

UNIVERSITE D'ORLEANS
COLLEGIUM SCIENCES ET TECHNIQUES
ITP SCIENCES BIOLOGIQUE ET CHIMIE DU VIVANT



MASTER 2 SCIENCES BIOLOGIES - SPECIALITE : BOPE

Année 2012 – 2013

Les caractéristiques des insectes exotiques établis en France diffèrent-elles de celles observées dans le reste de l'Europe ?

Analyse des processus d'expansion spatiale en Europe

Olivier DENUX

INRA Orléans - Unité de Recherche de Zoologie Forestière
2163 Avenue de la Pomme de Pin - CS 40001 ARDON
45075 ORLEANS Cedex 2 - FRANCE

Responsable : Alain ROQUES

Résumé : La compréhension des processus sous-tendant l'arrivée et l'établissement des espèces exotiques constitue un enjeu important. Si de nombreuses études sont menées, peu concernent les insectes, notamment en France. Cette étude vise à faire une synthèse des caractéristiques de la faune entomologique exotique en France métropolitaine. Elle a aussi cherché à identifier les paramètres pouvant intervenir dans les processus d'expansion spatiale des insectes phytophages exotiques au niveau de l'Europe. Avec 574 espèces exotiques introduites non intentionnellement en France continentale et 154 en Corse, la France métropolitaine constitue l'un des « points chauds » de présence d'insectes exotiques en Europe. Les traits de vie de ces espèces sont comparables entre France continentale, Corse et Europe. Ces insectes sont majoritairement des Hémiptères et des Coléoptères originaires d'Asie, de régime phytophage, et associés aux habitats et milieux anthropisés. La tendance à l'accroissement des introductions accidentelles est similaire à celle notée sur le continent depuis les années 1975. Leur observation initiale se fait essentiellement sur le bassin méditerranéen, zone où la moyenne annuelle des températures est la plus élevée. Cependant, cette première étude n'a pas permis de mettre en évidence des traits de vie à même d'expliquer les processus d'expansion des insectes exotiques en Europe.

Mots-clés : changements globaux, expansion, invasion biologique, phytophage, traits de vie.

Abstract : Understanding the processes underlying arrival and establishment of exotic alien species is an important issue. Only a little of the many studies carried out concerned insects, especially in France. This study aims at both describing the exotic insect fauna established in metropolitan France and at identifying the parameters involved in the spatial expansion of exotic insect herbivores in Europe. With 574 established species following accidental introductions in mainland France and 154 in Corsica, metropolitan France is a "hotspot" of exotic insect occurrence in Europe. Most of the life history traits of these species are not significantly different between mainland France, Corsica and Europe as a whole. These insects mostly include Coleoptera and Hemiptera, originating from Asia, with a phytophagous diet, and associated with anthropic habitats. Accidental introductions significantly increased since 1975 consistently with the pattern observed at the continent level. First records mainly occurred in the Mediterranean basin, probably in relation with warmest average annual temperatures. However, this preliminary study failed to identify the life features which can explain why some species expanded much faster than others in Europe.

Keywords : biological invasion, expansion, global changes, life history, phytophagous.

INTRODUCTION

Au gré des activités anthropiques (voyage, commerce, guerre...) des espèces exotiques (ou *espèces allochtones*) sont introduites d'un territoire à l'autre de façon intentionnelle ou accidentelle, bien au-delà de leurs capacités de dispersion naturelles. Certaines sont capables de se reproduire, sans l'aide de l'Homme, et forment des populations pérennes leur permettant de s'établir dans l'écosystème d'accueil (Kolar and Lodge 2001). Les espèces établies restent pour la plupart discrètes et indétectables. Mais quelques-unes sont rapidement décelées par les différents impacts qu'elles peuvent engendrer sur l'environnement, la santé ou encore l'économie. Après une phase de latence qui peut durer plusieurs dizaines d'années (Liebhold and Tobin 2008), les populations de certaines de ces espèces établies peuvent croître et étendre plus ou moins rapidement leurs aires géographiques depuis leur foyer d'introduction (invasion). Les espèces qui répondent à ces critères (établissement de l'espèce exotique avec impact sur l'environnement et éventuellement expansion spatiale) sont définies par l'*International Union for Conservation of Nature* (IUCN) comme des espèces exotiques envahissantes. Cependant un certain débat demeure au niveau international autour de l'expression à utiliser pour désigner ces espèces et ainsi clarifier la terminologie à employer.

Plusieurs paramètres peuvent contribuer à la mise en échec ou au succès de l'établissement des espèces exotiques et à leur expansion. Dans la plupart des cas l'établissement échoue à cause d'évènements stochastiques et environnementaux (*e.g.* saisonnalité défavorable ou absence d'un hôte potentiel dans l'environnement immédiat). Lorsque les espèces exotiques

arrivent dans l'écosystème d'accueil, elles sont souvent en faible effectif. Cela peut induire des difficultés pour trouver un partenaire sexuel, modifier le sex-ratio et provoquer une désynchronie dans les cycles de reproduction de l'espèce, à l'origine d'effets Allee (Tobin et al. 2011). On assiste alors à une extinction des populations et à l'échec de l'établissement. Les faibles effectifs du pool initialement introduit présentent généralement une faible diversité génétique, qui peut conduire également à l'extinction de la population sous l'effet bottleneck (Puillandre et al. 2008).

Le succès de leur établissement dans l'aire d'introduction semble être liée au facteurs suivants : (i) la faible diversité génétique de la population introduite crée souvent un effet fondateur du pool d'individus introduits (paradoxalement à l'effet bottleneck attendu) qui est alors capable de s'adapter à l'environnement néo-colonisé (Puillandre et al. 2008) ; (ii) certaines caractéristiques écologiques propres à l'espèce exotique (*e.g.* capacité de survie, plasticité, potentiel de dispersion) et à l'écosystème d'accueil (*e.g.* facteurs abiotiques et biotiques de l'habitat, niche écologique vacante, perturbation du milieu) interviennent également dans ce succès ; (iii) dans leur aire d'indigénat, la plupart de ces espèces sont discrètes et ont évolué de concert avec les cortèges de prédateurs, pathogènes et parasites régulant leurs populations alors que ce lien est rompu sur le nouveau territoire, les cortèges locaux étant souvent inadaptés durant les premiers temps et la pression de prédation très limitée (Guo 2006) ; enfin (iv) certaines espèces exotiques peuvent également avoir un rôle facilitateur à de nouvelles invasions (Montgomery et al. 2012).

Même si cela n'est pas toujours le cas, comme par exemple avec le frelon asiatique *Vespa velutina*, l'établissement repose souvent sur la pression de propagules qui est la combinaison de la quantité de propagules (*e.g.* œufs, larves, nymphes, imago) par transport (Novak 2007) et de la fréquence des transports (Lockwood et al. 2005). Deux autres facteurs ont accru cette pression de propagules, variable essentielle pour la phase initiale d'établissement: (i) la globalisation qui a pour effet une augmentation sans précédent du commerce décuplant ainsi le potentiel d'introduction (Meyerson and Mooney 2007) ; (ii) la réduction des temps de transport qui permet de joindre n'importe quel point du globe en moins de 48 heures, limitant la mortalité des individus durant cette phase (Mouchet et al. 1995). Enfin, le réchauffement climatique favorise la survie, la croissance et la reproduction d'espèces exotiques autrefois limitées par les conditions climatiques de l'écosystème d'accueil (Walther et al. 2009). Tous ces facteurs concourent ainsi à une augmentation exponentielle du nombre d'espèces exotiques s'établissant en Europe comme dans le reste du monde durant les dernières

décennies (Roques et al. 2010), tout particulièrement pour les introductions accidentelles qui dominant désormais sur les introductions volontaires (Rabitsch 2010). L'importance de ce phénomène a conduit, depuis quelques années, à un fort développement des recherches sur les invasions biologiques (Pyšek et al. 2004). Pour estimer le nombre d'espèces exotiques établies et les différents traits qui les caractérisent (*e.g.* origine, vecteur d'introduction) des inventaires ont été réalisés par pays (*e.g.* en Allemagne (Geiter and Kinzelbach 2002), en Italie (Jucker and Lupi 2011), aux Etats-Unis (Gibson et al. 2006) ou encore en Chine (Jiang et al. 2011)). Sur un plan continental, en 2009 le projet européen DAISIE (*Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe*, online at : <http://www.europe-aliens.org/>) regroupant 850 experts en invasions biologiques a permis de recenser la présence en Europe de 12 122 espèces exotiques, cryptogéniques ou introduites d'une région européenne à une autre. De ce projet est née une base de données européenne regroupant des données sur l'ensemble de ces espèces.

L'importance des arthropodes, et notamment des insectes, parmi ces espèces exotiques a été à l'initiative d'un projet plus spécifique sur ce groupe taxinomique, coordonné par l'Unité de Recherche de Zoologie Forestière (URZF) de l'Institut National de la Recherche Agronomique (INRA) d'Orléans ; avec à la clé la publication d'un ouvrage de synthèse "*Alien terrestrial arthropods of Europe*" (Roques et al. 2010), fruit du travail de 89 auteurs répartis dans 27 pays européens. Cette collaboration s'est inscrite dans la mise en place de la base de données DAISIE et a permis d'avoir une image sérieuse de la situation des 1390 espèces d'insectes exotiques présents au niveau européen. La France est apparue comme l'un des pays européens les plus colonisés par les espèces exotiques, que cela soit par exemple au niveau des champignons (Desprez-Loustau 2009), des oiseaux (Kark et al. 2009) ou encore des invertébrés (Roques et al. 2009). La Corse semble également fortement colonisée par les invasions biologiques à l'instar d'autres milieux insulaires comme les Azores (Heleno 2008).

L'inventaire des Arthropodes terrestres exotiques en Europe (Roques et al. 2010) a également mis en exergue deux patterns dans la propagation des espèces exotiques, et donc le passage au stade invasif (Alain Roques, comm. pers.) : certaines espèces, bien que pouvant avoir un fort impact potentiel, restent cantonnées à leur foyer d'introduction durant de nombreuses années (*e.g.* le Coléoptères Platypodidae *Megaplatypus mutatus* (Chapuis) introduit en 2000 en Italie (EPPO 2013b)) et d'autres se propagent très rapidement à travers l'Europe (*e.g.* le Lépidoptère Gelechiidae *Tuta absoluta* (Meyrick) répandu dans 27 pays européens à partir d'une introduction initiale en 2006 en Espagne (EPPO 2013c)).

Le premier but de cette étude était donc de préciser les caractéristiques des insectes exotiques (par la suite abrégé en IE) qui se sont établis en France continentale et en Corse avec l'objectif de tester l'existence éventuelle de différences entre la France métropolitaine et le reste de l'Europe, mais aussi celles liées à l'insularité (Corse *versus* France continentale). Cette étude a aussi visé à apprécier (i) si les caractéristiques des introductions ont variée dans le temps, en testant notamment si la taille des insectes, et potentiellement leur niveau de détectabilité et donc d'interception/éradication, était un facteur inférant sur leur capacité d'introduction et donc si les contrôles phytosanitaires du fret pouvaient défavoriser l'établissement des espèces de grandes tailles au bénéfice des plus petites ; et (ii) si la distribution géographique des premières observations en France est corrélée avec des paramètres liés aux activités humaines ou à des conditions biotiques locales, l'hypothèse étant que les insectes exotiques s'observent pour la première fois, et donc potentiellement s'établissent, préférentiellement dans une zone géographique si celle-ci montre un important trafic de fret (effet de la pression de propagule), un niveau de population élevé (effet de dissémination), avec un climat plus chaud que la moyenne nationale (favorisant la survie des espèces exotiques, notamment celles d'origine tropicale et subtropicale) ; et enfin (iii) si la présence d'entomologistes est susceptible de faciliter la détection des nouveaux insectes exotiques.

Un deuxième grand but était de comparer les patterns de dispersion des insectes exotiques au niveau européen, en recherchant s'il existe des traits particuliers qui conditionnent la vitesse d'expansion des espèces, l'hypothèse testée étant que les espèces à dispersion rapide seraient de petite taille, avec développement larvaire endogé (et donc cryptique) et se développent sur des hôtes natifs de la zone colonisée, tandis que les espèces à dispersion lente seraient de grande taille, avec un développement larvaire exogé et se développent sur des hôtes exotiques.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

L'ensemble des insectes exotiques établis en France ont été recensés, à l'exception des DOM-TOM. J'ai adopté la typologie suivante afin de traiter de façon disjointe ou non les différentes entités géographiques : (i) "**France métropolitaine**" pour les données de France et Corse ; (ii) "**France continentale**" pour les données métropolitaine à l'exclusion de la Corse ; (iii) "**Corse**" pour les données de l'île. Les espèces natives d'Europe, et considérées "exotiques" en d'autres parties du continent, ont été exclues des jeux de données, car le plus souvent les

limites de leur distribution géographique restent difficiles à définir, tout particulièrement pour les espèces de petite taille et au mode de vie cryptique. On ne peut ainsi certifier dans de nombreux cas, faute d'échantillonnage précédent adapté, que l'espèce était absente du territoire considéré envahi, et que son arrivée est due à une introduction par l'Homme et non à une expansion naturelle, par exemple sous l'effet du changement climatique. De ce fait il est très difficile de juger du caractère exotique ou natif pour ce groupe d'espèces.

1. Caractéristiques des insectes exotiques introduits en France métropolitaine

1.1 Inventaire des insectes exotiques introduits en France métropolitaine

Les insectes exotiques présents en France continentale et en Corse ont été répertoriés à partir de la définition donnée par l'IUCN. Cette liste a été réalisée à partir d'une extraction des données françaises issues de la base de données du projet DAISIE et couvrant la période 1850-2010. Le jeu de données a été actualisé par les espèces exotiques dont la présence a été nouvellement signalée en France continentale et en Corse par des travaux publiés de 2010 à fin de l'année 2012. L'établissement de chacune des espèces a ensuite été confirmée par la consultation des revues naturalistes, entomologiques et scientifiques, des ouvrages entomologiques et scientifiques, et des bases de données disponibles (*e.g.* Universal Chalcidoidea Database, PQR-EPPO database on quarantine pests).

La taxinomie étant une science évolutive, de nombreux noms d'insectes changent au cours du temps. Ces changements peuvent impacter le nom de genre (*e.g.* *Chromaphis juglandicola* (Kaltenbach, 1843) = *Callipterus juglandicola* Koch, 1855), le nom d'espèce (*e.g.* *Cercyon laminatus* Sharp, 1873 = *Cercyon sharpi* Harold, 1878) ou les deux simultanément (*e.g.* *Janetiella siskiyou* Felt, 1917 = *Craneiobia lawsonianae* de Meijere, 1936). La présence de certaines espèces, notamment celles installées de longues dates sur notre territoire, a donc nécessité de rechercher leur présence *via* leurs différentes dénominations taxinomiques. Pour cela, ont été utilisés des ouvrages et publications traitant de la taxinomie des espèces (*e.g.* Faune de France, catalogue synonymique), et des référentiels nationaux (*e.g.* Institut National du Patrimoine Naturel <http://www.inpn.mnhn.fr>), européens (*e.g.* Fauna Europaea <http://www.faunaeur.org>) et mondiaux (*e.g.* ZipcodeZoo <http://zipcodezoo.com>).

1.2 Origine, diversité taxinomique, vecteurs, traits de vie et évolution temporelle des insectes exotiques introduits en France métropolitaine

Les caractéristiques des insectes exotiques introduits en France continentale et Corse ont été relevées, en s'appuyant sur les informations issues de la base de données DAISIE mais en l'actualisant à l'aide des différentes publications consultées pour la validation des espèces (Annexe A1). Il s'agit principalement de données taxinomiques (*e.g.* ordre, famille), sur l'origine géographique des insectes, les dates et lieux de premières observations, les vecteurs d'introduction connus, le régime alimentaire. Des informations complémentaires ont été recherchées sur l'habitus (*i.e.* taille moyenne), le mode de développement (*i.e.* hétérométabole/holométabole), le mode de vie larvaire (*i.e.* endophyte/exophyte).

L'origine géographique des insectes exotiques introduits a été étudiée en adoptant la typologie de DAISIE afin de permettre une comparaison entre les processus en France métropolitaine avec ceux observés au niveau global de l'Europe. Les origines suivantes ont donc été considérées : Asie, Afrique, Amérique du Nord, Amérique Centrale et du Sud, Australie et Antarctique. Les familles d'insectes exotiques ont été comparées à la faune indigène nationale *via* le référentiel taxinomique TaxRef v5.0 (Gargominy et al. 2012) et à la faune européenne *via* le référentiel taxinomique FaunaEuropea (Jong 2012). L'évolution temporelle des introductions a été calée sur la gamme utilisée pour l'étude des espèces exotiques au niveau européen (Roy et al. 2011) et combinées entre France continentale et Corse. Huit périodes successives ont donc été considérées : 1782-1799 ; 1800-1849 ; 1850-1899 ; 1900-1924 ; 1925-1949 ; 1950-1974 ; 1975-1999 ; 2000-2012. Le nombre d'espèces nouvellement introduites a été comparé par période, ainsi que la taille de ces espèces. Les différentes informations recueillies sur les insectes exotiques ont été comparées entre France continentale et Corse, et avec celles observés au niveau global de l'Europe.

1.3 Distribution géographique des premières observations d'insectes exotiques introduits en France métropolitaine

Les lieux de premières observations des insectes exotiques introduits ont été recherchés et ont complété le jeu de données construit pour la France continentale et la Corse. Le département administratif a été utilisé comme échelle géographique de référence. Les données communales ont été extrapolées à l'échelle du département concerné. Les données régionales ont été affectées aux départements concernés. Le manque de précision des entités géographiques dépassant l'échelle de la région administrative ont été écartées des analyses cartographiques (*e.g.* sud de la France, sud de la Loire). L'existence de corrélations entre la localisation des premières observations et diverses variables démographiques (nombre

d'habitants), économiques (fret aérien, maritime et routier), climatiques (température entre 1951 et 2010), et sociétales (nombre d'associations entomologiques), a été ensuite testée, en prenant en compte d'éventuelles autocorrélations entre ces facteurs (Annexe A2).

2. Processus d'expansion spatiale en Europe

Les processus d'expansion spatiale des insectes exotiques introduits et établis en Europe depuis 1995, soit 18 dernières années, ont été comparés. Afin de disposer d'un jeu de données fiable et suffisamment documenté, ce travail a procédé de l'extraction des données européennes issues du projet DAISIE pour une période de première observation comprise entre 1995-2010, et a concerné uniquement les insectes phytophages. Les données ont été actualisées avec la littérature publiée jusqu'à la fin 2012 (e.g. taille des espèces, développement larvaire et mode de vie).

Une capacité maximale de dispersion a été calculée de manière grossière à partir de la distance du centroïde du premier pays colonisé à celui du pays colonisé le plus éloigné. Ces données ont été pondérées par le nombre d'années nécessaires pour atteindre ce point éloigné. Un gradient de dispersion a ainsi pu être défini, allant d'un pattern lent à rapide. Les espèces qui ont mis 10 ans ou moins pour coloniser au moins dix pays européens durant cette période ont été définies comme correspondant au **pattern de dispersion rapide** tandis que celles qui sont restées cantonnées dans le pays initial d'introduction durant au moins 10 ans sur cette période ont été définies comme correspondant au **pattern de dispersion lente**.

Certains insectes exotiques introduits ont des distributions discontinues dans l'aire d'introduction. Les introductions multiples, les processus d'éradication engagés sur les espèces exotiques ayant un impact économique ou agronomique fort et l'absence de personnes compétentes à même de repérer ces espèces au milieu de la faune native, peuvent concourir à l'observation de ce phénomène de « gruyère ». Afin de tester les processus d'introductions indépendamment de ces facteurs, ont ainsi été exclues (i) les espèces pour lesquelles des introductions multiples et processus d'éradication ont été observés (en utilisant les données accessibles *via* l'interface PQR – EPPO database on quarantine pests (EPPO 2013a) ; (ii) les espèces introduites initialement sur des îles atlantiques ou méditerranéennes autres que la Corse ; (iii) les espèces ayant fait des « sauts de puce » entre au moins deux pays non colonisés par ces espèces. Différentes variables pouvant expliquer la distance de dispersion des insectes exotiques ont été ensuite testées : taille des insectes, type de

développement larvaire (endophyte / exophyte) et post-embryonnaire (holométabole / hétérométabole), nature de l'hôte végétal (exotique / natif) et habitat colonisé.

3. Analyses des données

L'exploitation de la base de données TaxRef de l'INPN a été faite avec le logiciel Access 2010. L'exploitation des données cartographiques a été réalisé avec les logiciels SIG MapInfo 11.0 (pour les requêtes SQL d'extraction de données combinant plusieurs sources de données cartographiques) et ArcGis 9.3. Les analyses statistiques des données ont été réalisées à l'aide du logiciel XLSTAT 2013. Les différents jeux de données n'ont pas permis d'utiliser des tests paramétriques. Des tests non-paramétriques de Wilcoxon et de Friedman ont donc été retenus pour analyser les variables appariées. Des tests de Mann-Whitney et de Kruskal-Wallis ont été utilisés pour les comparaisons par paires ou multiples sur les variables indépendantes, appuyés si nécessaire par des tests de Steel-Dwass-Critchlow-Fligner. Les corrélations ont été réalisées avec des tests de Spearman. Une régression non paramétrique de LOWESS (*Locally weighted regression and smoothing scatter plots*) a été utilisée pour prédire certains paramètres d'introductions des insectes exotiques. Le seuil de significativité des tests non paramétriques utilisés était de $\alpha = 0,05$.

RÉSULTATS

1. Caractéristiques des insectes exotiques

1.1 Inventaire des insectes exotiques introduits en France métropolitaine

L'extraction de la base de données DAISIE a mis en évidence la présence de 658 espèces d'insectes exotiques en France métropolitaine et 172 pour la Corse, sur la période comprise entre 1782 et 2012. L'analyse de 282 publications (259 pour la France continentale et 93 pour la Corse) a permis de confirmer la validité de ces espèces. L'établissement de 642 de ces espèces a été validé pour la France continentale (97,5%), ainsi que 170 espèces pour la Corse (98,8%) (tableau I). Sur les 658 espèces de France continentale, 15 sont "*non validées*" (2,3%) car elles correspondent : (i) à des espèces pour lesquelles aucune observation ne semble avoir eu lieu depuis au moins cinquante ans ; (ii) à des espèces qui n'ont pas réussi à s'établir ; (iii) et enfin à des espèces éradiquées (*e.g.* insectes des listes A1 et A2 de l'EPPO). En Corse, 2 espèces sont "*non validées*" (1,2%). Les recherches bibliographiques ont mis en

avant 19 espèces nouvellement introduites, et définies comme "**nouvelles**", pour la France continentale (2,9%) et 21 pour la Corse (12,3%). Ces espèces "*nouvelles*" correspondent à des espèces dont la présence sur notre territoire a été établie après la publication de l'ouvrage "*Alien terrestrial arthropods of Europe*" (période 2010-2012). L'établissement de ces espèces reste cependant à confirmer. Les espèces "**non validées**" ou "**nouvelles**" demandent une étude bibliographique plus approfondie, ainsi que la consultation des différents experts concernés par ces espèces pour statuer sur leur position d'espèces exotiques établies en France continentale et/ou Corse.

Tableau I. validation des insectes exotiques

Nombre d'espèces	France continentale	Corse
insectes exotiques validés avec introduction non intentionnelle	574	154
insectes exotiques validés avec introduction intentionnelle	68	16
insectes exotiques non validés	15	2
insectes exotiques nouveaux	19	21
Nombre de références bibliographiques utilisées	France continentale	Corse
insectes validés (introduction intentionnelle et non intentionnelle)	244	92
insectes non validés	31	1
insectes nouveaux	24	10

Seules les espèces "validées" ont été prises en compte¹. Parmi les espèces "validées", 68 ont été introduites de façon **intentionnelle** en France (10,6%), ainsi que 16 en Corse (9,4%). Ces espèces, volontairement introduites, ont été exclues de la suite des analyses. **Les insectes exotiques validés et introduits de manière non intentionnelle** en France sont donc au nombre de 574 en France continentale et 154 en Corse, dont 17 espèces absentes de France continentale.

1.2 Origine, diversité, vecteurs d'introductions, traits de vie et évolution temporelle des insectes exotiques introduits en France métropolitaine

Origine

Les insectes exotiques établis en France continentale et en Corse proviennent, à des degrés divers, de l'ensemble des zones géographiques considérées, à l'exception de l'Antarctique (figure 1). La contribution relative des différentes zones géographiques dans la colonisation de l'espace envahi n'est pas significativement différente entre France continentale et Corse, France continentale et Europe et entre Corse et Europe.

¹ La liste complète de ces espèces et les publications ayant permis de les valider sont disponibles sur demande.

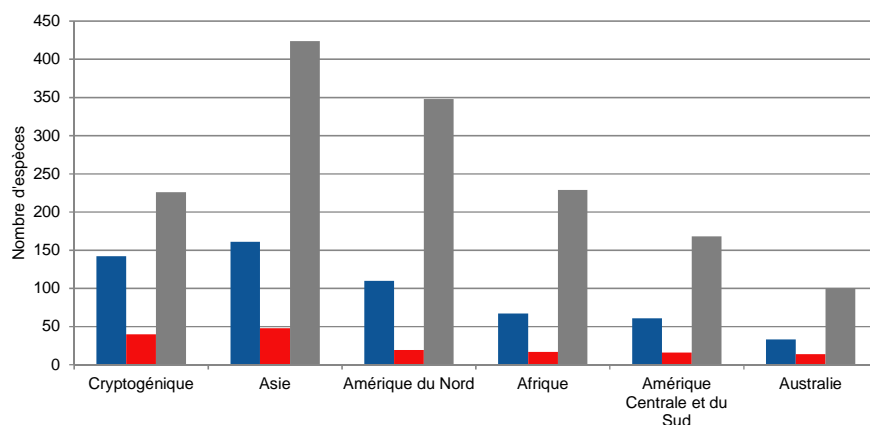


Figure 1 : Origine des insectes exotiques (IE), introduits de manière accidentelle et établis en France continentale (barre bleue) et en Corse (barre rouge), en comparaison de celle de l'ensemble des arthropodes exotiques établis en Europe (barre grise incluant 87,4% d'insectes d'après Roques et al. (2010)).

L'Asie constitue la première zone géographique à l'origine des insectes exotiques en France continentale (28,0%) et Corse (31,2%). En France continentale, 19,1% des espèces proviennent d'Amérique du Nord, 11,7% d'Afrique, 10,6% d'Amérique Centrale et du Sud, 5,7% d'Australie. En Corse 12,3% des espèces proviennent d'Amérique du Nord, 11% d'Afrique, 10,4% d'Amérique Centrale et du Sud, et 9,1% d'Australie. Dans de nombreux cas, l'origine des espèces reste inconnue (24,7% en France et 26% en Corse).

Diversité

La diversité taxinomique des insectes établis en France métropolitaine est importante. Un total de 15 ordres sont rencontrés, et parmi ceux-ci deux sont largement dominants (tableau II) : les Hémiptères (représentants 33,9% des espèces exotiques en France continentale et 43,5% en Corse) et les Coléoptères (30,4% en France et 32,5% en Corse). Les Hyménoptères, Lépidoptères, Diptères, Phtiraptères, Spocoptères et Thysanoptères représentent 32,5% des insectes exotiques en France continentale et 20,1% en Corse.

Le poids relatif des différents ordres n'est pas significativement différent au niveau des insectes introduits par pays comme en Hollande, Suisse, en République Tchèque et dans la région des Balkans (test de Friedman $Q=6,77$; $P=0,238$) (tableau II).

Tableau II. Nombre d'insectes exotiques par ordres taxinomiques concernés en France métropolitaine et dans les autres pays ou régions européennes où les données détaillées ont été publiées

Ordre	France	Corse	Balkans	Hollande	Suisse	République Tchèque
Hemiptera	195	67	96	11	88	131
Coleoptera	175	50	87	19	124	110
Hymenoptera	58	13	22	6	21	24
Lepidoptera	39	9	35	23	26	37
Diptera	30	6	19	31	17	12
Phthiraptera	21	0	16	0	1	12
Psocoptera	21	0	1	1	21	22
Thysanoptera	18	3	8	0	4	16
Blattodea	5	2	3	0	0	9
Orthoptera	4	1	5	3	2	3
Siphonaptera	4	3	0	0	2	4
Zygentoma	2	0	1	0	0	2
Collembola	1	0	8	0	0	0
Dermaptera	1	0	1	0	0	1
Isoptera	1	0	0	0	0	0
Ephemeroptera	0	0	0	2	0	0
Odonata	0	0	0	2	0	0
Dictyoptera	0	0	0	0	5	0

Au total cette **diversité** recouvre 143 familles en France continentale et 62 en Corse (Annexe A3), avec une nette dominance de deux familles d'Hémiptères, les Aphididae (pucerons) (63 espèces en France continentale et 15 en Corse), et les Diaspididae (cochenilles) (43 espèces en France continentale et 19 en Corse) (figure 2).

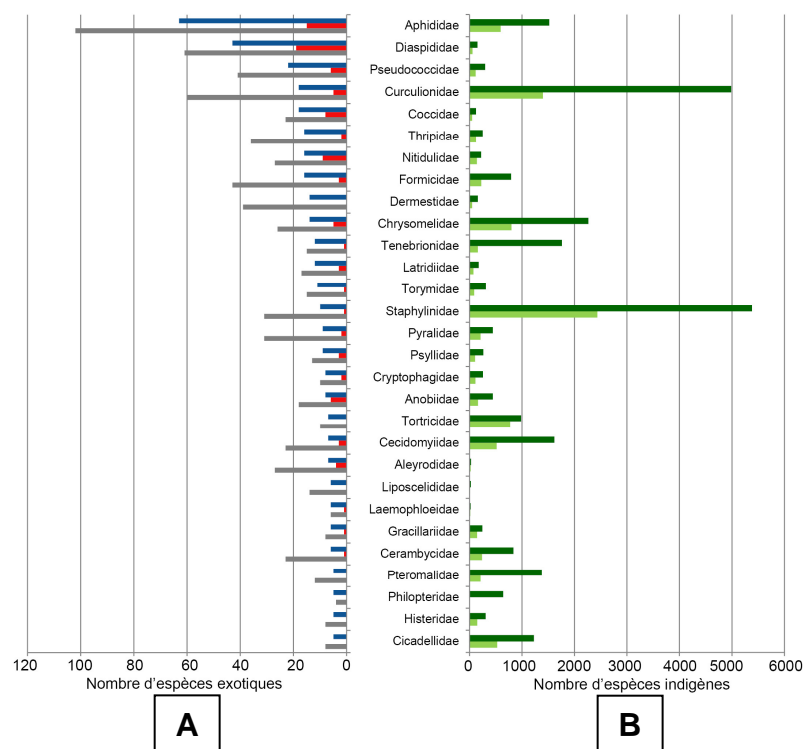


Figure 2 : [A] Principales familles contribuant à la faune des insectes exotiques, introduits de manière accidentelle, établis France continentale (barre bleue), en Corse (barre rouge) et en Europe (barre grise). Seules les familles ayant *a minima* 5 insectes exotiques sont représentées. [B] Nombre d'espèces indigènes en France métropolitaine (barre vert clair) et en Europe (barre vert foncé) pour chacune de ces familles.

Ces deux familles sont également les plus représentées parmi les espèces exotiques d'insectes importées de manière non intentionnelle au niveau européen. Il n'y a pas de différence significative dans la distribution des insectes exotiques au sein des principales familles (ayant *a minima* 5 IE) entre la France continentale et la Corse (test de Wilcoxon, $P=0,625$), entre la France continentale et l'Europe (test de Wilcoxon, $P=0,894$) et entre la Corse et l'Europe (test de Wilcoxon, $P=0,756$). Les principales familles d'insectes exotiques (*e.g.* Diaspididae et Pseudococcidae) ne sont pas les familles les plus importantes numériquement au niveau de la faune indigène et réciproquement les principales familles indigènes (*e.g.* Curculionidae et Staphylinidae) ont proportionnellement peu d'espèces exotiques (figure 2).

Voies et vecteurs d'introductions

Les voies et vecteurs d'introduction (ou « invasive pathways ») des espèces exotiques sont variés (figure 3). Le premier vecteur d'introduction connu est l'horticulture (39,1% en France continentale et 43,8% en Corse). Les denrées stockées représentent le second vecteur d'introduction d'insectes exotiques (19,0% en France continentale et 21,6% en Corse). Viennent ensuite la foresterie, l'élevage et les cultures agricoles (entre 2,0 et 6,3%). Pour 28,2% des espèces présentes en France continentale et 24,8% en Corse, le vecteur d'introduction reste inconnu.

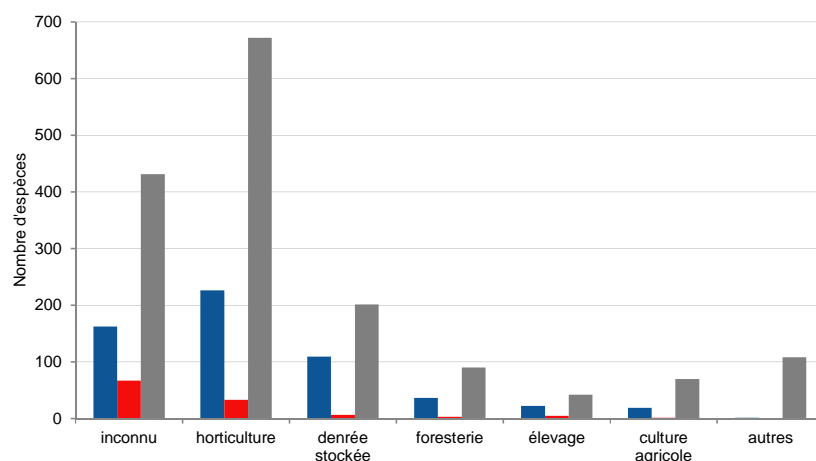


Figure 3 : Vecteurs d'introduction des insectes exotiques introduits de manière accidentelle et établis, en France continentale (barre bleue) et en Corse (barre rouge), en comparaison avec les vecteurs d'introductions des arthropodes exotiques établis en Europe (barre grise, incluant 87,4% d'insectes selon Rabitsch (2010)).

Les différents vecteurs d'introductions ne sont pas significativement différents entre France continentale et Corse, France continentale et Europe, et Corse et Europe.

Habitats colonisés

Les habitats colonisés par les insectes exotiques sont essentiellement anthropiques (figure 4). Il ne semble pas y avoir de différence dans la distribution des différents habitats colonisés entre France continentale, Corse et l'ensemble de l'Europe.

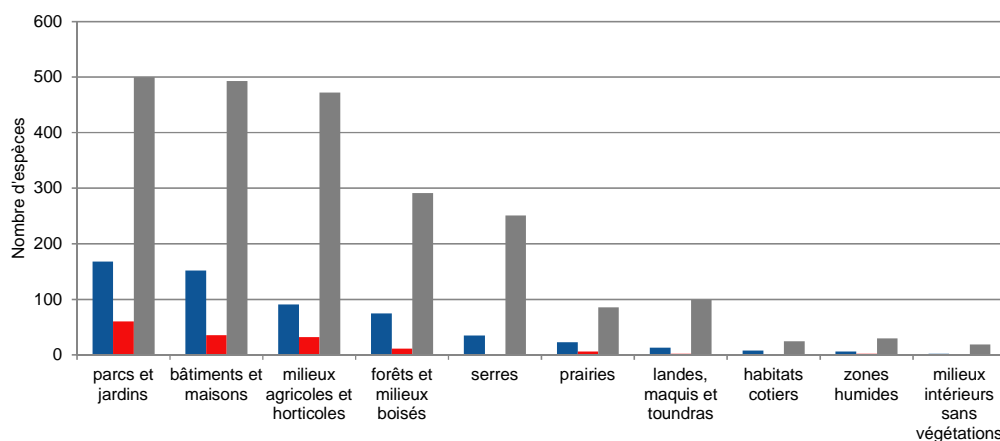


Figure 4 : Habitats colonisés par les insectes exotiques introduits de manière accidentelle et établis, en France continentale (barre bleue) et en Corse (barre rouge) en comparaison avec les habitats colonisés pour l'ensemble des arthropodes établis en Europe (barre grise, 87,4% d'insectes d'après Lopez-Vaamonde et al. (2010)).

Type de développement et régime alimentaire

Aucune différence significative n'a été trouvée entre le nombre d'espèces à développement holométabole (52,5% en France continentale et 50,3% en Corse) et hétérométabole (47,5% en France continentale et 49,7% en Corse). L'importance relative des différents types de régime alimentaire des insectes exotiques ne diffère pas entre la France continentale et la Corse (figure 5).

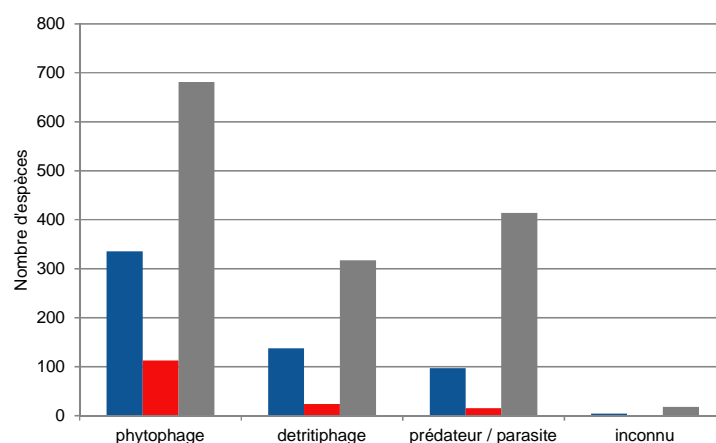


Figure 5 : Importance des différents types de régimes alimentaires parmi les insectes exotiques, introduits de manière accidentelle, établis en France continentale (barre bleue) et en Corse (barre rouge), en comparaison de ceux observés pour l'ensemble des arthropodes établis en Europe (barre grise, d'après Roques (2010)).

Les insectes exotiques sont majoritairement phytophages en France continentale (58,4%) comme en Corse (73,9%), devant les insectes détritivores (24% en France continentale et 15,7% en Corse), les prédateurs ne représentant que 16,9% en France continentale et 9,8% en Corse. Cette situation diffère de celle observée en Europe où les prédateurs représentent 29% et les détritivores 22,2%.

Evolution temporelle des établissements et de la taille des espèces établies

La date de première observation a été trouvée pour 421 des 575 espèces d'insectes exotiques introduites de façon non intentionnelle en France continentale (73,2%) et pour 93 des 154 espèces présentes en Corse (60,4%). La figure 6 présente les résultats.

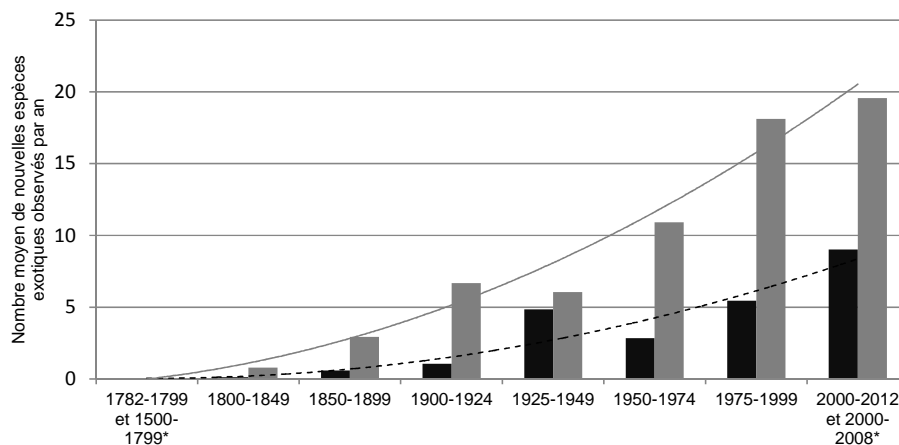


Figure 6 : Evolution temporelle des premières observations d'insectes exotiques introduits de manière accidentelle, établis en France métropolitaine (barre noire) et des arthropodes en Europe (barre grise, d'après Roques (2010)). Les * représentent les périodes spécifiques aux données européennes. (Equation de la pente pour la France métropolitaine (ligne en pointillés noirs) : $y_1 = 0,0436e^{0,7248x}$, $R^2 = 0,9098$ et pour l'Europe (ligne continue grise) : $y_2 = 0,1282e^{0,729x}$; $R^2 = 0,7993$).

Le nombre insectes exotiques introduits par an en France métropolitaine diffère entre les différentes périodes comprises entre 1900 et 2012 (Kruskal-Wallis, $P < 0,0001$; avec comparaisons multiples par paires de Steel-Dwass-Critchlow-Fligner, $0,003 < P < 0,0001$). Le nombre annuel moyen d'introduction a été très faible de 1782 à 1849 ($\bar{X} = 0,1$ IE/an), puis a augmenté jusqu'à la période 1925-1949 ($\bar{X} = 4,8$ IE/an). Après une diminution entre 1950-1974 ($\bar{X} = 2,8$ IE/an), le nombre moyen de nouvelles introductions n'a pas cessé d'augmenter jusqu'à atteindre sa valeur maximale sur la dernière période 2000-2012 ($\bar{X} = 9,0$ IE/an). Aucune différence significative n'est observée entre l'évolution temporelle des établissements d'insectes exotiques en France métropolitaine et celles des arthropodes exotiques en Europe.

La taille moyenne des insectes exotiques introduits a été trouvée pour 408 des 575 espèces d'insectes exotiques en France continentale (70,9%) durant la période 1782-2011, et 93 des 154 espèces présentes en Corse (60,4%) durant la période 1866-2011. La figure 7 compare les résultats compilés entre France continentale et Corse.

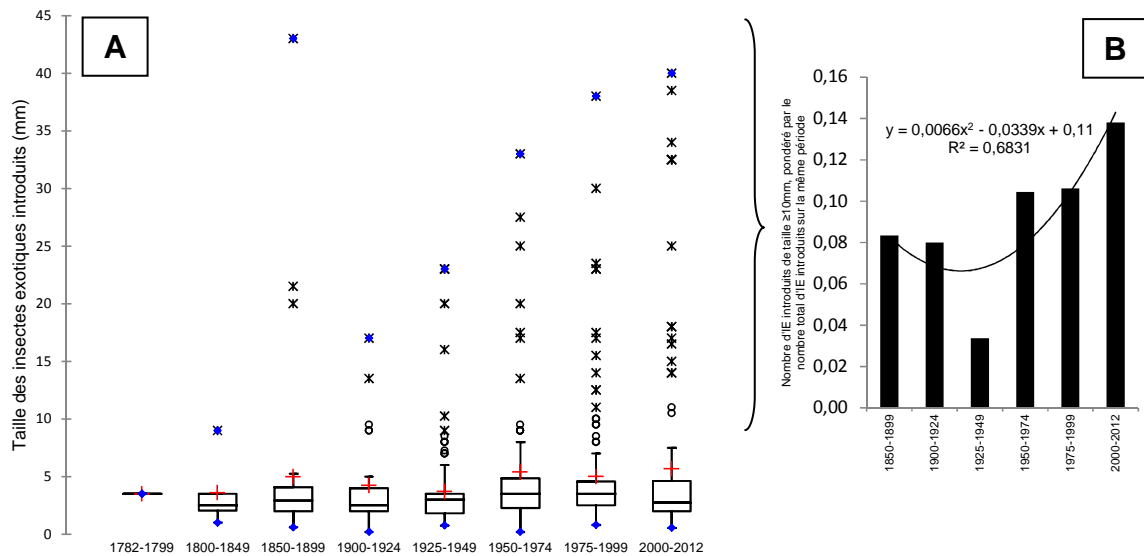


Figure 7 : Evolution temporelle [A] de la taille des insectes exotiques (IE) introduits de manière accidentelle et établis, et [B] du nombre d'insectes de taille supérieure ou égale à 10mm (pondéré par le nombre total d'IE introduits sur la même période), en France métropolitaine. (Légende Boxplot : les points bleus, les ronds et les croix noires représentent les valeurs extrêmes, les traits du milieu les médianes et les croix rouges les moyennes).

La taille moyenne des insectes exotiques introduits varie selon les périodes de 3,5 à 5,6mm, avec comme valeurs extrêmes 0,2mm et 43mm (figure 7A). Il n'existe pas de relation entre la taille des insectes exotiques introduits et la période d'introduction (test de Kruskal-Wallis, $P=0,102$: avec comparaisons multiples par paires de Steel-Dwass-Critchlow-Fligner ; $0,43 < P < 1$). Cependant il semble qu'il y ait une augmentation du nombre d'insectes introduits de taille égale ou supérieure à 10mm depuis 1950 (figure 7B).

1.3 Distribution géographiques des premières observations des insectes exotiques introduits en France métropolitaine

La localisation de première observation a été trouvée pour 211 espèces d'insectes exotiques en France continentale (soit 36,7% des IE) et pour 31 en Corse (20,2% des IE). Ces premières observations ont été faites entre 1810 et 2012. Une cartographie des lieux des premières observations des insectes exotiques au niveau de chaque département de la France métropolitaine est présentée à la figure 8.

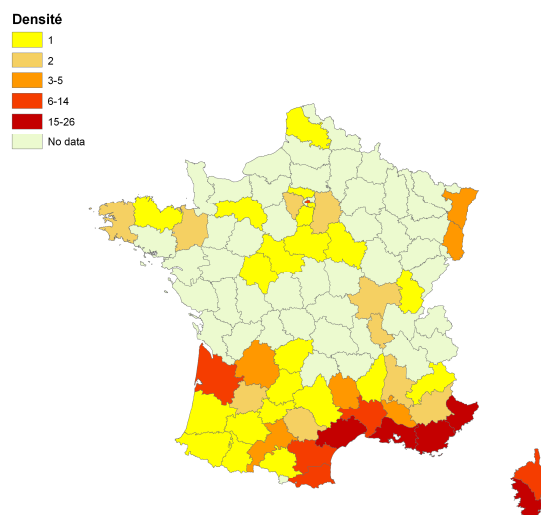


Figure 8 : Distribution géographique à l'échelle départementale des premières localisations détectées des insectes exotiques introduits de manière accidentelle et établis en France métropolitaine. La densité exprime le nombre d'espèces exotiques nouvellement observés par département.

La densité des premières observations d'insectes exotiques en France métropolitaine apparaît non corrélée avec le nombre d'habitants par département (test de Spearman 0,117 ; $P=0,2581$). Au niveau économique, la densité des premières observations d'insectes exotiques n'est pas significativement corrélée au volume du fret aérien et maritime (test de Spearman 0,186 ; $P=0,07$), ni à l'importance du trafic routier (test de Spearman 0,044 ; $P=0,667$). En revanche, cette distribution est significativement corrélée avec la température moyenne annuelle des départements concernés (test de Spearman 0,592 ; $P < 0,0001$).

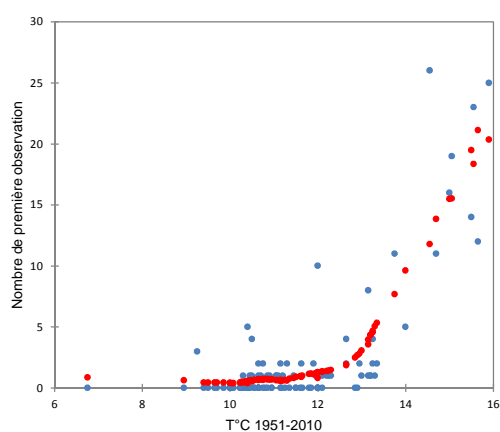


Figure 9 : Régression non paramétrique, méthode LOWESS (Cleveland 1979), entre le nombre de premières observations d'insectes exotiques introduits et établis par département français et la température moyenne annuelle associée entre 1951 et 2010. Légende : en bleu les observations, en rouge les prédictions du modèle ($R^2=0,751$).

Les départements où l'on comptabilise le plus d'observations de nouveaux insectes exotiques sont ceux qui sont les plus chauds (figure 9). Au plan sociétal, le nombre de nouvelles observations d'insectes exotiques est corrélé avec le nombre d'association entomologique au niveau de chaque département (test de Spearman 0,256 ; P=0,012).

2. Processus d'expansion spatiale en Europe

Un total de 67 espèces d'insectes exotiques phytophages a été testé avec différentes variables supposées explicatives des processus d'expansion en Europe (Annexe A4). Le gradient de dispersion au niveau de l'Europe pour ces espèces s'étend de 1 à 27 pays colonisés, avec une distance maximale de dispersion de 2510 Km.

L'analyse de la distance de dispersion observée en fonction de la taille des insectes exotiques introduits ne montre pas de corrélation entre ces deux variables (test de Spearman 0,003 ; P=0,983).

Il n'existe pas de relation entre la distance de dispersion et le type de développement larvaire endophyte / exophyte (test de Mann-Whitney, P=0,694), ni post-embryonnaire holométabole / hétérométabole (test de Mann-Whitney, P=0,834).

Aucune relation n'a été trouvée entre la capacité de dispersion et la nature native ou exotique de l'hôte végétal (test de Mann-Whitney, P=0,491) ou encore avec le type d'habitat colonisé (test de Kruskal-Wallis, P=0,396).

DISCUSSION

1. Caractéristiques des insectes exotiques

La France métropolitaine comptabilise actuellement *a minima* 591 espèces d'insectes exotiques. A titre comparatif, on compte 94 espèces en Hollande (Reemer 2003), 96 en Macédoine (Tomov 2009), 134 en Albanie (Tomov 2009), 258 en Autriche (Essl and Rabitsch 2002), 270 en Bulgarie (Tomov 2009), 278 en Angleterre (Roy et al. 2012), 311 en Suisse (Wittenberg et al. 2006), 383 en République Tchèque (Šefrova and Lastuvka 2005), 536 en Allemagne (mais avec 15 % d'espèces d'origine européenne (Geiter et al. 2002)), et 1390 au niveau de toute l'Europe (Roques et al. 2010).

La France métropolitaine est donc, comparée à ces données publiées, **l'un des pays européens les plus colonisés par les insectes exotiques**, et où se retrouve 42% de la faune entomologique exotique établie en Europe alors que le pays ne représente qu'environ 7% de la superficie de l'Europe géographique. Les résultats obtenus sur d'autres groupes taxinomiques, comme pour les champignons (Desprez-Loustau 2009), les plantes vasculaires (Pyšek et al. 2009), ou encore les oiseaux (Kark et al. 2009) montrent que d'une façon générale la France métropolitaine est l'un des pays européens les plus colonisés par les espèces exotiques. Ces résultats peuvent s'expliquer par sa position géographique stratégique en Europe, et donc par le rôle majeur de la France dans les échanges commerciaux communautaires. En effet, Essl et al. (2011) ont montré que les échanges commerciaux internationaux constituent l'un des principaux moteurs dans les invasions biologiques. De plus la France, de par la diversité des bioclimats et des milieux allant de l'étage thermoméditerranéen à l'étage alpin, offre une multitude de niches écologiques d'accueil pour les espèces exotiques.

La Corse possède 154 espèces d'insectes exotiques. Rapporté à la superficie de son territoire, **la Corse possède significativement plus d'insectes exotiques** : 16,8 fois plus que la France continentale. En Europe, ce phénomène s'observe également entre le Portugal et les Açores. Malgré sa petite taille et la distance qui la sépare du continent, l'archipel des Açores compte presque autant d'arthropodes exotiques que le Portugal (238 arthropodes exotiques dans les Açores, 278 au Portugal) (Roques 2010). Les échanges commerciaux avec le continent et le reste du monde, et favorisant les introductions, est un facteur qui concourt à l'abondance des insectes exotiques en Corse. La position géographique, le climat et la diversité des milieux, paramètres essentiels pour l'établissement de ces espèces, peuvent aussi expliquer cette abondance. L'île comptabilise également 17 espèces d'insectes exotiques que l'on ne retrouve pas en France continentale, sans que l'on puisse leur attribuer des traits de vie qui leur seraient propres et des voies d'invasion spécifiques.

Les insectes exotiques en France continentale et Corse sont majoritairement des Hémiptères et Coléoptères, ordres prépondérants au niveau de la faune mondiale. Ils proviennent de l'ensemble des continents à l'exception de l'Antarctique, territoire très pauvre en arthropodes (Schulte et al. 2008). **Les traits de vie des insectes exotiques de France métropolitaine sont globalement comparables à ceux observés pour les arthropodes exotiques au niveau de l'Europe (Roques et al. 2010)**. Ainsi l'Asie est la zone géographique qui contribue le plus dans leurs introductions. Cette origine peut s'expliquer par l'importance des échanges

commerciaux réalisés avec l'Asie depuis l'ouverture de la route du commerce entre l'Europe et l'Inde *via* le Cap de Bonne Espérance à la fin du XV^e siècle, puis avec l'ouverture du canal de Suez en 1869 (Denux and Zagatti 2010), et plus récemment avec l'augmentation significative du commerce avec la Chine et l'Asie du sud-est, notamment des plantes, dans le cadre de la mondialisation. Les vecteurs d'introductions sont en grande partie liés à l'horticulture et aux denrées stockées. A ce niveau, il faut noter la grande plasticité de ces espèces et leur capacité à profiter de modes de propagation insolites. Ainsi *Aedes albopictus* (Skuse), s'est propagé dans des pneus usagés (Reiter 1998) et *Cryptolestes ferrugineus* (Stephens) peut être transporté dans les chips d'emballage à base d'amidon (Fraga et al. 2009). La très grande majorité des espèces est associée à des habitats anthropisés. Cela rejoint donc les principaux travaux publiés sur ce sujet au niveau européen (Lopez-Vaamonde et al. 2010; Pysek et al. 2010). Le régime alimentaire des insectes exotiques est principalement phytophage et largement associé aux vecteurs d'introductions liés à l'horticulture et aux plantes ornementales. Aux Etats-Unis, Liebhold et al. (2012) ont montré que l'importation de plantes était le mode d'introduction préférentiel pour les insectes exotiques associés aux végétaux ligneux.

D'un point de vue temporel, on constate une augmentation du nombre de nouvelles introductions, le contexte est similaire entre la France continentale et la Corse et plus globalement l'Europe, tout particulièrement durant les dernières décennies. Cela est lié notamment à trois paramètres déjà évoqués en introduction : la globalisation, l'augmentation de la pression de propagule et le réchauffement climatique qui l'accompagne. Le contexte géopolitique a également toute son importance dans le nombre d'espèces introduites, notamment au travers les conflits militaires (*e.g.* la seconde guerre mondiale) et les grands bouleversements (*e.g.* la chute du mur de Berlin).

Malgré les contrôles phytosanitaires mises en place en France métropolitaine depuis 1914 (Dominique Coutinot, comm. pers.), **on n'assiste pas à une diminution du nombre d'insectes exotiques établis, ni de leur taille moyenne**. Des insectes de taille supérieure à 10mm continuent donc à s'introduire aussi intensivement et leur nombre tendrait même à augmenter. L'une des raisons possible est l'introduction, non pas d'insectes adultes, mais de propagules cryptiques comme des œufs et des larves, qui passent ainsi le plus souvent inaperçus lors des contrôles des services douaniers et de protection des végétaux.

Ces différentes propagules une fois introduites donnent lieu à des observations sur une grande partie du territoire métropolitain. Et le bassin méditerranéen apparaît nettement comme l'une des zones géographiques prépondérante dans les premières observations des nouveaux insectes exotiques. C'est également la zone géographique où la moyenne des températures moyennes annuelles est la plus élevée. **La corrélation associée entre les premières observations d'insectes exotiques et la moyenne des températures annuelles** semble mettre en évidence une température seuil de 12-14°C, au-delà de laquelle le nombre d'espèces exotiques observées pour la première fois augmente de façon exponentielle. On aurait donc une plus forte probabilité d'introduction et d'établissement sur des zones géographiques où l'on passerait ce seuil climatique. Le réchauffement climatique, constitue à ce niveau, un facteur important (Huang et al. 2011) en favorisant l'introduction et l'établissement d'insectes exotiques (Logan 2007; Walther et al. 2009). Cependant il est nécessaire de valider ce modèle avec d'autres entités géographiques. Mais si ce modèle venait à se vérifier et compte tenu du réchauffement climatique perceptible en Europe, il conviendrait d'être particulièrement vigilant sur l'accroissement de l'impact des insectes exotiques dans les régions les plus chaudes de France.

Malgré le choix d'un groupe taxinomique bien documenté, les phytophages, et la sélection de 67 espèces cibles, aucun lien n'a pu être établi entre le gradient de dispersion observé et les paramètres étudiés (taille des insectes, développement larvaire, post embryonnaire et hôte végétale). Il conviendrait de tester d'autres facteurs tels que le niveau de polyphagie des insectes exotiques cibles et de réaliser des analyses statistiques plus conséquentes, notamment par l'utilisation de GLM. Mais les cas d'étude, comme pour *Tuta absoluta* (Meyrick) (Desneux et al. 2010), montrent toute la complexité de mettre en exergue des facteurs globaux aux phénomènes de dispersion des espèces exotiques introduites. La stochasticité peut alors apparaître comme l'un des principaux facteurs dans le succès des invasions biologiques.

Au final, cette grande similarité de la structure, de la typologie, et de l'évolution temporelle des faunes entomologiques exotiques entre la France et l'ensemble du continent européen suggère que les processus d'introduction et d'établissement des insectes exotiques sont globalement comparables à ces deux niveaux. Cependant, la diversité des milieux offerts, incluant des milieux plus chauds autour du Bassin Méditerranéen, pourrait être une des explications que la France comme l'Italie (Roques et al, 2010) aient, en regard de leur taille, une faune exotique proportionnellement plus importante.

REMERCIEMENTS

Je remercie **Alain Roques** et **Sylvie Augustin** (INRA Orléans – URZF) pour avoir supervisé ce travail, pour m'avoir guidé et soutenu dans sa réalisation. L'obtention des nombreuses références bibliographiques, souvent très anciennes et non référencées, n'aurait pas pu se faire sans la contribution de **Franck Rogeon** (INRA Orléans - Documentation). Je remercie également **Christelle Robinet** (INRA Orléans) pour m'avoir communiqué de nombreuses sources de données cartographiques, ainsi qu'**Emmanuelle Dauffy-Richard** (IRSTEA Nogent-sur-Vernisson) pour ses conseils en statistiques.

De nombreux collègues m'ont communiqué leurs publications et données sur les insectes exotiques visés dans cette étude, qu'ils soient ici remerciés : **Rolland Allemand** (†), **Berend Aukema** (Zoölogisch Museum, Netherlands), **János Bodor** (Hungary), **Nicolas Borowiec** (INRA), **Henri Callot**, **Aleksandar Cetkovic** (University of Belgrade – Serbia) **Christian Cocquempot** (INRA), **Armelle Coeur d'Acier** (INRA - CBGP), **Armin Coray** (Natural History Museum – Switzerland), **Bernard Defaut** (ASCETE), **James A. Doyle** (University of California – USA), **Franz Essl** (Umweltbundesamt – Austria), **Jean-François Germain** (INRA), **Christine V. Hawkes** (University of Texas – USA), **Maurice Hullé** (INRA), **Jean-Claude Lecoq**, **Anxo Conde Lago** (Environmental and Ecoprocess Engineering Research Group – Portugal), **Carlos Lopez-Vaamonde** (INRA), **Jon H. Martin** (Natural History Museum London – United Kingdom), **Armand Matocq**, **Laura Meyerson** (University of Rhode Island – USA), **Alain Migeon** (INRA), **Didier Morin**, **Xavier Pineau** (Université d'Orléans), **Paul Piron** (Plant Research International – Netherlands), **Pavel V. Putshkov** (Schmalhausen Institute of Zoology – Ukraine), **Wolfgang Rabitsch** (Environment Agency – Austria), **Philippe Reynaud** (ANSES), **Daniel Sauvard** (INRA), **Gabrijel Seljak** (Head of Department for Plant Protection – Slovenia), **Peter Šima** (Koppert Biological Systems – Slovakia), **Mikael Sörensson** (Lund University, Sweden), **Jean-Claude Streito** (INRA – CBGP), **Marc Tronquet**, **Claire Villemant** (MNHN), **Jan Weslien** (University of Agricultural Sciences – Sweden) et **Claire Weydert** (Ctifl - Centre de Balandran).

REFÉRENCES

Cleveland, W.S. 1979. ROBUST LOCALLY WEIGHTED REGRESSION AND SMOOTHING SCATTERPLOTS. Journal of the American Statistical Association. 74:829-836.

- Denux, O. and P. Zagatti. 2010. Coleoptera families other than Cerambycidae *sensu lato*, Curculionidae *sensu lato*, Chrysomelidae *sensu lato* and Coccinelidae *sensu lato*. Chapter 8.5. In Roques A et al. (Eds) Alien terrestrial arthropods of Europe. BioRisk 4(1), pp 315-406.
- Desneux, N., E. Wajnberg, K.A.G. Wyckhuys, G. Burgio, S. Arpaia, C.A. Narvaez-Vasquez, J. Gonzalez-Cabrera, D.C. Ruescas, E. Tabone, J. Frandon, J. Pizzol, C. Poncet, T. Cabello and A. Urbaneja. 2010. Biological invasion of European tomato crops by *Tuta absoluta*: ecology, geographic expansion and prospects for biological control. Journal of Pest Science. 83:197-215.
- Desprez-Loustau, M.-L. 2009. Alien Fungi of Europe. In Handbook of Alien Species in Europe. Springer Netherlands, pp 15-28.
- EPPO. 2013a. PQR - EPPO database on quarantine pests (available online). <http://www.eppo.int>.
- EPPO. 2013b. PQR - EPPO database on quarantine pests. Species request : *Megaplatypus mutatus* (Chapius). Version 5.0.8855 (2012-08-28).
- EPPO. 2013c. PQR - EPPO database on quarantine pests. Species request : *Tuta absoluta* (Meyrick). Version 5.0.8855 (2012-08-28).
- Essl, F., S. Dullinger, W. Rabitsch, P.E. Hulme, K. Hulber, V. Jarosik, I. Kleinbauer, F. Krausmann, I. Kuhn, W. Nentwig, M. Vila, P. Genovesi, F. Gherardi, M.L. Desprez-Loustau, A. Roques and P. Pysek. 2011. Socioeconomic legacy yields an invasion debt. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 108:203-207.
- Essl, F. and W. Rabitsch. 2002. Neobiota in Österreich. Federal Environment Agency, p 432.
- Fraga, F.B., I. Alencar and M.T. Tavares. 2009. Insect Pests Dissemination by Extruded Starch Packages. Neotropical Entomology. 38:548-549.
- Gargominy, O., S. Terceire, P. Daszkiewicz, C. Régnier, T. Ramage, P. Dupont and P. L. 2012. TAXREF v5.0, référentiel taxonomique pour la France : mise en oeuvre et diffusion. Rapport SPN 2012 – 32. 75 pp.
- Geiter, O., S. Homma and R. Kinzelbach. 2002. Bestandsaufnahme und Bewertung von Neozoen in Deutschland. Untersuchung der Wirkung von Biologie und Genetik ausgewählter Neozoen auf Ökosysteme und Vergleich mit den potentiellen Effekten gentechnisch veränderter Organismen. Berlin: Umweltbundesamt.
- Geiter, O. and R. Kinzelbach. 2002. Bestandsaufnahme und Bewertung von Neozoen in Deutschland. Untersuchung der Wirkung von Biologie und Genetik ausgewählter

- Neozoen auf Ökosysteme und Vergleich mit den potentiellen Effekten gentechnisch veränderter Organismen. Berlin: Umweltbundesamt.
- Gibson, D.J., L.L. Battaglia, J.R. Inczauskis and M. Hacker. 2006. Inventory of Non-Native Species: Final Report Submitted to the USDA Forest Service, Shawnee National Forest Ed. R.P. 1, p 50.
- Guo, Q.F. 2006. Intercontinental biotic invasions: what can we learn from native populations and habitats? *Biological Invasions*. 8:1451-1459.
- Heleno, R.H. 2008. The impact of alien plants on native biota in the Azores : a food web approach. School of Biological Sciences, University of Bristol, England, p 179.
- Huang, D.C., R.A. Haack and R.Z. Zhang. 2011. Does Global Warming Increase Establishment Rates of Invasive Alien Species? A Centurial Time Series Analysis. *Plos One*. 6
- Jiang, H., Q. Fan, J.T. Li, S. Shi, S.P. Li, W.B. Liao and W.S. Shu. 2011. Naturalization of alien plants in China. *Biodiversity and Conservation*. 20:1545-1556.
- Jong, Y.S.D.M. 2012. Fauna Europaea version 2.5. Web Service available online at <http://www.faunaeur.org>
- Jucker, C. and D. Lupi. 2011. Exotic Insects in Italy: An Overview on Their Environmental Impact. *In The Importance of Biological Interactions in the Study of Biodiversity*. Jordi L'Àpez-Pujol (Ed.), pp 51-74.
- Kark, S., W. Solarz, F. Chiron, P. Clergeau and S. Shirley. 2009. Alien Birds, Amphibians and Reptiles of Europe. *In Handbook of Alien Species in Europe*. Springer Netherlands, pp 105-118.
- Kolar, C.S. and D.M. Lodge. 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology & Evolution*. 16:199-204.
- Liebhold, A.M., E.G. Brockerhoff, L.J. Garrett, J.L. Parke and K.O. Britton. 2012. Live plant imports: the major pathway for forest insect and pathogen invasions of the US. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 10:135-143.
- Liebhold, A.M. and P.C. Tobin. 2008. Population ecology of insect invasions and their management. *In Annual Review of Entomology*. Annual Reviews, Palo Alto, pp 387-408.
- Lockwood, J.L., P. Cassey and T. Blackburn. 2005. The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology & Evolution*. 20:223-228.
- Logan, J.A. 2007. Climate change induced invasions by native and exotic pests. General Technical Report - Northern Research Station, USDA Forest Service:8-13.

- Lopez-Vaamonde, C., M. Glavendekić and M. Rosa Paiva. 2010. Invaded habitats. Chapter 4. *BioRisk*. 4:46-50.
- Meyerson, L.A. and H.A. Mooney. 2007. Invasive alien species in an era of globalization. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 5:199-208.
- Montgomery, W.I., M.G. Lundy and N. Reid. 2012. 'Invasional meltdown': evidence for unexpected consequences and cumulative impacts of multispecies invasions. *Biological Invasions*. 14:1111-1125.
- Mouchet, J., T. Giacomini and J. Julvez. 1995. Spreading of disease vectors and pests throughout the world by man. *Cahiers d'Etudes et de Recherches Francophones/Sante*. 5:293-298.
- Novak, S.J. 2007. The role of evolution in the invasion process. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 104:3671-3672.
- Puillandre, N., S. Dupas, O. Dangles, J.L. Zeddam, C. Capdevielle-Dulac, K. Barbin, M. Torres-Leguizamon and J.F. Silvain. 2008. Genetic bottleneck in invasive species: the potato tuber moth adds to the list. *Biological Invasions*. 10:319-333.
- Pyšek, P., S. Bacher, M. Chytrý, V. Jarosik, J. Wild, L. Celesti-Grapow, N. Gasso, M. Kenis, P.W. Lambdon, W. Nentwig, J. Pergl, A. Roques, J. Sadlo, W. Solarz, M. Vila and P.E. Hulme. 2010. Contrasting patterns in the invasions of European terrestrial and freshwater habitats by alien plants, insects and vertebrates. *Global Ecology and Biogeography*. 19:317-331.
- Pyšek, P., P. Lambdon, M. Arianoutsou, I. Kühn, J. Pino and M. Winter. 2009. Alien Vascular Plants of Europe. *In Handbook of Alien Species in Europe*. Springer Netherlands, pp 43-61.
- Pyšek, P., D.M. Richardson, M. Rejmánek, G.L. Webster, M. Williamson and J. Kirschner. 2004. Alien Plants in Checklists and Floras: Towards Better Communication between Taxonomists and Ecologists. *Taxon*. 53:131-143.
- Rabitsch, W. 2010. Pathways and vectors of alien arthropods in Europe. Chapter 3. *BioRisk*. 4:27-43.
- Reemer, M. 2003. Invasieve Arthropoda in Nederland: een eerste inventarisatie, European Invertebrate Survey - Nederland, Leiden. Edn. 63 p.
- Reiter, P. 1998. *Aedes albopictus* and the world trade in used tires, 1988-1995: The shape of things to come? *Journal of the American Mosquito Control Association*. 14:83-94.
- Roques, A. 2010. Taxonomy, time and geographic patterns. Chapter 2. *BioRisk*. 4:11-26.

- Roques, A., M. Kenis, D. Lees, C. Lopez-Vaamonde, W. Rabitsch, J.Y. Rasplus and D.B. Roy. 2010. Special Issue: Alien terrestrial arthropods of Europe. *BIORISK - Biodiversity and Ecosystem Risk Assessment*:1028 pp.
- Roques, A., W. Rabitsch, J.-Y. Rasplus, C. Lopez-Vaamonde, W. Nentwig and M. Kenis. 2009. Alien Terrestrial Invertebrates of Europe. *In Handbook of Alien Species in Europe*. Springer Netherlands, pp 63-79.
- Roy, H.E., J. Bacon, B. Beckmann, C.A. Harrower, M.O. Hill, N.J.B. Isaac, C.D. Preston, B. Rathod, S.L. Rorke, J.H. Marchant, A. Musgrove, D. Noble, J. Sewell, B. Seeley, N. Sweet, L. Adams, J. Bishop, A.R. Jukes, W. K.J. and D. Pearman. 2012. Non-Native Species in Great Britain: establishment, detection and reporting to inform effective decision making, p 110.
- Roy, H.E., D.B. Roy and A. Roques. 2011. Inventory of terrestrial alien arthropod predators and parasites established in Europe. *Biocontrol*. 56:477-504.
- Schulte, G.G., M.A. Elnitsky, J.B. Benoit, D.L. Denlinger and R.E. Lee. 2008. Extremely large aggregations of collembolan eggs on Humble Island, Antarctica: a response to early seasonal warming? *Polar Biology*. 31:889-892.
- Šefrova, H. and Z. Lastuvka. 2005. Catalogue of alien animal species in the Czech Republic. *Acta Univ. Agric. Silvic. Mendel. Brun*. 53 (18):151-170.
- Tobin, P.C., L. Berec and A.M. Liebhold. 2011. Exploiting Allee effects for managing biological invasions. *Ecology Letters*. 14:615-624.
- Tomov, R. 2009. Non-Indigenous Insects and Their Threat To Biodiversity and Economy in Albania, Bulgaria and Republic of Macedonia, Pensoft. Bulgaria, Sofia Edn. 112 p.
- Walther, G.R., A. Roques, P.E. Hulme, M.T. Sykes, P. Pysek, I. Kuhn, M. Zobel, S. Bacher, Z. Botta-Dukat, H. Bugmann, B. Czucz, J. Dauber, T. Hickler, V. Jarosik, M. Kenis, S. Klotz, D. Minchin, M. Moora, W. Nentwig, J. Ott, V.E. Panov, B. Reineking, C. Robinet, V. Semenchenko, W. Solarz, W. Thuiller, M. Vila, K. Vohland and J. Settele. 2009. Alien species in a warmer world: risks and opportunities. *Trends in Ecology & Evolution*. 24:686-693.
- Wittenberg, R., M. Kenis, T. Blick, A. Hanggi, A. Gassmann and E. Weber. 2006. Invasive alien species in Switzerland: an inventory of alien species and their threat to biodiversity and economy in Switzerland. *Invasive alien species in Switzerland: an inventory of alien species and their threat to biodiversity and economy in Switzerland*. Federal Office for the Environment (FOEN). 155 p.

ANNEXES

Annexe A1 : paramètres étudiés pour chaque insecte exotique.

paramètres	description
Ordre	données taxinomique
Famille	données taxinomique
Nom d'espèce	données taxinomique
Fauna_id	données taxinomique (identifiant Fauna Europaea)
Synonyme	données taxinomique
Nom commun	données taxinomique (nom vernaculaire)
Taille	taille de l'insecte adulte
Capacité de vol	insecte ailé, brachyptère ou aptère
Groupe écofonctionnel	phytophage, prédateur, parasite, détritiphage
statut de distribution	exotique ou cryptogénique
Continent d'origine	lieu d'origine
Région d'origine	lieu d'origine
Pays d'origine	lieu d'origine
Native habitat	habitats du lieu d'origine
Alien habitat	habitats colonisés dans l'aire d'introduction
Date d'introduction	première date d'observation de l'espèce dans la zone d'introduction
Lieu d'introduction	lieu de la première observation dans la zone introduite
Territoire colonisé	France, Corse, ou France et Corse
références	liste des références bibliographiques validant la présence de l'espèce en France ou Corse
Statut des populations	espèce établie, espèce au statut incertain, espèce non établie
Niveau de populations	gradient d'abondance : très rare à très courant
Type d'introduction	introduction volontaire ou involontaire
Mode d'introduction	type de transport ayant permis l'introduction : dispersion, transport routier ou aérien, etc.
Vecteurs d'introduction biologique	matériel biologique ayant permis l'introduction de l'espèce : graines, plante d'ornement, etc.
Impact écologique	impact écologique connu sur l'aire d'introduction de l'espèce
Impact économique	impact économique connu sur l'aire d'introduction de l'espèce
References	références bibliographiques confirmant la présence de l'espèce
Commentaire	commentaire supplémentaire sur l'espèce
Contributor	Nom du contributeur de la donnée
Espèce non validée	espèce dont le statut en France ou Corse reste mitigé et ne peut donc être validé. Nécessite la consultation des experts.
Espèce nouvelle	espèce probablement nouvelle pour la France et la Corse mais nécessitant la consultation d'experts pour valider leur présence.

Annexe A2 : variables explicatives utilisées pour étudier la distribution géographique des premières observations des insectes exotiques.

paramètres	niveau de précision des données	description
Nombre d'habitants	département	Données INSEE, moyenne 2000-2012
Fret aérien	commune	Données Commission Européenne Eurostat, moyenne 2002-2011 pour 105 aéroports français
Fret maritime	commune	Données Commission Européenne Eurostat, moyenne 1997-2011 pour 62 ports maritimes français
Fret routier	région	Données Commission Européenne Eurostat, année 2001, nombre de transport/jour attiré dans la région concernée et n'ayant pas leur origine dans cette région
Température	département	Données Météo France, températures annuelles moyennes entre 1951 et 2010
Association entomologique	commune	Données Union de l'Entomologie Française, forum "Le Monde des Insectes" et correctifs

Annexe A3 : nombre d'insectes exotiques par famille taxinomique représentée.

Famille	France continentale	Corse	Famille	France continentale	Corse	Famille	France continentale	Corse
Aphididae	63	15	Tingidae	3	1	Elipsocidae	1	0
Diaspididae	43	19	Adelgidae	2	0	Encyrtidae	1	0
Pseudococcidae	22	6	Anthicidae	2	2	Enderleinellidae	1	0
Coccidae	18	8	Apionidae	2	1	Eirrhinidae	1	0
Curculionidae	18	5	Ceratophyllidae	2	2	Erotylidae	1	1
Formicidae	16	3	Cerylonidae	2	0	Eurytomidae	1	0
Nitidulidae	16	9	Cleridae	2	0	Fanniidae	1	0
Thripidae	16	2	Corylophidae	2	1	Figitidae	1	0
Chrysomelidae	14	5	Crambidae	2	1	Flatidae	1	1
Dermestidae	14	0	Culicidae	2	1	Hoplopleuridae	1	0
Latridiidae	12	3	Endomychidae	2	1	Katiannidae	1	0
Tenebrionidae	12	1	Eulophidae	2	3	Labiduridae	1	0
Torymidae	11	1	Goniodidae	2	0	Lachesillidae	1	0
Staphylinidae	10	1	Gyropidae	2	0	Languriidae	1	0
Psyllidae	9	3	Haematopinae	2	0	Lepidopsocidae	1	0
Pyralidae	9	2	Ichneumonidae	2	0	Lycanidae	1	1
Anobiidae	8	6	Lepismatidae	2	0	Membracidae	1	0
Cryptophagidae	8	2	Margarodidae	2	2	Meroteripidae	1	0
Aleyrodidae	7	4	Menoponidae	2	0	Milichiidae	1	0
Cecidomyiidae	7	3	Miridae	2	2	Muscidae	1	0
Tortricidae	7	0	Mycetophagidae	2	1	Noctuidae	1	1
Cerambycidae	6	1	Phoridae	2	0	Oecophoridae	1	0
Gracillariidae	6	1	Ptiliidae	2	0	Ortheziidae	1	0
Laemophloeidae	6	1	Pulicidae	2	1	Peripsocidae	1	0
Liposcelidae	6	0	Silvanidae	2	0	Phaneropteridae	1	1
Cicadellidae	5	0	Stratiomyidae	2	0	Phlaeothripidae	1	0
Histeridae	5	0	Trichogrammatidae	2	0	Phoenicococcidae	1	1
Philopteridae	5	0	Ulidiidae	2	0	Phylloxeridae	1	0
Pteromalidae	5	0	Acrididae	1	1	Platygasteridae	1	0
Aphelinidae	4	1	Anthribidae	1	0	Ptilodactylidae	1	0
Carabidae	4	1	Arctiidae	1	0	Reduviidae	1	1
Dryophthoridae	4	4	Asterolecaniidae	1	0	Rhaphidophoridae	1	0
Hydrophilidae	4	0	Bethylidae	1	0	Rhinotermitidae	1	0
Lyctidae	4	0	Blaberidae	1	0	Rhizophagidae	1	0
Psyllipsocidae	4	0	Blastobasidae	1	0	Scelionidae	1	0
Tineidae	4	1	Blattellidae	1	0	Signiphoridae	1	0
Trogiidae	4	0	Braconidae	1	1	Siricidae	1	0
Agromyzidae	3	0	Bradyporidae	1	0	Tachinidae	1	0
Anthocoridae	3	0	Braulidae	1	0	Tenthredinidae	1	0
Blattidae	3	1	Bucculatricidae	1	0	Trichodectidae	1	0
Bostrichidae	3	2	Caeciliusidae	1	0	Trimenoponidae	1	0
Drosophilidae	3	1	Calliphoridae	1	0	Triozidae	1	0
Ectopsocidae	3	0	Castniidae	1	0	Vespidae	1	0
Eriococcidae	3	2	Ciidae	1	1	Yponomeutidae	1	1
Gelechiidae	3	1	Clambidae	1	0	Zopheridae	1	0
Lygaeidae	3	1	Coreidae	1	1	Acanthocnemidae	0	1
Menoponidae	3	0	Cynipidae	1	1	Nauphoetidae	0	1
Sphecidae	3	3	Delphacidae	1	0			
Tephritidae	3	1	Dryinidae	1	0			

