

Utilisation des modèles de niche pour l'évaluation des risques d'établissement des espèces exotiques

Afin de mieux anticiper et évaluer les risques d'invasions des espèces exotiques envahissantes, il est indispensable d'acquérir un maximum de connaissances sur l'écologie, la biologie et la biogéographie de ces espèces. Mais comment évaluer le potentiel de colonisation d'une espèce invasive sur un territoire donné ? La méthode présentée ici se base sur les caractéristiques de la niche écologique de l'espèce pour modéliser son aire de distribution potentielle et réaliser ainsi des cartes prévisionnelles.

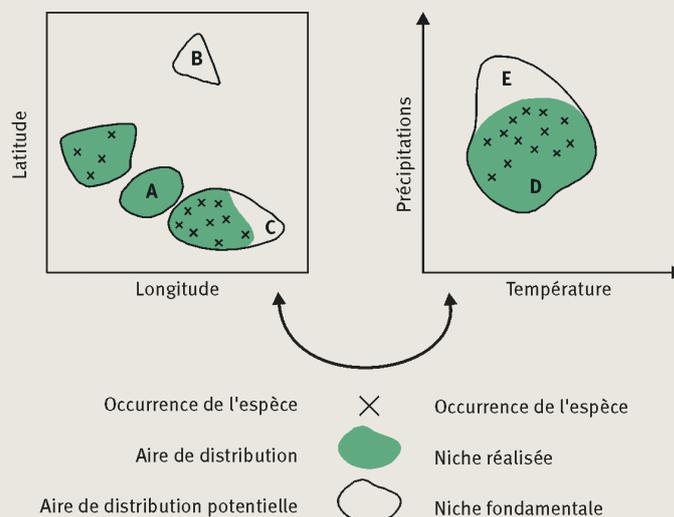
Dans le processus de gestion des espèces invasives, la prévention revêt une importance majeure (voir le premier article de Mandon-Dalger *et al.*, page 78 du présent numéro). Elle implique notamment de pouvoir anticiper et donc d'évaluer les risques d'invasions. De nombreuses études ont été entreprises à cette fin en essayant notamment de dessiner un « portrait robot » de l'espèce invasive type à partir de différents traits biologiques et écologiques (voir le deuxième article de Mandon-Dalger *et al.*, page 86 du présent numéro), de caractériser les communautés les plus « perméables » aux invasions ou encore de formaliser les relations entre caractéristiques environnementales et distribution des espèces invasives. Cette dernière approche est actuellement largement employée afin d'expliquer et/ou de « prédire » la distribution d'espèces invasives.

Principes

Les méthodes utilisées dans ce but s'appuient sur la notion de niche écologique. La niche écologique d'une espèce est constituée par l'ensemble des valeurs des paramètres environnementaux (abiotiques en général) qui permettent le maintien des populations de l'espèce, autrement dit, sa survie. La niche d'une espèce est donc une région de l'espace environnemental qui comprend autant de dimensions que de variables environnementales pertinentes pour l'espèce considérée. Les zones géographiques disposant de l'ensemble de ces caractéristiques correspondront à l'aire de distribution potentielle de l'espèce. Cependant, sur l'ensemble de cette aire de

distribution, il existe des facteurs qui vont contraindre la dispersion de l'espèce (barrières géographiques...) et sa survie (prédateurs, pathogènes, etc.) et ainsi définir ce que l'on nomme la niche réalisée par opposition à ce que l'on nomme la niche dite théorique (ou fondamentale). La figure 1 illustre les relations entre distribution géographique, définie par des coordonnées x et y (dans notre exemple, la longitude et la latitude) et la niche écologique à n dimensions (dans notre exemple, deux dimensions : température et pluviométrie). Notez que

1 Relations entre la distribution géographique d'une espèce et sa niche écologique (adapté de Pearson, 2007).



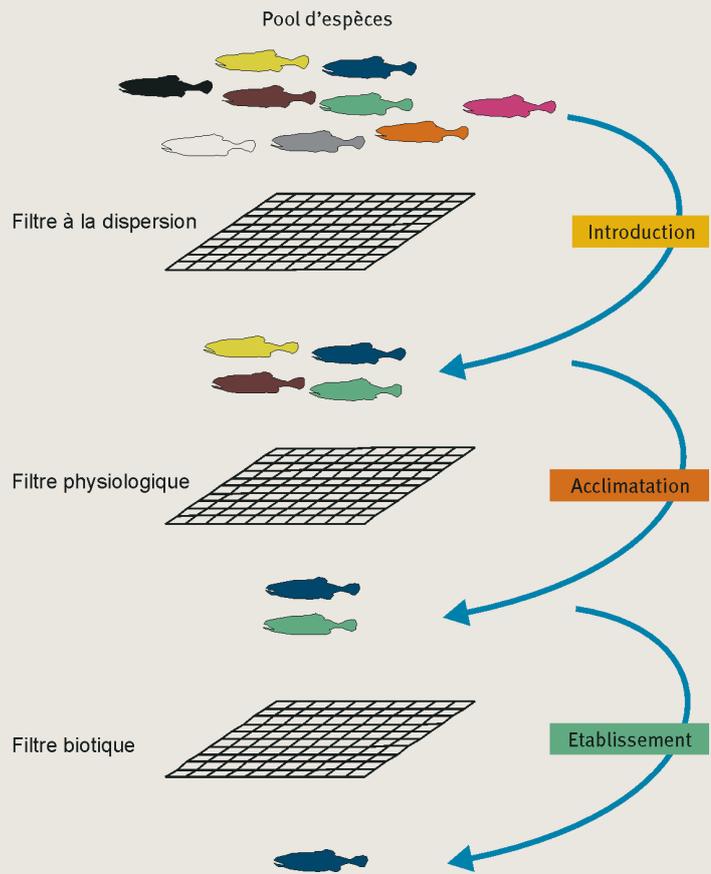
dans certaines zones de la distribution (surface verte à droite), l'espèce peut ne pas être connue : par déduction, on suppose que l'espèce est présente dans la zone A sans pour autant l'y avoir observée. La surface verte dans l'espace environnemental (à droite) représente la part de la niche réalisée par l'espèce. Là encore, les occurrences de l'espèce peuvent ne pas avoir permis la mesure exhaustive de la niche (par exemple, la partie verte autour de D ne comprend aucun site). La ligne continue délimite la niche fondamentale de l'espèce, laquelle représente, dans notre exemple, les conditions thermique et pluviométrique dans lesquelles l'espèce peut maintenir des populations viables. Dans la distribution géographique, la ligne continue délimite les zones où les conditions thermique et pluviométrique permettent la survie de l'espèce (distribution potentielle). Notez que certaines zones de la distribution potentielle (zones B) peuvent ne pas être occupées par l'espèce du fait de facteurs abiotiques non pris en compte dans la définition de la niche (dans notre exemple, la niche n'est définie que par deux facteurs), de facteurs biotiques (la prédation, la compétition, les pathogènes...), ou encore du fait de facteurs physiques limitant la colonisation (reliefs, océans...). De même, la zone C non colorée se trouve dans la distribution potentielle, mais l'espèce n'y a pas été détectée du fait d'une barrière ou de la compétition avec une autre espèce. Ainsi, la zone E non colorée identifie ces zones inoccupées de la niche fondamentale.

L'implantation ou l'établissement d'une espèce se fait en plusieurs étapes (figure 2). Sa colonisation est d'abord contrainte par des barrières géographiques qui diffèrent selon l'espèce considérée (océans, chaînes de montagnes, désert, etc.). Ensuite, son établissement est soumis à des facteurs abiotiques (climatiques, topographiques) qui vont déterminer sa niche théorique, et enfin par des filtres biotiques (compétition, prédation, pathogène) qui vont déterminer sa niche réalisée. Les espèces exotiques s'affranchissent de la première contrainte grâce à l'Homme qui leur fait franchir des barrières qu'elles n'auraient pu traverser par leurs propres moyens, du moins pas aussi rapidement. Les facteurs les plus contraignants pour leur implantation sont donc en premier lieu les facteurs abiotiques. Évaluer la probabilité d'établissement d'une espèce exotique dans un autre espace géographique revient donc à évaluer sa distribution potentielle. On parle d'établissement pour une espèce exotique dès lors que celle-ci maintient des populations viables sans l'assistance de l'homme. L'estimation de la distribution potentielle d'une espèce se fait communément grâce à des techniques de modélisation statistique.

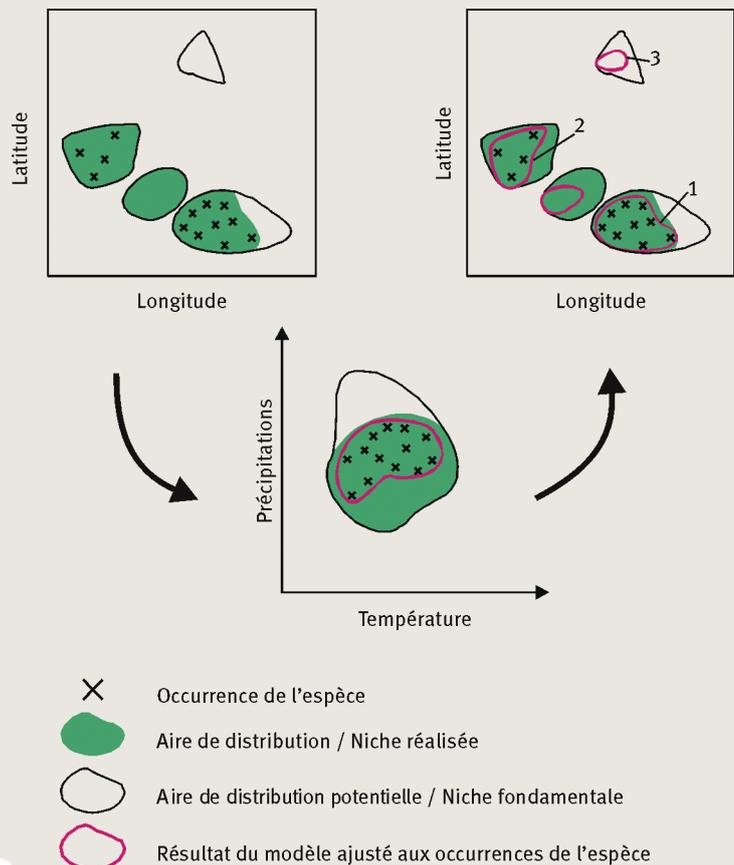
Il s'agit d'établir une relation statistique entre la présence d'une espèce et les valeurs des variables environnementales qui caractérisent les zones géographiques abritant des populations établies pour ensuite se servir de cette relation afin de « prédire » l'établissement potentiel de l'espèce dans d'autres zones géographiques ou dans des conditions futures. Ce travail de modélisation nécessite donc la récolte de données de présence/absence et de données environnementales décrivant la zone dans laquelle l'espèce est observée. La figure 3 illustre ce processus de modélisation.

Notez que dans l'espace environnemental, le modèle peut ne caractériser ni la niche théorique, ni la niche réalisée, mais un espace correspondant aux caractéristiques

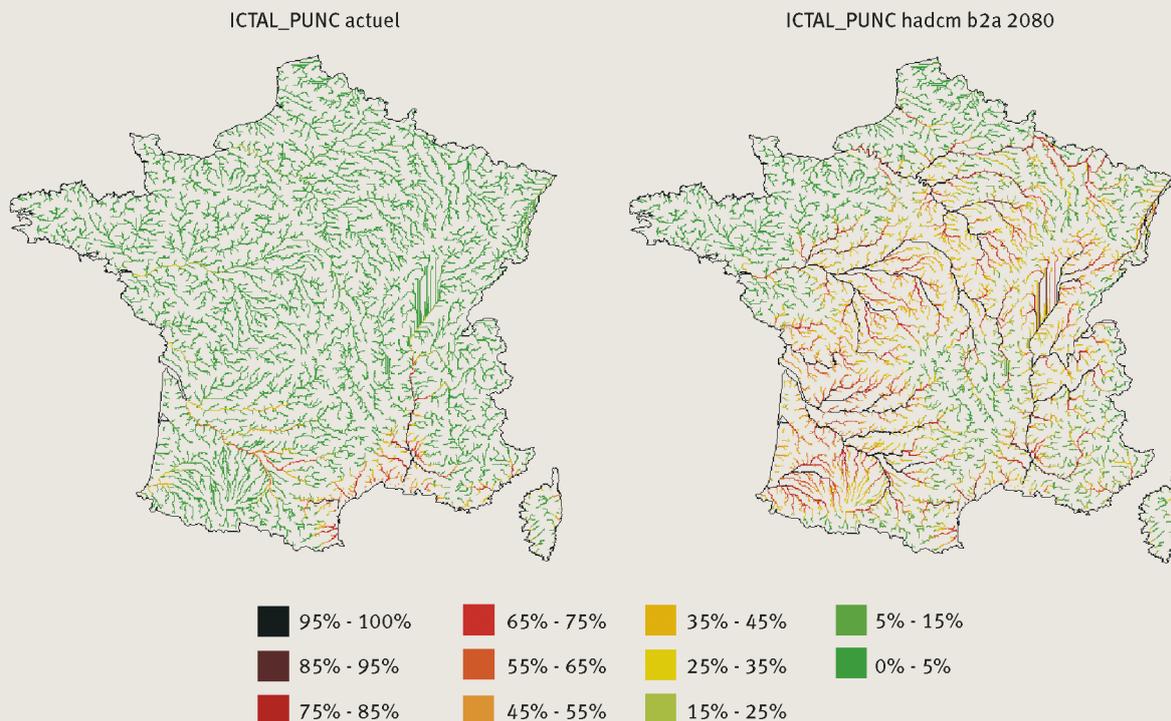
2 Processus d'implantation (ou de naturalisation) d'une espèce exotique.



3 Processus de modélisation de la distribution spatiale d'une espèce à partir de données d'occurrence (adapté de Pearson, 2007).



④ Probabilité d'établissement d'*Ictalurus punctatus* en France métropolitaine dans les conditions climatiques actuelles et en 2050 selon un des scénarios d'émission de gaz à effet de serre proposé par le GIECC, ici le HADCM B2a. Le risque correspond au pourcentage de modèles prédisant l'espèce comme présente à un point donné (selon Leprieur et Rubin, 2011, en collaboration avec C. Lauzeral, Univ. Toulouse III).



de l'aire de distribution où l'espèce a été relevée. De fait, projeté dans l'espace géographique, le modèle identifiera une partie des distributions actuelle et potentielle : ici la partie 1 de la projection identifie l'aire de distribution connue, la partie 2 identifie une partie de l'aire de distribution supposée. Une partie de l'aire de distribution actuelle n'est pas reconnue car les relevés de l'espèce ne couvrent pas toute l'aire (aire D, figure ①). De même, la projection 3 identifie une partie de l'aire de distribution potentielle qui n'est pas occupée, ceci parce que les relevés ne couvrent pas non plus la totalité de la niche théorique, soit parce que l'espèce ne s'y trouve pas (prédation, compétition, pathogène), soit qu'elle n'a pu l'atteindre (barrières géographiques), soit que l'échantillonnage est biaisé (aires D et E, figure ①).

Si le climat est souvent considéré comme le principal facteur déterminant la présence à large échelle d'une espèce, il est reconnu que différents facteurs locaux (hydrologie, nature du substrat, etc.) entrent aussi en jeu. Ainsi, les modèles actuels intègrent aussi bien des variables climatiques que des variables plus locales. L'intérêt avec les variables météorologiques est que l'on dispose de modèles climatiques permettant d'établir des projections des valeurs de température et de précipitation sous l'effet du changement climatique selon les différents scénarii proposés par le GIECC¹. Il est ainsi possible de projeter des probabilités d'établissement d'espèces

exotiques en tenant compte du changement climatique ; à noter toutefois que ces projections se font à l'échelle de temps telle que cela n'est pas toujours évident à intégrer dans un plan de gestion qui dure généralement moins de dix ans.

Il faut bien souvent faire face à un compromis entre quantité et qualité dans la mesure où il est nécessaire de disposer de variables environnementales disponibles à la fois sur les zones où l'espèce est établie, afin de caler les modèles, et dans la zone dont on souhaite examiner les risques d'établissement. De fait, de nombreux modèles actuels se basent sur des variables calculées à partir de données météorologiques – température et précipitation – et topologiques comme l'altitude, disponibles pour l'ensemble du globe.

La figure ④ illustre un cas concret d'utilisation des modèles de niche (Leprieur et Rubin, 2011) : il s'agit de projeter en France métropolitaine et dans certains départements d'outre-mer, l'aire de distribution potentielle d'une espèce de poisson nord-américaine, le poisson-chat tacheté (*Ictalurus punctatus*), espèce encore absente du territoire mais susceptible d'être introduite à des fins aquacoles. Les modèles établis à partir de 201 données d'occurrences et 717 d'absence dans la zone de distribution native puis testés sur le territoire français, montrent que les conditions environnementales (caractérisées par un ensemble de variables climatiques et topographiques) ne sont aujourd'hui favorables à son implantation que sur une zone restreinte, mais que suivant les différents scénarios proposés par le GIECC, les conditions pourraient devenir nettement plus favorables.

1. Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (en anglais *Intergovernmental Panel on Climate Change*, IPCC)

Quelques limites des modèles de niche

Une des principales limites de ce type de modèle provient de leur approche « corrélative ». En effet, il n'existe pas toujours de lien de cause à effet entre les variables environnementales utilisées et la présence (ou l'absence) de l'espèce.

Il apparaît donc indispensable de choisir avec soin les variables même s'il faut bien souvent faire face à un compromis entre quantité et qualité. Il est en effet nécessaire de disposer de variables environnementales disponibles à la fois sur les zones où l'espèce est établie, afin de caler les modèles, et dans la zone dont on souhaite examiner les risques d'établissement, pour les projeter.

Par ailleurs, cette approche suppose que l'espèce ne s'adaptera pas à des conditions environnementales différentes de celles rencontrées dans son aire native. Or, il a été montré que dans certains cas, il y a pu avoir adaptation de l'espèce à un nouvel environnement, ceci grâce à une évolution du génome suite à des événements tels que l'hybridation de plusieurs lignées introduites, un effet fondateur, des mutations, etc. Il est donc indispensable d'optimiser la calibration du modèle en recueillant un maximum de données sur la présence de populations, non seulement sur l'aire native de l'espèce mais aussi sur les zones où elle a été introduite et s'est établie.

Pour estimer la niche potentielle d'une espèce à partir d'un modèle de type présence-absence, il faudrait être sûr que les absences soient dues uniquement aux conditions environnementales défavorables. En ce qui concerne les espèces exotiques, les données utilisées pour construire les modèles de niche constituent un instantané du processus d'invasion. En effet, les absences ne peuvent pas être considérées comme de vraies absences puisque la plupart des espèces exotiques ne sont vraisemblablement pas encore à l'équilibre avec leur environnement dans la zone colonisée (Peterson et Vieglais, 2001). Les modèles de niche tendent ainsi souvent à sous-estimer la niche potentielle des espèces exotiques envahissantes (Peterson et Vieglais, 2001). À l'inverse, des zones de « fausses présences » peuvent exister pour les espèces mobiles, des zones ne présentant pas les conditions environnementales nécessaires pour accueillir une population viable peuvent être fréquentées régulièrement par des individus provenant d'une zone proche qui supporte une population viable.

Conclusions

Les modèles de niche apparaissent comme une option simple et rapide pour les prédictions des risques d'établissement d'espèces exotiques à large échelle, dès lors que l'on dispose des variables environnementales pertinentes et de données de présence/absence de l'espèce étudiée. Il est alors possible d'obtenir des cartes de risque qu'il convient, dans un deuxième temps, de compléter avec des études plus fines à l'échelle locale. Cependant, ils ne permettent pas de comprendre les processus expliquant pourquoi et comment une espèce devient envahissante. Une approche complémentaire apparaît sous la forme

de modèles dits « mécanistes » qui sont basés sur la mise en équation de processus de survie, reproduction, de croissance, etc. Ces modèles sont donc plus robustes que les modèles de niche purement statistiques mais requièrent un niveau très élevé de connaissance biologique sur l'espèce en question. Les chercheurs travaillent actuellement à la conception de modèles « hybrides » alliant relations statistiques à large échelle et processus biologiques afin d'améliorer les projections d'établissement des espèces. Mais, quelle que soit l'approche, il est indispensable et urgent d'acquérir un maximum de connaissances sur l'écologie des espèces afin d'optimiser les outils de gestion. ■

Les auteurs

Nicolas POULET

Office national de l'eau et des milieux aquatiques, Direction de l'action scientifique et technique, Le Nadar, Hall C, 5 square Félix Nadar, 94300 Vincennes
✉ nicolas.poulet@onema.fr

Remerciements

L'auteur tient à remercier Sébastien BROSSE, Christine LAUZÉRAL (Université Toulouse III) et Fabien LEPRIEUR (Université Montpellier II).

QUELQUES RÉFÉRENCES CLÉS...

- 📄 **GALLIEN, L., MÜNKEMÜLLER, T., ALBERT, C.H., BOULANGEAT, I., THUILLER, W.**, 2010, *Predicting potential distributions of invasive species : where to go from here ?* *Diversity and Distributions*, 331-342.
- 📄 **GUISAN, A., THUILLER, W.**, 2005, Predicting species distribution : offering more than simple habitat models, *Ecology Letters*, n° 8, p. 993-1009.
- 📄 **LAUZÉRAL, C., LEPRIEUR, F., BEAUCHARD, O., DURON, Q., OBERDORFF, T., BROSSE, S.**, 2010, Identifying climatic niche shifts using coarse-grained occurrence data : a test with non-native freshwater fish, *Global Ecology and Biogeography*, n° 20, p. 407-414.
- 📄 **LEPRIEUR, F., RUBIN, A.**, 2011, *INVAQUA : Prédiction de l'établissement des espèces exotiques dans les milieux aquatiques : vers une anticipation des invasions biologiques*, eds MNHN, Onema, Paris, 93 p.
- 📄 **PEARSON, R.G.**, 2007, *Species' Distribution Modeling for Conservation Educators and Practitioners*, Synthesis, American Museum of Natural History.
- 📄 **PETERSON, A.T., VIEGLAIS, D.A.**, 2001, Predicting species invasions using ecological niche modeling : New approaches from bioinformatics attack a pressing problem, *Bioscience*, n° 51, p. 363-371.

► Consulter l'ensemble des références sur le site de la revue www.set-revue.fr