

CHAPITRE 1

LES INVASIONS BIOLOGIQUES : POTENTIEL INVASIF
ET PLASTICITÉ DES TRAITS D'HISTOIRE DE VIE DES ESPÈCES INTRODUITES*BIOLOGICAL INVASIONS:
INVASIVE POTENTIAL AND PHENOTYPIC PLASTICITY OF INTRODUCED SPECIES*Catherine SOUTY-GROSSET¹, Frédéric GRANDJEAN¹ & David RENAULT²

¹ UMR CNRS 7267 EBI, 5 rue Albert Turpain, Université de Poitiers, Poitiers, France.
E-mails: catherine.souty@univ-poitiers.fr ; frederic.grandjean@univ-poitiers.fr

² Université de Rennes 1, UMR CNRS 6553 EcoBio, 263 avenue du G^{al} Leclerc, Rennes, France.
E-mail: david.renault@univ-rennes1.fr

Les variations de l'environnement biotique et abiotique conditionnent fortement la distribution des espèces. Lors des processus de déplacements d'organismes, qu'ils soient naturels (migration) ou d'origine anthropique (transport), la survie des spécimens au sein du micro-habitat d'accueil va être en grande partie conditionnée par les caractéristiques du milieu au regard des exigences biologiques des individus migrants ou introduits (Richardson *et al.*, 2000 ; Colautti & MacIsaac, 2004). Ainsi, l'étude menée par Renault, Chevrier *et al.* (ce fascicule) dans des milieux insulaires dresse la typologie des habitats colonisés par un carabique introduit dans les îles Kerguelen, *Merizodus soledadinus*. La caractérisation des habitats préférentiellement colonisés par les espèces introduites permet en outre la mise en place de mesures de biosécurité afin de tempérer les introductions accidentelles dans des zones vierges non encore colonisées.

Parallèlement, la prise en compte des capacités d'ajustement des traits biologiques, et plus particulièrement des traits fonctionnels des organismes (traits morphologiques, biochimiques, physiologiques) qui conditionnent leurs performances, représente un aspect incontournable de nos recherches. De telles études contribuent grandement à nos prédictions des chances de succès d'insertion des espèces introduites dans un nouvel écosystème. Ainsi, chez les plantes et les organismes ectothermes, dont la température corporelle est étroitement liée à la température de leur micro-habitat, les conditions thermiques et leurs fluctuations constituent des paramètres essentiels dictant les possibilités d'établissement d'une espèce (Colinet *et al.*, 2015). L'établissement durable de ces organismes introduits s'avère souvent conditionné par leurs capacités de survie hivernale. Chez la limace *Deroceras reticulatum*, il a ainsi été démontré que les très jeunes juvéniles seraient capables de survivre à de courtes périodes de températures négatives au début du printemps (Mottin *et al.*, ce fascicule). Ces recherches portant sur la tolérance thermique des espèces introduites, plus particulièrement des ravageurs dans les agroécosystèmes, fournissent des informations importantes dans l'optique de la mise en place de stratégies de lutte raisonnée.

La plasticité phénotypique d'une espèce traduit l'ensemble des processus biologiques historiquement sélectionnés et conduisant à la fitness optimale des individus dans un environnement donné (Debat & David, 2001). Ainsi, le degré de plasticité peut conditionner la naturalisation des individus introduits (Dietz & Edwards, 2006), autrement dit l'établissement d'une population viable sans apport de nouvelles propagules. La capacité d'ajustement de certains caractères biologiques permettant l'évitement, la conformité ou bien la régulation en réponse aux nouvelles conditions environnementales (Wilmer *et al.*, 2000), peut être sélectionnée au sein de la

population, augmentant ainsi la valeur sélective des individus (plasticité adaptative, Richards *et al.*, 2006). Des ajustements de la fécondité, de la croissance, de la longévité, de la morphologie de l'adulte, de l'acquisition des ressources trophiques et de la flexibilité de l'allocation énergétique ont déjà été rapportés dans plusieurs études (voir par exemple l'étude de Sakai *et al.* (2001) qui rapporte la capacité des espèces introduites à basculer entre les stratégies de type r et K). Le maintien d'un équilibre homéostatique, en réponse à une grande variété de conditions écologiques, constitue un atout renforçant le potentiel invasif des individus introduits. Les ajustements phénotypiques s'avéreraient d'autant plus efficaces et aisés à mettre en place en raison de l'existence de phénomènes de tolérance croisée à différents stress environnementaux (Sulmon *et al.*, 2015), comme démontré chez le petit ténébrion, *Alphitobius diaperinus* (Renault, Henry & Colinet, ce fascicule). Ainsi, la généricité de la réponse aux stress, observée de la molécule aux individus chez certaines espèces, devra être reconsidérée lors de futures études, tant ce processus pourrait jouer un rôle prépondérant dans la dynamique du succès invasif de certaines espèces, notamment d'insectes.

Pour finir, les effets conjoints des facteurs environnementaux tels que la température, l'humidité, la salinité, la disponibilité des ressources trophiques, les polluants, etc. sur la biologie des organismes restent peu étudiés. Actuellement, les données factuelles collectées pour de nombreux taxons sont essentiellement basées sur des réponses, en termes de survie, de fécondité ou bien de longévité, utilisées comme indicateurs de performance, aux variations d'un unique facteur environnemental.

Ces études ne rendent ainsi pas compte de la complexité environnementale, soulevant la question du bien-fondé de la transposition de ces conclusions aux milieux naturels. Dans ce cadre, les expériences menées en microcosme s'avèrent attrayantes (Morel-Journel *et al.*, ce fascicule), dans le sens où il est possible de contrôler l'ensemble des paramètres environnementaux pris en compte.

Les ajustements de la phéno-plasticité des espèces (sans modifications génétiques induites à court terme) et les changements micro-évolutifs (Facon *et al.*, 2006), tant des individus introduits que des espèces natives, sont primordiaux. Ces changements doivent être considérés chez un grand nombre de taxons, car ils doivent s'exprimer différemment chez les animaux et chez les végétaux, non mobiles, avec une multiplication végétative fréquente, et pour lesquels la plasticité des traits revêt une importance particulière. Ces études doivent permettre de mieux appréhender les ajustements biologiques des espèces invasives dans leurs nouveaux milieux, et ainsi d'envisager les meilleures stratégies de gestion possibles (Voir Chapitre 4, Évaluation socio-économique des invasions biologiques).

Environmental variations in biotic and abiotic characteristics profoundly influence the distribution of species. During the natural (migration) or anthropogenic (transport/translocation) movement of organisms, the survival probability of the specimens into the microhabitat of introduction is determined largely by the characteristics of the environment, with regard to the biological requirements of the migrating or introduced individuals (Richardson *et al.*, 2000; Colautti & MacIsaac, 2004). In a study conducted in insular environments, Renault, Chevrier *et al.* (this volume) presented a typology of habitats colonized by the carabid beetle *Merizodus soledadinus*, an introduced species that is invasive at the Kerguelen Islands. Such researches characterizing the habitats preferentially colonized by introduced species further allow the implementation of biosecurity measures to temper any accidental introduction into pristine, not yet colonized areas.

Organisms' capability to adjust biological traits, specifically functional (morphological, biochemical, and physiological) traits that affect their level of biological performance, represents a key aspect of our understanding of invasion processes. Indeed, such studies contribute greatly to

our predictions of the likelihood of introduced species' success in a new ecosystem. For plants and ectothermic organisms, in which body temperature is closely linked to microhabitat temperatures, thermal conditions and fluctuations therein are essential parameters that dictate the possibility of species establishment (Colinet *et al.*, 2015). As a result, the sustainable establishment of these introduced organisms often proves to be determined by their capacity for survival in winter. For example, very young juvenile slugs (*Deroceras reticulatum*) have been shown to survive short periods of freezing temperatures in the early spring (Mottin *et al.*, this volume), thus allowing the rapid development of the population when the season progresses. Researches on the thermal tolerance of introduced species, and more specifically of pests in agro-ecosystems, provide important information in the context of the implementation of rational control strategies.

The level of phenotypic plasticity of a given species, which reflects the biological processes that were historically selected to optimize the fitness of the individuals in a given environment (Debat & David, 2001), contributes determining if it will be naturalized or not, *i.e.* if viable population will establish without the input of new propagules (Dietz & Edwards, 2006). The level of flexibility of certain biological traits, enabling avoidance, compliance, or regulation in response to new environmental conditions (Wilmer *et al.*, 2000), can be selected within the population, thereby increasing the selective value of individuals (adaptive plasticity, Richards *et al.*, 2006). Several studies have documented adjustments in terms of fertility, growth, longevity, adult morphology, acquisition of trophic resources, and flexibility in energy allocation (see Sakai *et al.* 2001, who reported the ability of introduced specimens to switch in between r and K strategy). The maintenance of a homeostatic balance in response to a wide variety of environmental conditions is an advantage that increases the invasive potential of individuals. Moreover, phenotypic adjustments could be more effective and easy to settle due to the existence of phenomena of cross-tolerance to various environmental stresses (Sulmon *et al.*, 2015), such as those demonstrated in the lesser mealworm, *Alphitobius diaperinus* (Renault, Henry & Colinet, this volume). Thus, the generic responses to environmental stressors, observed from the molecular to the individual level in some species, should be reconsidered in future studies, as this process could take a leading role in the dynamics of the invasive success of some exotic species.

Finally, the joint effects of environmental factors, such as temperature, humidity, salinity, availability of food resources, and pollutants, on the biology of organisms remain understudied. Currently, data for many taxa are based mainly on responses in terms of survival, fecundity, or longevity as indicators of the performance of the individual to variations in a single environmental factor. These studies do not reflect the environmental complexity, raising the question of the validity of applying these findings to natural environments. In this context, experiments that have been performed in microcosms prove to be attractive (Morel-Journel *et al.*, this volume), as all of the relevant environmental parameters can be controlled.

Adjustments in species' phenoplasticity (short-term changes without genetic modifications) and micro-evolutionary changes (Facon *et al.*, 2006) are both paramount in introduced individuals and native species. These adjustments will have to be considered in a range of taxa, as they are likely manifesting differently in animals and in plants with frequent vegetative propagation and which are immobile, thus giving a central role to the phenotypic plasticity in response to environmental constraints. Altogether, these studies should improve our understanding of invasive species' biological adjustments when they are introduced into new environments and, thereby, allowing the drawing of a more efficient management strategies (see Chapter 4, Socio-economic Assessment of Biological Invasions).

RÉFÉRENCES

- COLAUTTI, R.I. & MACISAAC, H.J. (2004).— A neutral terminology to define 'invasive species'. *Diversity and Distributions*, 10: 135-141.

- COLINET, H., SINCLAIR, B.J., VERNON, P. & RENAULT, D. (2015).— Insects in fluctuating thermal environments. *Ann. Rev. Entomol.*, 60: 123-140.
- DEBAT, V. & DAVID P. (2001).— Mapping phenotypes: canalization, plasticity and developmental stability. *TREE*, 16: 555-561.
- DIETZ, H. & EDWARDS, P.J. (2006).— Recognition of changing processes during plant invasions may help reconcile conflicting evidence of the causes. *Ecology*, 87: 1359-1367.
- FACON, B., GENTON, B.J., SHYKOFF, J., JARNE, P., ESTOUP A. & DAVID, P. (2006).— A general eco-evolutionary framework for understanding biological invasions. *TREE*, 21: 130-135.
- RICHARDS, C.L., BOSSDORF, O., MUTH, N.Z., GUREVITCH, J. & PIGLIUCCI, M. (2006).— Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecol. Letters*, 9: 981-993.
- RICHARDSON, D.M., PYŠEK, P., REJMÁNEK, M., BARBOUR, M.G., PANETTA, F.D. & WEST, C.J. (2000).— Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, 6: 93-107.
- SAKAI, A.K., ALLENDORF, F.W., HOLT, J.S., LODGE, D.M., MOLOFSKY, J., WITH, K.A., BAUGHMAN, S., CABIN, R.J., COHEN, J.E., ELLSTRAND, N.C., MCCAULEY, D.E., O'NEIL, P., PARKER, I.M., THOMPSON, J.N. & WELLER, S.G. (2001).— The population biology of invasive species. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 32: 305-332.
- SULMON, C., VAN BAAREN, J., CABELLO-HURTADO, F., GOUESBET, G., HENNION, F., MONY, C., RENAULT, D., BORMANS, M., EL AMRANI, A., WIEGAND, C. & GÉRARD, C. (2015).— Abiotic stressors and stress responses: what commonalities appear between species across biological organization levels? *Envir. Pollution*, 202: 66-77.
- WILMER, P., STONE, G. & JOHNSTON, I. (2000).— *Environmental physiology of animals*. Oxford, UK.