèces (14 %), puis de l'ichthyofaune avec 70 espèces (12 %).

La part constituée par les espèces ayant envahi la France ou au moins une de ses entités biogéographiques au cours de l'Holocène, au sein de chacune de ces 4 entités systématiques, est elle-même très variable et sans rapport avec l'effectif d'espèces que comporte chacune de ces entités. C'est ainsi que, respectivement, 31 (44 %), 17 (21 %), 68 (22 %) et 38 (30 %) espèces de l'ichthyofaune, de l'herpétofaune, de l'avifaune et de la faune mammalienne, sont ou ont été représentées par une ou des populations allochtones. **L'ichthyofaune et la faune mammalienne sont donc les deux entités systématiques les plus affectées par les invasions biologiques** alors qu'elles se situent respectivement au dernier et second rang en terme de nombre d'espèces au sein de la faune de Vertébrés.

Restreindre l'analyse aux espèces allochtones de France ne change pas cette conclusion puisque 21 (30 %), 9 (11 %), 38 (12 %) et 18 (14 %) espèces de l'ichthyofaune, de l'herpétofaune, de l'avifaune et de la faune mammalienne, constituent les 86 espèces nouvelles pour la France à l'échelle de temps de l'Holocène.

Cet ordre n'est cependant pas respecté si l'attention se porte sur les disparitions d'espèces. En effet, 2 (3 %), 2 (2 %), 28 (9 %) et 19 (15 %) des espèces autochtones de France, respectivement de l'ichthyofaune, de l'herpétofaune, de l'avifaune et de la faune mammalienne, constituent les 51 espèces actuellement disparues du territoire.

Cet ordre n'est également pas respecté si l'attention se porte sur le renouvellement de faune au cours de l'Holocène, phénomène qui intègre à la fois les invasions et les disparitions. En effet, si l'augmentation holocène du nombre d'espèces en France s'élève à 19 (27 %) pour l'ichthyofaune, elle n'est que de 7 (9 %) pour l'herpétofaune et 10 (3 %) pour l'avifaune. Pendant le même laps de temps, l'effectif d'espèces de la faune mammalienne a décliné d'une unité (- 1 %).

La forte variabilité observée des taux de disparition, d'apparition d'espèce et, en conséquence, de renouvellement de faune au sein des quatre ensembles systématiques traditionnellement retenus au sein du taxon monophylétique des Vertébrés amène à la conclusion que les observations réalisées à l'échelle d'un infra-taxon ne sont pas généralisables aux autres infra-taxon et, à plus forte raison, au taxon dans son ensemble.

Le nombre d'espèces de Vertébrés qui ont envahi la France ou une de ses entités biogéographiques au cours des 7 périodes de l'Holocène retenues pour les besoins de ce travail est consigné dans la figure 1. Une vague d'invasions biologiques a eu lieu au Néolithique puis le processus s'est accéléré sans surprise dès le début du 19^{ème} siècle et le nombre d'invasions recensées entre 1945 et 2002 représente 75 espèces (49 %), soit près de la moitié.

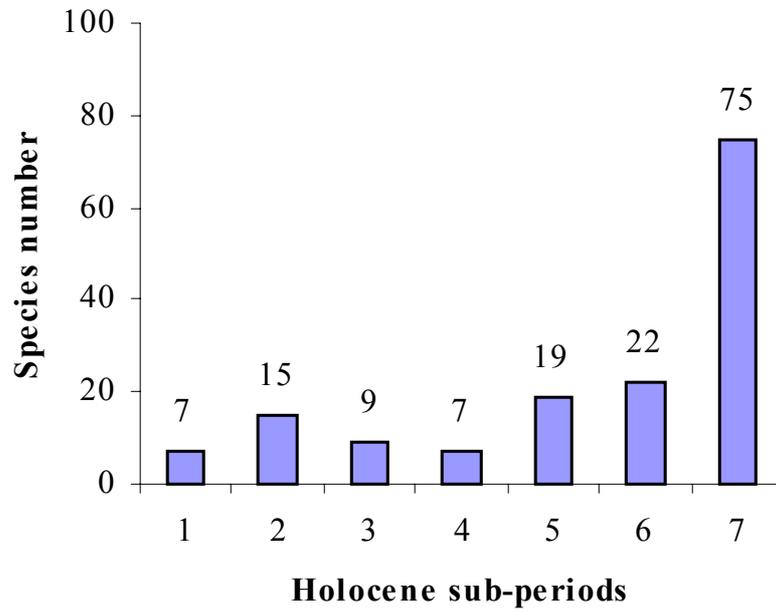


Figure 1 - Nombre d'espèces de Vertébrés qui ont envahi la France ou au moins une de ses entités biogéographiques au cours de 7 périodes Holocènes.

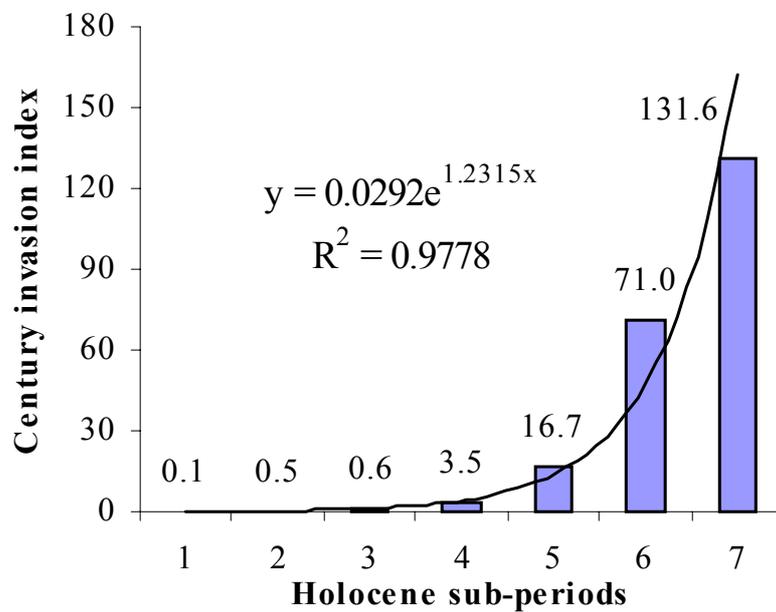


Figure 2 - Évolution du taux séculaire d'invasion au cours des 7 périodes holocènes.

Cette analyse ne tient pas compte de la durée respective de chacune des périodes prises en considération. Pour pallier cet inconvénient, le taux séculaire d'invasion, défini comme le nombre d'espèces de Vertébrés ayant envahi la France ou au moins une de ses entités biogéographiques pendant un siècle au cours d'une des 7 périodes de l'Holocène retenue, a été établi. Sa valeur pour chacune des 7 périodes holocènes est consignée dans la figure 2. Ce taux, relativement stable pendant les 10 800 premières années de l'Holocène, débute une forte croissance avec la période des grandes découvertes européennes (1600) et atteint la valeur importante de **132 invasions par siècle pour la seconde partie du 20^{ème} siècle**. Il est possible que cette valeur se trouve majorée par deux biais. Le premier est en rapport avec le meilleur niveau de connaissance du processus d'invasion pour la période récente que pour les périodes plus anciennes. Le second est en rapport avec le fait qu'au nombre des espèces qui ont envahi une partie ou la totalité du territoire, figurent certaines qui ne supporteront pas l'épreuve du temps. Seul l'avenir pourra trancher à leur sujet. Ces sources de biais ne peuvent à elles seules expliquer le phénoménal accroissement du taux d'invasion pendant les cinquante dernières années, taux dont l'évolution au cours des 7 périodes holocènes retenues est modélisée de façon satisfaisante par une relation de type exponentielle. **Si la dimension temporelle est indispensable pour statuer du caractère autochtone ou allochtone d'une espèce, ces résultats montrent que l'approche historique est indispensable à l'appréhension fondée du phénomène d'invasion biologique.**

La note réalisée pour chacune des 154 espèces de Vertébrés qui se sont établies en France ou dans au moins une de ses entités biogéographiques au cours de l'Holocène (en incluant les 2 espèces dont les populations allochtones sont actuellement disparues), comprend une synthèse des travaux ayant pour objet la détermination de l'impact des populations allochtones sur leurs écosystèmes d'accueil en France. La typologie retenue pour exploiter ces synthèses spécifiques comprend 4 catégories : travaux relatifs à l'évaluation de cet impact sur le fonctionnement des écosystèmes au sens large du terme (impacts écologiques), travaux restreints à l'évaluation d'impacts socio-économiques (atteintes à la production agricole, piscicole, sylvicole ou cynégétique, à la santé animale ou humaine, aux infrastructures, aux stocks...), travaux couvrant ces deux types d'impacts et, enfin, absence de travaux. Des travaux relatifs à l'impact écologique, aux seuls impacts socio-économique et aux deux types d'impacts ont été recensés pour les populations allochtones de respectivement 11, 14 et 13 espèces. **L'impact écologique et socio-économique de 116 espèces, soit 75 % de l'ensemble, est totalement non documenté et l'impact écologique n'est documenté, la plupart du temps de façon très fragmentaire, que pour les populations de 24 espèces, soit 16 %.**

La note réalisée pour chacune des 154 espèces qui se sont établies en France ou dans au moins une de ses entités biogéographiques au cours de l'Holocène (en incluant les 3 espèces dont les populations allochtones sont actuellement disparues), comprend également une synthèse des mesures de gestion mises en place à l'égard de leurs populations allochtones. La typologie retenue pour exploiter ces synthèses spécifiques comprend, elle aussi, 4 catégories : mesures de gestion générées par une motivation de protection de l'environnement et de la biodiversité, mesures de gestion motivées par la seule volonté de réduire leur impact socio-économique, mesures de gestion motivées par l'un et l'autre des mobiles évoqués précédemment, absence de mesures de gestion. Si les populations de 45 espèces (29 %) font l'objet de mesures de gestion fondées sur des préoccupations socio-économiques, aucune ne l'est au nom de préoccupations uniquement environnementales. Seules les populations des deux espèces de Rats (*Rattus rattus* et *R. norvegicus*) ont fait l'objet de mesures de gestion à la fois à but environnemental (en milieu insulaire) et socio-économique (en milieu urbain et rural). **À l'heure actuelle, les populations allochtones de 107 espèces, soit 69 % des espèces concernées, ne font l'objet d'aucune mesure de gestion.**

Le cas particulier de l'opération d'éradication du Castor canadien (*Castor canadensis*) mérite d'être mentionné ici alors que l'espèce ne figure pas au nombre des allochtones de France de cette synthèse en raison de sa rapide disparition du territoire suite à cette opération. Il s'agit de l'unique cas où une opération de gestion visant l'éradication d'une espèce allochtone a été commanditée par le Ministère de l'Environnement en vertu du principe de précaution. Cette opération dont le succès doit beaucoup à la prise de décision rapide de son entreprise suite à l'identification de l'espèce sur le territoire constitue en outre la seule opération d'éradication de Vertébrés tentée sur le territoire continental de la France (l'Érismature rousse, *Oxyura jamaicensis*, dont l'éradication est envisagée en France, ne se reproduit pas actuellement de façon pérenne en France et ne figure donc pas sur la liste des espèces prises en considération ici).

Si le caractère allochtone d'une population ne justifie pas à elle seule d'entreprendre une action de gestion, documenter l'impact des populations allochtones sur les écosystèmes d'accueil et la biodiversité autochtone constitue un préalable indispensable, ne fut-ce que pour élaborer et argumenter une politique globale de gestion des espèces allochtones. Cette entreprise n'avait pas été tentée de façon globale jusqu'à présent. Il est clair que la seule désaffection récente des travaux d'histoire naturelle par la science académique n'explique pas cette importante lacune. L'intérêt des naturalistes pour les espèces allochtones a toujours été limité. Quand ces espèces occasionnent de fortes pertes économiques, ce sont les services spécialisés de l'état qui prennent en charges les études. Celles-ci sont alors orientées en fonction des missions particulières de ces services qui ont rarement procédé à des études holistiques prenant en compte l'impact sur les écosystèmes d'accueils. **Comblent les lacunes dans le domaine de l'impact des populations allochtones sur le fonctionnement de leurs écosystèmes d'accueil nécessiterait donc de convaincre à la fois les naturalistes et la science académique de l'intérêt que présentent les travaux relatifs aux espèces allochtones, puissante source potentielle de perturbation au sein des populations autochtones et excellents modèles pour appréhender de nombreux sujets de science fondamentale.**

Près de 70 % des espèces allochtones n'ont fait l'objet d'aucune mesure de gestion à ce jour. D'où provient cette seconde carence, gardant toujours à l'esprit que le caractère allochtone ne justifie pas à elle seule d'entreprendre une gestion des populations ? **Il faut y voir à nos yeux une raison psychologique, celle de penser que ce type de problème n'est pas soluble en dépit d'exemples documentés et l'absence totale de reconnaissance de la Recherche-Action par la science académique française.**

Quoi qu'il en soit, la récente et forte accélération du taux séculaire d'invasion enregistrée au sein du peuplement de Vertébrés de France qui s'élève à 132 invasions par siècle pour la seconde partie du 20^{ème} siècle, conduit à penser que le sujet des invasions biologiques sera de plus en plus préoccupant à l'avenir, non seulement en raison de leurs impacts socio-économiques, mais aussi en raison des perturbations qu'elles engendrent au fonctionnement des écosystèmes. Outre les études d'impacts et les outils de gestion, il devient urgent de se doter d'outils d'alerte précoce et d'outils juridiques destinés à enrayer ou pour le moins réduire ce processus à l'avenir. L'efficacité de tels outils nécessitera l'élaboration d'une stratégie nationale qui elle-même ne sera pleinement efficace qu'intégrée à une stratégie européenne (Genovesi & Shine, 2003).

8. Bibliographie

- Andrews P., 1990. *Owls, caves and fossils*. British Museum of Natural History, London, UK.
- Anonyme, 1987. *Atlas préliminaire des reptiles et amphibiens de France*. Société Herpétologique de France, Paris, F : 137 pp.
- Anonyme, 1999. IUCN Guidelines for prevention of Biodiversity loss due to Biological Invasion. *Species*, 31-32 : 28-42.
- Arribas O., 1999. Phylogeny and Relationships of the Mountain Lizards of Europe and near East (*Archaeolacerta* Mertens, 1921, sensu lato) and their Relationships among the Eurasian Lacertid Radiation. *Russian Journal of Herpetology*, 6 (1) : 1-22.
- Audoin-Rouzeau F., 1993. *Hommes et animaux en Europe. Corpus de données archéozoologiques et historiques*. Dossiers de Documentation Archéologique N° 16, CNRS, Paris, F.
- Audouin-Rouzeau F. & Vigne J.-D., 1997. Le Rat noir (*Rattus rattus*) en Europe antique et médiévale : les voies du commerce et l'expansion de la peste. *Anthropozoologica*, 25-26 : 399-404.
- Auffray J.-C., Tchernov E. & Nevo E., 1988. Origine du commensalisme chez la souris domestique (*Mus musculus domesticus*) vis à vis de l'Homme. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 307 : 517-522.
- Auffray J.-C. & Britton-Davidian J., 1992. When did the house mouse colonize Europe ? *Biological Journal of the Linnean Society*, 45 : 187-190.
- Bailon S., 2001. Données fossiles des amphibiens et squamates de Corse : état actuel de la question. *Bull. Soc. Sci. Hist. Nat. Corse*, 696-697 : 165-185.
- Barbault, R., 1997. *Écologie générale. Structure et fonctionnement de la biosphère*. Masson, Paris, F : 286 pp.
- Carlton J.T., 1996. Biological Invasions and Cryptogenic species. *Ecology*, 77 (6) : 1563-1655.
- CBD (Convention sur la Diversité Biologique), 2001. Les espèces exotiques envahissantes. 6^{ème} réunion, Montréal, C, 12-16 mars 2001 : UNEP/CBD/SBSTTA/6/6 (20 pp) - 6/7 (22 pp+19 pp) - 6/8 (16 pp) - 6/9 (21 pp).
- Callou C., 1995. Modifications de l'aire de répartition du Lapin (*Oryctolagus cuniculus*) en France et en Espagne, du Pléistocène à l'époque actuelle. État de la question. *Anthropozoologica*, 21 : 95-114.
- Castanet J. & Guyetant R. (coordonnateurs), 1989. *Atlas de répartition des Amphibiens et Reptiles de France*. Société Herpétologique de France, Paris, F : 191 pp.
- Darwin C., 1859. *L'origine des espèces*. Traduction E. Barbier. Édition française : 1982, Jean de Bonnot, Paris, F, 2 tomes : 465 & 472 pp.
- David P., 1994. Liste des reptiles actuels du monde. I. Chelonii. *Dumerilia*, 1 : 7-127.
- Delaugerre M. & Cheylan M., 1992. *Atlas de répartition des batraciens et reptiles de Corse*. Parc Naturel de Corse, École pratique des Hautes Études, Bastia, F : 128 pp.
- Dubois A., 1983. Classification et nomenclature supragénérique des Amphibiens Anoures. *Bulletin de la Société Linnéenne de Lyon*, 52 (9) : 270-276.
- Dubois A., 1984. La nomenclature supragénérique des Amphibiens Anoures. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, Série A, Zoologie*, 131 : 1-64.
- Dubois A. & Ohler A., 1995. Frogs of the subgenus *Pelophylax* (Amphibia, Anura, genus *Rana*) : a catalogue of available and valid scientific names, with comments on name-bearing types, complete synonymies, proposed common names, and maps showing all types localities. *Zoologica Poloniae, Wroclaw*, 39 (1994, 3-4) : 139-204.
- Dubois J.P., 1998. Autres repères, autres paysages. L'Amérique en 325 293 680 brins d'herbe. *Courrier de l'Environnement de l'Institut National de la Recherche Agronomique*, 35 : 87-88.
- Dubois P.-J., Le Maréchal P., Oliosio G. & Yésou P., 2000. *Inventaire des Oiseaux de France*. Nathan, Paris, F : 398.
- Elton C.S., 1958. *The ecology of Invasions by animals and Plants*. Methuen & co.
- Estes R., De Queiroz K. & Gauthier J., 1988. Phylogenetic Relationships within Squamata. In : *Phylogenetic Relationships of the Lizard Families. Essays Commemorating Charles L. Camp* (R. Estes & G. Pregill, editors). Stanford University Press, Stanford, USA : 119-281.
- Fayard A. (éditeur), 1984. *Atlas des Mammifères de France*. SFEPM - Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, F : 299 pp.
- Ford L.S. & Cannatella D.C., 1993. The major clades of frogs. *Herpetological Monographs*, 7 : 94-117.

- Forman R.T.T & Deblinger R.D., 1998. The ecological road-effect zone for transportation planning and Massachusetts highway example. *In : Proceedings of International Conference on Wildlife Ecology and Transportation* (G.L. Evink, P. Garrett, D. Zeigler & J Berry, editors). Florida DOT Report FL-ER-69-98, Tallahassee, Florida, USA : 1-22.
- Gargominy O., Bouchet P., Pascal M., Jaffré T & Tourneur J.-C., 1996 Conséquences des introductions d'espèces animales et végétales sur la biodiversité en Nouvelle-Calédonie. *Revue d'Ecologie (Terre & Vie)*, 51 : 375-402.
- Gasc J.-P., Cabela A., Crnobrnja-Isailovic J., Dolmen D., Grossenbacher K., Haffner P., Lescure J., Martens H., Martínez Rica J.P., Maurin H., Oliveira M.E., Sofianidou T.S., Veith M. & Zwiderwijk A. (eds), 1997. *Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe*. Societas Europaea Herpetologica, Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (IEGB/SPN), Paris, F : 496 pp.
- Gauthier J., Estes R. & De Queiroz K., 1988. A phylogenetic Analysis of Lepidosauromorpha. *In : Phylogenetic Relationships of the Lizard Families. Essays Commemorating Charles L. Camp* (R. Estes & G. Pregill, editors). Stanford University Press, Stanford, USA : 15-98.
- Genovesi P. & Shine C., 2003. *European Strategy on Invasive Alien Species*. T-PVS (2002) 8 revised. Convention on the conservation of European wildlife and natural habitats. Conseil de l'Europe. Strasbourg, F : 49 pp.
- Grossenbacher K., 1988. *Atlas de distribution des Amphibiens de Suisse*. Documenta Faunistica Helvetiae, Ligue Suisse pour la Protection de la Nature, Centre Suisse de Cartographie de la Faune, Bâle, S, 8 : 208 pp.
- HAE-FAR, 1993. Base de données "Hommes et animaux en Europe" réunie par F. Audoin-Rouzeau.
- Hervet S. & Salotti M., 2000. Les tortues pléistocènes de Castiglione (Oletta, Haute-Corse) et la preuve de leur indigénat en Corse. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Série Sciences de la Terre et des Planètes*, 330 : 645-651.
- Hewitt G.M., 1999. Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society*, 68 : 87-112.
- Hofer U., Monney J.-Cl. & Dušej G., 2001. *Les reptiles de Suisse. Répartition. Habitats. Protection*. Koordinationsstelle für Amphibien und Reptilienschutz in der Schweiz (KARCH), Centre Suisse de Cartographie de la Faune (CSCF), Basel, S : 202 pp.
- Ineich I., 1995. État actuel de nos connaissances sur la classification des serpents venimeux. *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, 75-76 : 7-24.
- Keith Ph., 1998. *Évolution des peuplements ichtyologiques de France et stratégies de conservation*. Thèse de Doctorat de l'Université de Rennes I, Biologie, n° 1997. Rennes, F : 235 pp + annexes.
- Keith P. & Allardi J. (coord.), 2001. *Atlas des poissons d'eau douce de France*. Patrimoines naturels, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, F, n° 47 : 387pp.
- Kottelat M., 1997. European freshwater fishes. *Biologia (Zoology)*, 52 (supplément 5) : 1-271.
- Kourilisky P. & Viney G., 2000. *Le Principe de précaution*. Odile Jacob, Paris, F : 405 pp.
- Lecointre G. & Le Guyader H., 2001. *Classification phylogénétique du vivant*. Belin, Paris, F : 543 pp.
- Laroulandie V., 2000. *Taphonomie et achéozoologie des oiseaux en grotte : application aux sites paléolithiques du Bois Ragot (Vienne), de Combe Saunière (Dordogne) et de La Vache (Ariège)*. Thèse de Doctorat de l'Université de Bordeaux I, F, n° 2341.
- Larson A. & Dimmick W.W., 1993. Phylogenetic relationships of the salamander families : A analysis of congruence among morphological and molecular characters. *Herpetological Monographs*, 7 : 77-93.
- Le Garff B., 1999. Étymologie des noms d'Amphibiens et de Reptiles d'Europe. *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, 90 : 23-40.
- Lepetz S. & Yvinec J.-H., 2002. Présence d'espèces animales d'origine méditerranéenne en France du nord aux périodes romaine et médiévale : actions anthropiques et mouvements naturels. *In : Mouvements ou déplacements de populations animales en Méditerranée au cours de l'Holocène* (A. Gardeisen, éditeur), *British Archaeological Report*, S1017 : 33-42.
- Lescure J., 1988. Les noms scientifiques français des Amphibiens d'Europe. *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, 49 : 1-12.
- Lescure J., Bour R. & Ineich I., 1990. Les noms scientifiques français des Reptiles d'Europe. *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, 54 : 23-54.
- Louchart A., 2001. Les oiseaux du Pléistocène de Corse et données concernant la Sardaigne. *Bull. Soc. Sci. Hist. Nat. Corse*, 696-697 : 187-221.
- Lyman R.L., 1994. *Vertebrate taphonomy*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Mac Arthur R.H. & Wilson E.O., 1967. *Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA.

- MacGregor H.C., Sessions S.K. & Arntzen J.W., 1990. An integrative analysis of phylogenetic relationships among newts of the genus *Triturus* (family Salamandridae), using comparative biochemistry, cytogenetics and reproductive interactions. *Journal of Evolutionary Biology*, Basel, S, 3 : 329-373.
- Maddison D.R. & Maddison W.P., 1998. The Tree of Life : A multi-authored, distributed Internet project containing information about phylogeny and biodiversity. Internet address : <http://phylogeny.arizona.edu/tree/phylogeny.html>
- Magny M., 1995. *Une histoire du climat*. Errance, Paris, F.
- Meunier F., 1999. *Biodiversité et dynamique des dépendances vertes autoroutières comparées aux milieux traversés*. Thèse de l'Université Paris VI, F : 237 pp.
- Mitchell-Jones A.J., Amori G., Bogdanowicz W., Krystufek B., Reijnders P.J.H., Spitzenberger F., Stubb M., Thissen J.B.M., Vohralik V. & Zima J., 1999. *The atlas of European mammals*. Academic Press, London, UK, San Diego, USA : 484 pp.
- Mourer-Chauviré C., 1975. *Les oiseaux du Pléistocène moyen et supérieur de France*. Thèse d'État de l'Université Claude Bernard, Lyon, F, n° 75-14.
- Parent G.H., 1981. Matériaux pour une herpétofaune de l'Europe occidentale. Contribution à la révision chorologique de l'herpétofaune de la France et du Benelux. *Bulletin de la Société Linnéenne de Lyon*, 50 (3) : 86-111.
- Pascal M. & Chapuis J.-L., 2000. Éradication de mammifères introduits en milieux insulaires : questions préalables et mise en applications. *Revue d'Ecologie (Terre & Vie)*, Supplément 7 : 85-104.
- Persat H. & Keith P., 1997. La répartition géographique des poissons d'eau douce de France, qui est autochtone et qui ne l'est pas ? *Bulletin Français de Pêche et Pisciculture*, 344-345 : 15-32.
- Por F.D., 1978. *Lessepsian migration : The influx of Red Sea biota in the Mediterranean by way of the Suez Canal*. Ecological studies, 23, Springer-Verlag, Berlin, G.
- Por F.D., 1990. Lessepsian migration. An appraisal and new data. *Bulletin de l'Institut Océanographique de Monaco*, n° spécial 7 : 1-10.
- PTH, 1998. Base de données constituée entre 1994 et 1998 dans le cadre du Programme National Diversité Biologique (PNDB) du CNRS (Programme Environnement, Vie et Société) pour les besoins du projet "Processus Tardiglaciaires et Holocènes de mise en place des faunes actuelles" (PTH). Gestion scientifique de la base : Archéozoologie et Histoire des Sociétés, CNRS - Muséum National d'Histoire Naturelle (ESA 8045), Paris, F.
- Shine C., Williams N. & Gündling L., 2000. *Guide pour l'élaboration d'un cadre juridique et institutionnel relatif aux espèces exotiques et envahissantes*. Gland, S, Cambridge, UK, Bonn, G : XVI +164 pp.
- Steadman D.W., 1995. Prehistoric extinctions of Pacific Island birds : biodiversity meets zooarcheology. *Science*, 267 : 1123-1131.
- Taberlet P., Fumagalli L., Wust-Saucy A.G. & Cosson J.F., 1998. Comparative phylogeographie and postglacial colonization routes in Europe. *Mol. Ecol.*, 7: 453-464.
- UN (United Nation), 1994. Report of the International Conference on Population and Development, Cairo, Egypt, 5-15 September 1994. Preliminary version : 115 pp.
- Vigne J.-D., 1993. Domestication ou appropriation pour la chasse : histoire d'un choix socioculturel depuis le Néolithique. L'exemple des cerfs (*Cervus*). In : *Exploitation des animaux sauvages à travers le temps*. XIII^{ème} Rencontres Internationales d'Archéologie et d'Histoire d'Antibes. IV^{ème} Colloque international de l'Homme et l'Animal, Société de Recherche Interdisciplinaire, Juan-les-Pins, F, Editions APDCA : 201-220.
- Vigne J.-D., 1994. Les transferts anciens de mammifères en Europe occidentale : histoires, mécanismes et implications dans les sciences de l'homme et les sciences de la vie. In : *Des animaux introduits par l'homme dans la faune de l'Europe* (L. Bodson, éditeur). Colloque d'histoire des connaissances zoologiques, 5, Université de Liège, B : 15-38.
- Vigne J.-D. (direction), 1997. Archéozoologie et biosystématique (Paris, MNHN, 16-17 janvier 1997). *Bulletin de la Société Française de Systématique*, 18 : 5-7.
- Vigne J.-D., 1998. Processus de mise en place de la faune actuelle d'Europe occidentale. In : *Dynamique de la Biodiversité et Environnement*. CNRS, Paris, F : 36-39.
- Vigne J.-D., 1999. The large "true" Mediterranean islands as a model for the Holocene human impact on the European vertebrate fauna ? Recent data and new reflections. In : *The Holocene history of the European vertebrate fauna. Modern aspects of research* (N. Benecke, editor). Workshop, 6th-9th April 1998, Berlin, G. *Archäologie in Eurasien*, 6. Deutsches Archäologisches Institut, Eurasien-Abteilung, Berlin, G : 295-322.

- Vigne J.-D. & Valladas H., 1996. Small mammal fossil assemblages as Indicators of environmental change in northern Corsica during the last 2500 years. *Journal of Archaeological Science*, 23 : 199-215.
- Vigne J.-D., Bailon S. & Cuisin J., 1997. Biostratigraphy of Amphibians, Reptiles, Birds and Mammals in Corsica and the Role of Man in the Holocene Faunal Turnover. *Anthropozoologica*, 25-26 : 587-604.
- Vilette P., 1983. *Avifaunes du Pléistocène final et de l'Holocène dans le sud de la France et en Catalogne*. Laboratoire de Préhistoire Paléolithologique, Atacina, Carcassonne, F, 11 : 190 pp.
- Voous K.H., 1960. *Atlas of European birds*. T. Nelson & sons, Amsterdam, ND : 284 pp.
- Williamson M., 1996. *Biological invasions*. Chapman & Hall, London, UK : 256 pp.
- Wilson E.O., 1969. The species equilibrium. *Brookhaven Symp. Biol.*, 22 : 38-47.
- Wilson E.O., 1993. *La diversité de la Vie*. Odile Jacob, Paris, F.
- Wilson D.E. & Reeder D.A.M. (editors), 1993. *Mammals species of the world : a taxonomic and geographic référence*. Smithsonian Institution Press. Washington, USA, London, UK : 1207 pp.
- Yeatman-Berthelot D. & Jarry G., 1994 (editors). *Nouvel atlas des oiseaux nicheurs de France. 1985-1989*. Société Ornithologique de France, Paris, F.