



ENJEUX SCIENCES

# LES INVASIONS BIOLOGIQUES MARINES

PHILIPPE GOULLETQUER

éditions  
**Quæ**



# LES INVASIONS BIOLOGIQUES MARINES

PHILIPPE GOULLETQUER

Éditions Quæ

Collection Enjeux sciences

*Désertification et changement climatique, un même combat ?*

Bernard Bonnet, Jean-Luc Chotte, Pierre Hiernaux, Alexandre Ickowicz,  
Maud Loireau, coord.  
2024, 128 p.

*L'acidification des océans*

*Quels effets ? Quelles solutions ?*  
Fabrice Pernet, Frédéric Gazeau  
2024, 124 p.

*L'évolution, question d'actualité ? (nouvelle édition augmentée)*

Guillaume Lecointre, Alain Chaillot  
2023, 136 p.

*Les grands lacs*

*À l'épreuve de l'Anthropocène*

Jean-Marcel Dorioz, Orlane Anneville, Isabelle Domaizon, Chloé Goulon,  
Jean Guillard, Stéphan Jacquet, Bernard Montuelle, Serena Rasconi,  
Viet Tran-Khac, Jean-Philippe Jenny  
2023, 144 p.

**Pour citer cet ouvrage :**

Gouletquer P., 2024. *Les invasions biologiques marines*,  
Versailles, Éditions Quæ, 130 p. DOI : 10.35690/978-2-7592-3985-6

L'édition de cet ouvrage a bénéficié du soutien financier de l'Ifremer  
pour en permettre une diffusion large et ouverte.

Les versions numériques de cet ouvrage sont diffusées  
sous licence CC-by-NC-ND 4.0.



Éditions Quæ  
RD 10  
78026 Versailles Cedex  
www.quae.com / www.quae-open.com

© Éditions Quæ, 2024

ISBN (papier) : 978-2-7592-3984-9 ISBN (PDF) : 978-2-7592-3985-6  
ISBN (ePub) : 978-2-7592-3986-3 ISSN : 2267-3032

# Sommaire

<b>INTRODUCTION. Les espèces invasives terrestres : privilégiées médiatiques ?</b> .....	5
<b>Que sait-on des invasions biologiques ?</b> .....	11
Qu'entend-on par espèce « invasive » ou « envahissante » ? .....	11
Qu'est-ce que le processus d'invasion biologique ? .....	16
Pourquoi se préoccuper des espèces exotiques envahissantes ? .....	19
Quelle est la situation en France hexagonale et en outre-mer ? .....	25
<b>Comment les espèces exotiques marines sont-elles introduites ?</b> .....	31
Perspective historique des introductions d'espèces .....	31
Vecteurs d'introduction actuels .....	35
Voies d'introduction actuelles .....	43
<b>Quels sont les impacts des invasions biologiques ?</b> .....	54
Caractéristiques et modalités d'évaluation des impacts .....	55
Études de cas .....	58
Importance de l'approche et des analyses écosystémiques .....	69
<b>Quelles sont les modalités de gestion ?</b> .....	71
Introductions volontaires .....	72
Introductions non intentionnelles ou accidentelles .....	76
Prévention et dispositifs réglementaires .....	77
Contrôle des voies d'introduction .....	79
Sensibilisation du public aux invasions biologiques .....	81
Une fois l'espèce installée : quelles modalités de contrôle ? .....	82
Quelles modalités pour une éradication réussie ? .....	90
Quelques cas d'éradication .....	91
<b>Quels sont les apports de la recherche et de l'expertise ?</b> .....	96
Évaluer les risques .....	96
Améliorer la détection des espèces exotiques envahissantes .....	100
Évaluer les risques et les impacts après une introduction .....	101
Quels attendus pour la recherche à court et à moyen terme ? .....	106



<b>CONCLUSION. Espèces marines invasives : quelles perspectives d'avenir ?</b> .....	110
<b>Références bibliographiques</b> .....	116



## INTRODUCTION

# Les espèces invasives terrestres : privilégiées médiatiques ?

L'introduction et le développement d'espèces exotiques, conduisant à des invasions biologiques, sont l'une des causes majeures de perte de biodiversité à l'échelle mondiale. Ces espèces exotiques envahissantes (EEE) peuvent, selon les cas, entrer en compétition avec les espèces locales, modifier les conditions environnementales et les services rendus par l'environnement (services écosystémiques), ou bien encore dégrader les activités économiques et la santé humaine. Une étude parue en 2021 dans la revue scientifique *Global Change Ecology* montrait que 14 % et 40 % de la diversité fonctionnelle (habitats et biomasse), respectivement pour les mammifères et les oiseaux, était menacée par les invasions biologiques (Bellard *et al.*, 2021). Juste pour l'Union européenne (UE), les coûts économiques des impacts sont évalués à plus de 138 milliards d'euros (Mds €) pour la période 1960-2020, dont près de 8 Mds € sont parfaitement documentés, avec 10,28 % affectés à leurs coûts de gestion. Et les projections à 2040 montrent une situation dégradée (*a minima* 22 Mds € pour l'UE, dont 2,4 Mds € pour la France) (Henry *et al.*, 2023). Cette problématique est donc devenue une préoccupation majeure pour bon nombre de gestionnaires d'espaces et pour l'élaboration de politiques publiques.

C'est un enjeu porté par toutes les conventions internationales traitant des questions environnementales et de développement. Le phénomène est particulièrement important dans les systèmes insulaires, où l'introduction de chats et de rats, par exemple, est responsable d'extinctions d'espèces endémiques. La disparition à la fin du XVII<sup>e</sup> siècle du drome de Maurice (dodo) (*Raphus cucullatus*), oiseau endémique de l'île Maurice, est à ce titre exemplaire — son extinction est la conséquence directe des activités humaines, victime à la fois des activités de chasse, des modifications des sols par les cultures importées et de la



prédation des œufs par différentes espèces exotiques également importées (rats, chiens, bétail). De nos jours, le kagou huppé (*Rhynochetos jubatus*), une espèce d'oiseau emblématique de Nouvelle-Calédonie unique d'un point de vue phylogénétique, est menacé d'extinction de façon similaire par la prédation du rat. Mais ces changements peuvent également être documentés à l'échelle continentale : le cas des introductions multiples de vers de terre exotiques en Amérique du Nord, dont la biodiversité initiale avait fortement diminué suite à la dernière période glaciaire, est également exemplaire. Le continent nord-américain est colonisé à plus de 97 % de ses surfaces par 70 espèces de vers de terre originaires d'Asie et d'Europe, représentant un quart de cette biodiversité dont le rôle écologique est majeur (Mathieu *et al.*, 2024).

Pour certains écosystèmes, fortement contributeurs en ressources alimentaires, des introductions volontaires se sont révélées catastrophiques. En Afrique, par exemple, la perche du Nil (*Lates niloticus*), un carnassier puissant et très bon nageur, a été introduite en 1954 dans le lac Victoria pour contrer l'effondrement de la population du *Victoria tilapia* (*Oreochromis variabilis*) et du *Singida tilapia* (*O. esculentus*), deux espèces naturellement présentes dans ce lac. Considéré comme le poisson « sauveur » dans un premier temps, contribuant à l'alimentation de plus de 47 millions (M) de personnes dans les trois pays voisins (Ouganda, Tanzanie et Kenya), cette introduction s'est avérée problématique pour l'environnement, avec la disparition de plus de 200 espèces de poissons natifs et un bouleversement de l'ensemble de l'écosystème. Après un pic de production par pêche à près de 380 000 tonnes (1990), les débarquements ont baissé à un peu moins de 200 000 tonnes depuis 2020. À noter que les productions sont complétées par l'exploitation d'une autre espèce introduite à la même époque, le tilapia du Nil (*O. niloticus*).

La France est directement concernée, avec de nombreux exemples dans l'Hexagone comme en outre-mer, et plus de 3 700 espèces exotiques à ce jour dans l'Hexagone (1 459 sp. en moyenne par pays de l'UE) (Henry *et al.*, 2023). Ainsi, l'indicateur de l'Observatoire national de la biodiversité (ONB) révèle qu'un



département français voit s'installer en moyenne 12 EEE par décennie, et ce rythme est croissant. Cette menace est particulièrement forte pour l'outre-mer, qui concentre 74 % des EEE françaises avec des dommages irréversibles sur la faune et la flore locales et endémiques. De plus, 60 % des 100 espèces les plus invasives au monde sont identifiées dans ces territoires d'outre-mer. Parmi celles-ci, l'arbre *Miconia calvescens*, surnommé le « cancer vert » à Tahiti, prolifère à grande vitesse au détriment de la flore locale. Introduit en 1937 comme plante ornementale, il recouvre aujourd'hui les deux tiers de l'île (Meyer, 2023).

De nos jours, la question des invasions biologiques apparaît de plus en plus dans le débat public, dans les grands médias nationaux et régionaux, et en particulier pour quelques cas très emblématiques : le ragondin (*Myocastor coypus*), le vison d'Amérique (*Neovison vison*), la tortue de Floride (*Trachemys scripta elegans*), la tarente de Mauritanie (gecko) (*Tarentola mauritanica*), arrivée dans le Midi au début des années 1980, qui a colonisé petit à petit l'ensemble du littoral et remplace le lézard gris autochtone (*Podarcis muralis*), la grenouille-taureau (*Lithobates catesbeianus*), la perruche à collier (*Psittacula krameri*), la renouée du Japon (*Reynoutria japonica*), les jussies (*Ludwigia* sp.), le mimosa d'hiver (*Acacia dealbata*), le petit nénuphar (*Limnobiium laevigatum*), l'herbe de la pampa (*Cortaderia selleana*), originaire d'Amérique du Sud, les jacinthes d'eau (*Pontederia cordata* et *Eichhornia crassipes*) sont autant d'espèces invasives qui fragilisent l'environnement, l'économie et, dans certains cas, jusqu'à la santé publique. Certaines menacent notre santé en étant porteuses de maladies, comme le moustique tigre (*Aedes albopictus*), vecteur des virus de la dengue et du chikungunya ; allergisantes, comme l'ambrosie (*Ambrosia artemisiifolia* L.) qui provoque conjonctivite, asthme ou urticaire ; ou bien encore toxiques pour l'homme, comme la berce du Caucase (brûlures). Cette problématique concerne la grande majorité des groupes floristiques et faunistiques. Des plantes exotiques comme la griffe de sorcière (*Carpobrotus edulis*), le figuier de Barbarie (*Opuntia ficus-indica*) ou encore l'agave d'Amérique (*Agave americana*) ont tellement proliféré qu'il a fallu en arracher 200 tonnes (de façon coûteuse) dans les calanques de Marseille entre 2017



et 2022 afin de protéger l'astragale (*Astragalus tragacantha*), une plante emblématique de cette localité. Ces chantiers d'arrachage de plantes exotiques, avec appel au grand public, se multiplient dans l'Hexagone. Griffes de sorcière, balsamine de l'Himalaya (*Impatiens glandulifera*), renouée du Japon ont ainsi été déracinées dans la communauté de Lannion-Trégor (Côtes-d'Armor) en 2024 pour préserver la biodiversité du littoral.

Également fortement médiatisés, on peut citer les cas les plus récents : le frelon asiatique (*Vespa velutina*), accompagné dernièrement du frelon oriental (*Vespa orientalis*) arrivé en 2021 (Marseille, 2021), l'écrevisse à pinces bleues (*Fraxionus virilis*) (Yonne, 2021), la fourmi électrique (*Wasmannia auropunctata*) (Toulon, 2022), mais également le moustique tigre. Les écrevisses américaines, et en particulier l'écrevisse rouge de Louisiane (*Procambarus clarkii*), sont responsables de multiples dégradations, à la fois sur la biodiversité (concurrence directe avec de nombreuses espèces animales) et sur les habitats, en raison notamment de leur activité fouisseuse. En 2024, suite aux grandes pluies de début d'été, l'écrevisse de Louisiane, espèce introduite à la fin des années 1970 à des fins commerciales, a envahi plusieurs secteurs de la façade atlantique en débordant sur les routes, les jardins, les parkings, etc. Les densités de population sont telles qu'elles saturent les espaces et recherchent de nouveaux territoires. Robuste et vorace, cette écrevisse, qui a supplanté d'autres écrevisses exotiques, migre de manière exponentielle dans les eaux douces du pays, et déséquilibre au passage l'écosystème en s'attaquant aux œufs d'amphibiens, aux jeunes poissons, ou en creusant des galeries qui dégradent les berges.

Bien que la problématique soit similaire, les invasions biologiques en milieu marin n'attirent pas autant l'attention. Dans un environnement à l'accès plus difficile, ces écosystèmes ont des caractéristiques moins étudiées, ce qui rend moins visibles les EEE marines — qui concernent majoritairement la macrofaune et la macroflore du littoral (supérieures à 1 mm). Quelques cas sont toutefois mis en évidence afin d'informer le public des menaces pesant prioritairement soit sur la santé publique, soit sur les activités humaines, et principalement la pêche. Arrivée dans les années 2000, l'algue brune (*Rugulopteryx okamuræ*),

originnaire du Japon, est aujourd'hui présente sur l'ensemble du parc des Calanques et sur plusieurs secteurs méditerranéens, où elle transforme l'habitat en recouvrant 100 % des rochers, créant ainsi un changement significatif de la faune et de la flore marines (Ruitton *et al.*, 2021). Elle est également arrivée à Gibraltar en 2015 et a colonisé les eaux espagnoles jusqu'aux Canaries et au Pays basque, provoquant des dommages considérables sur la biodiversité et le secteur de la pêche. Comme pour les « marées vertes », sa dégradation forme une « banquette » et, en pourrissant, libère du sulfure d'hydrogène, nocif pour l'homme (García-Gómez *et al.*, 2021a).

Le crabe bleu américain (*Callinectes sapidus*) est également en Méditerranée une espèce fortement inquiétante à la fois pour l'environnement et pour les activités humaines. Quelques espèces de poisson sont par ailleurs relayées dans les médias du fait de leurs impacts significatifs : le poisson-lapin à queue tronquée (*Siganus luridus*) ne doit pas son nom à son apparence, mais à son régime alimentaire. C'est un poisson herbivore très efficace originnaire de l'océan Indien, capable de ravager les fonds marins et de modifier profondément cet environnement. L'invasion des eaux des Caraïbes par les poissons-lions, ou rascasses volantes (*Pterois volitans* et *P. miles*), a affecté tout l'écosystème de cette région, et en particulier la structuration des récifs coralliens, ainsi que les écosystèmes de Méditerranée orientale dès l'arrivée de *P. miles*. Ce dernier fait l'objet d'un intérêt particulier du fait de son expansion vers la Méditerranée occidentale. De façon plus insidieuse car invisible, la prolifération de l'ostréopsis (*Ostreopsis ovata*), une microalgue d'origine tropicale, attire l'attention, car elle est responsable de toxines se dispersant en aérosols *via* les embruns marins. Ces toxines peuvent ainsi contaminer les usagers des plages par inhalation, entraînant des symptômes souvent similaires à un état grippal. La microalgue a déjà provoqué des fermetures de plages et des hospitalisations en Méditerranée et sur la côte Basque ces dernières années. À côté de ces quelques espèces médiatisées, plusieurs centaines d'espèces exotiques sont présentes sur nos côtes de l'Hexagone et en outre-mer depuis plusieurs dizaines d'années, voire des siècles, certaines ayant intégré le patrimoine naturel, d'autres faisant l'objet d'une



exploitation. Toutefois, beaucoup sont arrivées sur nos côtes au cours des dernières décennies (Gouletquer, 2016). Chaque année, de nouveaux signalements pouvant mener ultérieurement à de nouvelles invasions biologiques sont répertoriés, comme l'algue rouge (*Lophocladia lallemandii*) identifiée dans le parc national de Port-Cros en 2021. Plusieurs dizaines occasionnent — ou sont souvent connues pour induire — des impacts significatifs sur l'environnement et/ou sur les activités humaines.

L'objet de cet ouvrage est d'apporter un éclairage sur ces processus d'introductions et d'invasions biologiques marines, tout en précisant les vecteurs et les voies d'introduction, les impacts occasionnés, mais également les modalités de gestion mises en œuvre pour répondre à ce défi. La contribution de la recherche scientifique dans toutes ses composantes est ici essentielle afin d'apporter les résultats les plus probants auprès des gestionnaires et des décideurs publics, sources d'élaboration de nouvelles politiques publiques et de réglementations de portée nationale, européenne et internationale.



# QUE SAIT-ON DES INVASIONS BIOLOGIQUES ?

## QU'ENTEND-ON PAR ESPÈCE « INVASIVE » OU « ENVAHISSANTE » ?

Bien qu'elle ne soit pas encore totalement stabilisée, il est nécessaire de préciser la terminologie utilisée dans le cas des invasions biologiques (Soto *et al.*, 2024 ; Vilizzi *et al.*, 2024). C'est un sujet complexe utilisant une sémantique variée due notamment aux différentes perceptions culturelles des relations « homme-nature ».

On retrouve par exemple différents termes pour les espèces introduites, comme « exotique », « non native », « non indigène », « allochtone », « xénobiotte », souvent utilisés en tant que synonymes et parfois selon les contextes. Ils font référence aux espèces transportées par l'activité humaine de façon intentionnelle ou accidentelle dans une région où elles n'étaient pas présentes naturellement à l'origine (aire native historique de l'espèce). Cela implique une rupture de l'aire de répartition naturelle de l'espèce, par exemple une espèce naturellement présente et décrite initialement dans les Caraïbes, son aire d'origine, que l'on identifierait en mer Méditerranée...

*A contrario*, le changement d'aire de répartition des espèces résultant par exemple du changement climatique, une situation de plus en plus fréquente, ne correspond pas à une introduction, puisqu'il n'y a pas de rupture dans l'aire de répartition. On parlera ici d'espèces néo-natives (Essl *et al.*, 2019).

De façon similaire, il est nécessaire de couper court à tout parallèle avec les questions d'immigration humaine, telles que parfois portées par les sciences sociales dans la mesure où justement les mouvements de populations humaines ne répondent pas à ce critère de rupture d'aire de répartition ; *Homo sapiens* étant présent depuis plusieurs millénaires partout dans le monde, à



l'exception de populations pérennes en Antarctique (Rémy et Beck, 2008 ; Warren, 2021) !

Certaines espèces font l'objet d'une description taxonomique sans qu'on puisse les relier à une aire d'origine naturelle de développement. On parle alors d'espèces cryptogéniques, dont l'origine est inconnue (Carlton, 1996 ; Jaric *et al.*, 2019). Un cas typique correspond à l'inventaire d'espèces présentes, et non décrites auparavant, dans les biosalissures situées sur la coque d'un navire de commerce ayant transité par différents continents avant sa remise en état dans un port européen.

De façon plus complexe, certains groupes d'espèces non distinctes morphologiquement peuvent répondre aux définitions de l'« espèce » par un isolement reproductif, ou à la définition phylogénétique de l'espèce (forte différenciation génétique des lignées du fait d'une divergence ancienne). On peut ainsi trouver un complexe d'espèces natives et exotiques — dénommées « cryptiques » —, ce qui justifie la généralisation des approches génomiques de caractérisation au-delà des seuls critères morphologiques (Jaric *et al.*, 2019).

Parmi ces espèces introduites (non natives/exotiques/non indigènes) qui ont survécu et développé une population naturelle, une fraction peut devenir envahissante/invasive. Ce terme fait référence à un groupe d'espèces exotiques/non natives qui prolifèrent, avec ou sans l'intervention humaine, dans des habitats naturels ou semi-naturels. Ces espèces induisent un changement significatif dans la composition, la structure et les fonctionnalités des écosystèmes, et/ou occasionnent des pertes économiques significatives et/ou ont des effets sur le bien-être humain, la santé publique, et, finalement, induisent des coûts de gestion additionnels. Le terme « invasif » est fort et connote un sentiment d'urgence, de notion de risque et d'impact négatif. Certaines définitions telles que celle du Programme des Nations unies pour l'environnement (UNEP) en 1994 restreignent la caractéristique « invasif/envahissant » aux seules espèces présentant des impacts négatifs aux écosystèmes hôtes. Ce critère d'impact négatif peut toutefois s'avérer subjectif et relatif, car anthropocentré. Même si une grande majorité des impacts sont

considérés comme « négatifs », il est nécessaire de considérer l'ensemble des effets sur la biodiversité et les services écosystémiques produits, « négatifs » comme « positifs » (ex. : services d'approvisionnement) (Kourantidou *et al.*, 2022 ; Tsirintanis *et al.*, 2022). Ainsi, la prolifération de la palourde japonaise (*Ruditapes philippinarum*) a favorisé « positivement » les taux de survie hivernale de l'avifaune marine sur les côtes britanniques par une meilleure disponibilité en proies (Caldow *et al.*, 2007). La création d'habitats par les espèces dites « ingénieurs » peut se révéler « positive » par certains aspects, comme une disponibilité accrue de refuges pour d'autres espèces locales, mais « négative » pour d'autres, considérant l'impact sur l'habitat naturel d'origine, ou bien encore l'accueil favorisé de nouvelles espèces exotiques (ex. : *novel ecosystem*) (Tsirintanis *et al.*, 2022).

Pour ce qui concerne les invasions biologiques marines, nous resterons sur la catégorie des espèces exotiques — non natives — envahissantes (EEE), dans la mesure où les modalités de gestion diffèrent profondément entre les cas issus d'espèces natives ou non natives. À titre d'exemple, les marées vertes fortement médiatisées relèvent de problèmes environnementaux liés à l'eutrophisation des milieux. Ce qui nécessite des mesures de gestion en amont, au niveau des bassins versants, alors que les EEE relèvent de leurs caractéristiques propres de développement dans un nouvel environnement. Du point de vue des modalités de gestion et sur le plan réglementaire, la problématique diffère également profondément. La directive 2008/56/CE du Parlement européen et du Conseil du 17 juin 2008, appelée « directive-cadre Stratégie pour le milieu marin » (DCSMM), identifie bien deux descripteurs distincts, respectivement n° 2 pour ce qui relève des « espèces non indigènes » (ENI) et n° 4 pour ce qui est de l'« eutrophisation » dans le cas des marées vertes. De façon similaire, la réglementation européenne EU n° 1143/2014 est dédiée uniquement à la « prévention et à la gestion de l'introduction et de la propagation des espèces exotiques envahissantes »<sup>1</sup>.

1. <https://eur-lex.europa.eu/legal-content/FR/TXT/PDF/?uri=CELEX:32014R1143>



Plusieurs autres termes sont utilisés afin de préciser les différentes modalités liées aux espèces non natives. Des espèces non natives peuvent être observées ponctuellement (« espèces occasionnelles »). Ces signalements font référence à des taxons (espèces, sous-espèces, race, variété) introduits sans développement de populations pérennes. À titre d'exemple, l'élevage de la crevette impériale (*Penaeus japonicus*) en période estivale dans les marais maritimes de la façade atlantique est source d'échappements et de signalements d'individus en milieu ouvert, sans que des populations sauvages émergent pour autant à ce jour. C'est également le cas du crabe bleu américain sur cette même façade atlantique, ponctuellement observé suite à des déballastages depuis le début du xx<sup>e</sup> siècle (Gouletquer, 2016). Reste à analyser leur devenir face aux modifications résultant du changement climatique !

On cite également des populations de taxons « établis/acclimatés », en référence aux processus suivis par une espèce non native développant une population pérenne suite à son introduction et au succès de sa reproduction. C'est le stade initial qui précède sa « naturalisation », lorsqu'elle est établie de façon pérenne dans son environnement et intégrée à l'écosystème local après plusieurs générations. Par voie de conséquence, une naturalisation (espèce naturalisée) sera réussie lorsqu'elle aura franchi les trois barrières suivantes : déplacement géographique, résistance aux barrières environnementales locales et reproduction régulière dans la durée.

Les populations « férales », quant à elles, font référence à des organismes, ou leurs descendants, issus d'échappements et ayant développé des populations pérennes après reproduction. Plusieurs espèces non natives utilisées en aquaculture au cours du xx<sup>e</sup> siècle ont ainsi développé de telles populations sauvages sur la façade atlantique : la palourde américaine (*Mercenaria mercenaria*), la palourde japonaise, l'huître japonaise (*Magallana gigas*) — anciennement dénommée *Crassostrea gigas* (Gouletquer et Héral, 1997). De nos jours, elles font l'objet de pêcheries professionnelles et récréatives. Détecté en 1971 dans l'étang de Thau et associé aux introductions de *M. gigas*, le wakamé (*Undaria pinnatifida*), macroalgue native d'Asie, a été volontairement introduit en Bretagne en 1983 à des fins d'algoculture. À la suite



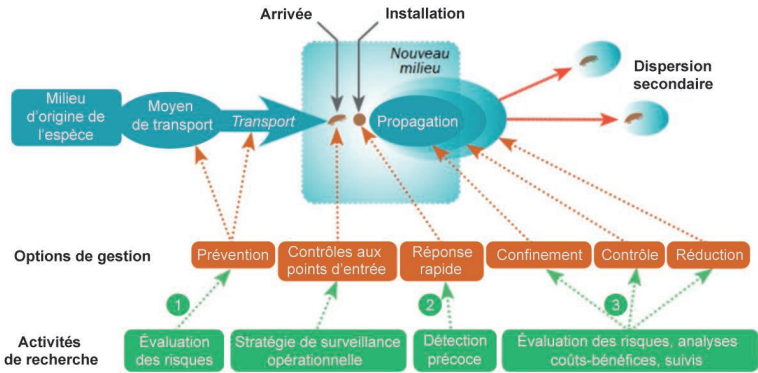
de son échappement de sa zone de culture, cette macroalgue a développé des populations pérennes sur les côtes bretonnes (Voisin *et al.*, 2007). De nos jours, elle est présente des côtes irlandaises, écossaises, hollandaises et jusqu'au sud de l'Espagne à la suite d'activités d'algoculture et d'introductions secondaires (Epstein et Smale, 2017). Des échappements d'élevage d'individus sélectionnés peuvent également s'hybrider avec des individus de populations sauvages, modifiant les caractéristiques génétiques de ces dernières, comme dans le cas du saumon atlantique (*Salmo salar*) (Perriman *et al.*, 2022). Actuellement, ces difficultés ont entraîné une demande d'arrêt de la salmoniculture au Canada en réponse au statut « en danger » des populations sauvages et natives du saumon du Pacifique (*Oncorhynchus keta*).

Un autre cas de figure mérite également d'être précisé. La « translocation » fait référence à l'introduction d'une espèce native d'une aire géographique au sein d'un pays vers une autre aire du même pays où elle est non native. Les différentes façades maritimes de France hexagonale fournissent de tels cas d'étude. À titre d'exemple, la translocation volontaire de naissains de moules de Méditerranée (*Mytilus galloprovincialis*) pour des élevages sur les côtes normandes fut opérée dans les années 1990. Le cas de l'introduction accidentelle de la nasse néritoïde (*Tritia neritea*), un gastéropode, est également exemplaire. L'étude de la structure génétique de ce mollusque, dont l'aire native s'étend de la Méditerranée jusqu'à la côte atlantique marocaine et sud-espagnole, a démontré des translocations vers la côte atlantique française et en Manche *via* des flux de cheptels conchylicoles à partir des années 1970. Depuis, elle entre en compétition avec l'espèce locale, la nasse réticulée (*Nassarius reticulatus*) (Simon-Bouhet *et al.*, 2016 ; Boissin *et al.*, 2020). Ce cas de figure est d'importance en matière de gestion lorsque l'on considère les listes de référence officielles des EEE, mais également des espèces protégées. Elles sont établies à l'échelle nationale par des listes uniques sans distinction des occurrences des différentes façades maritimes. La question est encore plus complexe lorsque l'espèce fait l'objet de mesures de protection, d'un statut « en danger » dans son aire d'origine native.

## QU'EST-CE QUE LE PROCESSUS D'INVASION BIOLOGIQUE ?

L'invasion biologique doit bien être perçue comme un processus permettant de s'affranchir des « barrières » : l'introduction d'individus ou d'éléments reproducteurs (œufs, propagules) permet de franchir une première barrière géographique *via* des vecteurs de médiation humaine directs ou indirects, en dépassant le cadre de l'aire de répartition naturelle de l'espèce (ex. : transport maritime, canal de Suez). La dispersion ultérieure, dite « secondaire », peut être facilitée par des mécanismes et des circonstances comme les changements de l'habitat physique, du régime hydrologique, les caractéristiques physico-chimiques, de connectivité, ainsi que des effets induits sur les populations et les impacts génétiques et écosystémiques.

La **figure 1** précise les différentes phases du processus aboutissant à une invasion biologique ainsi que les options de gestion potentielles. Les différentes démarches et actions de recherche sont également précisées.

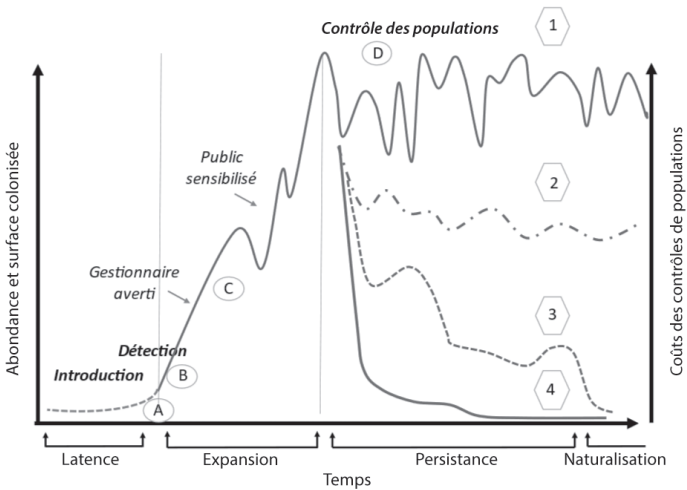


**Figure 1.** Schéma type d'un processus d'invasion biologique (en bleu) et des différentes modalités de sa gestion (en orange) ainsi que les activités de recherche en réponse (en vert) (Olenin *et al.*, 2011, avec la permission d'Elsevier).

Un exemple théorique mais réaliste peut illustrer le propos : un navire de commerce embarque sa cargaison dans le port de Baltimore (États-Unis) et stabilise sa flottaison en ballastant avec

l'eau de mer du port. De fait, il embarque simultanément de nombreuses espèces présentes localement. Il traverse l'Atlantique et arrive au Havre, où il va décharger son fret et changer ses ballasts (Arrivée). Les espèces sont relâchées dans le port, où seule une fraction va survivre aux nouvelles conditions environnementales. En l'absence de contrôles naturels dans ce nouvel environnement, par prédation, parasitisme ou bien encore par maladies, une faible fraction va non seulement survivre, mais se reproduire en développant une population locale (Installation) et, le cas échéant, devenir envahissante (Propagation). Un autre bateau va ultérieurement contribuer à la dispersion de ces espèces exotiques vers une autre destination par les mêmes processus (Dispersion secondaire), où elles fragiliseront l'écosystème et la biodiversité locale du fait de leur prolifération. En matière de gestion, le traitement des eaux de ballast à bord permet de limiter l'introduction initiale (Prévention). À défaut, un réseau de surveillance opérationnel (Contrôle) organisé au niveau du port peut rapidement détecter de nouvelles espèces connues pour être invasives et initier un plan d'action (Réponse rapide) tant que la population d'EEE reste limitée en nombre et en surface. Au-delà, des actions de confinement plus larges (ex. : fermeture d'écluses pour isoler un bassin) restent encore possibles. À défaut, les options de gestion se réduisent et ne portent plus que sur des options de limitation de développement de populations (Réduction, plan de gestion annuel de destructions). Pour les activités de recherche, les priorités portent sur la compréhension des processus de contrôle des vecteurs d'introduction, par exemple définir des protocoles et des normes de traitement d'eaux de ballast et évaluer les risques afin de prioriser les espèces à cibler. Les stratégies de surveillance opérationnelle (ex. : protocoles, identification, effort d'échantillonnage, priorisation des sites/points d'introduction, nouvelles technologies d'ADN environnemental) et de réponse rapide (protocoles de traitement/stratégies d'éradication) sont autant d'éléments scientifiques portés à la connaissance des gestionnaires pour faciliter la prise de décision et contribuer à l'élaboration de politiques publiques (Olenin *et al.*, 2009 ; 2011).

Différents cas de figure peuvent se présenter selon les espèces et les environnements concernés. En particulier, le temps nécessaire à chaque phase peut être très variable (**figure 2**). À titre d'exemple, la phase de latence une fois l'espèce introduite peut être très courte ou prendre plusieurs années, voire des décennies. Le cas du bigorneau perceur japonais (*Ocenebrellus inornatus*), prédateur de coquillages d'élevage, est d'intérêt : les analyses génétiques ont associé la présence de cette espèce asiatique à l'introduction massive de l'huître creuse japonaise au début des années 1970, bien qu'il n'ait été identifié qu'en 1994 sur l'île de Ré (Pigeot *et al.*, 2000 ; Martel *et al.*, 2004a). Le réchauffement du milieu marin à cette époque a facilité son explosion démographique, avec des impacts conséquents sur la mortalité des huîtres des parcs ostréicoles. La phase d'expansion le long de la côte atlantique fut facilitée par les transferts ostréicoles entre bassins de production (Martel *et al.*, 2004b). Par ailleurs,



**Figure 2.** Dynamique temporelle d'une invasion biologique : différents types d'invasion biologique et modalités potentielles de gestion.

(A) Éradication simple, (B) éradication encore possible, (C) éradication difficile à impossible, (D) uniquement des options de gestion. (1 à 4) Différents cas de figure : du caractère invasif persistant dans le temps (1) à (4) un caractère invasif pérenne de l'espèce, caractérisé par un effondrement rapide suivi d'une insertion dans le patrimoine naturel.

certaines espèces comme la crépidule américaine (*Crepidula fornicata*) présentent toujours un caractère invasif un siècle après leur introduction, avec toutefois quelques régressions de populations localisées géographiquement. *A contrario*, d'autres espèces « s'intègrent » au patrimoine naturel ou régressent/disparaissent après une phase de prolifération massive. C'est le cas de la caulerpe taxifoliée (*Caulerpa taxifolia*) en mer Méditerranée, algue qui a fortement régressé depuis son introduction accidentelle en 1984, suivie par une invasion spectaculaire jusqu'en 2007, date à laquelle une forte régression encore non expliquée est observée. À noter que deux autres espèces de caulerpe, *C. taxifolia* var. *distichophylla* et la caulerpe cylindracée (*C. cylindracea*), toutes deux d'origine australienne et au caractère invasif, ont également fait leur apparition en Méditerranée (Piazzi *et al.*, 2005 ; Picciotto *et al.*, 2016). Entre ces deux extrêmes, des scénarios intermédiaires peuvent se réaliser, ce qui complexifie la tâche des gestionnaires dans la prise de décision et la mise en œuvre de modalités de gestion.

## POURQUOI SE PRÉOCCUPER DES ESPÈCES EXOTIQUES ENVAHISSANTES ?

La Conférence des Nations unies sur l'environnement et le développement, plus connue sous le nom de Sommet de Rio, a adopté en 1992 une déclaration qui a fait progresser le concept des droits et des responsabilités des pays dans le domaine de l'environnement. Depuis ce Sommet, les initiatives internationales se sont multipliées pour encourager les pays à s'engager afin d'apporter des solutions aux grandes questions environnementales qui touchent le monde. Trois conventions « sœurs », et intrinsèquement liées, ont été adoptées à la suite : la Convention-cadre des Nations unies sur les changements climatiques (CCNUCC), la Convention sur la diversité biologique (CDB) et la Convention sur la lutte contre la désertification (CLD). La coordination a été renforcée par la mise en place d'un groupe de liaison qui intègre également la Convention de Ramsar sur les zones humides (1971), afin de développer des synergies dans leurs activités sur les questions d'intérêt mutuel. Des panels d'experts scientifiques



font état des dernières avancées et connaissances dans le ou les domaines concernés. Fondamentale pour alerter les décideurs et la société civile, cette production scientifique est indispensable aux négociations internationales. C'est le cas du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC) pour le climat, et de la Plateforme intergouvernementale scientifique et politique sur la biodiversité et les services écosystémiques (IPBES) pour la biodiversité. Les deux crises en cours que sont l'urgence climatique et l'érosion de la biodiversité expliquent les besoins de transition énergétique et de changements transformateurs pour cette dernière. Des initiatives ponctuelles — à l'échelle mondiale, comme l'Évaluation des écosystèmes pour le millénaire (Millennium Ecosystem Assessment, MEA, 2005) — ont eu pour objectif de mesurer les impacts des transformations subies par les écosystèmes, sur lesquels reposent notre survie et notre bien-être. Le MEA a réuni régulièrement pendant cinq ans plus de 1 500 experts afin d'identifier les principales pressions, de proposer un cadre conceptuel et de formuler des scénarios prospectifs pour alimenter les prises de décision et le développement des plans d'action nationaux (**figure 3a**). Ultérieurement, ce cadre conceptuel fut traduit d'un point de vue opérationnel à l'échelle européenne par le projet d'évaluation de cartographie des services écosystémiques MAES (Maes, 2020), puis par le cadre conceptuel de l'IPBES à l'échelle mondiale (**figure 3b**). Le projet MAES est à l'origine du programme français Évaluation française des écosystèmes et des services écosystémiques (Efese), qui a notamment produit en 2018 l'évaluation des milieux marins et littoraux.

Au-delà du fait que la biodiversité est le socle des biens et services apportés par la nature, le MEA a identifié les causes majeures de perturbation de l'environnement que sont la disparition et la dégradation des milieux naturels, la surexploitation des ressources naturelles, l'introduction d'espèces exotiques et le changement global, dont climatique.

Toutes ces pressions se déclinent également à l'échelle du milieu marin. Les écosystèmes marins sont principalement fragilisés par les activités humaines *via* l'introduction d'espèces exotiques, responsables d'invasions biologiques, la surexploitation des

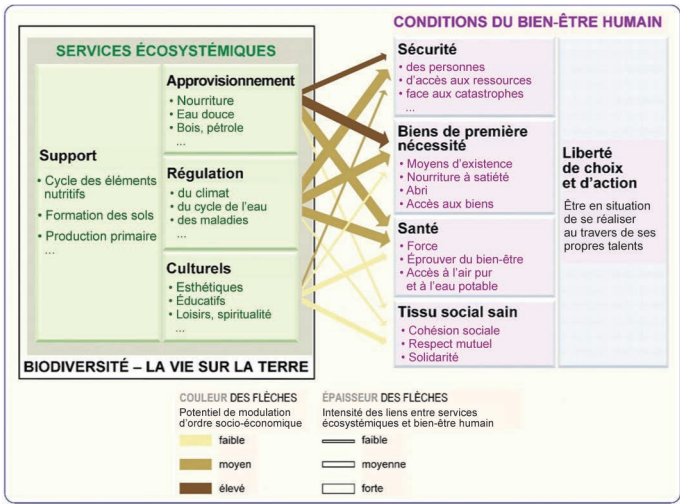


Figure 3a. Cadre conceptuel du MEA (2005) précisant les services rendus par la nature interagissant avec le bien-être humain (intensité des interactions et capacité de modulation/gestion) (Évaluation des Écosystèmes pour le Millénaire, 2005).

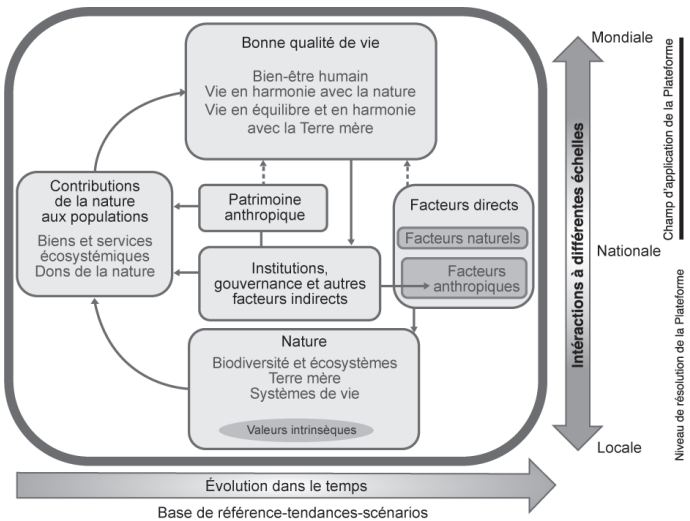


Figure 3b. Cadre conceptuel de l'IPBES (Diaz et al., 2015 ; IPBES, 2023).



ressources (ex. : halieutique), les questions de pollutions comme les plastiques et les molécules associées, l'eutrophisation qui résulte d'un enrichissement du milieu (ex. : marées vertes), l'altération des habitats (ex. : érosion du littoral) et le dérèglement climatique, qui agit en tant que tel mais également en synergie avec les précédents. Les pertes de zones humides et la régression des mangroves, l'érosion du littoral, la raréfaction des coraux affectés par les vagues de chaleur et l'acidification, les pollutions (plastiques), les problèmes de surpêche et de pêcheries illégales et non déclarées, les changements d'aires de répartition des espèces du fait du changement climatique, la tropicalisation de la mer Méditerranée sont autant de révélateurs de ces pressions.

La nature de ces pressions est également confirmée par les résultats de la CDB, qui identifie les invasions biologiques comme la seconde cause en importance de l'érosion de la biodiversité, et par l'évaluation globale réalisée par l'IPBES (2019). De fait, tous les enjeux en matière de stratégie internationale, régionale (UE) et nationale visent à une reconquête de la biodiversité par une réduction des pressions s'exerçant sur elle. Ces enjeux se traduisent par des stratégies européennes et nationales et par des directives et règlements UE (ex. : DCSMM, règlement de 2014) ainsi que par le récent règlement européen sur la restauration de la nature<sup>2</sup>, qui représente un engagement à l'application du Cadre mondial de la biodiversité adopté lors de la Conférence des Parties (COP 15) à Montréal (CDB, 2022). Par cet accord, la communauté internationale s'est dotée de l'objectif ambitieux de réduire de 50 % le taux d'introduction d'EEE d'ici 2030. De fait, ces orientations se déclinent en stratégies et en plans d'action à l'échelle nationale.

La question des invasions biologiques est ici d'importance, facteur direct de pertes de biodiversité à l'échelle mondiale, comme l'a identifié la CDB dès 2002. Ceci est particulièrement vrai au niveau des îles océaniques, où elles sont considérées comme la toute première explication des extinctions d'espèces et de la

---

2. <https://eur-lex.europa.eu/legal-content/FR/TXT/HTML/?uri=CELEX:52022PC0304>



transformation des écosystèmes. Plusieurs d'entre elles peuvent nuire à la santé humaine et, par définition, toutes ont des incidences soit économiques, soit environnementales.

Par voie de conséquence, les introductions d'espèces constituent l'un des problèmes écologiques majeurs de notre siècle. Ce phénomène est d'autant plus préoccupant que, en l'état de nos technologies et de nos connaissances actuelles, il est presque toujours irréversible en milieu marin. Cette problématique risque de s'aggraver dans le futur, considérant l'augmentation des flux commerciaux et humains à l'échelle internationale. De plus, c'est une menace souvent peu visible, mais bien réelle, souvent mal comprise et sous-traitée.

Par ailleurs, le public n'a pas nécessairement une juste perception de l'historique de la présence des espèces exotiques dans son environnement naturel : certaines espèces exotiques peuvent être perçues de nos jours comme partie intégrante du patrimoine naturel de nos côtes. Mais quel pêcheur de coquillages comme la mye des sables (*Mya arenaria*) ou l'huître japonaise sur les côtes bretonnes se doute que ces espèces ne sont pas originaires de nos côtes, bien qu'il les ait vues depuis sa plus tendre enfance ? Connus en gestion des pêches comme le syndrome de « ligne de base flottante » (*shifting baseline information*), l'état des stocks et la composition spécifique sont évalués sur une base actuelle, sans considération de l'amplitude des changements historiques, et de fait la sous-estimant. Il en va de même pour les espèces exotiques.

Si l'introduction d'espèces exotiques par les activités humaines est un phénomène qui se déroule depuis des centaines d'années, si ce n'est des millénaires, ce processus a montré une intensité croissante depuis plusieurs décennies. Les taux annuels d'introductions et le nombre d'espèces établies ont augmenté pour la plupart des groupes taxonomiques et sur tous les continents, tout particulièrement au cours des cinquante dernières années. La prise de conscience que les invasions biologiques constituent une des composantes essentielles du changement global s'est accrue récemment à l'échelle mondiale. Cette pression n'est donc considérée que depuis peu comme un élément déterminant dans



les changements subis par le milieu marin et dans les services qu'il produit.

Peu de recensements officiels existent à l'échelle mondiale. Coordonnée par l'Union internationale pour la conservation de la nature (UICN), la base de données mondiale sur les espèces envahissantes (GISD) documente plus de 1 000 espèces marines invasives de façon détaillée. Récemment, l'IPBES a identifié plus de 37 000 espèces exotiques introduites à l'échelle mondiale, tous écosystèmes confondus (terrestre, aquatique et marin), dont 3 500 sont particulièrement invasives et responsables de plus de 60 % des extinctions récentes de populations d'espèces locales (IPBES, 2023). Cette dernière analyse, préparée par 86 experts internationaux spécialistes du domaine et issus de 49 pays, s'appuie sur le recensement de 13 000 études de référence synthétisées pendant quatre ans. Les conséquences économiques liées aux EEE étaient estimées en 2021 à au moins 1 288 Mds \$ de façon cumulée depuis 1970. Les coûts quadruplent chaque décennie depuis 1970. Les dépenses investies pour éviter ou contrôler préventivement ces invasions biologiques représentent seulement 1 % à 10 % de ces coûts (Leroy *et al.*, 2022, InvaCost<sup>3</sup>).

Au niveau des écosystèmes européens, plus de 14 000 espèces exotiques sont identifiées, tous milieux confondus, dont 1 000 considérées avec un fort impact du fait de leur caractère invasif. Vu le nombre, des priorités de gestion sont nécessaires. Les projections ne sont par ailleurs pas encourageantes, puisque l'Europe serait la plus touchée d'ici à 2050 en raison des effets du changement climatique (Biodiversa, 2017).

Les effets néfastes et les nuisances résultant de ces introductions d'espèces peuvent apparaître longtemps après leur première introduction. Cependant, différents cas de figure sont observés : une régression, voire une disparition naturelle et progressive de l'EEE, sa naturalisation en s'intégrant dans l'écosystème local ou, *a contrario*, une persistance de son caractère invasif même après plusieurs décennies. Souvent, ces espèces s'installent

---

3. <https://invacost.fr/>

durablement dans les écosystèmes en modifiant la structuration et le fonctionnement de l'environnement local.

Cette nécessaire prise en compte accrue de la problématique des invasions biologiques marines doit s'inscrire dans le contexte international actuel, marqué par les objectifs de développement durable des Nations unies, dont l'objectif n° 14 est dédié au milieu marin, mais également dans le cadre de la Décennie de l'océan, dont la déclaration de Barcelone de 2024 définit les priorités futures en matière de production de connaissances et de sciences océaniques. Cela comporte notamment la coconception et la cofourniture de sciences et de connaissances pour, dans un premier temps, comprendre la distribution mondiale, la santé humaine, les impacts de la pollution marine sur les écosystèmes, puis renforcer la production alimentaire aquatique durable et enfin encourager les projets d'économie océanique durables et résistants au changement climatique. Des actions internationales sont actuellement initiées, avec notamment le Partenariat pour l'observation de l'océan global (POGO), dont la mise en œuvre d'un Réseau d'observation biomoléculaire des océans (OBON) devrait bénéficier à l'amélioration des connaissances sur les espèces exotiques et invasives.

## QUELLE EST LA SITUATION EN FRANCE HEXAGONALE ET EN OUTRE-MER ?

À la différence de plusieurs pays, la France ne dispose pas d'un réseau opérationnel tel que présenté en **figure 1**, permettant une détection rapide des espèces exotiques et, par là même, la possibilité de plans d'action correctifs. La situation actuelle est fondée principalement sur les observations de scientifiques opérant des projets de recherche et/ou des inventaires faunistiques et floristiques dans certains secteurs géographiques. Des événements particuliers tels que l'introduction volontaire massive de l'huître japonaise dans les années 1970 ont fait l'objet d'analyses détaillées de la faune/flore exotique associée (Gruet *et al.*, 1976). Des groupes de travail à l'échelle internationale tels que celui du CIEM-ITMO (Conseil international pour l'exploration



de la mer-Introductions and Transfers of Marine Organisms) répertorient annuellement les cas d'introduction par pays dans l'Atlantique Nord. Les observations ont été progressivement compilées pour aboutir à un inventaire sur les façades de l'Hexagone. Il en découle une sous-estimation des espèces exotiques identifiées. La situation tend à s'améliorer avec la mise en œuvre de textes réglementaires internationaux, et en particulier avec la DCSMM, qui vise à rétablir un « bon état écologique » des eaux européennes, et pour lequel l'un des descripteurs est directement dédié aux « espèces non indigènes » (description n° 2). Une animation à l'échelle nationale a été initiée ces dernières années afin d'améliorer la coordination scientifique (Massé *et al.*, 2023). La réglementation européenne EU de 2014 renforce les besoins en matière de suivis, d'analyses de risques des espèces exotiques à des fins de rapportage à l'échelle européenne et d'amélioration de l'environnement marin. Des sites à « risque élevé » commencent ainsi à faire l'objet d'une surveillance spécifique.

À défaut d'un strict dispositif de surveillance pour le milieu marin, il est important de souligner les efforts en matière de sciences participatives portés par des associations afin d'identifier et d'inventorier les espèces exotiques, principalement de macrofaune et de macroflore, ainsi que les initiatives des collectivités régionales. Sans être exhaustif dans ce domaine, on peut citer à titre d'exemple l'Observatoire de l'environnement en Bretagne (OEB), l'Office de l'environnement en Corse (OEC), des réseaux d'observations dédiés associatifs en Normandie incluant un suivi des ports, les réseaux en Corse et en Occitanie (Sentinelles de la mer Occitanie). Une animation nationale de six « réseaux Alien » régionaux est en cours de construction en 2024 (OFB, 2024). L'Inventaire national du patrimoine naturel (INPN<sup>4</sup>) est la plateforme de référence sur l'état et la conservation de biodiversité et de géodiversité française (Hexagone et outre-mer), tous écosystèmes confondus. C'est un site où l'on retrouve notamment des informations sur les EEE ainsi que les observations des six « réseaux Alien ».

---

4. <https://inpn.mnhn.fr>

Bien que la biodiversité nationale soit majoritairement située en outre-mer, les connaissances sur les EEE marines y sont très déficitaires, avec des inventaires très partiels. Le travail effectué par les associations environnementalistes, les organismes de recherche et les collectivités est d'importance. Un premier état des lieux sur les invasions biologiques marines dans les collectivités françaises d'outre-mer a été réalisé par un groupe de travail coordonné par le Comité français de l'UICN (2019). L'analyse souligne la menace croissante liée aux EEE et recense à cette date 59 espèces exotiques et 32 cryptogéniques pour les 13 collectivités françaises — les ascidies étant les plus représentées (22). Parmi ces espèces, les poissons-lions et la phanérogame halophile stipulée (*Halophila stipulacea*) sont invasifs aux Antilles, tout comme l'algue verte *Ulva ohnoi* en Nouvelle-Calédonie, l'étoile de mer acanthaster pourpre (*Acanthaster planci*) en Polynésie française et en Nouvelle-Calédonie, et le crabe vert européen (*Carcinus maenas*) — qui figure sur la liste des 100 espèces parmi les plus envahissantes au monde — à Saint-Pierre-et-Miquelon. Le rapport identifie par ailleurs les espèces exotiques à risque dans les pays limitrophes de ces collectivités, dont les échanges commerciaux sont réguliers, ce qui permet d'anticiper de futures arrivées.

L'analyse la plus récente à l'échelle de l'Hexagone résulte de la coordination d'un groupe de chercheurs impliqués sur cette thématique (Massé *et al.*, 2023). Cette étude a permis une mise à jour de l'état des lieux en France hexagonale des origines et des vecteurs d'introduction des espèces exotiques marines d'un point de vue taxonomique. Elle ne porte que sur les espèces pluricellulaires — excluant de fait les protistes responsables de maladies parasitaires de type *Bonamia ostreae*, originaire d'Amérique du Nord et responsable de la maladie bonamiose qui a causé l'effondrement de la production ostréicole de l'huître plate (*Ostrea edulis*) dans les années 1980, et les *Haplosporidium* de même origine (*H. nelsoni* et *H. costale*) qui infectent les huîtres creuses japonaises. Ces parasites sont identifiés notamment par l'Organisation mondiale de la santé animale (anciennement

Office international des épizooties, OIE<sup>5</sup>) comme maladies émergentes et, pour certaines, à déclaration obligatoire pour les pays membres. De façon similaire, les espèces phytoplanctoniques ne sont pas répertoriées dans cette synthèse, principalement du fait des incertitudes sur les aires géographiques d'origine à très large répartition. Certaines sont toutefois bien connues pour leur caractère exotique, comme l'ostréopsis, déjà identifiée il y a quelques années notamment sur la façade méditerranéenne, pouvant causer des problèmes de santé publique du fait de sa capacité à synthétiser les ovatoxines, des toxines analogues à la palytoxine (Lassus *et al.*, 2016).

Pour ces différentes raisons, la situation actuelle dans la zone économique exclusive française (ZEE) est clairement sous-estimée.

Néanmoins, pour ce qui relève du littoral de l'Hexagone, plus de 342 espèces exotiques introduites depuis le XII<sup>e</sup> siècle jusqu'à septembre 2022 ont été identifiées. Des inventaires spécifiques précis sont réalisés depuis le XIX<sup>e</sup> siècle, ce qui donne un fort taux de confiance dans la description du caractère exotique des espèces listées. La majorité (117) proviennent du Pacifique Nord tempéré, et 42 sont cryptogéniques. Depuis septembre 2022, une douzaine de cas supplémentaires d'introduction sont signalés, soit pour de nouvelles espèces, soit pour leur extension à plusieurs façades maritimes. La grande majorité (68 %) a été introduite accidentellement *via* les bioassures des coques de bateau (37 %), les ballasts (29 %), mais aussi en association avec des transports d'animaux. Un tiers résulte de multiples introductions ; à titre d'exemple, jusqu'à quatre voies et vecteurs d'introduction sont listés pour l'algue brune filamenteuse *Chrysonephos lewisii*. Une accélération significative est notée à partir des années 1970 en corrélation avec l'augmentation des activités humaines et le processus de mondialisation. On peut également penser que l'augmentation des signalements au cours des deux dernières décennies tient aussi à la sensibilisation accrue aux impacts des invasions biologiques, et au changement de paradigme qui en

---

5. <https://www.report2019oie.fr/fr/>

découle, avec notamment une réglementation renforcée et des projets de recherche dédiés plus nombreux.

Dans cet inventaire hexagonal, les arthropodes sont les plus représentés avec 69 espèces, les algues rouges avec 67 espèces, suivies des mollusques (44 espèces), des chordés (43 espèces) et des annélides (vers marins) (38 espèces). La majorité de la diversité des phylums marins est représentée, à l'exception des échinodermes (ex. : oursins, étoiles de mer), sans qu'une raison particulière puisse l'expliquer. À noter que certains phylums font l'objet d'un plus grand nombre d'études scientifiques en raison du nombre plus important de spécialistes les étudiant, ce qui représente un biais potentiel dans le bilan final. La diminution de la communauté de scientifiques taxonomistes fait que certains phylums deviennent « orphelins » avec peu d'expertise scientifique associée, un paradoxe au moment où les besoins de connaissances en matière de biodiversité sont au plus haut niveau de l'agenda international. C'est d'ailleurs ce que la CDB appelle le « handicap taxonomique » (Faugère et Mauz-Arpin, 2013). Autre caractéristique notable, on retrouve plusieurs espèces marines identifiées parmi les 100 les plus invasives à l'échelle mondiale (*100 worst invasive species*<sup>6</sup>), comme la spartine d'Angleterre (*Spartina anglica*), la caulerpe taxifoliée et le wakamé, le crabe chinois (*Eriocheir sinensis*) et le cténophore américain (*Mnemiopsis leidyi*), pélagique (en outre-mer, on retrouve dans cette même liste le crabe vert européen) (GISD, 2024).

Certaines espèces présentent un caractère particulièrement invasif, comme les caulerpes (*Caulerpa* sp.), la sargasse japonaise (*Sargassum muticum*), le wakamé, le crabe bleu américain, les asiatiques crabe sanguin (*Hemigrapsus sanguineus*) et crabe à pinceaux (*H. takanoi*), le crabe plat des oursins (*Percnon gibbesi*), d'Amérique du Nord, la crépidule américaine, également d'Amérique du Nord, et l'huître japonaise. À titre d'exemple, une algue exotique peut recouvrir un espace limitant la pénétration de la lumière nécessaire au développement des espèces natives. Par ailleurs, plusieurs espèces présentent un risque invasif compte

6. <https://www.iucngisd.org/gisd/pdf/100English.pdf>



tenu des connaissances déjà acquises sur celles-ci à l'échelle internationale avec des processus invasifs en cours de développement (ex. : algue brune *Rugulopteryx okamurae*).

Bien que les façades de l'Hexagone soient découpées en écorégions distinctes, près du tiers de l'inventaire est présent sur les trois façades, et 42 % sur deux écorégions. Ceci représente potentiellement des cas d'introductions multiples par espèce et/ou des introductions secondaires à partir d'un site initial. La façade méditerranéenne affiche le plus de cas d'introductions d'espèces exotiques (240) : les eaux chaudes, la tropicalisation en cours de la mer Méditerranée et les multiples voies maritimes, du fait notamment du canal de Suez, facilitent ces cas d'introduction. Depuis 2005, le programme européen Daisie a analysé la situation européenne et démontré qu'une espèce exotique était introduite toutes les six semaines en mer Méditerranée, là où deux ans et demi étaient nécessaires avant 2005 pour les écosystèmes de l'Atlantique Nord (Irlande)<sup>7</sup>. Une base de données européenne met également à disposition ces informations (EASIN)<sup>8</sup> (JRC, 2024).

---

7. <https://www.gbif.org/fr/dataset/39f36f10-559b-427f-8c86-2d28afff68ca> ; <http://www.europe-aliens.org/>

8. <https://casin.jrc.ec.europa.eu/casin>





# COMMENT LES ESPÈCES EXOTIQUES MARINES SONT-ELLES INTRODUITES ?

## PERSPECTIVE HISTORIQUE DES INTRODUCTIONS D'ESPÈCES

À travers l'histoire, le transport maritime a joué un rôle fondamental pour les déplacements des humains et des biens. On connaît peu de chose sur les transferts d'espèces associés aux premiers voyages transocéaniques, notamment *via* les biosalisures des coques de bateaux, les xylophages présents dans leurs bois et les ballasts nécessaires à la stabilité des bateaux. Quelques cas sont rétrospectivement identifiés grâce aux analyses génétiques comparatives de populations. Le cas de l'huître portugaise (*Magallana angulata*) est emblématique : exploitée commercialement en conchyliculture depuis le XIX<sup>e</sup> siècle en Europe, les analyses génétiques ont permis d'identifier son origine dans les eaux du Pacifique Nord-Ouest (Taiwan) et d'associer sa présence en Europe aux grands voyages et aux explorations maritimes réalisés par les Portugais entre le début du XV<sup>e</sup> siècle et le milieu du XVI<sup>e</sup> siècle (Huvet *et al.*, 2000). Le cas de la mye des sables est également considéré comme une ancienne invasion en Europe associée aux déplacements des Vikings du XI<sup>e</sup> au XIV<sup>e</sup> siècle entre l'Amérique du Nord et l'Europe (Essink et Oost, 2019). De façon similaire, des espèces de moules de l'hémisphère nord *Mytilus* spp. ont été introduites en Amérique du Sud dès les années 1500 par les bateaux des explorateurs européens (Carlton, 1999 ; Ojaveer *et al.*, 2018).

De fait, ces transferts et ces invasions biologiques ont commencé depuis bien longtemps, des siècles avant que les biologistes ne se penchent sur les inventaires faunistiques et floristiques documentant la biogéographie des espèces. Il a d'ailleurs été démontré



que cette pratique du ballastage-déballastage (lestage-délestage) des bateaux était déjà effective dès l'âge du bronze.

Dès les années 1950, les scientifiques identifient rétrospectivement la faune terrestre et aquatique échangée entre l'Europe et l'Amérique du Nord (Lindroth, 1957). En 1958, Charles Elton publie l'ouvrage intitulé *Écologie des invasions par les animaux et les plantes*. Lindroth (1957) identifiait déjà le territoire de Terre-Neuve comme la zone la plus importante en matière d'introductions accidentelles d'espèces européennes en Amérique du Nord. D'un point de vue historique, les Vikings ont atteint ce territoire dès l'an 1000, avec des établissements permanents pendant quelques années. En 1497, John Cabot redécouvre l'île de Terre-Neuve, qui deviendra pour les siècles à venir une source de commerce, avec des installations pérennes en lien prioritaire avec le sud-ouest de l'Angleterre.

À partir du xv<sup>e</sup> siècle, les navigations intercontinentales se développent. La taille et la résistance des navires s'améliorent, et un « aller-retour » Lorient-les Indes ne dure plus que 18 à 24 mois. Mais le nombre d'espèces transférées d'un continent à l'autre, potentiellement invasives, s'est accéléré considérablement depuis la fin du xix<sup>e</sup> siècle, en lien avec l'évolution de l'architecture navale et le développement des transports intercontinentaux.

En parallèle, les ressources halieutiques font déjà l'objet au Moyen Âge d'une exploitation intense par les bateaux de pêche, notamment français et espagnols. Ces pêcheries nécessitaient des havres et un accès à terre par des ports très fréquentés en période estivale, mais inhabités en période hivernale. Les premiers établissements permanents à terre commencent dans les années 1600, et vers 1670 pour l'archipel de Saint-Pierre-et-Miquelon.

La première réglementation portant sur le trafic maritime et le déballastage est à créditer au fondateur de la première colonie permanente à Terre-Neuve, John Guy, qui imposa huit règles aux pêcheurs, dont la toute première est « les ballasts ou autres formes nuisibles aux ports ne doivent pas être jetés par-dessus bord, mais amenés à terre — sous peine d'amende de 5 £ pour chaque infraction ».

Cette volonté de préserver les infrastructures portuaires est en fait caractéristique de l'époque en Europe. Les travaux d'entretien et de curage des ports étant très onéreux, il est nécessaire de ne pas les aggraver par le délestage des bateaux. En France, le code Michau (1629) encadre cette pratique en condamnant les contrevenants à la confiscation des navires — une ordonnance suivie par une succession de règlements au cours du XVII<sup>e</sup> siècle. L'ordonnance de la marine de 1681 décrétée par Colbert encadre techniquement cette pratique. Finalement, elle aura pour conséquence de nombreuses introductions accidentelles d'espèces terrestres de faune et de flore (graines, fruits, insectes et espèces associées aux sols) *via* le déballastage à terre de pierres, de sable, de gravier, etc., opérations effectuées en grand nombre au cours des XVII<sup>e</sup> et XVIII<sup>e</sup> siècles, et ceci des deux côtés de l'Atlantique (Llinares *et al.*, 2018).

Si les pratiques de l'époque ont finalement priorisé les introductions d'espèces d'origine terrestre, des espèces marines ont pu être introduites *via* les biosalissures de coques de bateaux, même si la lenteur des déplacements limitait leur survie. Ces biosalissures ont néanmoins représenté un vecteur d'introduction significatif. En 1988, des chercheurs ont saisi l'opportunité d'un voyage de deux mois de 800 km sur la côte ouest des États-Unis sur une réplique du vaisseau *Golden Hinde* pour étudier la survie des communautés vivant sur la coque du bateau dans des conditions similaires à celles du XVI<sup>e</sup> siècle (Carlton et Hodder, 1995). Trois-mâts anglais de 100 tonnes et 31 m de long, l'original, commandé par sir Francis Drake, est connu pour avoir effectué la circumnavigation (1577-1581). Près d'une trentaine d'espèces ont été déplacées pendant le voyage expérimental, y compris des espèces benthiques issues d'un assec du bateau sur la vase au moment d'une basse mer. Cette expérimentation s'avère une démonstration convaincante des introductions accidentelles d'espèces *via* les biosalissures des coques de bateaux de cette époque. Facteur aggravant, la navigation à voile nécessitait un entretien des bateaux avec des carénages réguliers. Si la pratique de l'abattage en carène opérée en pleine mer était possible, elle n'en restait pas moins très périlleuse et à l'origine de pertes de navires (Gouletquer, 2022). Le carénage était plus

communément pratiqué en eaux peu profondes dans les ports, en zones de balancement des marées, facilitant l'introduction et la survie des espèces détachées des coques de navires...

Deux innovations majeures du transport maritime arrivent aux XIX<sup>e</sup> et XX<sup>e</sup> siècles respectivement : le passage de la navigation à voile aux navires motorisés, équipés de ballasts liquides, et la conteneurisation dans les années 1960, avec une démultiplication du transport maritime par la mondialisation du commerce, qui concerne de nos jours 80 % à 90 % des biens de consommation (+ 460 % depuis 1960). Par voie de conséquence, les capacités de charge des porte-conteneurs sont passées de 1 300 à près de 4 000 EVP<sup>9</sup> entre 1992 et 2017 ; les infrastructures portuaires ont dû s'adapter en parallèle ainsi que les routes et les voies de navigation. Le passage de la voile à la vapeur et au bateau en acier a drastiquement réduit les temps de trajet : la durée d'une traversée de l'Atlantique passe de 35 à 15 jours, améliorant de fait la survie des espèces exotiques associées.

Le conteneur est apparu aux États-Unis en 1956, révolutionnant le transport des marchandises. En 2021, le trafic atteint 11 Mds de tonnes, contre 2 Mds en 1970, avec en parallèle une course au gigantisme. En 2021, le plus gros porte-conteneurs du monde, le *Jacques Saadé*, a transporté 21 433 conteneurs (220 000 t) lors d'une escale au Havre.

Le passage des ballasts solides à des ballasts liquides, pompés au départ pour stabiliser le bateau, puis déballastés dans le port d'arrivée, a eu pour conséquence un changement drastique de la nature des espèces introduites, initialement majoritairement d'origine terrestre à marine. Ainsi, l'Organisation maritime internationale (OMI) — une institution de l'Organisation des Nations unies (ONU) spécialisée dans les questions maritimes relatives au transport maritime — avait estimé dans les années 2000 à 10 Mds m<sup>3</sup>/an le déballastage dans les ports, représentant l'introduction de plus de 1 000 espèces marines par jour. Jusqu'en 2017, une estimation chiffrait à plus de 20 M m<sup>3</sup>/an ce déballastage sans traitement dans les ports de l'Hexagone français.

---

9. EVP = taille d'un conteneur équivalent 20 pieds.

Le transport maritime est ainsi considéré comme le principal vecteur d'introduction d'espèces marines pour trois raisons : la présence de ballasts liquides, celle de biosalissures sur les coques des bateaux et la création de nouvelles routes maritimes (Asie-Europe, développement de carrefours maritimes, ou *hubs*) et de voies maritimes (canal de Suez, canal de Panama) ; ces canaux étant responsables de la levée des barrières biogéographiques naturelles.

Néanmoins, les observations scientifiques directement liées aux introductions par les ballasts ont commencé à être documentées à la fin du XVIII<sup>e</sup> siècle, tout en suivant les évolutions technologiques associées : les introductions de la littorine (*Littorina saxatilis*) de l'Europe de l'Ouest vers la mer Adriatique (1792) ou du bigorneau commun (*L. littorea*) sur les côtes nord-américaines (années 1840) en sont deux exemples par ballasts solides. La détection de la spartine à feuilles alternes, *Sporobolus alterniflorus* (Loisel.), plante halophyte en France au début du XIX<sup>e</sup> siècle (1803) en provenance d'Amérique du Nord et proliférant encore de nos jours sur les prés-salés bretons, en est un autre exemple. Le crabe vert européen est également introduit sur les côtes ouest et est d'Amérique du Nord en 1817 par des ballasts solides et des biosalissures marines, et reste de nos jours un des prédateurs majeurs des littoraux américain et canadien (Edgell et Hollander, 2011). À noter que cette espèce est arrivée récemment sur les côtes de Saint-Pierre-et-Miquelon, où elle prolifère avec des impacts significatifs sur les habitats marins (herbiers et lagunes) (Sellier *et al.*, 2016).

## VECTEURS D'INTRODUCTION ACTUELS

Les vecteurs d'introduction correspondent aux moyens physiques et/ou aux modes par lesquels l'espèce est introduite. On parle ici par exemple des eaux de ballast des navires de commerce, des coques de bateaux sur lesquelles on retrouve les biosalissures marines ou du commerce international de produits de la mer.

Selon les cas, on différencie donc les introductions volontaires, comme l'introduction d'une espèce à des fins d'aquaculture, des introductions accidentelles, résultant par exemple du déballastage des bateaux de commerce.

Le nombre et la diversité des vecteurs d'introduction ont évolué et se sont accrus au cours des siècles passés, et se diversifient toujours de nos jours. En 1800, seuls deux mécanismes étaient identifiés : les biosalissures des coques en bois des bateaux à voile et les ballasts solides utilisés comme lests pour leur flottaison. Fin XIX<sup>e</sup> siècle, trois vecteurs supplémentaires ont été répertoriés : les eaux de ballast des bateaux à coque d'acier, le commerce international et les importations d'espèces à des fins d'aquaculture. En 2000, plusieurs dizaines de vecteurs d'importance variable liés à l'activité humaine peuvent contribuer à ces introductions. Cela varie de plusieurs cas d'introductions d'espèces marines, associés de façon anecdotique à l'usage d'hydravions, jusqu'à des vecteurs majeurs comme le transport maritime. La multiplication des infrastructures maritimes (ports, jetées, éolien offshore) facilite l'installation d'espèces exotiques par la disponibilité accrue d'habitats artificiels, tout en modifiant la connectivité des différents espaces. L'augmentation d'intensité propre à chaque vecteur doit être prise en compte (ex. : accroissement du transport maritime), comme la spécificité des couples vecteurs-espèces qui peut favoriser certaines catégories ou groupes d'espèces. À titre d'exemple, le vecteur « eaux de ballast » a facilité jusqu'à récemment l'introduction d'espèces pélagiques et celles dont la reproduction est caractérisée par une phase larvaire pélagique.

De nos jours, les cas d'introduction d'espèces exotiques sont de plus en plus considérés comme plurimodaux, c'est-à-dire résultant de multiples épisodes et voies d'introduction. Le fait qu'une espèce puisse être introduite par différents moyens rend d'autant plus complexes les modalités de gestion, notamment en matière de prévention.

Compte tenu du nombre possible de vecteurs et de voies d'introduction intentionnelle ou accidentelle, il apparaît nécessaire de les catégoriser. On peut retenir les catégories majeures suivantes.

### **Bateaux, plateformes mobiles et autres moyens de navigation**

Le transport maritime est impliqué de longue date dans l'introduction de nombre d'espèces exotiques dans les infrastructures portuaires et les principales voies maritimes. Ces espèces peuvent être pélagiques et/ou sessiles, avec des organismes fixés ou associés

(épibiontes) ainsi que des parasites et des agents pathogènes potentiels. Les microorganismes sont particulièrement concernés et ont probablement pu être la source de maladies émergentes inexplicables à l'échelle mondiale. C'est le cas actuellement avec la maladie affectant les populations d'oursins dans plusieurs écorégions marines, décelée pour la première fois début 2022. Elle a engendré une hausse notable de la mortalité chez les oursins à longues épines (*Diadema antillarum*) dans les Caraïbes en premier lieu, puis est passée en quelques mois en Méditerranée, en mer Rouge et dans l'océan Indien (ex. : la Réunion), où elle a continué à décimer les oursins. Déjà connu comme agent pathogène particulièrement menaçant pour les requins et autres poissons, ainsi que les crustacés, c'est le cilié *Philaster apodigitiformis*, organisme microscopique composé d'une seule cellule dotée de cils vibratiles à sa surface, qui est responsable de cette hécatombe, son expansion étant favorisée par le transport maritime. Son arrivée très rapide jusque dans l'océan Indien laisse planer une menace sur l'Australie, et en particulier sur la Grande Barrière de corail, déjà affaiblie par des épisodes de blanchissement dus aux vagues de chaleur marine. Or la santé des récifs coralliens est directement liée à celle des oursins, qui régulent les populations d'algues pouvant asphyxier les coraux par prolifération...

Les opportunités d'introduction d'espèces non natives par le transport maritime ont pu augmenter ces dernières décennies, avec l'accroissement concomitant des infrastructures portuaires et les usages multiples de celles-ci. Paradoxalement, l'amélioration de la qualité des eaux portuaires facilite les taux de survie de ces introductions.

#### Eaux et sédiments de ballast

L'utilisation des ballasts liquides commence à partir des années 1870. Selon le bateau, l'eau est pompée dans des réservoirs individualisés et répartie sur toute sa longueur. Prélevés généralement dans les ports, les réservoirs sont gérés individuellement ou collectivement en fonction du niveau de cargaison afin de maintenir la stabilité du bateau ; ils peuvent atteindre jusqu'à 30 % de la capacité de charge du cargo. Ces volumes d'eau et de sédiments en suspension peuvent avoir des caractéristiques



hétérogènes au sein d'un même bateau. Un mètre cube peut ainsi contenir jusqu'à 50 000 individus de zooplancton et 110 M de cellules phytoplanctoniques, des effectifs suffisants pour le fondement de populations ultérieures. Pour ces raisons, les eaux de ballast sont considérées comme le premier vecteur d'introduction d'espèces exotiques marines, avec globalement 60 % des cas documentés. Le déballastage en haute mer afin d'éviter les introductions d'espèces dans les ports a longtemps été une recommandation de l'OMI, avec une demande de trois renouvellements des ballasts par trajet (purge d'environ 95 %). Toutefois, de tels déplacements de masses d'eau en mer peuvent induire des stress structurels et affecter la coque des navires. De plus, de fortes conditions de mer peuvent rendre ces opérations dangereuses pour la stabilité du navire. Bien que nécessaires, ces recommandations rendent l'opération techniquement aléatoire et à risque. Plus récemment, la mise en œuvre de la Convention pour le contrôle et la gestion sur le traitement des eaux de ballast (Ballast Water management, BWM) de l'OMI, finalisée en 2017<sup>10</sup> et pleinement opérationnelle en septembre 2024, complète le dispositif en imposant un traitement systématique des ballasts. Ceci constitue une des avancées les plus significatives en matière de préservation de l'environnement marin de ces dernières années.

### Biosalissures

Immergée longtemps, une coque de bateau devient vite un « récif artificiel » abritant nombre d'espèces fixées et mobiles, parfois en plusieurs couches successives. Les bateaux en coque de bois peuvent être également affectés par la colonisation de xylophages (ex. : tarets). En se déplaçant, les bateaux transportent ces biosalissures (ou *biofouling*) ; ils représentent toujours de nos jours un vecteur majeur d'introduction d'espèces. Des peintures antisalissures (*anti-fouling*) sont généralement appliquées à intervalles réguliers afin de limiter la fixation des espèces et de ralentir l'oxydation des coques métalliques. Pour un navire de commerce naviguant d'un continent à un autre, les biosalissures induisent un poids supplémentaire et

10. <https://www.imo.org/en/MediaCentre/HotTopics/Pages/Implementing-the-BWM-Convention.aspx>



un frein à la navigation — jusqu'à 10 % —, d'où l'usage de ces peintures *antifouling*/biocides — sources de polluants — qui altèrent les films bactériens et limitent ponctuellement les fixations d'organismes. Cependant, des imperfections et des marques d'usure au niveau des coques ou des cavités (prises d'eau, caissons) facilitent le développement ou la survie des espèces. Ainsi, les gamétophytes du wakamé, une des espèces marines les plus invasives à l'échelle mondiale, n'ont besoin que de microcavités pour survivre et résister longtemps à un assec, facilitant ainsi leur dispersion ultérieure (Epstein et Smale, 2017).

À ce jour, il existe bien un cadre général établi par la Convention internationale sur le droit de la mer, qui prône auprès des États la prévention, la réduction et le contrôle des pollutions provoquées par l'homme dans l'environnement marin, notamment l'introduction volontaire ou accidentelle d'espèces étrangères dans un écosystème particulier. Cependant, les dispositifs pour limiter les introductions accidentelles *via* les biosalissures de coques de bateaux ne s'appuient pas sur des réglementations, mais sur des recommandations (non contraignantes) comme celles de l'OMI. Seuls quelques pays plus stricts en la matière, comme la Nouvelle-Zélande, l'Australie ou bien encore le Brésil et la Norvège, peuvent refouler les bateaux ne disposant pas d'un « certificat de propreté » à jour. Mais le cadre réglementaire évolue progressivement pour ce vecteur d'introduction qui représente actuellement la priorité à traiter : en 2023, l'OMI a adopté une résolution qui instaure des lignes directrices pour gérer le *biofouling* et minimiser le risque de transfert d'espèces invasives. Les modalités concrètes de gestion ne sont pas encore établies, malgré la proposition d'organisations telles que l'association armatoriale Bimco et la Chambre internationale de la marine marchande (ICS) à l'OMI pour appliquer de nouvelles procédures opérationnelles : critères de choix de l'opérateur de nettoyage (certification pour ceux-ci), formation de l'équipage, préparation du navire, exigences environnementales et de sécurité, inspection post-nettoyage.

### **Commerce international (import-export)**

Le commerce international de produits de la mer, qui nécessite dans de nombreux cas un retrempage en milieu ouvert ou



semi-ouvert avant commercialisation, s'est développé depuis le XIX<sup>e</sup> siècle. Originaire de la côte est des États-Unis, l'huître américaine (*Crassostrea virginica*) a été importée au XIX<sup>e</sup> siècle en Europe et fut le vecteur d'introduction initiale de la crépidule américaine, un mollusque gastéropode invasif. Ce coquillage, qui a fortement modifié l'environnement marin, entre en compétition trophique avec les coquillages d'élevage, tout en restant, un siècle plus tard, invasif sur nos côtes françaises. De façon similaire, on retrouve des homards américains sur les côtes européennes suite à des échappements de viviers de stockage, ou bien encore le rapana veiné (*Rapana venosa*), gastéropode asiatique prédateur de coquillages d'élevage, sur la côte atlantique à la suite de flux commerciaux de coquillages en provenance d'Italie (ICES, 2004).

### Activités de loisirs

De nombreuses activités de loisirs peuvent potentiellement être vectrices d'introductions primaires et/ou secondaires d'espèces exotiques. Pour ce dernier cas, des engins de pêche non entretenus ou des bateaux de plaisance ont pu faciliter leur dispersion. La plaisance est considérée comme un vecteur d'introduction primaire et de propagation secondaire d'importance du fait du nombre, de la répartition et de la connectivité induite par les concentrations de bateaux dans les ports. Le nombre de marinas s'est fortement accru depuis les années 1960. À titre d'exemple, environ 1,5 M de bateaux de plaisance étaient identifiés par imagerie satellitaire en mer Méditerranée en 2007.

Plusieurs introductions primaires sont associées au commerce international pour l'aquariophilie et les activités de loisirs, comme la pêche récréative, devenue très courante. Disponibles en animalerie ou directement sur internet, les espèces non natives concernent poissons, algues et invertébrés. Ce commerce international peut être source d'introductions accidentelles d'espèces non natives potentiellement envahissantes. À titre d'exemple, la commercialisation d'appâts vivants pour la pêche de loisir concerne essentiellement des vers marins originaires d'Amérique du Nord et d'Asie (Sa *et al.*, 2017 ; Font *et al.*, 2018). La pêche récréative étant en plein essor, la collecte de vers marins dans le milieu naturel local ne suffit plus à soutenir ce marché d'appâts vivants. Le marché

d'importation de vers marins polychètes et de siponcles s'est développé pour répondre à cette demande ainsi qu'à l'émergence d'une activité d'aquaculture (Pombo *et al.*, 2020). Il est désormais très simple de s'en procurer *via* les sites internet en ligne, livrés vivants en moins de 24 heures ! De plus, le conditionnement de ces appâts fait appel à des algues, du sable, divers matériaux susceptibles d'abriter des espèces exotiques supplémentaires. En l'absence de sensibilisation des pêcheurs aux risques environnementaux associés à cet usage, la probabilité d'introduction accidentelle ou volontaire dans le milieu marin croît en conséquence et peut réduire l'efficacité des options de conservation de la biodiversité. Ainsi, Arias *et al.* (2013) soulignent la présence de populations reproductives pérennes du polychète coréen *Perinereis vancaurica*, introduit *via* ce commerce d'appâts dans l'étang de Mar Menor, en Espagne, et alertent sur les conséquences écologiques associées du fait de son caractère invasif.

L'introduction volontaire d'espèces marines à des fins ornementales est relativement ancienne, puisque dès 1866 la limule (*Limulus polyphemus*), sorte de « fossile vivant », a été importée des États-Unis vers l'Europe sans que des populations pérennes se développent. De nos jours, les grands aquariums publics disposent d'infrastructures limitant les risques d'échappement par traitement des effluents. Cependant, les deux exemples les plus emblématiques liés à cette activité concernent l'échappement accidentel de la caulerpe taxifoliée en mer Méditerranée en 1984, suivi d'une invasion biologique massive jusqu'en 2010, affectant pendant cette période l'écosystème méditerranéen de plusieurs pays. En particulier, cette espèce est entrée en compétition avec la posidonie océanique (*Posidonia oceanica*), une plante endémique de Méditerranée qui occupe entre 20 % et 50 % des fonds côtiers à des profondeurs comprises entre 0 et 50 m. Les herbiers à posidonies forment des prairies végétales qui accueillent plus de 20 % de la biodiversité méditerranéenne, ce qui en fait un objectif majeur de protection et de gestion du milieu marin méditerranéen (Boudouresque *et al.*, 2012 ; Pastor *et al.*, 2023).

Le second cas d'étude concerne les premiers signalements des poissons-lions, ou rascasses volantes, en Floride en 1985, résultat d'échappements répétés d'aquariums. Redoutable prédateur



s'attaquant aux récifs coralliens, l'espèce *P. volitans* est considérée comme établie dès les années 2000. Ce poisson n'est ni reconnu comme une proie ni reconnu comme un prédateur dans son nouvel écosystème, d'où son succès invasif ! Il a colonisé la Grande Caraïbe et le golfe du Mexique en moins d'une décennie. À l'heure actuelle, il s'étend au sud jusqu'aux côtes brésiliennes et au nord, sur la côte atlantique, jusqu'au cap Hatteras en Caroline du Nord, où les eaux froides (moins de 16 °C) semblent limiter son expansion.

### **Autres vecteurs**

Plus récemment, les déchets flottants ont été identifiés comme un vecteur d'introduction significatif. Selon l'UNEP (2021), les plastiques représentent plus de 85 % des déchets en mer. Au-delà de la pollution directe occasionnée, ces plastiques sont transportés par les courants marins et constituent un habitat favorable pour de nombreuses espèces. Une revue de la littérature scientifique indiquait 387 taxons associés aux débris flottants (Kiessling *et al.*, 2015). Avec une persistance dans l'environnement et une bonne flottabilité, ces plastiques permettent une dispersion des espèces de façon beaucoup plus large que par des processus naturels et modifient la connectivité entre différents écosystèmes (Maes, 2022 ; Mghili *et al.*, 2023). La réévaluation de l'importance respective de chaque vecteur d'introduction a permis de mettre en évidence non seulement leur contribution significative à ce processus (Garcia-Gomez *et al.*, 2021b), de l'ordre de 5 % des déchets en mer (ex. : macro et microplastiques), mais également le fait que ces déchets sont un vecteur d'introduction à la fois primaire et secondaire, facilitant la dispersion des EEE (Mghili *et al.*, 2023).

À noter par ailleurs que des événements catastrophiques peuvent contribuer au processus d'introduction d'espèces exotiques. Le séisme de Tōhoku de mars 2011, qui provoqua le tsunami meurtrier et l'accident industriel de Fukushima, est responsable de 5 M de tonnes de déchets en mer, dont 47 % de plastiques. Ce relargage s'est traduit par des arrivées massives de déchets et d'espèces invasives sur la côte ouest d'Amérique du Nord dès 2012, après un périple de 4 000 milles marins (Therriault *et al.*, 2018). Ces arrivées printanières ont été documentées pendant plus de

six ans avec une perspective d'introductions nouvelles pendant une dizaine d'années. Finalement, c'est tout un écosystème qui a débarqué sur la côte — un ponton flottant abritait à lui seul plus de 100 espèces d'origine asiatique, dont bon nombre connues pour être envahissantes, comme le didemne étendard (*Didemnum vexillum*), une ascidie, ou le crabe sanguin, mais également des espèces déjà connues pour leur statut « exotique » en Asie, comme la moule de Méditerranée et l'étoile de mer commune (*Asterias rubens*). Plus de 280 espèces ont été répertoriées sur 600 déchets divers (plastiques, etc.), essentiellement des invertébrés et deux poissons (Craig *et al.*, 2018 ; Tan *et al.*, 2018).

## VOIES D'INTRODUCTION ACTUELLES

Les voies d'introduction (*pathway*) correspondent à la fois aux motifs d'introduction, par exemple l'introduction volontaire d'une espèce à des fins d'aquaculture, et à la voie pratique et géographique pour sa réalisation (ex. : passage par le canal de Suez).

### Développement de l'aquaculture

Le développement significatif de l'aquaculture depuis les années 1950 contribue fortement à la demande en produits de la mer et représente une contribution majeure au défi alimentaire à l'échelle mondiale (FAO, 2024). Les différents exercices de prospective en la matière montrent un accroissement des productions aquacoles pour les années à venir, face aux tonnages stables des pêcheries depuis le mitan des années 1990, même si une décroissance est envisagée pour l'avenir. L'aquaculture représentait ainsi 46 % de la production mondiale de produits aquatiques en 2018 (Gouletquer et Lacroix, 2022). En 2022, les productions aquacoles ont dépassé pour la première fois les produits issus de la pêche avec 51 %, affichant un taux de croissance annuel de 6,6 % depuis 2020, représentatif de la dynamique de la filière. L'analyse des statistiques aquacoles démontre ainsi l'importance de l'utilisation des espèces exotiques dans les bilans économiques de ces filières de production (FAO, 2024).

Bon nombre d'espèces ont fait l'objet d'introductions à l'échelle mondiale afin de bénéficier de performances supérieures aux



espèces natives du fait de leur tolérance à des températures et des salinités variées, de l'absence de compétiteurs, prédateurs et agents pathogènes, de leur facilité d'élevage à forte densité, de leur mode de reproduction et de leur intérêt commercial. La crevette à pattes blanches (*Pennaeus vannamei*), provenant de la côte pacifique de l'Amérique latine, a été importée en masse dans les années 1970 dans différents pays et représente de nos jours 76 % de la production mondiale de pénéidés. Certaines espèces, comme l'huître japonaise ou bien encore la palourde japonaise, sont élevées de nos jours sur plusieurs continents et font partie du processus de globalisation. À titre d'exemple, l'huître creuse japonaise a été introduite dans plus de 64 pays et 10 territoires. Par la suite, elle s'est développée naturellement dans 32 pays et fait l'objet de productions aquacoles dans 36 pays (Martínez-García *et al.*, 2021). Beaucoup d'invertébrés sont concernés à l'échelle mondiale, mais on retrouve également des espèces emblématiques de poissons (saumon atlantique) ainsi que des algues en culture (ex. : wakamé) (Gouletquer, 2016 ; Epstein et Smale, 2017). Pour plusieurs de ces espèces, ces introductions ont abouti à des dispersions massives et au développement de populations férales, posant des difficultés pour les écosystèmes récepteurs, mais également parfois source de nouvelles pêcheries. Les productions françaises reposent ainsi sur plusieurs espèces exotiques, comme l'huître creuse et la palourde japonaise, la palourde américaine, la crevette impériale ou bien encore la crevette bleue (*Litopenaeus stylirostris*) en Nouvelle-Calédonie (originaire d'Amérique centrale) et le tambour rouge (*Sciaenops ocellatus*) dans plusieurs territoires d'outre-mer. Pour les introductions les plus anciennes, seules les conditions sanitaires et zoosanitaires étaient prises en compte dans les modalités pratiques, sans considération réelle des impacts environnementaux du fait de leur caractère invasif potentiel. La problématique des invasions biologiques n'était pas encore évaluée dans sa globalité, ce qui conduisit à des mesures de précaution relativement limitées et à l'introduction accidentelle de beaucoup d'espèces associées, y compris des agents pathogènes (Grizel et Héral, 1991 ; Gruet *et al.*, 1976). Ce cas d'étude de l'ostréiculture française sera développé ultérieurement.

Des approches de peuplement dans des secteurs géographiques afin de développer de nouvelles pêcheries sont à l'origine de dispersions d'espèces jusqu'au processus d'invasion. Le crabe royal du Kamtchatka (*Paralithodes camtschaticus*), originaire de l'Est sibérien, très prisé mondialement et pouvant atteindre plus de 12 kg, fut introduit volontairement par les Russes dans les années 1960 dans la baie de Kola afin de développer une nouvelle pêcherie. Sans prédateur, l'espèce s'est rapidement dispersée pour s'étendre en mer de Barents et affecter le fonctionnement de ses écosystèmes. Malgré des modalités de gestion, l'espèce continue à s'étendre vers le sud. De façon similaire, le saumon rose à bosse (*Oncorhynchus gorbuscha*), ou saumon bossu, est originaire de l'océan Pacifique. Il est également volontairement introduit dans les années 1950 dans la péninsule de Kola, en Europe du Nord, accidentellement dans l'Arctique et en Amérique du Nord jusque dans les Grands Lacs américains. Une alerte est désormais lancée par l'Organisation de conservation du saumon de l'Atlantique Nord (OCSAN, ou Nasco) du fait de son expansion rapide et de son impact sur les populations sauvages d'espèces natives, en particulier du saumon atlantique, classé en quasi menacé depuis 2023 à l'échelle mondiale selon les critères de l'UICN. L'espèce a été signalée de nos jours jusque dans les rias de Bretagne Nord (Nasco, 2022a ; 2022b ; 2023).

### **Voies navigables et infrastructures maritimes**

La mondialisation des échanges de biens est directement corrélée aux voies et aux corridors maritimes, qui seront de plus en plus utilisés à l'avenir dans la mesure où le commerce maritime croît annuellement de 3,5 %. Actuellement, plus de 90 % des échanges de marchandises transitent par ces voies.

Si de nouvelles routes maritimes s'ouvrent suite aux effets du changement climatique, comme la route maritime du Nord, ou passage du Nord-Ouest, avec de potentielles nouvelles introductions d'espèces, les canaux restent une voie d'introduction majeure à l'échelle mondiale. Les conventions internationales telles que la CDB et la Convention des Nations unies sur le droit de la mer (CNUDM) recommandent de traiter les canaux de façon spécifique, compte tenu de leur contribution aux



invasions biologiques et aux pertes de biodiversité. Ces canaux ont transformé le trafic maritime depuis au moins le VI<sup>e</sup> siècle avant notre ère, avec le premier canal navigable reliant la mer Méditerranée à la mer Rouge par le Nil.

Les barrières géographiques naturelles structuraient auparavant la répartition des espèces en limitant leur dispersion. Le creusement de ces canaux interocéaniques représente une rupture de ces barrières en fournissant de nouvelles opportunités de dispersion à la faune et à la flore marines de façon passive, mais également *via* l'activité du transport maritime. De nouvelles connexions sont apparues là où les écosystèmes étaient séparés depuis des millions d'années. De nos jours, Suez et Panama sont ainsi considérés comme des voies majeures d'introductions d'espèces exotiques, dont certaines sont invasives (Galil *et al.*, 2018 ; Castellanos-Galindo *et al.*, 2020).

### Canal de Suez

Avant même son creusement, les scientifiques percevaient le canal de Suez comme une opportunité — et non comme un risque — pour étudier la dispersion des espèces et les mélanges qui allaient en résulter. Le canal de Suez est opérationnel depuis 1869. En moins d'une décennie, deux espèces de bivalves originaires de la mer Rouge étaient déjà documentées en mer Méditerranée : l'huître perlière du Golfe (*Pinctada imbricata radiata*) et la moule de la mer Rouge (*Brachidontes pharaonis*). En 2015, 443 espèces — dénommées « lessepsiennes », on parle de migration lessepsienne — de macroalgues, d'invertébrés, de poissons ont été introduites *via* le canal de Suez, dont 89 l'ont été dans plus de cinq pays méditerranéens (Galil *et al.*, 2018). En 2022, 90 % des 464 espèces exotiques identifiées sur les côtes israéliennes du Levant résultent de l'existence du canal de Suez. Seules quelques espèces ont effectué le chemin inverse vers la mer Rouge, comme le placenta biscuit (*Sphaerodiscus placenta*), une étoile de mer, le chélidonure doubleté (*Biuve fulvipunctata*), un mollusque (Vitale, 2017), la blennie paon (*Salaria pavo*) ou la sole égyptienne (*Solea aegyptiaca*) (Chanet *et al.*, 2012).



Le canal de Suez est la route la plus courte entre l'Europe et l'Asie. Alternative au contournement du continent africain, il permet de réduire la route maritime de 9 000 km entre ces deux secteurs géographiques. L'immense ouvrage inauguré en 1869, puis agrandi et modernisé à plusieurs reprises, est une source financière indispensable au budget de l'État égyptien. L'Autorité du canal de Suez (SCA) a annoncé avoir atteint son plus haut niveau de chiffres d'affaires en 2022 avec 8 Mds \$, soit une hausse de 25 % par rapport à 2021. Sur la période 2016-2022, les revenus du canal s'élèvent à 41,7 Mds \$, contre 35,4 Mds \$ pendant la période 2008-2014 (18 % d'augmentation), malgré la période internationale troublée par la pandémie Covid-19 et la guerre russo-ukrainienne. Les droits de passage ont augmenté de 10 à 15 % selon les navires. En 2022, le canal reliant la Méditerranée à la mer Rouge a vu transiter 24 000 navires pour 1,4 Mds de tonnes de marchandises transportées, soit 68 navires en moyenne par jour (56 en 2021, 47 en 2014). Dix à 12 % du commerce maritime mondial transitent par cette voie. Le scénario d'un arrêt du trafic sur le canal est redouté par les marchés mondiaux. Le blocage du porte-conteneurs géant l'*Ever Given* pendant plusieurs jours en 2021 suite à des vents violents avait nécessité six jours de sauvetage, occasionné le décès d'un agent de la SCA et une perte financière estimée entre 12 et 15 M \$ par jour de fermeture. Le navire, qui naviguait au-delà de la limite de vitesse de 12 nœuds, avait perdu le contrôle et s'était échoué. À l'époque, 400 navires avaient été retardés — les assureurs estimaient à plusieurs milliards les pertes journalières pour le commerce maritime mondial. Cet incident a rappelé la profonde dépendance de l'économie mondiale au transport maritime.

En parallèle, la construction de maxi porte-conteneurs (> 12 000 EVP, et, pour les plus grands, > 19 000) requiert des agrandissements des infrastructures portuaires comme des voies de navigation. Le 30 juin 2022, le canal a accueilli pour la première fois l'*Ever Art*, de la société Evergreen (23 992 EVP), dernier né des plus grands porte-conteneurs du monde.

À son ouverture en 1869, le canal de Suez avait une profondeur de 8 m. Progressivement, le canal a été élargi, puis creusé plus profondément, et cinq sections furent doublées. La section



transversale initiale représentait une surface de 304 m<sup>2</sup>, puis 1 200 m<sup>2</sup> en 1956 (14 m), 1 800 m<sup>2</sup> en 1962 (15,5 m), 3 600 m<sup>2</sup> (19,5 m) en 1980, et 5 200 m<sup>2</sup> en 2010 (24 m). En 2015, les scientifiques alertent le public sur un projet d'extension mené sans étude d'impact environnemental qui double le canal en ajoutant un corridor de 72,4 km en parallèle de l'existant, augmentant de façon significative le potentiel d'introduction d'espèces exotiques en Méditerranée (Galil *et al.*, 2015). De tels aménagements nécessitent des études d'impact fondées sur les connaissances scientifiques les plus récentes. Les signataires de la CDB ont une obligation explicite en la matière, considérant également les impacts transfrontaliers sur la biodiversité et les EEE. Différentes conventions internationales considèrent que les États doivent s'assurer que les activités ne nuisent pas à l'environnement d'autres pays. Une alerte est lancée auprès des instances internationales, CDB, UNEP Convention de Barcelone, sur les impacts du projet en rappelant les connaissances scientifiques établies sur les effets des EEE, tout en réclamant une approche régionale pour ce développement ainsi qu'une évaluation des risques (EIA, *Environmental Impact Assessment*) fondée sur une approche scientifique. Les EIA permettent d'élaborer des mesures de mitigation des impacts de façon séquentielle (séquence ERC : éviter-réduire-compenser).

Finalement, le creusement du nouveau tronçon du canal de Suez en 2015 a permis de raccourcir le temps de traversée et de faciliter le croisement des navires. Cet agrandissement à la fois en largeur et en profondeur a donné lieu à l'introduction en mer Méditerranée d'une cohorte de nouvelles espèces exotiques potentiellement invasives. Depuis 2015, 8 nouvelles espèces lessepsiennes de poissons se sont établies en Méditerranée, représentant une augmentation de 8 % des espèces et un doublement du taux annuel de détection (*vs* 1869-2015). En trois ans (2019-2021), 72 nouvelles espèces exotiques ont ainsi été détectées en mer Méditerranée.

D'un point de vue environnemental, la mer Rouge présente des écarts significatifs avec la mer Méditerranée (ex. : salinité à 39 g/l pour 30). La « tropicalisation » en cours de la Méditerranée tend à réduire ces écarts, notamment en température, et facilite

les expansions des aires de répartition des espèces vers l'ouest et le nord-ouest de la Méditerranée. Il a été longtemps considéré que seules des espèces (lessepsiennes) adaptées et confinées à de faibles profondeurs pouvaient être introduites du fait de la faible profondeur du canal. Mais les agrandissements récents du canal ont augmenté les volumes d'eau de mer et les vitesses de courant, facilitant la diffusion des propagules d'espèces plus profondes — par ailleurs, l'augmentation de la température en mer Méditerranée améliore leur taux de survie. Ainsi, des crabes et des poissons originaires de mer Rouge ont été localisés à 250 m de fond au large des côtes israéliennes. De plus, les capacités d'adaptation des espèces de mer Rouge sont importantes du fait de leurs conditions environnementales d'origine, devenant de formidables compétiteurs pour les espèces méditerranéennes. Certaines de ces espèces, comme la moule de la mer Rouge, les poissons-lapins à ventre strié (*Siganus rivulatus*) et à queue tronquée, le poisson-flûte (*Fistularia commersonii*) ou bien encore le ballon à bande argentée (*Lagocephalus sceleratus*), sont déjà arrivées jusqu'au niveau des côtes françaises, et d'autres sont attendues suite à l'expansion de leur distribution géographique d'est en ouest, favorisée par le réchauffement des eaux méditerranéennes en cours. Ces observations ont démontré que l'expansion et le caractère invasif de certaines espèces ont été sous-estimés.

Les autorités égyptiennes cherchent des moyens de limiter l'invasion de la vie marine résultant du canal. Les lacs Amers (*Bitter Lakes*) représentent les masses d'eau les plus significatives du canal de Suez, avec 85 % des volumes concernés sur près de 24 % de longueur du canal. De nature oligotrophique, des changements significatifs de leurs régimes thermique et hydrologique sont notés au cours des dernières décennies (El-Serehy *et al.*, 2018). Historiquement, la forte salinité des lacs Amers, situés au milieu du canal, représentait encore une barrière hypersaline pour bon nombre d'espèces, restreignant leur diffusion vers la Méditerranée. Celle-ci tend à disparaître depuis ces dernières années : les 276 M m<sup>3</sup> d'eaux usées agricoles déversées chaque année dans les lacs Amers ont considérablement dilué leurs niveaux de salinité et les ont rendus inefficaces en tant que barrière naturelle.



Des méthodes préventives ont été envisagées par le gouvernement égyptien. Dans une étude d'impact sur l'environnement qui n'a pas été rendue publique, les autorités ont étudié la possibilité d'établir un « rideau de bulles », dans lequel l'air est injecté dans des tuyaux sous-marins percés de minuscules trous pour créer une turbulence afin de dissuader les poissons. Une autre approche par diffusion sonore visant les espèces de poissons a également été envisagée. Une approche de génie écologique *via* l'utilisation de la saumure issue des usines de désalinisation pourrait permettre une augmentation de la salinité des lacs Amers. Restaurer une barrière saline en redirigeant les eaux usées vers d'autres canaux reste une option prioritaire. Il est considéré que le choc de salinité ainsi créé constitue la meilleure option de gestion.

### Canal de Panama

Opérationnel depuis 1914, le canal de Panama fait le lien entre les océans Pacifique et Atlantique *via* l'isthme de Panama (80 km), en Amérique centrale. Avant sa construction — primordiale pour le commerce maritime —, les navires devaient passer par le cap Horn et le passage de Drake (pointe de l'Amérique du Sud) pour rejoindre l'un ou l'autre des océans désormais reliés. Pour atteindre San Francisco depuis New York, un navire parcourait plus de 22 000 km en passant par le cap Horn. En comparaison, il parcourt désormais 9 500 km en empruntant le canal, un gain de temps considérable. C'est un point de passage stratégique pour la navigation, avec en moyenne annuelle 203 M tonnes de cargaison au cours des années 2000. Depuis sa construction jusqu'en 2002, plus de 800 000 navires ont traversé le canal. De fait, 40 % des biens transitant entre l'Asie du Nord-Est et la côte est des États-Unis l'utilisent.

À la différence du canal de Suez, Panama est un canal d'eau douce, situé à environ 29 m au-dessus du niveau de la mer et accessible par des écluses à ses deux extrémités. Elles sont alimentées par gravité avec des bassins connexes afin d'optimiser la gestion de l'eau et de réduire ses pertes de moitié. Le passage d'une écluse nécessite le déversement d'environ 200 M de litres d'eau douce, obtenus grâce au bassin hydrographique rassemblant les lacs Gatún et Alajuela. La gestion hydraulique est précise, mais

dépend directement des niveaux de pluviométrie dans la zone pour alimenter notamment le lac Gatún. Le bassin versant du canal est également source d'eau potable pour Panama City et Colon City, et pour de nombreux villages entre ces deux extrémités. La moitié des 4,2 M d'habitants du pays s'approvisionne en eau potable par ce bassin, qui subit à l'heure actuelle un cruel manque de pluie, d'où des conflits d'usage sur la ressource en eau douce.

Large lac artificiel d'eau douce situé entre le système d'écluses, Gatún a formé une barrière « naturelle » limitant le passage d'espèces marines des Caraïbes vers le Pacifique Est. Mais, depuis 2007, les récentes extensions du canal ont réduit cette capacité de barrière. Les travaux d'élargissement ont permis d'ouvrir la voie à des navires pouvant acheminer plus du double (12 000 conteneurs) de la charge auparavant autorisée à traverser le canal. Le 3<sup>e</sup> niveau d'écluses a été construit spécifiquement pour les bateaux « Post-Panamax », de plus grand tonnage. Le premier navire, *Neo-Panamax*, a passé les nouvelles écluses le 26 juin 2016. En 2022, 14 000 navires acheminant 518 M de tonnes de cargaison ont franchi le canal. Mais cette conception du 3<sup>e</sup> système d'écluses apparaît plus favorable au passage des poissons, avec un fonctionnement similaire à celui d'une passe à poissons.

Les sécheresses récurrentes, du fait de l'absence de pluies, frappent tout le bassin hydrographique en faisant baisser le niveau des lacs. Elles perturbent drastiquement la circulation des navires pendant plusieurs semaines. Les deux lacs artificiels Alajuela et Gatún sont à sec en avril 2023, obligeant les autorités à limiter l'accès à la voie reliant les océans Atlantique et Pacifique, où transitent 6 % du trafic maritime mondial. Les répercussions du changement climatique menacent directement les intérêts économiques internationaux. Déjà en 2019, le canal ne comptait plus que 3 Mds m<sup>3</sup> d'eau douce, alors que 5,2 Mds sont nécessaires pour un fonctionnement normal. Bien que spécialement conçus pour maximiser le volume des cargos transitant par ce canal, les plus gros porte-conteneurs (classe « Post-Panamax ») ne pouvaient plus le franchir.

Avec des sécheresses se succédant les unes après les autres, le niveau des eaux du lac Gatún a fortement baissé ainsi que celles



du canal de Panama, dont la salinité augmente, réduisant les écarts avec les eaux strictement marines. Cette tendance constitue un paramètre majeur dans la restructuration des communautés pélagiques de ce lac. Ainsi, l'abondance des espèces a crû de telle façon que certaines espèces de poissons d'eau douce ont été quasiment remplacées. Plusieurs centaines d'espèces de poissons peuvent se développer en eau saumâtre, et potentiellement migrer au-delà du canal. Au cours du siècle précédant l'aménagement de 2016, 18 espèces de poissons marins ont été échantillonnées dans le lac Gatún. L'espèce la plus ancienne et la mieux documentée est le tarpon de l'Atlantique (*Megalops atlanticus*), signalé dès 1935 dans ce lac, puis en 2011 dans une lagune de la côte pacifique du Costa Rica. Entre 2019 et 2020, ce sont 11 nouvelles espèces qui ont été répertoriées. Le risque notamment de passage du poisson-lion vers le Pacifique Est n'est pas à négliger. Connu pour être tolérant aux faibles salinités, le poisson-lion a déjà lourdement affecté les Caraïbes comme prédateur très actif, avec un caractère invasif notable.

En matière de réponses de gestion, au-delà du péage pour l'accès au canal, les autorités ont dû (re)prendre des mesures drastiques entre juillet et août 2023 — déjà prises lors des sécheresses de 2019 et 2020. Les navires ayant des tirants d'eau (la hauteur de la partie immergée du bateau) trop importants (seuil à 44 pieds, 13,4 m) sont refusés du fait du risque d'échouage. Une taxation supplémentaire sur l'eau douce ponctionnée pour l'usage des écluses est mise en œuvre. Le passage quotidien est limité à 32 navires au lieu de 40. Les plus gros porte-conteneurs doivent les décharger partiellement pour un transport par voie terrestre, entre le port de Panama et celui de Colón, au nord, où ils sont rechargés. Ainsi, le maxi-navire *Ever Max* (société Evergreen), pesant plus de 165 000 tonnes, a dû décharger 700 des 7 400 conteneurs à bord pour une traversée par voie ferrée — il aurait pu établir un record de la plus forte charge ayant traversé le canal ! Plus de 200 navires se sont retrouvés en situation d'attente — certains pendant 20 jours — pour franchir les 80 km du canal.

Ces restrictions ont généré une augmentation de 36 % des prix des expéditions. Les pertes économiques de l'année 2023 ont été estimées à plus de 200 M \$ de péage pour les autorités.

Ces mesures sont prolongées pendant un an en raison du déficit pluviométrique afin de faciliter la planification des transports pour les armateurs et éviter les engorgements de trafic de navigation. Les prévisions de tonnage de marchandises transitant par l'isthme sont estimées par l'Autorité du canal à 500 M t, inférieurs aux 518 M t de 2022. C'est une baisse de revenus importante, alors que le pic du chiffre d'affaires des péages a pu atteindre plus de 3 Mds \$ par le passé.

Une solution alternative pour répondre à la demande croissante est désormais étudiée par liaison terrestre (autoroute et voies ferrées) reliant les ports de Salina Cruz (Pacifique) à la côte Atlantique (Coatzacoalcos) *via* l'isthme de Tehuantepec.

De fait, l'Autorité du canal est amenée à développer de nouvelles études afin d'identifier les potentialités de ressources en eau. À noter que la déforestation du bassin versant est un facteur aggravant pour la gestion de l'eau. Volonté d'ailleurs entravée par la présence d'une plante invasive (encore une !), la canne à sucre sauvage (*Saccharum spontaneum*). La prise en compte du changement climatique nécessite de nouvelles modalités de gestion et d'adaptation afin de répondre aux différents usages et services issus de l'eau douce. Ces modalités de gestion ne peuvent être abordées que par des approches de gestion intégrée dans un contexte partenarial, avec une participation de l'ensemble des porteurs d'enjeux selon les trois piliers d'un développement soutenable (social, économique, environnemental), tout en tenant compte des différentes pressions s'exerçant sur cet environnement.

Sur le plan environnemental et d'un point de vue opérationnel, les expériences menées et les modalités de gestion des EEE dans les Grands Lacs américains — (*tracking*, ADN environnemental pour la surveillance, sonar, gestion électrique et outils répulsifs des poissons (son, rideau de bulles, etc.) — constituent des approches de gestion d'intérêt pour préserver le rôle de barrière saline du lac Gatún vis-à-vis des espèces marines, et pour réduire les cas d'introductions involontaires par cette voie navigable.



## QUELS SONT LES IMPACTS DES INVASIONS BIOLOGIQUES ?

De façon similaire aux conclusions de la CDB, le bilan mondial des invasions biologiques effectué par l'IPBES en 2023 confirme le fait que ce processus est bien l'un des cinq facteurs directement responsables de perte de biodiversité. Au-delà de l'appauvrissement de la biodiversité marine, les services rendus par la nature, les activités humaines de pêche et d'aquaculture, mais également la santé humaine et le développement des infrastructures industrielles sont directement concernés. Tous écosystèmes confondus, les processus d'invasions biologiques ont contribué aux extinctions récentes de populations dans 60 % des cas, et représentent l'unique facteur d'extinction dans 16 % des cas. À ce titre, les systèmes insulaires sont particulièrement touchés. À noter qu'à la différence du domaine terrestre, aucun cas d'extinction totale d'une espèce n'a été documenté en milieu marin, seules des populations par secteur géographique ont subi des extinctions. Cette résilience au niveau spécifique tient tout autant aux caractéristiques physico-chimiques de l'environnement marin qu'aux modalités de reproduction et de distribution spatiale des espèces marines. Toutefois, ces processus modifient profondément le fonctionnement des écosystèmes et leur résilience, mais aussi les services rendus par la nature. Les impacts sont effectivement considérés à plus de 85 % des cas comme négatifs, affectant la nature dans plus de 70 % des cas. Dès 2006, le projet européen Daisie identifiait des pertes économiques associées à ces introductions à hauteur de 11,4 Mds €/an pour l'Europe, réparties en coûts de contrôle (1,8 Mds €/an) et de dommages (9,6 Mds €/an). Les pertes de revenus pour l'aquaculture et la pêche étaient de l'ordre de 150 M €/an. De nos jours, les coûts économiques induits sont multipliés par quatre chaque décennie, estimés *a minima* à 423 Mds \$ en 2019 à l'échelle mondiale, du même ordre de grandeur que les coûts résultant des catastrophes naturelles (IPBES, 2023 ; Turbelin *et al.*, 2023). Bien que disposant de peu de cas d'études marines documentés



à ce jour, la base de données internationale InvaCost, régulièrement mise à jour, est d'intérêt pour évaluer l'ampleur de ces coûts économiques induits (Leroy *et al.*, 2022). Ces chiffres justifient à eux seuls les modalités de gestion et les approches réglementaires visant à prévenir et à limiter les introductions et les invasions biologiques.

## CARACTÉRISTIQUES ET MODALITÉS D'ÉVALUATION DES IMPACTS

Afin d'évaluer de façon appropriée les impacts liés aux invasions biologiques, il est nécessaire de préciser que l'impact doit être un changement mesurable sur le plan écologique, ou bien encore sur les services rendus par la nature et sur la qualité de la vie. L'effet cumulé de ces impacts, pouvant potentiellement agir en synergie, est à prendre en compte, tout comme leur évolution temporelle. On peut différencier les changements quantifiables, par exemple sur les paramètres physico-chimiques de l'environnement, et les changements des usages et services produits par l'environnement, intrinsèquement de nature plus subjective, qui peuvent être considérés comme « positifs » ou « négatifs » selon les perceptions individuelles et l'échelle spatiale et/ou temporelle à laquelle on se place. L'approvisionnement par pêche et aquaculture peut par exemple être considéré comme « positif ». En France, de nombreuses espèces aquacoles précitées ont ainsi été introduites à des fins de production : le wakamé, la palourde japonaise, l'huître japonaise, la palourde américaine, la crevette impériale, etc. Idem pour les territoires d'outre-mer avec la crevette bleue en Nouvelle-Calédonie ou le tambour rouge aux Antilles, à Mayotte, à la Réunion...

Les invasions biologiques peuvent provoquer des changements de caractéristiques environnementales et d'interactions biologiques caractérisant le fonctionnement plus ou moins altéré des écosystèmes. On parlera d'impact écologique (négatif et néfaste) si ce fonctionnement altère l'environnement et/ou les communautés par une réduction des performances des espèces ou une diminution des populations d'espèces natives. L'altération

de l'environnement peut se concrétiser par une perte de résilience des écosystèmes face à d'autres pressions. *A contrario*, l'invasion par une espèce peut générer une activité de pêche de loisirs par exemple, source d'alimentation et de bien-être, perçue comme un changement positif. De fait, il apparaît nécessaire d'avoir une vision intégrée de ces processus d'invasions afin d'évaluer les effets positifs comme négatifs, tant au niveau de l'environnement que des contributions bénéfiques ou néfastes pour l'homme. Pour ces dernières, la majorité des impacts négatifs et/ou positifs est documentée en milieu marin par le prisme des services d'approvisionnement (pêche, aquaculture) (IPBES, 2023 ; Katsanevakis *et al.*, 2014 ; Tsirintanis *et al.*, 2022, 2023). À noter que les constituants de la qualité de vie sont tout autant matériels qu'immatériels (ex. : services culturels, voir **figure 3a**).

Différentes approches ont été développées afin de caractériser l'amplitude de ces changements : l'IUCN (2020) a conçu la classification EICAT (Environmental Impact Classification of Alien Taxa) afin d'évaluer l'impact au niveau des performances individuelles, des populations et des extinctions locales ou globales. Cinq catégories sont établies, variant d'une amplitude d'impact mineur à massif, afin de faciliter les priorisations et les modalités d'action. Selon l'approche SEICAT (Socio-Economic Impact Classification of Alien Taxa), les impacts sur la qualité de vie sont classés en évaluant le niveau de perturbation des activités humaines résultant des invasions biologiques, certaines étant ralenties, voire stoppées (ex. : pêcheries) (Bacher *et al.*, 2018). Par ailleurs, des procédures d'évaluations de risques associés à l'introduction d'espèces exotiques sont développées selon une approche globale et semi-quantitative, permettant la prise en compte de ces impacts actuels et futurs en réponse au changement climatique (ex. : application multilingue AS-ISK; Vilizzi *et al.*, 2021).

Les mécanismes en jeu sont de différentes natures : globalement, les effets d'une invasion biologique vont augmenter en réponse à l'accroissement de la densité des organismes invasifs introduits (Shea et Chesson, 2002) ; la compétition interspécifique pour l'espace, la nourriture, peut conduire à une raréfaction ou à l'extinction locale de populations d'espèces natives. La prédation peut aboutir à des résultats similaires, tout comme

l'hybridation génétique entre l'espèce native et exotique. Plusieurs cas d'introduction de taxons parasites et/ou pathogènes ont également conduit à des extinctions locales d'espèces natives. Le ver nématode *Anguillicola crassus*, originaire d'Asie, est un parasite de l'anguille européenne (*Anguilla anguilla*) qui affecte sa fertilité et sa survie, une des causes de sa forte régression, aujourd'hui considérée comme menacée de disparition. Par ailleurs, la consommation de taxons introduits peut présenter une toxicité avec des effets délétères. L'extension spatiale d'une espèce exotique peut avoir des conséquences physico-chimiques d'importance, comme une couverture d'algues captant l'intégralité de la lumière au détriment des espèces locales.

Les caractéristiques locales d'un environnement peuvent être modifiées par le développement de l'espèce exotique (ex. : niveau de sédimentation, granulométrie des fonds marins), ou bien encore par la création d'un nouvel habitat/écosystème dans le cas d'espèces dites « ingénieuses », par exemple la création de récifs d'huîtres à trois dimensions où seule une vasière sans relief existait auparavant. Ces nouveaux récifs peuvent constituer un frein bienvenu à l'érosion côtière dans le cadre des effets du changement climatique (Shakespeare *et al.*, 2024). Ces modifications peuvent être considérées comme une solution fondée sur la nature<sup>11</sup> pour traiter cette problématique environnementale. Mais les interactions entre espèces, qu'elles soient natives ou exotiques, peuvent résulter en de nouvelles fonctionnalités négatives pour l'écosystème, facilitant par exemple l'installation de nouvelles espèces exotiques — on parle ici d'effets en synergies et de *novel ecosystem* (Simberloff et Von Holle, 1999). Dans ce contexte, il est nécessaire de considérer l'effet cumulé résultant de l'impact de chaque espèce, dont l'ensemble peut d'ailleurs agir en synergie (Tsirintanis *et al.*, 2023). Ces modifications peuvent limiter l'efficacité des aires marines protégées, dont la vocation initiale est de développer des modalités de gestion à des fins de préservation de la biodiversité marine.

11. <https://uicn.fr/solutions-fondees-sur-la-nature/>



## ÉTUDES DE CAS

Les cas d'étude suivants illustrent la nature de ces différents impacts.

### Le wakamé

Connue sous le nom de « wakamé » (*Undaria pinnatifida*), cette algue brune représente un cas d'étude d'intérêt. Dans son aire native en Asie, cette espèce est cultivée à des fins médicales et alimentaires (oligoéléments, fortes teneurs en protéines, faibles teneurs en graisses) pour atteindre plus de 2 M de tonnes annuellement. Originaires du Pacifique Nord-Ouest, cette espèce a fait l'objet d'introductions volontaires et accidentelles de par le monde. Elle est ainsi signalée en Argentine, en Australie, en Tasmanie, en Nouvelle-Zélande, mais également en Europe (France, Espagne). L'espèce est introduite dès 1971 dans la lagune de Thau à l'occasion de l'introduction massive d'huîtres japonaises. Par la suite, elle est introduite volontairement à des fins d'algoculture en Bretagne (1983) comme en Espagne. Depuis cette date, elle a colonisé de façon pérenne les côtes bretonnes jusque dans le sud-ouest atlantique ainsi qu'en mer du Nord (1986) et en Espagne (1988). La culture et la capacité de l'espèce à se développer grâce à un crampon sur des structures artificielles et mobiles (coques de bateaux, coquilles de mollusques, objets flottants) en font une des espèces d'algues les plus invasives, colonisant des environnements très variés. Elle se développe sur n'importe quel substrat. Sa propagation est facilitée par les transferts de cheptels d'huîtres. Ses spores ont une capacité à entrer en dormance aux fortes températures (survie de six mois à l'obscurité), favorisant ainsi sa dispersion ultérieure. Les répercussions écologiques sont variables selon les secteurs colonisés : la biodiversité locale peut être affectée par son expansion massive et dense, et par sa compétition avec les espèces natives, avec pour conséquence un changement des fonctionnalités de l'écosystème. *A contrario*, elle peut faciliter le développement d'autres espèces par la création d'un habitat particulier (espèce dite « ingénieure »), notamment en raison de sa taille, qui peut atteindre 3 m de long. Toutefois, sa prolifération induit des coûts économiques de nettoyage des infrastructures colonisées et peut limiter les performances de croissance d'autres espèces aquacoles.

## Les caulerpes

Les invasions biologiques résultant de l'introduction de plusieurs espèces de caulerpes en mer Méditerranée ont été largement médiatisées depuis les années 1980 (Meinesz *et al.*, 2001). Natives des eaux tropicales (Indo-Pacifique, Caraïbe et côtes africaines), elles ont fait l'objet d'un commerce international important à des fins d'aquariophilie, en particulier pour ce qui concerne la caulerpe taxifoliée (*Caulerpa taxifolia*). Un clone de celle-ci, introduit accidentellement dans les eaux monégasques en 1984, a très rapidement proliféré pour atteindre des couvertures de 1 300 ha en 1993, 4 630 ha en 1998 et plus de 6 000 ha en 2000, s'étendant par ailleurs dans de nombreux pays du bassin méditerranéen. Tolérante à une large gamme de température (7 à 30 °C), le stolon de cette algue se développe de 2 à 3 cm par jour pour atteindre plus 350 m/m<sup>2</sup>. Chaque pied peut produire de nouvelles frondes tous les deux jours. De nouvelles prairies sous-marines de caulerpe ont émergé à raison de densités de 5 000 à 14 000 frondes/m<sup>2</sup> (record à 95 000 frondes/m<sup>2</sup>). Sans herbivore pour la consommer et avec une prolifération par voie végétative par fragmentation, les activités humaines, notamment de plaisance (ancres) et de pêche (filets), ont contribué à son expansion. Ces couvertures spatiales très denses — tendant à l'homogénéisation du milieu — ont conduit à des extinctions locales et au déplacement d'espèces, à des modifications des communautés benthiques et à une compétition spatiale avec des habitats protégés à posidonies océaniques à haute valeur en biodiversité notamment. Ces dernières diminuent en densité, mais également en taille, chloroses et nécroses apparaissent et les plants meurent. Les impacts écologiques se traduisent par une baisse massive de 55 % de la diversité algale, avec une régression des posidonies et une perte de populations de poissons. L'environnement physico-chimique a également été déséquilibré, tout comme les activités de pêche, perturbées par le colmatage des engins de pêche et la réduction des prises, ainsi que les activités touristiques (plongée sous-marine). L'algue modifie la structure même des habitats colonisés en favorisant l'accumulation de sédiments et l'apparition de tapis algaux, monopolisant l'espace par opposition aux espèces se développant vers la colonne d'eau.



Localement, les effets de l'invasion persistent même après l'arrachage des algues, avec une lente restauration des habitats. Malgré sa régression inexplicable depuis les années 2010, les impacts environnementaux demeurent, avec l'introduction accidentelle, probablement *via* les eaux de ballast et/ou d'aquariophilie, de la caulerpe raisin (*Caulerpa racemosa*), originaire du sud-ouest australien dans les années 1990 et qui colonise les fonds marins jusqu'à 70 m de profondeur (Klein et Verlaque, 2008). D'autres variétés génétiques de *C. taxifolia* ont également été identifiées en Méditerranée ainsi qu'une autre caulerpe exotique, *C. distichophylla*, aux impacts similaires (Jongma *et al.*, 2013).

### Les sporolobes

L'historique des spartines (dénommées « sporolobes » depuis 2014) en Europe est un cas d'espèce modèle sur le plan de la génétique des plantes. Ce sont des graminées halophytes vivant en milieu littoral dans la vasière (ou slikke) et la partie haute de l'estran (ou schorre). La spartine maritime (*Sporobolus maritimus*) est l'espèce native des côtes européennes. Au début du XIX<sup>e</sup> siècle (1806-1829), la spartine à feuilles alternes (*S. alterniflorus*), originaire d'Amérique du Nord, est introduite en France et en Angleterre *via* les ballasts solides des bateaux. Elle s'hybride avec l'espèce native pour donner un hybride stérile qui se propage par multiplication végétative, la spartine de Townsend (*S. townsendii*). Après 1890, des plants fertiles apparaissent, résultant du doublement du nombre de chromosomes de celle-ci pour donner la spartine d'Angleterre (*S. anglicus*). Au début du XX<sup>e</sup> siècle, elles sont utilisées pour stabiliser les berges. Ce qui semblait être initialement une solution fondée sur la nature à court terme s'est avéré une « plaie » sur le long terme, critère devant être pris en compte dans les modalités d'introduction volontaire d'une espèce, comme d'ailleurs les projections en matière de changement climatique. Ces spartines sont devenues invasives en colonisant les estrans vaseux du fait de leur forte tolérance aux variations de salinité (10 à 60 g/l), de leur grande capacité reproductive, avec une forte production de pollen très fertile, et d'une capacité de multiplication par fragmentation. Les graines peuvent entrer en phase dormante (< 1 an) avant de se développer pour produire des biomasses sèches de plus de 1 kg/m<sup>2</sup>. De fait, on les retrouve

des marais salés aux marais tidaux d'eau douce (Gouletquer, 2016). Elles modifient profondément les écosystèmes colonisés. En particulier, *S. anglicus* possède une niche écologique élargie et une forte capacité de piégeage sédimentaire en raison de son système racinaire (rhizome), de son feuillage résistant provoquant un engorgement des zones et un remplacement des espèces locales, y compris les salicornes et les herbiers de zostères (*Zostera* sp.) protégés (Sparfel *et al.*, 2005). Les oiseaux limicoles et d'estran subissent une réduction de leurs aires de nourreries dans ces écosystèmes restructurés, qui tendent vers une végétation homogénéisée tout en créant un nouvel habitat pour d'autres espèces. Nous avons donc des impacts significatifs au niveau de l'espèce (spéciation), des communautés écologiques, mais également au niveau des fonctionnalités des estrans et des marais, affectant les usages et les activités humaines. Au-delà des végétaux, l'impact des espèces introduites sur les caractéristiques génétiques des espèces natives, comme l'hybridation et les performances physiologiques qui en découlent, a ainsi été démontré pour différentes espèces, parmi lesquelles poissons (salmonidés) et coquillages.

### La mnémiopsis

L'invasion biologique résultant de la prolifération de la mnémiopsis (*Mnemiopsis leidyi*), un cténophore nord-américain à l'apparence de méduse, est exemplaire en matière d'impacts sur l'environnement et sur les activités humaines. L'espèce est introduite accidentellement au début des années 1980 en mer Noire et en mer d'Azov par le déballastage de bateaux de commerce. Sans prédateur, elle prolifère dans les eaux riches de ces mers au point d'atteindre des biomasses importantes, de l'ordre du million de tonnes en 1989 avec des densités de plus de 500 individus/m<sup>3</sup>. Carnivore et prédatrice des œufs et des larves de poisson, mais également du zooplancton nécessaire au développement des juvéniles de poissons, les stocks des ressources halieutiques s'effondrent. Des différences significatives sont observées autant en composition spécifique du zooplancton qu'en abondance. La chaîne trophique est profondément altérée et la pêche à l'anchois est quasiment à l'arrêt en 1994. Dès 1992, les pertes annuelles commerciales sont estimées à plus de 240 M US\$ (Pitois et Shiganova, 2015). Les introductions secondaires en mer



Caspienne montrent des impacts similaires, jusqu'à affecter les populations de phoques par manque de nourriture. La situation s'est inversée avec l'apparition (accidentelle ou volontaire ?) d'un autre cténophore, *Beroe ovata*, en mer Noire en 1997, prédateur de la mnémiopsis. À noter qu'une introduction volontaire pourrait être assimilée à de la lutte biologique, mais les incertitudes et les risques en milieu marin liés à l'introduction d'une espèce exotique ne permettent pas d'envisager favorablement une telle option de gestion. Le cténophore — la mnémiopsis — a continué son expansion : introduit secondairement par des ballasts *via* les voies navigables en mer Baltique et par des introductions multiples supplémentaires, il colonise les côtes européennes jusqu'à Cherbourg, favorisé par un mode de vie planctonique. Plus récemment, des populations sont signalées sur la façade atlantique. L'impact de la mnémiopsis semble plus variable sur les communautés planctoniques de la façade atlantique et de la mer Baltique, limitant les effets négatifs sur les populations d'espèces d'intérêt commercial comme la morue, le hareng ou le sprat (Schaber *et al.*, 2011). En Méditerranée, à la faveur des processus de tropicalisation et de transferts secondaires, l'espèce atteint les lagunes méditerranéennes françaises, où son développement altère les pêcheries traditionnelles en raison de la prédation exercée sur les espèces locales, mais également du colmatage physique des engins de pêche.

### La crépidule américaine

Originaire de la côte est d'Amérique du Nord, la crépidule américaine (*Crepidula fornicata*) est introduite accidentellement en 1872 sur les côtes du Royaume-Uni à la faveur de l'importation commerciale d'huîtres américaines. Trouvant un milieu favorable sans prédateur ni maladie, elle a proliféré sur les côtes européennes avec des introductions secondaires facilitées par le commerce et le transfert d'huîtres européennes et asiatiques. L'internationalisation des productions conchylicoles depuis les années 1980 a également favorisé son expansion. Localement, les activités de pêche par dragage contribuent à sa dispersion par rejet des rebuts de tri. Les populations de crépidule affectent encore fortement la nature des fonds marins plus d'un siècle après son introduction. Ses colonies modifient la granulométrie des



sols en piégeant les particules. L'envasement local est favorisé et les biomasses, pouvant atteindre 8 à 10 kg/m<sup>2</sup>, entraînent une uniformisation des fonds et une hypoxie des couches inférieures avec la disparition de la faune et de la flore benthique ; des espèces commerciales comme la praire ou la coquille Saint-Jacques ont ainsi vu leurs rendements de production fortement baisser. La détérioration des fonds est irréversible lorsque 50 % de l'habitat est recouvert. Rien que dans le golfe de Saint-Malo, les crépidules représentent une biomasse de plus de 200 000 tonnes, limitant ainsi toute modalité pratique de gestion. Cette espèce a pour particularité un mode d'alimentation à la fois brouteur et filtreur. Cette dernière activité biologique la conduit à une compétition alimentaire avec les espèces de filtreurs en élevage (moules, huîtres). Cette compétition alimentaire, associée à sa couverture spatiale dans les concessions conchylicoles en eaux profondes et en zone intertidale, mais aussi à l'augmentation du tri et du nettoyage des produits conchylicoles à terre, affecte la conchyliculture qui, en réponse, investit dans le dragage et la destruction de cette espèce invasive. Les coûts économiques induits sont significatifs à la fois dans les modalités de gestion nécessaires et dans les pertes de rendements de production. Les tentatives de valorisation du produit (ex. : amendement calcaire, biomatériaux, commercialisation du coquillage en Asie) en sont encore aux balbutiements.

### **L'huître japonaise**

Introduite volontairement dans les années 1960, puis de façon massive au début des années 1970, lors de l'opération dénommée « Résur », afin de soutenir la conchyliculture, dévastée par la disparition de l'huître portugaise (autre espèce exotique), l'huître japonaise (*Magallana gigas*) est devenue invasive à partir des années 1990 à la faveur du changement climatique et des transferts de cheptels à l'échelle européenne. De nos jours, c'est l'espèce de coquillage la plus pêchée et élevée dans les eaux européennes, avec des tonnages annuels de l'ordre de 150 000 tonnes d'une valeur économique de l'ordre de 300 M € en France. Elle fait également l'objet d'une pêche récréative (occasionnant parfois des blessures par coupures). À noter qu'en ostréiculture, l'huître plate est l'espèce native qui a vu ses productions s'effondrer



du fait de l'introduction accidentelle d'un parasite exotique pathogène (*Bonamia ostreae*) originaire d'Amérique du Nord et responsable de la bonamiose, qui s'est propagé depuis les années 1980 à l'ensemble des eaux européennes au gré des introductions secondaires *via* les transferts de cheptels.

Bien qu'introduites massivement dans les bassins conchylicoles des différentes façades de l'Hexagone, seules des populations d'huîtres japonaises situées en Sud-Loire (baie de Bourgneuf, Pertuis charentais, bassin d'Arcachon) ont pu se développer de façon pérenne au cours des premières années post-introduction. La constitution de gisements naturels et l'identification/protection de sanctuaires ont permis de maintenir l'espèce et de soutenir le captage annuel des naissains d'huîtres nécessaires au développement de la conchyliculture en France depuis son introduction. Avec une reproduction estivale annuelle régulière, une stratégie de reproduction massive (40-50 M d'ovocytes par ponte individuelle) et une phase de développement larvaire pélagique d'une vingtaine de jours facilitant sa dispersion, la population s'est rapidement constituée, soutenant la relance aquacole. Cette introduction a montré des effets positifs en matière de développement socio-économique jusqu'à nos jours. Cependant, malgré des prétraitements (ex. : assecs, bains de saumure), de nombreux organismes exotiques ont été introduits accidentellement de façon simultanée aux huîtres creuses en provenance de Colombie-Britannique (Canada) et de Sendai (Japon) — les coquilles présentant également un habitat favorable pour de nombreuses espèces (Gruet *et al.*, 1976). De façon similaire, plusieurs espèces pathogènes comme le protiste *Haplosporidium nelsoni* ont été introduites simultanément à cette occasion, bien que détectées bien plus tardivement. À l'époque, les considérations principales concernaient prioritairement l'aspect économique du soutien à une conchyliculture en crise, avec des modalités de gestion portant essentiellement sur les aspects sanitaires et de santé animale. La problématique des invasions biologiques et de l'impact environnemental de ces introductions était méconnue.

Depuis les années 1990, l'espèce a progressivement colonisé les estrans européens pour développer des populations naturelles

jusque dans les fjords norvégiens (61° de latitude nord) à la faveur du changement climatique et des effets induits (Thomas *et al.*, 2016). Par ailleurs, les flux commerciaux de cheptels entre les différentes régions conchylicoles européennes (voie d'introduction) ont facilité des introductions secondaires de plusieurs dizaines d'espèces (Wolff et Reise, 2002 ; Mineur *et al.*, 2014). La coquille de l'huître devient alors un support habitable pour de nombreuses espèces. Barillé *et al.* (2017) ont ainsi montré par analyse spectrale et hyperspectrale qu'une coquille d'huître pouvait héberger plus de 90 taxons d'endobiontes et d'épibiontes photosynthétiques.

En mer des Wadden, l'espèce a supplanté l'espèce européenne de l'huître plate, remplacé les moulières initialement exploitées tout en provoquant un changement majeur de la structuration des communautés benthiques (Kochmann *et al.*, 2008 ; Markert *et al.*, 2013). La moindre disponibilité de la ressource alimentaire en moules pour l'avifaune n'a pas été compensée par la présence de cette huître aux coquilles plus résistantes à la prédation, même si des comportements adaptatifs de goélands ont été signalés (Cadée, 2001 ; Waser *et al.*, 2016 ; Herbert *et al.*, 2018). Espèce ingénieuse, sa colonisation massive d'estrans rocheux tend à modifier profondément la biodiversité locale et son environnement, tout en favorisant une activité de pêche récréative. Elle forme un habitat « rocheux » par construction de récifs, là où seules des communautés benthiques se développaient sur des estrans vaseux. Espèce au mode alimentaire filtreur, son essor modifie les caractéristiques à la fois de la colonne d'eau (ex. : réduction de la production primaire phytoplanctonique) et des sédiments (ex. : biodépôts). Cette forte capacité de filtration la rend compétitrice alimentaire vis-à-vis des autres espèces filtreurs locales. Cependant, ces récifs peuvent également s'avérer un habitat favorable à plusieurs espèces du fait de la complexité de ces structures récifales et de l'hétérogénéité de l'habitat ainsi créé.

### **Le bigorneau perceur japonais**

Parmi les espèces exotiques introduites accidentellement à l'occasion du plan de relance de la conchyliculture des années 1970, on retrouve le bigorneau perceur japonais (*Ocenebrellus inornatus*). Originaire du Pacifique asiatique (Corée et Sud-Japon), l'espèce



a été initialement introduite sur la côte ouest des États-Unis à l'occasion de transferts d'huîtres dans les années 1920. Identifiée sur l'estran de l'île de Ré en 1994, l'analyse des caractéristiques génétiques a permis de démontrer l'introduction initiale plus de vingt ans auparavant, associée aux géniteurs d'huîtres creuses en provenance de Colombie-Britannique (Canada) (Pigeot *et al.*, 2000 ; Martel *et al.*, 2004a ; 2004b). Ceci illustre la forte variabilité du temps de latence possible présentée en **figure 1**. Les effets du changement climatique des années 1990 sont très probablement responsables de l'émergence du caractère invasif de l'espèce (effet seuil). Par la suite, l'espèce a colonisé les différents bassins conchylicoles français et européens à la faveur des transferts d'huîtres. Les impacts de l'espèce sont de différentes natures : elle utilise la même niche écologique que l'espèce native, le cormaillet (*Ocenebra erinacea*), et tend à la supplanter par ses caractéristiques physiologiques (période de ponte plus longue comme son effort de reproduction, meilleur rendement énergétique). Son impact écologique est donc significatif tant au niveau du fonctionnement de l'écosystème que du remplacement progressif de l'espèce locale. Ce bigorneau est un prédateur particulièrement efficace d'huîtres et de divers coquillages, qu'il attaque en perçant la coquille de façon chimique et mécanique (sécrétion acide et langue râpeuse agissant comme un foret). De fait, son activité a un impact direct socio-économique en raison des pertes de rendements de production conchylicole, ce qui nécessite également des moyens de gestion pouvant être coûteux. À noter par ailleurs la présence sur la façade atlantique et en Méditerranée du rapana veiné, gastéropode d'origine asiatique, également prédateur de coquillages.

### **Le crabe bleu américain**

Plus récemment, l'arrivée du crabe bleu américain (*Callinectes sapidus*) sur la côte française méditerranéenne (Corse et lagunes continentales) a été fortement médiatisée du fait de ses impacts sur les activités humaines comme sur l'environnement. Ce n'est pas le premier crabe exotique invasif, puisque le crabe chinois est présent en France depuis les années 1930, et son cycle de vie est marqué par une phase de migration massive des eaux douces vers le milieu marin, où les phases larvaires se développent.

Il présente un caractère invasif cyclique et se trouve être très tolérant aux conditions environnementales. Par son activité, il provoque l'érosion des berges, creuse de profondes galeries (80 cm) et colmate les conduites d'eau (Gouletquer, 2016). Prédateur opportuniste, il perturbe également le fonctionnement des écosystèmes et entre en compétition avec les espèces natives.

L'aire native du crabe bleu américain s'étend de la côte est de l'Amérique du Nord jusqu'en Argentine (tropical à tempéré), où l'espèce fait l'objet de pêcheries commerciales intensives. Elle est signalée en Europe ponctuellement dès le début du xx<sup>e</sup> siècle, probablement suite à du déballastage/biosalissures, mais sans que des populations pérennes se développent. Les introductions dans les années 1930 en mer Égée ont cette fois-ci conduit à des populations pérennes qui ont depuis fait l'objet d'une exploitation commerciale. Le processus d'invasion biologique et d'explosion démographique du crabe en Méditerranée remonte au début des années 2000, avec une forte expansion spatiale atteignant les côtes marocaines en 2017. À ce jour, plus de 17 pays méditerranéens sont concernés par cette invasion après des impacts significatifs dans le bassin nord-ouest. Ces dernières années, et à la suite de premiers signalements ponctuels en Corse, le crabe bleu américain a étendu son aire de répartition sur les côtes françaises, et plus particulièrement sur les côtes du golfe du Lion (Labrune *et al.*, 2019). Sa présence avait été notée ponctuellement dans l'étang de Berre en 1962 (Galil *et al.*, 2002), mais sa réelle expansion sur la côte française méditerranéenne n'a été confirmée qu'à partir de 2016. Depuis, il a été observé dans 15 lagunes en région Occitanie, 3 lagunes en région PACA et 8 lagunes en région Corse. Il est observé également en mer et dans certaines embouchures de fleuves (Occitanie, Corse). Particulièrement tolérant aux conditions environnementales, il envahit différents milieux. Ce crabe s'accouple en milieu dessalé, mais libère ses larves en mer ouverte, lieu des premiers stades de développement, avant un retour en lagune. Excellent nageur, c'est un prédateur omnivore très agressif, y compris cannibale, pouvant détruire les filets de pêche pour atteindre ses proies, peser jusqu'à 1 kg et parcourir 15 km par jour. Considéré comme son seul prédateur, le poulpe n'est cependant pas présent dans



les lagunes côtières. Par son caractère invasif, ce crabe perturbe fortement l'écosystème en consommant toute sorte d'espèces (coquillages, anguilles, crabes verts, dorades, soles, mullets, mais également amphibiens) et en détruisant les engins de pêche. Dans l'étang de Canet, en Roussillon, des quelques individus signalés en 2017, on atteint 10 tonnes pêchées en 2020. Les pêcheurs ont fini par abandonner leurs activités traditionnelles tout en relevant jusqu'à 600 kg de crabe bleu par jour. En 2022, il prolifère exceptionnellement sur la côte orientale de la Corse, avec des activités de pêche de l'étang de Biguglia particulièrement touchées. La pêche aux mullets a été interrompue comme celle de l'anguille, et les filets de pêche sont détruits par ce crabe qui est une menace pour tout l'écosystème lagunaire méditerranéen, riche en biodiversité.

### **Les poissons-lions, ou rascasses volantes**

Les poissons-lions, ou rascasses volantes (*Pterois volitans* et *P. miles*), sont des prédateurs voraces généralistes. *P. volitans* se trouve dans l'océan Pacifique et dans l'est de l'océan Indien entre 2 et 55 m de profondeur. Dans le reste de l'océan Indien et en mer Rouge, on trouve l'espèce extrêmement voisine morphologiquement *P. miles*, également appelée « rascasse volante » (Bottacini *et al.*, 2024).

Les deux espèces de poissons-lions ont envahi les secteurs tropicaux et subtropicaux de l'Atlantique Ouest, des côtes brésiliennes jusqu'au cap Cod, aux États-Unis, avec des impacts très significatifs dans les Caraïbes. La première détection date de 1985 en Floride, probablement suite à plusieurs échappements d'aquariums privés et commerciaux endommagés par des cyclones. Depuis 2000, l'invasion dans les Caraïbes est particulièrement préoccupante. Prédateur hors pair, il consomme différentes espèces de poissons (une centaine de proies diverses avec une taille d'estomac pouvant être multipliée par 30), dont les herbivores utiles au maintien des écosystèmes récifaux en limitant les proliférations algales. Jusqu'à 90 % de pertes de poissons, herbivores comme piscivores, sont observées dans les secteurs envahis (Ingeman, 2016). En l'absence d'herbivores, l'écosystème récifal se restructure avec une dominante algale au détriment des populations de

coraux et d'éponges (Kindinger et Albins, 2017). Ce changement de l'écosystème élimine les secteurs traditionnels de refuge pour de nombreux juvéniles de poissons d'intérêt écologique et commercial (DeRoy *et al.*, 2020). Avec une espérance de vie jusqu'à 30 ans, il pond dès sa 1<sup>re</sup> année plus de 2 M d'œufs par an (quelques milliers tous les 2 à 3 jours), et atteint des densités cinq fois supérieures à celles de son aire native (400/ha). La structuration des écosystèmes est donc modifiée, les activités de pêche perturbées — des pertes économiques de l'ordre de 10 M €/an ont été estimées aux Antilles —, et l'espèce peut occasionner des problèmes de piqûres pour l'homme du fait de ses épines venimeuses lors de sa capture.

En Méditerranée, *P. miles* est arrivé depuis la mer Rouge et l'océan Indien en passant par le canal de Suez et/ou *via* les ballasts de bateaux. Après un premier signalement en 1991 en Israël, la progression s'accélère depuis 2011 et envahit progressivement la mer Méditerranée à la faveur du processus de tropicalisation de celle-ci. Les observations récentes l'identifient jusqu'à Chypre, avec une progression vers l'ouest envisagée à la faveur de conditions climatiques qui lui seraient plus favorables à l'avenir. Avec l'absence de prédateurs, des capacités de reproduction supérieures à celles de l'espèce dans son aire native et un régime alimentaire opportuniste, son impact est particulièrement important tant au niveau des écosystèmes que des activités halieutiques.

## IMPORTANCE DE L'APPROCHE ET DES ANALYSES ÉCOSYSTÉMIQUES

Ces différents exemples mettent en évidence l'hétérogénéité des impacts qui explique les difficultés dans les modalités de gestion nécessaires. Le besoin d'informations scientifiques sur les traits biologiques des espèces exotiques est ici essentiel, et pas seulement à l'échelle régionale. Les approches comparatives des caractéristiques génétiques des espèces à partir d'échantillonnages réalisés sur l'ensemble des populations identifiées à l'échelle mondiale sont cruciales. Elles renseignent sur les voies, les vecteurs et la dynamique temporelle des introductions, mais



facilitent aussi les arbitrages en matière de gestion. Les caractéristiques et les traits biologiques permettent par ailleurs de mieux comprendre la dynamique et la trajectoire spatio-temporelle des invasions, en contribuant notamment à l'identification d'effets seuils en réponse aux effets du changement climatique. Tous ces éléments renforcent la pertinence des évaluations des risques associés à ces espèces exotiques.

On a pu constater que les impacts des invasions biologiques se mesurent à l'échelle des populations et des écosystèmes, ce qui justifie pleinement de développer des études scientifiques sur les interactions spécifiques et le fonctionnement des écosystèmes selon une « approche écosystémique ». Ces études doivent être menées dans un temps long, comme le soulignent Strayer *et al.* (2006) : à la suite de l'analyse de près de 200 cas d'invasions biologiques, ils constatent que très peu d'études évaluent les impacts avec une fréquence répétée, 40 % de celles-ci ne prenant pas en compte la durée de l'invasion, la majorité des études étant par ailleurs de courte durée. Leur conclusion est que la fréquence des suivis et leur brièveté (durée de chaque suivi) sont insuffisantes pour révéler précisément les effets et les impacts de ces invasions.

Par ailleurs, les impacts de ces invasions biologiques peuvent s'avérer « positifs » comme « négatifs », nécessitant une approche d'analyse intégrée telle que le recommandent le projet européen MAES (2020) et l'évaluation française Efese : avec l'objectif d'un maintien des services écosystémiques, il est également nécessaire d'évaluer les seuils de durabilité des « bouquets de services » — ceux qui interagissent entre eux —, mais aussi de tenir compte des services « marchands » comme « non marchands » afin d'éviter la maximisation de valeur d'un service au détriment de la biodiversité et/ou de sa résilience. Ceci implique la participation de l'ensemble des porteurs d'enjeux dans les processus d'évaluation des impacts et selon les approches scientifiques développées par les sciences humaines et sociales.





## QUELLES SONT LES MODALITÉS DE GESTION ?

On peut d'ores et déjà affirmer que la gestion d'espèces exotiques dans l'environnement marin pose des défis très supérieurs à ceux posés dans le domaine terrestre. Les difficultés sont dues à la continuité de l'environnement marin, qui impose d'aborder la problématique par une approche « écorégionale », au-delà des contingences régionales et nationales. Par ailleurs, tout traitement peut se propager au-delà des simples frontières administratives. De plus, l'accessibilité du milieu marin est assez réduite et nécessite des moyens logistiques conséquents. Il est donc impératif de considérer la PRÉVENTION comme l'approche tout à fait prioritaire, de loin préférable et la plus économique, afin d'empêcher l'invasion avant qu'elle n'ait lieu, plutôt que de déployer des modalités de contrôle visant à l'éradication de populations et d'espèces déjà établies. Malheureusement, dans la majorité des cas, les prises de décision des gestionnaires sont tardives et arrivent lorsque des effets négatifs commencent à peser sur l'environnement et les activités humaines. Or, il a bien été démontré que la seule gestion par les impacts est problématique et qu'il est nécessaire d'adopter une approche de précaution, avec non seulement des modalités de gestion par anticipation, aux points d'entrée des espèces, mais également une priorisation des impacts à venir (Ojaveer *et al.*, 2015). L'absence de données scientifiques exhaustives et les incertitudes associées ne justifient pas l'absence de prise de décision. Par exemple, l'observation ponctuelle d'une espèce exotique ne signifie pas nécessairement la présence de nombreux individus, voire de populations pérennes, ce qui nécessite des compléments d'observation, mais permet une réaction rapide. Selon cette approche de précaution, les modalités de gestion portent de fait sur toute arrivée d'espèces exotiques, qu'elles soient ultérieurement envahissantes ou non. D'où l'intérêt par ailleurs de disposer d'informations, pour les scientifiques et les gestionnaires, issues des bases de données à l'échelle internationale



quant aux caractéristiques intrinsèques des espèces concernées, et en particulier de leur caractère potentiellement invasif !

En matière de gestion d'espèces exotiques, il est également nécessaire de différencier les introductions d'origine volontaire de celles accidentelles.

## INTRODUCTIONS VOLONTAIRES

Les premiers cas ont souvent été observés lors des développements aquacoles des années 1980. Ainsi, bon nombre d'espèces de poissons, de mollusques et de crevettes ont été testées en milieu contrôlé et/ou en milieu ouvert, source de revenus économiques, mais également de populations férales ultérieures, voire d'introductions de parasites ou d'agents pathogènes associées à celles-ci. En effet, tout élevage aquacole est source d'échappements, à l'exception des pratiques aquacoles en milieu strictement fermé ou en quarantaine. Malgré l'adoption de mesures sanitaires et zoosanitaires initiales, beaucoup d'espèces exotiques, parasites et pathogènes, ont été introduites simultanément. Ces activités aquacoles ont été également à l'origine d'introductions secondaires au gré des déplacements des cheptels d'élevage. Pour répondre à ce défi, des instruments internationaux, et parfois réglementaires, aux échelles nationales et internationales ont été mis en œuvre : la majorité des conventions internationales, comme la CDB ou bien encore le Code de conduite pour une pêche responsable (FAO), recommandent l'utilisation d'espèces natives à des fins d'aquaculture. L'impact de l'introduction d'agents pathogènes exotiques sur l'aquaculture et la pêche a également conduit à la mise en place de groupes de travail internationaux pour traiter ce sujet : on peut citer la convention Oskar (Oslo-Paris) ainsi que le CIEM pour l'Atlantique Nord avec le groupe de travail sur l'introduction et le transfert des organismes marins (WG-ITMO). Ces groupes d'experts ont contribué à l'élaboration de textes réglementaires européens tels que le règlement EU n° 708/2007 du Conseil du 11 juin 2007, relatif à l'utilisation en aquaculture des espèces exotiques et des

espèces localement absentes<sup>12</sup>. Il vise à maîtriser la diversification des espèces élevées en aquaculture, tout en restant vigilant quant aux introductions d'espèces qui pourraient s'avérer nuisibles aux écosystèmes, et ceci dans le cadre du marché unique européen afin d'éviter toute distorsion de concurrence entre pays. Un cadre technique contraignant régit les pratiques aquacoles sur la question de l'introduction d'espèces exotiques et les espèces absentes au niveau local (animaux, végétaux ou micro-organismes, mais également polyploïdes fertiles comme les huîtres tétraploïdes). Il oblige les porteurs de projet à suivre les procédures afin d'analyser les risques et d'élaborer des mesures fondées sur les principes de prévention et de précaution. De plus, des plans d'urgence doivent être prévus en cas de nécessité. Le tout doit être précisé dans une demande d'autorisation auprès de l'autorité compétente. Le projet est donc conditionné à la délivrance d'un permis d'introduction par l'État membre de destination. À noter que les pays européens de proximité, pouvant être potentiellement concernés par la mesure, sont en droit de formaliser un avis. Les pays membres peuvent également décréter des réglementations plus strictes, le texte européen étant le « plus petit dénominateur commun ». Toutefois, deux exceptions à ce strict cadre réglementaire, dont les modalités sont également dans le Code de l'environnement français, sont identifiées :

– les espèces citées dans l'annexe IV du règlement UE, qui correspondent à des taxons déjà largement exploités en Europe en 2007, comme l'huître japonaise, la palourde japonaise ou, en eau douce, la carpe commune (*Cyprinus carpio*), le poisson-chat européen (*Silurus glanis*) ou bien encore la chevrette d'élevage (*Macrobrachium rosenbergii*) en outre-mer, malgré leur caractère invasif. Il semblait effectivement difficile d'adopter une démarche réglementaire rétroactive pour ces espèces exploitées considérées comme déjà « naturalisées ». Il faut toutefois souligner que l'ajout de nouvelles cultures en milieu ouvert d'espèces listées en annexe IV peut augmenter la pression sur l'environnement et la biodiversité locale. Par ailleurs, une décision de mettre en œuvre

12. <https://eur-lex.europa.eu/legal-content/FR/TXT/PDF/?uri=CELEX:32008R0535&from=FR>



des restrictions sur l'aquaculture de ces espèces, comme actuellement envisagé par le Royaume-Uni pour l'élevage d'huîtres creuses, serait inefficace compte tenu des populations sauvages à forte capacité de reproduction déjà présentes au-delà du pays, aux échelles régionale et écorégionale (Shakespeare *et al.*, 2024) ; – seconde exception, les installations aquacoles fermées et sécurisées, où le risque d'échappement est quasi nul. Dans ce cas, elles ne font pas l'objet, sauf cas particulier, d'une évaluation préalable des risques environnementaux, ni de délivrance de permis. Cependant, l'installation doit être inscrite en préfecture sur la liste des installations aquacoles fermées. Ces installations fermées ont en général un circuit d'eau recirculé, avec des dispositifs en bassins hors-sol totalement sécurisés, ne pouvant prêter au moindre échappement dans l'environnement. Depuis 2007, les développements aquacoles en France utilisant des espèces exotiques, notamment des crevettes d'élevage et des algues, sont essentiellement dans ce cas de figure. *A contrario*, on peut souligner que le caractère « fermé » des récentes installations aquacoles (depuis 2017) en marais doux et saumâtres de crevetticulture d'espèces exotiques (ex. : chevette d'élevage) reste discuté.

À noter également l'existence de procédures génériques au niveau français ayant pour objectif de limiter les impacts environnementaux : les installations classées pour la protection de l'environnement (procédures ICPE)<sup>13</sup>. De façon plus spécifique, les dispositifs techniques de détention des huîtres polyploïdes fertiles (*M. gigas* 4N) sont également encadrés par l'arrêté du ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation en date du 7 décembre 2021<sup>14</sup> — texte réglementaire qui oblige les détenteurs à une certification de leurs installations où les huîtres polyploïdes fertiles doivent être confinées.

De façon complémentaire, et toujours en lien avec l'aquaculture, l'OIE élabore des codes et des manuels précisant les normes pour l'amélioration de la santé et du bien-être des animaux et

13. <https://entreprendre.service-public.fr/vosdroits/F33414>

14. <https://www.legifrance.gouv.fr/download/pdf?id=cl6xCINROSVDIYXS3-4umQTtqKcN8XbR9fRT6gSr4I4>

de la santé publique vétérinaire à l'échelle mondiale, incluant des normes pour le commerce international d'animaux et de leurs produits. Ainsi, certains parasites et agents pathogènes exotiques, responsables de maladies déjà connues ou émergentes, font l'objet de déclarations obligatoires par les pays membres, qui doivent mettre en œuvre des modalités limitant les transferts et l'établissement de ces espèces pathogènes. C'est le cas du parasite protiste exotique *Bonamia ostreae*, affectant drastiquement les populations de l'huître plate native européenne depuis les années 1980, avec des classements de zones afin de limiter les transferts d'huîtres infectées vers des zones indemnes de ce parasite.

Ces différents dispositifs nous amènent à considérer que les introductions volontaires de nouvelles espèces sont relativement bien encadrées, limitant les risques environnementaux et économiques pour l'avenir. Néanmoins, deux aspects supplémentaires sont à considérer :

- les espèces aquacoles peuvent faire l'objet de programmes de sélection génétique susceptibles de fragiliser ultérieurement les populations sauvages en cas d'échappement des installations aquacoles. Ceci reste un point de vigilance, comme l'ont précisé Perriman *et al.* (2022) au sujet des hybrides de saumon issus des croisements entre souches sélectionnées et populations sauvages dont la capacité adaptative (*fitness*) est réduite. La salmoniculture au Canada est à ce titre mise en difficulté compte tenu de ses impacts sur les espèces natives de saumon, actuellement en situation critique d'extinction ;
- le changement climatique et le réchauffement des eaux marines sont des éléments nouveaux quand on considère les anciennes prises de décision relatives à des espèces qui ne pouvaient se reproduire dans leur contexte environnemental initial. Non prises en compte à l'époque, ces trajectoires environnementales doivent amener le gestionnaire à réévaluer ces situations, et à renforcer les critères réglementaires. Ceci justifie par exemple la prise en compte des modèles de projection climatique dans les évaluations de risques lors d'introductions, comme le proposent les procédures AS-ISK (Copp *et al.*, 2016).



## INTRODUCTIONS NON INTENTIONNELLES OU ACCIDENTELLES

À la différence des modalités de gestion pour des introductions volontaires, ce sont les cas d'introductions non intentionnelles qui restent les plus préoccupants, nécessitant une priorisation en matière de renforcement des modalités de gestion et le développement de nouvelles approches. Bien que le cadre réglementaire européen soit très explicite par le texte de 2014, couvrant la problématique depuis la prévention jusqu'à la restauration des écosystèmes affectés, sa mise en œuvre n'est encore que très partielle.

Pour rappel, la **figure 1** présente les modalités de gestion aux différentes étapes depuis l'introduction jusqu'au processus d'invasion selon un continuum : prévention, contrôle aux points d'entrée, réponse rapide, confinement et contrôle/régulation.

Dans le cas des introductions accidentelles, la prévention est l'option de gestion la plus viable pour éviter les effets indésirables de ces espèces exotiques (Galil *et al.*, 2019). Une fois l'espèce établie, les options de gestion en milieu marin sont relativement inefficaces et généralement coûteuses (Booy *et al.*, 2020 ; Lehtiniemi *et al.*, 2015). La prévention nécessite la mise en œuvre de différentes approches complémentaires. À ce titre, les connaissances scientifiques sur les espèces exotiques à risque, les analyses de risques, les bases de données internationales (ex. : GISD, EASIN, AquaNIS<sup>15</sup>) constituent un socle de connaissances permettant d'alimenter le débat entre les parties prenantes et d'élaborer des outils pratiques de communication (ex. : fiches d'information) (Olenin *et al.*, 2014). Le centre de ressources copiloté par l'Office français de la biodiversité (OFB) et le Comité français de l'UICN, initié en 2018, est un dispositif collaboratif et de médiation d'intérêt pour accompagner l'ensemble des acteurs concernés dans leurs réponses face à ce phénomène d'invasions biologiques<sup>16</sup>.

15. <https://www.iucngisd.org/gisd/>, <https://gd.eppo.int/reporting/article-6148> ; <http://www.corpi.ku.lt/databases/index.php/aquanis/>

16. <http://especes-exotiques-envahissantes.fr/>

## PRÉVENTION ET DISPOSITIFS RÉGLEMENTAIRES

Des dispositifs réglementaires complètent cette sensibilisation par la mise en œuvre de pratiques et de techniques permettant de traiter le sujet en amont. À l'échelle internationale, l'OMI a validé en 2004 la Convention BWM. Elle a rendu obligatoire le traitement préventif des eaux de ballast avec des normes techniques à atteindre pour plus de 50 000 navires. Nécessitant la signature de 30 pays, représentant au moins 35 % du tonnage mondial, la convention est opérationnelle depuis 2017<sup>17</sup> et a été totalement mise en œuvre en septembre 2024. La convention a été (et est) source de nombreuses innovations technologiques pour faciliter ces traitements, comme la mise en œuvre de traitements ultraviolets spécifiques<sup>18</sup>. Ce développement à l'échelle internationale est certainement l'amélioration la plus significative de ces dernières décennies en matière de protection de l'environnement marin, même s'il reste encore des optimisations possibles. Cependant, le déficit de traitement des bioalissures marines reste problématique. Les dispositifs utilisant des anodes en cuivre, en aluminium et en fer afin d'induire un courant électrique permettant de réduire les bioalissures n'apportent qu'une réponse partielle, peu appropriée, et sont par ailleurs source de polluants. Plusieurs pays ont adopté des approches encore plus contraignantes, comme en Australie, où une politique de tolérance zéro est mise en œuvre en matière de biosécurité. À Barrow Island, un système d'analyse de risques pour tout matériel et personnel arrivant sur l'île, avec une inspection des coques de bateaux, a été mis en place, et une politique de quarantaine a été adoptée pour éviter toute introduction d'espèce exotique à terre et dans les écosystèmes marins. En 2023, l'Australie a interdit l'accostage d'un paquebot pendant six jours par défaut de traitement antisalissure de sa coque — paquebot qui avait été préalablement sanctionné en Nouvelle-Zélande pour les mêmes motifs. Le paquebot a dû mouiller à 17 milles des côtes et procéder à un nettoyage

17. <https://www.imo.org/fr/MediaCentre/HotTopics/Pages/Implementing-the-BWM-Convention.aspx>

18. <https://www.ballast-water-treatment.com>



de la coque par une équipe de plongeurs. Ces approches sont particulièrement adaptées à la conservation d'espaces protégés en sanctuaire et/ou en zones de protection forte.

Si ces développements permettent un progrès certain, des manques significatifs existent encore en matière de prévention : à ce titre, aucun dispositif technique opérationnel ne permet de se prémunir d'introductions d'espèces dans les grandes voies navigables comme les canaux de Suez et de Panama. Néanmoins, les bases de données internationales sur les EEE (GSIP, EASIN, AquaNIS), les systèmes d'information ou l'analyse du trafic maritime permettent de disposer d'informations préalablement à toute arrivée dans les ports, facilitant l'évaluation des risques liés à ces espèces afin de développer des priorités d'actions. À titre d'exemple, les connaissances sur les distributions actuelles des EEE à l'échelle européenne *via* EASIN contribuent à aider, d'une part, les autorités compétentes pour adapter leur dispositif de surveillance en vue de répondre aux obligations réglementaires de plans de détection rapide (Magliozzi *et al.*, 2023) et, d'autre part, les gestionnaires pour prioriser les aires d'évaluation des risques et les actions à mener (Magliozzi *et al.*, 2024).

Sous l'impulsion des recommandations des conventions internationales et des constats des scientifiques, comme la CDB (décision XII/16) (Accords de Nagoya, 2010), les Conventions de Bonn et de Berne, la CITES, la FAO, l'Unesco et les bilans IUCN, on doit souligner le renforcement du contexte réglementaire à l'échelle européenne et française : dès 2008, la Communauté européenne définit sa stratégie en matière de reconquête du milieu marin par la DCSMM. Elle vise à atteindre un bon état écologique de façon globale avec un des descripteurs portant sur la maîtrise des espèces non indigènes (Olenin *et al.*, 2009). Plus récemment, le règlement de 2014 est exclusivement dédié à cette problématique. Il institue notamment une liste d'espèces exotiques de préoccupation communautaire avec la nécessité de réaliser des analyses de risques pour celles-ci<sup>19</sup>. Cette liste, qui comporte actuellement 88 espèces, dont seulement 4 marines — l'algue brune

---

19. <https://eur-lex.europa.eu/legal-content/FR/TXT/PDF/?uri=CELEX:32022R1203>



*Rugulopteryx okamurae*, la moule pygmée (*Xenostrobus securis*), le crabe chinois, avec une phase marine de développement, et le poisson-chat rayé (*Plotosus lineatus*) —, est complétée par des listes nationales. La France a d'abord adapté sa réglementation par la loi de 2016 sur la reconquête de la biodiversité, puis élaboré une stratégie nationale relative aux EEE, dont le premier axe porte spécifiquement sur la prévention<sup>20</sup>, et formalisé un plan d'action (2022-2030) comprenant 19 items<sup>21</sup>. Le Code de l'environnement est mis à jour notamment par deux articles — art. L. 411-5, niveau 1 « Interdiction d'introduction dans le milieu naturel d'animaux et de plantes non indigènes au territoire, non domestiques, non cultivées », et art. L. 411-6, niveau 2 « interdictions cumulées », plus restrictif — et par des listes d'espèces *ad hoc* établies pour la France hexagonale et les territoires d'outre-mer. Ces dernières sont mises à jour depuis 2018 et identifient entre autres le crabe bleu américain (niveau 1) et le crabe bleu nageur de la mer Rouge (*Portunus segnis*) (niveau 2)<sup>22</sup>. Cela concerne *de facto* les espèces faisant l'objet d'un commerce international (ex. : aquariophilie). À noter que la Stratégie nationale biodiversité (SNB3, 2023) dispose dans son axe 1 d'une mesure (n° 10) sur la limitation d'introductions de nouvelles EEE par une approche de prévention. Ces différentes réglementations doivent contribuer à l'atteinte des objectifs fixés lors de la dernière COP 15 du Cadre mondial de la biodiversité de Kunming, à Montréal (2022), de réduire de 50 % les nouvelles introductions à échéance de 2030.

## CONTRÔLE DES VOIES D'INTRODUCTION

Malgré ces approches préventives, les espèces exotiques arrivent toujours sur nos côtes selon les différents vecteurs et voies d'introduction, ce qui nécessite des contrôles aux points d'entrée prioritaires. À ce titre, les ports maritimes (plaisance, commerce,

20. <https://especes-exotiques-envahissantes.fr/strategie-nationale-relative-aux-eee/>

21. [https://www.ecologie.gouv.fr/sites/default/files/20220315\\_EEE\\_VDEF.pdf](https://www.ecologie.gouv.fr/sites/default/files/20220315_EEE_VDEF.pdf)

22. <http://especes-exotiques-envahissantes.fr/29-especes-exotiques-envahissantes-nouvellement-reglementees/>



militaires), les zones conchylicoles, les sites d'expédition de produits de la mer sont des zones candidates. Pour bon nombre de territoires d'outre-mer, les ports constituent les voies principales en matière d'importation des produits de consommation, et donc les portes d'entrée pour ces espèces exotiques marines. Leurs plans de gestion et de développement jouent un rôle essentiel. Pour le milieu marin, cette phase d'introduction, préalable à l'établissement de l'espèce exotique, est la phase opérationnelle ultime permettant un contrôle à coût réduit de ces espèces exotiques.

L'efficacité de ces contrôles aux points d'entrée prioritaires tient à la mise en œuvre d'un programme de surveillance disposant d'une stratégie d'échantillonnage appropriée afin de développer des réponses rapides à la suite de détections. Ceci inclut également des outils de surveillance optimisés, dont certains relèvent encore de projets de recherche (ex. : ADN environnemental). Mais la surveillance de ces introductions et de leurs impacts est un prérequis pour la mise en œuvre et les choix ultérieurs des modalités de gestion. Les dispositifs de surveillance et de réponse rapide ont fait leurs preuves dans plusieurs pays comme les États-Unis, où plusieurs espèces d'origine asiatique ont pu être éradiquées dès leur détection dans les ports de commerce de la côte ouest. En France, de récents efforts dans ce sens sont à souligner. Dans le cadre du cycle 2 (2020-2026) de la DCSMM, un sous-programme est dédié à la surveillance des ports de l'Hexagone et des zones conchylicoles, incluant également les zones sensibles aux biopollutions et les sites à infrastructure d'énergies marines renouvelables. Bien que cela ne soit pas une réelle stratégie d'échantillonnage couvrant l'ensemble de la France hexagonale et l'ensemble des sites « à risque », c'est toutefois un dispositif de surveillance en construction et à amplifier. *A contrario*, l'outre-mer ne bénéficie d'aucun dispositif de surveillance dédié. Les observatoires de la biodiversité sont potentiellement une source de contributions et de données. Les informations issues des services déconcentrés de l'État (Direction de l'environnement, de l'aménagement et du logement, DEAL), des structures de gestion telles que les parcs naturels marins, ainsi que les activités des associations environnementales, y compris les clubs de plongée et le développement d'approches

de sciences participatives, permettent de compléter en partie ces observations. À noter que ces approches de surveillance active, de détection précoce et de réponse rapide sont identifiées dans le règlement de 2014 (voir chap. 3) comme dans la Stratégie nationale sur les espèces exotiques envahissantes et la SNB3 (2023) (axe 1, mesure 10), déjà cités.

## SENSIBILISATION DU PUBLIC AUX INVASIONS BIOLOGIQUES

La sensibilisation du public, mais aussi des acteurs et des usagers de la mer, aux risques associés à l'introduction d'espèces exotiques représente une priorité en matière de gestion. La diffusion d'informations auprès du grand public est essentielle (ex. : médiation scientifique, grands médias). Les plaisanciers doivent être sensibilisés aux risques d'introduction *via* les ancres, les coques de bateaux non entretenues, et donc appliquer les bonnes pratiques afin de freiner, voire d'éviter la dispersion d'espèces exotiques<sup>23</sup>. Idem pour la pêche récréative. De façon similaire, les détenteurs d'aquariums marins ne doivent pas relâcher dans l'environnement des espèces exotiques commercialisées. Une attention particulière doit être portée sur les acteurs professionnels du monde maritime (transferts de cheptels, activités de pêche). Cette sensibilisation nécessite la mise à disposition d'informations synthétiques sur les risques associés aux pratiques, mais également sur les bons gestes à adopter, et la prise en compte des espèces à risque déjà pré-identifiées. Il apparaît urgent de renforcer cette approche de communication coconstruite entre les acteurs afin d'améliorer l'appropriation des messages (Courchamp *et al.*, 2017).

La participation à des dispositifs de sciences participatives est également d'importance, concrétisée par la mise en œuvre de réseaux d'observation. On peut citer les « réseaux Alien » avec la Fédération française d'études et de sports sous-marins (FFESSM) pour certains et la Base pour l'inventaire des observations

23. Les bonnes pratiques de carénage : <https://www.caufrance.fr/sites/default/files/2018-07/Guide-sur-les-bonnes-pratiques-de-carenage-AFB-2017.pdf>



subaquatiques (BiObs) pour d'autres<sup>24</sup>, qui concernent plusieurs régions comme l'Occitanie, la Corse, la Normandie, avec l'initiative des « Sentinelles de la mer » et le Grand-Ouest. Au-delà de l'acquisition de connaissances, ils ont pour objectifs de renforcer et de structurer la prévention, la sensibilisation et la mise en place de dispositifs de réaction rapide adossés à une surveillance opérationnelle. Un projet est spécialement dédié aux observations d'EEE au niveau des bateaux de plaisance en région Occitanie. L'OFB lance une initiative de coordination de ces réseaux afin de capitaliser ces sources d'informations particulièrement importantes. Toutes ces données issues de différentes sources contribuent à la base d'information nécessaire à la prise de décision et à la mise en œuvre de plans d'action et de réponse rapide.

## UNE FOIS L'ESPÈCE INSTALLÉE : QUELLES MODALITÉS DE CONTRÔLE ?

Une fois l'espèce installée dans l'environnement marin, les dernières modalités de gestion portent sur des opérations de contrôle des populations invasives, et généralement sur leur « écrêtage » récurrent et sur le long terme. Théoriquement, trois options sont possibles pour atteindre cet objectif : une lutte biologique, une destruction directe des populations ou, de façon ultime, leur valorisation. Or aucun cas de lutte biologique n'a été documenté en milieu marin (IPBES, 2023). Cette approche avait été envisagée un temps afin de lutter contre la prolifération de la caulerpe en Méditerranée, notamment par l'introduction d'une autre espèce exotique et native de l'aire d'origine de l'algue. Deux mollusques ascoglosses consommant exclusivement cette algue, *Oxynoe azuropunctata* et *Elysia subornata*, avaient été identifiés comme espèces candidates — *E. subornata* identifié comme le plus gros consommateur de caulerpe taxifoliée. L'introduction d'une espèce exotique supplémentaire dans une région considérée comme un *hotspot* de biodiversité, et dont le devenir n'était pas prévisible, fut considérée comme à haut risque

24. <https://biologie.ffessm.fr/reseaux-alien> <https://bioobs.fr/blog/>

par l'Académie des sciences, qui rejeta cette option de gestion. La suite a prouvé que cette décision était appropriée. L'état actuel de nos connaissances scientifiques sur les invasions biologiques marines ne peut que confirmer le rejet de ce type d'options.

### **De la destruction des populations invasives...**

La destruction des populations par différentes méthodes, notamment physiques, d'arrachage, de piégeage, de capture, ou par des programmes de primes et de récompenses, reste la plus commune, mais également la plus onéreuse... Cette dernière approche fait appel au public pour réduire les populations, avec des contreparties qui peuvent être financières, par exemple :

- des pêches du bigorneau perceur japonais ont été encouragées dans le bassin de Marennes-Oléron dans les années 1990 ;
- des compétitions de pêche sportive de poisson-lion ont été organisées aux Caraïbes ;
- la pêche du rapana veiné dans la baie de Chesapeake (États-Unis) a été récompensée entre 1999 et 2009 par une prime de 2 US\$ par coquille et de 5 US\$ par animal vivant, permettant la destruction de 18 000 individus pour un coût annuel de 35 000 US\$ ;
- la pêche du crabe vert aux États-Unis est financée depuis 2013 à raison de 0,4 US\$ par livre (> 2 t pêchées).

Ces dispositifs restent toutefois d'une portée limitée avec une efficacité relative (Olden, 2024).

Cependant, les opérations annuelles de destruction de populations sont généralement de portée plus massive, avec pour objectif principal de maintenir les fonctionnalités des écosystèmes concernés et de réduire les conséquences économiques. Ces opérations doivent être effectuées en considérant les aspects éthiques. Par exemple, un guide met à disposition des gestionnaires un choix de méthodes létales et non létales pour l'éradication, la gestion et le confinement de vertébrés exotiques, en considérant le bien-être animal (Smith *et al.*, 2022). En Norvège, des barrages sur les fleuves permettent en phase de migration de rabattre les saumons roses exotiques vers des dispositifs de tri avec analyse d'images, suivie d'un tri manuel d'abattage afin de réduire leurs populations (ICAIS, 2024). Parmi les exemples déjà cités, le cas de la crépidule américaine est d'intérêt : les populations de cette espèce



font l'objet d'opérations annuelles de dragage dans les Pertuis charentais (bassin de Marennes-Oléron) depuis les années 1980 afin de limiter la compétition trophique avec les élevages d'huîtres et de moules, et de maintenir les concessions conchylicoles opérationnelles. Ces opérations d'entretien ont permis de garder sous contrôle ces populations, à la différence de celles de la baie du Mont-Saint-Michel/golfe de Saint-Malo, où l'absence de gestion a laissé proliférer l'espèce de telle façon qu'une volonté de contrôle nécessiterait une approche industrielle de grande ampleur.

De façon similaire, la prolifération d'huîtres japonaises dans les sites conchylicoles tels que le bassin de Marennes-Oléron, le bassin d'Arcachon ou la baie de Bourgneuf nécessite des campagnes d'entretien, notamment des concessions conchylicoles abandonnées, avec des engins techniques appropriés (bateaux dédiés, engins mobiles marinisés, etc.). Initialement organisées de façon sectorielle, sous l'impulsion des représentations professionnelles de la conchyliculture et avec le partenariat des collectivités locales, elles sont désormais réalisées sous l'angle de l'entretien et de la restauration de l'environnement dans son ensemble, avec des implications élargies (ex. : conseils de gestion de parcs marins). Citons également, sur les côtes atlantique et méditerranéenne de l'Hexagone, le ver marin *Ficopomatus enigmaticus*, communément appelé « cascaïl », une espèce colonisant tout substrat dur et formant des concrétions calcaires qui modifient rapidement l'écosystème de façon physique, chimique et biologique. Ces concrétions peuvent encroûter les coques et les moteurs des navires, réduire la largeur des canaux et des bassins d'eau de réserve, obstruer les canalisations, et même bloquer des écluses en colonisant les ouvrages portuaires. Ces proliférations induisent des coûts d'entretien significatifs.

Par ailleurs, différentes algues exotiques envahissantes nécessitent des campagnes de ramassage, en Méditerranée comme en Atlantique, afin d'éviter les obstructions à la navigation et de maintenir les fonctionnalités des écosystèmes (ex. : la sargasse japonaise). Dans les espaces protégés à forte valeur patrimoniale en biodiversité, comme le Parc national de Port-Cros, des campagnes d'arrachage de la caulerpe taxifoliée ont ainsi permis de conserver cet écosystème remarquable en l'état. Les modalités de gestion par

contrôle de populations invasives ne manquent pas, car les prises de décision résultent, dans la majorité des cas, d'impacts significatifs sur l'environnement et les activités humaines, qui se traduisent par des coûts économiques qui contraignent le gestionnaire à agir. Ces modalités de gestion, au bout du compte, restent les plus onéreuses, nécessitant des actions récurrentes dans le temps.

Les actions de contrôle des populations devraient être suivies d'opérations de restauration des écosystèmes affectés, telles que définies par le règlement de 2014 (art. 20) : « Il convient de mettre en œuvre des mesures de restauration proportionnées visant à renforcer la résilience des écosystèmes face aux invasions, à réparer les dommages causés et à renforcer l'état de conservation des espèces et de leurs habitats conformément aux directives 92/43/CEE et 2009/147/CE, l'état écologique des eaux intérieures de surface, des eaux de transition, des eaux côtières et des eaux souterraines conformément à la directive 2000/60/CE ainsi que l'état écologique des eaux marines conformément à la DCSMM. Les coûts de ces mesures de restauration devraient être recouverts conformément au principe du pollueur-payeur. » Les États membres doivent donc prendre des « mesures de restauration appropriées afin de contribuer au rétablissement des écosystèmes [dégradés] », à moins qu'« une analyse coûts-avantages démontre, sur la base des données disponibles et avec un degré de certitude raisonnable, qu'à long terme les coûts seront exceptionnellement élevés et disproportionnés par rapport aux avantages de l'éradication ». Ces mesures sont particulièrement justifiées dans des espaces naturels faisant l'objet d'une protection spécifique (aires marines protégées, parcs marins, zones de protection forte, etc.) et à forte valeur patrimoniale. Toutefois, ces opérations de restauration permettent rarement de rétablir les conditions initiales des écosystèmes, avec des conséquences parfois non prévues (Hacker et Dethier, 2009).

### ... À leur valorisation

Reste la valorisation de ces espèces invasives de façon alternative à la seule destruction, une option qui n'est pas consensuelle (Comité français UICN, 2018). Le règlement européen de 2014 requiert une évaluation environnementale adaptée aux risques



de dispersion dans les milieux naturels, et en particulier dans le cas d'une mise en œuvre de projets d'exploitation commerciale d'EEE — même si seules les espèces listées à l'échelle européenne sont concernées. Mais cette option de gestion par la valorisation commerciale pose des questions éthiques et sociétales, car elle peut aussi présenter un effet bénéfique en tant que service produit par la nature (ex. : pêcheries) (Tsirintanis *et al.*, 2022). Par principe, le développement d'une filière économique utilisant les EEE nécessiterait de garantir la pérennité de l'approvisionnement de la ressource. Ce point est en contradiction avec une gestion ayant pour objectif de réduire les impacts par la réduction et le contrôle des populations à des fins de préservation de l'environnement.

Toutefois, différents cas de figure peuvent se présenter : des coproduits peuvent être issus de ces proliférations. Des principes actifs peuvent être extraits des biomasses produites à des fins de biotechnologies. À titre d'exemple, des substances hyper-absorbantes et du collagène sont extraits des méduses invasives en Méditerranée. Des macroalgues sont transformées en bioplastiques. Des essais de valorisation de la sargasse japonaise en Normandie sont testés après ramassage (SMEL, 2016). Le développement des populations naturelles d'huître creuse japonaise ainsi que les productions d'élevage sont une source de biomatériaux faisant l'objet d'une valorisation industrielle avec différentes applications (ex. : vaisselle, peinture, amendement, béton coquillier). Autant d'exemples démontrant la diversité des valorisations potentielles.

À vouloir détruire les populations d'EEE, les gestionnaires peuvent se retrouver avec des biomasses très importantes de produits sans utilisation directe préétablie, mais avec des coûts de traitement conséquents. C'est le cas de la destruction des crabes chinois en Grande-Bretagne, où cette espèce s'enfouit en creusant des trous dans les berges et autres digues de protection à la submersion, causant d'importants dommages et des pertes économiques significatives. La Belgique a développé à l'échelle industrielle un piège spécifique qui repose sur les capacités de nage limitées du crabe. Le déploiement de trois pièges en Grande-Bretagne a permis la capture de plusieurs millions de crabes dont la valorisation commerciale pour la consommation



n'est pas réalisable. Les biomasses récupérées sont en principe considérées comme un biodéchet agricole, avec des coûts financiers de traitement imposés. Les gestionnaires s'orientent vers leur valorisation sous forme d'appât pour les pêcheries de bulot (*Buccinum undatum*). En Belgique, des quantités similaires de crabes chinois sont fournies aux zoos pour l'alimentation animale. Au Canada, l'invasif crabe vert européen est utilisé comme appât pour la pêche au homard américain (*Homarus americanus*). Néanmoins, cette dernière opération n'est pas sans risque quant à la transmission d'agents pathogènes dont les crabes sont porteurs (100 symbiontes identifiés, dont 10 agents pathogènes incluant *Aerococcus viridans* var. *homari*) (Gomez-Chiarri et Cobb, 2012 ; Fraser-Clark, 2024). Et le crabe chinois n'est pas en reste, qui diffuse la microsporidie parasite *Hepatospora eriocheir* à l'échelle européenne (Normant-Saremba, 2024). Ces éléments démontrent la nécessaire précaution dans la gestion des biodéchets par valorisation de ces espèces et le besoin d'informations scientifiques adéquates pour la prise de décision.

Par ailleurs, les invasions biologiques sont sources de production alimentaire : suite à son introduction à des fins d'aquaculture dans les années 1980 en France, la palourde japonaise a développé des populations férales qui font l'objet de nos jours de pêcheries commerciales de plusieurs milliers de tonnes par an. Dans ce cas particulier, l'impact de l'espèce reste limité, ne supplantant pas spatialement l'espèce européenne, la palourde croisée (*Ruditapes decussatus*), de façon systématique, bien que des hybrides existent (impact génétique).

À défaut de pouvoir contrôler les populations de poisson-lion dans les Caraïbes, et compte tenu des pertes économiques estimées à 10 M €/an aux Antilles, gestionnaires et associations environnementales se sont tournés vers la pêche à des fins de consommation humaine. Des compétitions de pêche sportive ont été organisées, et les restaurateurs formés à la préparation du poisson, qui présente un risque du fait de ses épines venimeuses. Plusieurs centaines de tonnes de poisson ont ainsi été exploitées, et une filière d'export vers le marché américain s'est développée à partir des Caraïbes. Si, dans certains secteurs géographiques comme les Antilles françaises, les populations ont diminué par surpêche,



la création d'un marché aux États-Unis a stimulé la demande, désormais supérieure à l'offre. La conséquence directe est la mise en œuvre d'une approche d'import-export et de régulation pour maintenir l'approvisionnement de poisson-lion dans la durée.

En mer Méditerranée, plusieurs EEE, notamment poissons, crustacés et mollusques, font actuellement l'objet d'une exploitation et d'une commercialisation d'importance (Tsirintanis *et al.*, 2022). On peut citer le brème de Randall (*Nemipterus randalli*), le thazard rayé indo-pacifique (*Scomberomorus commerson*), la bécune obtuse (*Sphyræna chrysotaenia*), le poisson-lézard (*Saurida lessepsianus*), le rouget-souris (*Upeneus* spp.), les poissons-lapins (*Siganus* spp.) et les crustacés comme les crevettes kuruma (*Penaeus pulchricaudatus* et *Metapenaeus* spp.). Signalée pour la première fois dans la baie d'Antalya (Turquie) en 2013, la crevette brune (*P. aztecus*), originaire de l'Atlantique Ouest, a colonisé très facilement la zone orientale de la Méditerranée et fait l'objet d'une pêche par des chalutiers de fond en Égypte, mais aussi en Italie et en Sicile.

Le crabe bleu nageur de la mer Rouge et le crabe bleu américain sont des cas d'étude en Méditerranée. L'invasion des côtes tunisiennes par le premier, surnommé « daesch » et originaire de la mer Rouge, a causé un effondrement des pêcheries traditionnelles qui, en réponse, ont développé une filière exportatrice (ex. : usine de transformation et export vers l'Asie). Le second, considéré comme une des 100 pires espèces invasives, a colonisé la Méditerranée à la faveur du dérèglement climatique et des activités humaines (17 pays concernés). Les réponses diffèrent selon les pays infestés. L'espèce fait l'objet d'une exploitation pérenne en mer Adriatique (Italie), mais qui est restée relativement localisée jusque dans les années 2000. Plus récemment, l'espèce a connu une très forte expansion, avec des impacts majeurs y compris en Adriatique, où elle consomme moules et palourdes — dont la palourde japonaise, espèce exotique utilisée en aquaculture et ayant développé des populations férales en lagune de Venise depuis les années 1980. Apparue en 2012 dans le delta de l'Èbre (Sud-Catalogne), le crabe a décimé les espèces exploitées localement. Une filière de pêche commerciale s'est développée avec la capture de 2,2 M de crabes entre 2016 et

2019. L'Espagne le commercialise et l'exporte vers la Chine et la Corée du Sud, mais le prix de vente s'est effondré de 12 €/kg en 2002 à 8 €/kg en 2016 et à quelques euros depuis. L'approche semble logique dans un premier temps : l'augmentation de l'effort de pêche va réduire les populations de crabes. Toutefois, la mise en place de stratégies de pêche durable émerge. À titre d'exemple, les femelles grainées (en reproduction) sont relâchées par les pêcheurs dans des environnements favorables. Les engins de pêche ont été améliorés avec des structures renforcées, afin d'optimiser le ciblage de cette espèce. Des usines de conserverie ont été créées avec un effet positif sur l'emploi social local. Ces avantages socio-économiques à court terme ont fait passer les questions écologiques au second plan.

En France, le crabe bleu américain fait l'objet d'une attention particulière compte tenu de ses impacts, notamment sur les pêcheries traditionnelles des lagunes méditerranéennes. D'un point de vue réglementaire, l'espèce est listée au niveau I dans l'article L. 411-5 du Code de l'environnement, laissant une possibilité de commercialisation. Des débuts de valorisation par des chefs cuisiniers, notamment en Corse, commencent à émerger. À ce stade, la valorisation est orientée prioritairement vers une pêche sur des circuits courts sans entretien de la ressource. Toutefois, l'approche retenue à ce jour reste majoritairement orientée vers un soutien financier aux pêcheurs en remboursement de leurs pertes, avec la perspective d'une destruction des populations. Au bout du compte, le constat est une hétérogénéité dans les modalités de gestion du crabe bleu sur l'espace méditerranéen avec des stratégies divergentes, alors qu'une approche « écorégionale » et transfrontalière serait nécessaire pour cette espèce, dont les individus, rappelons-le, peuvent se déplacer de 15 km par jour. Cette hétérogénéité dans les pratiques ne peut que limiter l'efficacité d'une volonté de forte réduction de ses populations à des fins de restauration environnementale. D'autant plus qu'à la demande de l'Algérie, de la Tunisie et de l'UE, la Commission générale des pêches pour la Méditerranée (CGPM), dont la zone de compétence est la Méditerranée, la mer Noire et les eaux adjacentes, a récemment recommandé le maintien au



rendement maximum durable (RMD)<sup>25</sup> des pêcheries de crabes bleus pour garantir leur pérennité.

On constate donc, à défaut de réussir à contrôler leurs populations, une tendance à la valorisation des EEE. Néanmoins, cette modalité de gestion nécessite une réflexion préalable. Le Comité français de l'UICN (2018) a proposé un tel cadre, afin d'évaluer l'intérêt d'une valorisation des EEE, préalablement à toute action. Il s'appuie sur quatre questions, relatives aux connaissances sur l'espèce ciblée par le projet, aux objectifs du projet et à son intégration dans une stratégie globale de gestion, à l'identification, l'anticipation des risques et l'évaluation écologique du projet, enfin à l'implication des multi-acteurs et des partenaires. Cette approche non quantitative est une forme d'autoévaluation de l'intérêt des projets de valorisation des espèces exotiques.

## QUELLES MODALITÉS POUR UNE ÉRADICATION RÉUSSIE ?

Pour rappel, une éradication correspond à l'élimination totale et permanente de la population d'une EEE par des moyens létaux ou non létaux, telle que définie par le règlement UE de 2014. Bien que l'éradication volontaire d'une espèce invasive reste généralement un vrai défi — voir le cas de la jussie en milieu aquatique —, les écosystèmes terrestre et aquatique laissent un peu plus d'opportunités qu'en milieu marin. À titre d'exemple, le lac Saint-Esprit — retenue de Fréjus — a vu ses eaux envahies dès 2018 par l'ampullaire (*Pomacea* sp.), escargot d'origine sud-américaine connu pour avoir ravagé préalablement le delta de l'Èbre (Espagne). Trois ans après avoir mis à sec la retenue d'eau de 60 000 m<sup>3</sup> de ce site, l'espèce est considérée comme éradiquée, et le milieu peut retrouver ses caractéristiques d'origine. De fait, en milieu terrestre comme aquatique, 86 % des 1 000 tentatives d'éradication listées à l'échelle mondiale ont trouvé une issue favorable, y compris pour des espèces implantées

---

25. La FAO définit le RMD comme la plus grande quantité de biomasse que l'on peut, en moyenne, extraire continuellement d'un stock halieutique dans les conditions environnementales existantes, sans affecter le processus de reproduction.

depuis de nombreuses années — l'éradication étant une option moins onéreuse que la gestion sur le long terme (Simberloff *et al.*, 2013). Malgré tout, plusieurs EEE restent en France un problème majeur et durable dans ces écosystèmes (ex. : renouée du Japon, *Reynoutria japonica*).

La situation est bien différente en milieu marin, où les caractéristiques de l'environnement (écosystèmes très ouverts, milieu fluide, courantologie) et des espèces (dynamiques de populations, modalités de reproduction, diffusion larvaire par voie pélagique, etc.) sont autant de critères facilitant l'essor de populations sur de larges aires de distributions géographiques, particulièrement en milieu tempéré, limitant ainsi les possibilités d'éradication. On a d'ailleurs vu auparavant qu'aucune extinction globale et totale d'espèce, une fois le processus d'invasion biologique étendu, n'a pu être documentée en milieu marin (IPBES, 2023).

## QUELQUES CAS D'ÉRADICATION

Les succès en matière d'éradication d'espèces invasives marines sont très rares à l'échelle mondiale, principalement en raison des difficultés liées aux caractéristiques mêmes du milieu marin (ouvert et fluide) et des modalités de reproduction et de dispersion des espèces. Il reste extrêmement difficile de contrôler une espèce une fois établie, et il est encore rare de détecter une nouvelle espèce avant l'établissement de sa population. Si l'éradication peut se concevoir comme moins coûteuse que des actions de contrôle de prolifération, elle ne peut réussir qu'au cours de la phase initiale d'introduction, lorsque les populations couvrent des espaces limités et/ou lorsque les lieux de prolifération sont plus ou moins fermés (ex. : marinas). Malgré de nombreuses tentatives, seule une dizaine de cas ont présenté un succès d'éradication depuis les années 1950. Un des premiers cas documentés, assez simple dans son approche, concerne l'extraction manuelle de bigorneaux perceurs asiatiques (*Reishia clavigera*) et de leurs oothèques, associée à un élevage d'huîtres japonaises en Colombie-Britannique en 1951 (Canada) (Carlton, 1979). Plus récemment, un traitement par température a permis de



contrôler l'établissement du wakamé, dont les sporophytes étaient présents sur la coque d'un chalutier naufragé aux îles Chatham, en Nouvelle-Zélande. Néanmoins, quinze mois de traitement thermique furent nécessaires pour un coût estimé à 0,4 M \$ (NZD), un cas d'étude très particulier (Wotton *et al.*, 2004). Depuis, les stratégies en matière d'éradication ont progressé significativement sur des approches spatiales plus étendues. Trois cas d'étude peuvent être détaillés afin de préciser les conditions nécessaires à une éradication réussie.

### **Le ver marin polychète en Californie, États-Unis**

La première mise en œuvre d'un programme structuré d'éradication est liée à l'activité aquacole d'ormeaux, originaires d'Afrique du Sud et introduits en Californie (États-Unis) en 1993. Un ver marin polychète Sabellidae (*Terebrasabella heterouncinata*) fut importé accidentellement avec les lots d'ormeaux. Au-delà de ses nuisances sur la calcification des coquillages d'élevage, il s'est avéré que ce ver infestait également d'autres espèces de coquillages gastéropodes de cette région, occasionnant notamment des malformations de coquilles (Culver et Kuris, 2000). Une réponse rapide fut nécessaire pour traiter le problème. Considérant la théorie épidémiologique de seuils de densité-dépendance pour une transmission effective, une stratégie de réduction des populations hôtes fut mise en place ciblant préférentiellement l'enlèvement des populations locales du bigorneau turban noir (*Tegula funebris*). L'objectif était d'augmenter le seuil de transmission à un niveau si élevé que le recrutement de nouveaux individus devienne très limité, voire impossible, par disparition de la population hôte. Plus de 1,6 M d'individus de bigorneau turban noir furent collectés. Un nettoyage en sortie des installations aquacoles fut également effectué sur 1 500 m<sup>2</sup> en zone intertidale. En complément, un système de filtration des effluents des installations aquacoles permit l'arrêt de l'introduction du ver en milieu ouvert. L'espèce exotique fut considérée comme éradiquée en 1998, soit après cinq ans d'actions. Ce succès a été facilité en premier lieu par la prise en compte rapide du problème, à un stade où l'espèce présentait une distribution spatiale encore relativement limitée en milieu

ouvert, en second lieu par la forte spécificité « hôte/parasite », et enfin par les modalités de reproduction de l'espèce, qui présentent une phase larvaire pélagique courte, limitant ainsi sa dispersion. Le cycle biologique de l'espèce, déjà connu, a permis de cibler des actions correctrices adaptées.

### **La moule noire rayée en Australie du Nord**

Le second cas d'éradication concerne la moule noire rayée (*Mytilopsis sallei*) dans la marina de Darwin en 1999 (Willan *et al.*, 2000). Originaire d'Amérique centrale et du Sud, l'espèce était connue pour avoir été invasive notamment aux îles Fidji et à Singapour. Détectée en mars 1999 en forte densité (environ 24 000 individus/m<sup>2</sup>) par des plongeurs en charge du réseau de surveillance des EEE, l'espèce avait colonisé plusieurs infrastructures portuaires au sein d'une des marinas de la baie de Cullen. Du fait du marnage dans ce secteur (> 8 m), les marinas sont équipées d'écluses qui permettent un isolement total vis-à-vis du milieu océanique. En une semaine, la présence de cette moule est confirmée dans les trois marinas du port, et son absence en dehors du port. L'introduction initiale est supposée avoir eu lieu dans les six mois précédents. Compte tenu des risques environnementaux de prolifération et d'impacts sur l'industrie perlicole et les infrastructures aquacoles, une réponse rapide est engagée. L'état de catastrophe naturelle est déclaré, et les marinas mises en quarantaine. Les 220 bateaux présents sont également mis en quarantaine. La campagne d'éradication est menée au moyen d'un traitement chimique des eaux au chlore (187 t d'eau de Javel/hypochlorite de sodium) et au sulfate de cuivre (7,5 t, 10 ppm) dans les trois marinas pendant deux semaines pour un coût de 2,2 M \$ AUS. L'objectif est bien une destruction de toute forme de vie, incluant l'exotique, avant une renaturation naturelle. Le traitement à l'eau de Javel fut inefficace, car trop dilué pendant la saison des pluies, à la différence du sulfate de cuivre. Quatre tonnes de poissons morts furent récoltées. Les biosalissures des coques de bateaux, les circuits d'eau de leurs moteurs furent également traités — ces derniers *via* une désinfection à l'eau bouillante, au sulfate de cuivre et aux détergents. Les bateaux furent mis à sec et carénés à l'eau bouillante



pour éviter tout transfert ultérieur, et les 760 bateaux ayant séjourné préalablement dans ces trois marinas, inspectés et traités. La totalité des moules, mais également une bonne partie de la vie marine est détruite au 18 avril de la même année. À la suite de ces traitements, dont l'impact n'a pas fait l'objet d'évaluations, la vie marine a repeuplé progressivement les marinas. Cette éradication a permis d'éviter des pertes économiques estimées à 200 M\$ et des dommages environnementaux importants sur la zone côtière d'Australie du Nord. Depuis cette date, des dispositifs préventifs d'inspection des bateaux internationaux sont imposés afin d'éviter toute nouvelle introduction. Cette biovigilance permet de s'affranchir de mesures drastiques ni souhaitables ni recommandables, telles que le déversement de volumes de substances chimiques aux impacts significatifs. Dans ce cas d'étude, le succès de l'éradication tient à l'existence d'un réseau de surveillance dédié ainsi qu'à des protocoles d'action rapide. La contribution la plus significative demeure l'isolement total des marinas grâce aux écluses. Mais le plus grand bénéfice de cette opération tient, au-delà de la sensibilisation du public, à la mise en place d'un processus pérenne de surveillance renforcée des côtes australiennes en matière d'EEE.

### **Les caulerpes en Californie, États-Unis**

Détectée en juin 2000 dans la lagune d'Agua Hedionda et à Huntington Harbour, Californie, États-Unis, la caulerpe taxifoliée (*Caulerpa taxifolia*) était déjà connue pour son impact durant les quinze ans d'invasion en mer Méditerranée. Déjà listée par la US Federal Noxious Weed List en 1999, un consensus rapide fut obtenu par l'ensemble des gestionnaires pour mettre en place un groupe opérationnel (*task force*), la California Caulerpa Action Team. Des traitements et des contrôles de terrain commencèrent 17 jours après la première détection, opérations qui se prolongèrent jusqu'à la disparition de l'espèce, fin 2002 (Anderson, 2005).

Trois composantes bien intégrées du plan d'action rapide permettent d'expliquer le succès de l'éradication : l'expertise et les connaissances préalables sur la biologie de l'algue, la connaissance approfondie du site et des usages locaux, la mobilisation de plongeurs opérant déjà sur place. La mise à disposition rapide



de moyens financiers (1,2 M US\$/an) permit le succès de l'opération, qui consistait à recouvrir régulièrement les plants d'algues par des structures en PVC bâchées dans lesquelles de l'eau de Javel à 12 % était injectée sous forme liquide ou en tablettes pour les plus petites surfaces. Les surfaces traitées variaient de 1 à 500 m<sup>2</sup> pour une surface totale de 2 200 m<sup>2</sup>. Le dispositif de veille des sites s'est prolongé jusqu'en 2005. Les analyses génétiques ont démontré par la suite que la souche d'algue était identique à celle sévissant en mer Méditerranée, l'introduction initiale ayant très probablement eu lieu par la présence d'un bateau ayant circulé en Méditerranée et dont le port d'attache/carénage était justement ce port de Californie. Depuis, la détention, la commercialisation et le transport de caulerpe(s) sont interdits par la loi de 2001 en Californie, renforcée par une interdiction totale en 2023. La vigilance reste de mise, puisqu'une autre caulerpe exotique, *Caulerpa prolifera*, originaire de Floride (États-Unis), fut détectée en Californie du Sud en 2021 puis en 2023, suivie et contrôlée par les mêmes procédures de traitement.

Ces trois exemples — que l'on pourrait considérer comme des contre-exemples compte tenu de la situation actuelle — présentent des traits communs expliquant leur succès : une connaissance des caractéristiques des espèces tant au niveau individuel que populationnel, une prise en compte effective des recommandations des scientifiques fondées sur des connaissances locales et internationales, ainsi que des modalités de gestion, de détection et d'action rapide soutenues financièrement, avant même que l'invasion ne devienne hors de contrôle. S'ensuit une pérennisation des dispositifs de surveillance et de prévention permettant le maintien d'un bon état écologique des écosystèmes concernés.



# QUELS SONT LES APPORTS DE LA RECHERCHE ET DE L'EXPERTISE ?

Au-delà de la seule production de connaissances, la recherche dans ce domaine vise à soutenir les politiques publiques et à apporter les informations les plus précises possible en vue de prises de décision et de gestion rapides, garantie d'efficacité. Il est essentiel que celles-ci soient fondées scientifiquement. Pour une problématique de portée mondiale, l'expertise scientifique nécessite des échanges et des bases de données à cette échelle internationale. La communauté scientifique s'organise en conséquence : des revues scientifiques dédiées portées par le réseau Invasivesnet — association internationale pour les connaissances ouvertes sur les espèces exotiques invasives<sup>26</sup> — facilitent ces échanges, complétés de conférences scientifiques internationales telles que l'*International Conference on Aquatic Invasive Species* (ICAIS) et de groupes de travail internationaux comme ceux du CIEM et de l'IUCN, avec le traitement de cas concrets pour identifier les priorités de recherche, les bonnes pratiques, les outils d'aide à la décision et les recommandations en matière de gestion. Cette dynamique scientifique mondiale est renforcée par la bancarisation des données dans des systèmes d'information et des bases de données internationaux (ex. : AquaNIS, EASIN) (Magliozzi *et al.*, 2024).

Comme l'indique la **figure 1**, nous retrouvons des actions de recherche-développement à chaque étape du processus d'une invasion biologique.

## ÉVALUER LES RISQUES

Dans la mesure où la prévention reste l'option de gestion la plus efficace en milieu marin, de nombreux projets de recherche visent à mieux détecter les espèces exotiques et à identifier les

---

26. <https://www.invasivesnet.org/>

risques pour des zones potentielles d'introduction (ex. : ports) afin de les anticiper. Prévoir quelles espèces exotiques vont avoir un impact négatif sur la biodiversité locale est en ce sens une priorité de recherche de longue date.

Plusieurs méthodes d'évaluation des risques et d'aide à la décision ont été développées, comme l'application AS-ISK déjà citée, qui intègre les critères d'évolution du changement climatique dans son évaluation (Copp *et al.*, 2016). AS-ISK s'appuie sur 55 questions (de la biologie aux impacts connus) qui nécessitent des réponses issues de données scientifiques validées (ex. : publications), mais qui font également appel, par des enquêtes, aux connaissances des experts (« dire d'expert ») et à leur niveau de confiance par une prise en compte des incertitudes. Globalement, les outils d'évaluation des risques établissent des scores relatifs qui permettent de hiérarchiser les espèces prioritaires. Par exemple, ils sont utilisés afin d'identifier les espèces devant être listées réglementairement à l'échelle nationale, mais également européenne conformément au règlement de 2014 (Pisanu *et al.*, 2020).

Des approches d'évaluation des risques sont spécialement conçues pour la prise en compte du transport maritime, qui s'affranchit des barrières biogéographiques naturelles. En ce sens, connaître l'historique des bateaux comme leurs caractéristiques propres est essentiel dans le processus d'évaluation des risques. Selon que le bateau est un roulier, un vraquier ou un porte-conteneurs, les risques seront différenciés tant en surface de coque colonisée qu'en temps de résidence dans les ports, pour lesquels les longues durées sont les plus susceptibles de faciliter la colonisation par les bioalissures (Hegele-Drywa *et al.*, 2024). De façon similaire, les temps de transit de port à port sont également un critère à prendre en compte pour la survie des espèces présentes au niveau des coques. À noter par ailleurs que de nouvelles pratiques, comme la réduction de la vitesse en transport maritime, font l'objet d'analyses coûts-bénéfices selon des approches multifactorielles prenant en compte les critères biologiques, économiques et sociaux à des fins d'optimisation. Mais c'est bien l'approche par modélisation de l'ensemble des critères qui est ici essentielle (Drolet *et al.*, 2017). À partir d'une cartographie « monde », l'analyse du réseau du trafic maritime



et des flux de bateaux permet d'identifier les écorégions qu'ils traversent. Des informations complémentaires sont collectées automatiquement et de plus en plus utilisées par les scientifiques à des fins d'évaluations des pressions sur l'environnement (données relatives aux ballasts et aux biosalissures) : le système d'identification automatique (SIA) est par exemple un système d'échanges automatisés de messages entre navires par radio VHF qui permet aux navires et aux systèmes de surveillance du trafic (en France, les centres régionaux opérationnels de surveillance et de sauvetage, Cross) de connaître l'identité, le statut, la position et la route des navires se situant dans la zone de navigation. Sa mise en place a été initialement motivée par des raisons de sécurité afin notamment de prévenir les collisions en mer. Tournadre (2014) démontre par ailleurs que l'utilisation des données altimétriques satellitaires permet d'établir des cartes de densités de trafic maritime en complément des données souvent parcellaires issues du SIA. Le croisement de ces informations avec les connaissances sur les EEE présentes dans ces écorégions et leurs conditions environnementales respectives va permettre d'établir un score de probabilité d'introduction pour un port donné. Celui-ci, lui-même croisé avec les impacts relatifs à ces espèces, va donner un score de risque global. De façon complémentaire, les *hotspots* d'aires d'introduction d'espèces peuvent être identifiés *via* cette approche.

La recherche se focalise également sur les aspects technologiques. La Convention BWM impose l'atteinte d'objectifs d'efficacité (critère D2) au moment du déballastage selon trois paramètres : moins de 10 organismes viables par mètre cube d'eau dont la taille est supérieure ou égale à 50  $\mu\text{m}$  ; moins de 10 organismes viables par millilitre pour des organismes de taille supérieure ou égale à 10  $\mu\text{m}$  ; et des concentrations inférieures à certains seuils pour des microbes d'intérêt pour la santé publique (ex. : coliformes). Ces indicateurs sont en cours de réévaluation, car fondés sur le nombre d'organismes (pression de propagules) et non sur la résilience de la communauté d'espèces présentes. De nouvelles technologies sont actuellement testées en milieu contrôlé (mésocosmes) afin d'évaluer les conditions d'efficacité et de conformité de ce critère D2. Les résultats de la recherche

tendent donc à faire évoluer les descripteurs afin de garantir l'efficacité du déballastage en mer et le traitement de ces ballasts à bord pour une réduction des risques d'introduction. Par ailleurs, les scientifiques évaluent également les effets des mesures d'exception et de dispense prévues par la Convention BWM (Outinen *et al.*, 2021). Pour rappel, trois critères cumulatifs doivent être remplis pour cette exemption : le navire doit être exploité exclusivement entre des ports spécifiés, le navire ne doit remplir ses ballasts qu'avec les eaux de ces ports spécifiés, et une analyse de risques doit accompagner cette demande de dispense. À titre d'exemple, cela peut concerner un ferry réalisant uniquement la desserte d'une île selon une navigation entre deux ports bien précis et de proximité. Des approches de modélisation sont utilisées afin d'évaluer les modalités d'application et leur efficacité.

En matière de gestion des eaux de ballast, il n'existe pas de risque zéro, mais c'est bien le niveau le plus bas qui est ciblé par leur traitement. Malgré ces contraintes, l'Australie, dont les méthodes de surveillance et de contrôle figurent parmi les meilleures, identifie par exemple 30 % d'échecs lors des contrôles de bateaux depuis 2019 (les systèmes de traitement au chlore et aux ultraviolets étant les plus utilisés). Ceci démontre les limites de l'efficacité des processus de traitement des eaux et des sédiments de ballast, particulièrement pour les organismes présentant des formes enkystées. Les priorités s'orientent donc vers l'amélioration des techniques de traitement, notamment pour ce qui concerne les sédiments de ballasts et l'optimisation des stratégies de surveillance.

Si les biosalissures des coques de bateaux ne font l'objet que de recommandations en matière de gestion, les chercheurs s'activent afin de développer des technologies permettant d'identifier leur nature et de quantifier les surfaces à traiter pour réaliser une instrumentation de traitement *ad hoc*. Ces approches visent également la réduction de l'utilisation de substances chimiques nocives pour l'environnement. Les approches d'optique et d'imagerie à deux et trois dimensions sont en cours de développement avec des analyses automatisées *via* l'intelligence artificielle (Riley *et al.*, 2024). De façon complémentaire, des projets en « chimie bleue » recherchent des composés actifs pouvant être assimilés



à des substances ou à des matériaux *antifouling* naturels qui pourront inhiber la formation des films bactériens (biofilms), première étape de la colonisation des coques de bateaux.

## AMÉLIORER LA DÉTECTION DES ESPÈCES EXOTIQUES ENVAHISSANTES

L'identification précise des espèces est une des priorités pour établir des modalités de gestion. Historiquement fondées sur la description de critères morphologiques pour la taxonomie, les techniques biomoléculaires (« -omiques ») apportent actuellement des avancées scientifiques majeures pour traiter la question des espèces exotiques. De nos jours, il est plus intéressant de compléter ces jeux de données avec celles, complémentaires et indépendantes, portant sur la biogéographie, l'écologie, la cytogénétique ainsi que les informations sur la reproduction et le développement. C'est l'approche de la taxonomie intégrative (Pante *et al.*, 2015 ; Nunes *et al.*, 2024).

De façon complémentaire, des méthodes s'appuyant sur l'ADN environnemental (barcode, métabarcoding) permettent de détecter, d'inventorier les espèces dans un environnement donné et de différencier celles cryptiques et/ou à des phases immatures (ex. : stades larvaires). Le projet scientifique Rapsodi, porté par l'Ifremer, vise ainsi à développer et valider des outils biomoléculaires de détection de l'ADN du rapana veiné, mollusque gastéropode exotique dont la population est en pleine recrudescence dans les Pertuis charentais, et du ver plat marin polyclade *Idiostylochus tortuosus*, présent dans l'étang de Thau et le bassin d'Arcachon. Ainsi, pour réaliser la détection ciblée de ces deux espèces dans l'environnement, des outils de type PCR en temps réel ont été utilisés grâce au séquençage de spécimens prélevés antérieurement. Ces deux outils détectent la présence de l'ADN de ces deux espèces dans un échantillon d'eau de mer (Pépin, 2023). Ces informations génétiques sont intégrées dans des bases de données internationales telles que GenBank, BOLD (Barcode of Life Data System) et/ou Midori2, dont les contenus nécessitent des améliorations continues afin d'être pleinement

opérationnels (Ratnasingham et Hebert, 2007 ; Leray *et al.*, 2022). Bien que relativement récentes, ces approches ont montré leur efficacité et leur précision à décrire la diversité taxonomique et génétique (Couton *et al.*, 2021 ; 2022). Ces méthodes font encore face à plusieurs défis, notamment de standardisation, mais elles progressent de façon continue afin de réduire leurs propres limites (Rishan *et al.*, 2023). Elles sont de plus en plus intégrées dans les protocoles de suivi et permettent la mise en œuvre de nouvelles stratégies de surveillance compte tenu des niveaux de précision atteints et du rapport coût/efficacité.

## ÉVALUER LES RISQUES ET LES IMPACTS APRÈS UNE INTRODUCTION

Bien que la prévention reste l'approche prioritaire, les projets de recherche sont majoritairement développés aux stades où les espèces exotiques sont déjà dans leur phase invasive. Si ces approches sont relativement tardives, elles permettent néanmoins d'acquérir des connaissances utiles en cas d'invasion d'une espèce sur d'autres façades, ou d'autres pays, au bénéfice de la communauté scientifique et des gestionnaires.

De façon préliminaire, il apparaît essentiel de disposer de métriques appropriées pour évaluer et quantifier les impacts résultant de ces processus d'invasions afin notamment de prioriser les actions. La prise en compte de ces impacts dans la durée, comme l'adaptation des écosystèmes à ces pressions, est d'ailleurs insuffisamment considérée (Strayer *et al.*, 2006). Diverses méthodes scientifiques ont été élaborées pour évaluer ces impacts. Plusieurs hypothèses explicatives des processus d'invasion portent sur les relations et les compétitions trophiques. Elles considèrent que les EEE les plus perturbantes utilisent plus efficacement les ressources naturelles comparativement aux espèces natives. La « réponse fonctionnelle » (l'utilisation des ressources en fonction de leur disponibilité) est un outil permettant l'évaluation, la quantification et la comparaison des impacts écologiques des EEE (impact = réponse fonctionnelle × abondance) (Faria *et al.*, 2023). D'autres méthodes, comme celle des isotopes stables,



sont utilisées pour étudier les interactions trophiques et définir les niches trophiques respectives pendant le processus d'invasion. Karlson *et al.* (2024) ont ainsi pu démontrer l'existence d'une niche trophique vacante en mer Baltique expliquant le succès de l'invasion par la rangia d'Atlantique (*Rangia cuneata*), d'origine mexicaine. De façon similaire, Maric *et al.* (2016) ont étudié les interactions de quatre espèces exotiques colonisant une aire marine protégée de l'île de Lampedusa, en Méditerranée : les algues caulerpe cylindracée et chevelue rouge (*Asparagopsis taxiformis*), le crabe plat des oursins et le lièvre de mer (ou aplysie) (*Aplysia dactylomela*). L'invasion par la caulerpe a augmenté la diversité des proies disponibles et facilité le développement des autres espèces exotiques, le crabe se nourrissant essentiellement de la caulerpe et l'aplysie entrant en compétition trophique avec les herbivores natifs. Dans ce cas d'étude, on a bien une restructuration importante du fonctionnement de l'écosystème *a priori* protégé et un « autoentretien » du processus d'invasion. Globalement, c'est bien la compréhension de la dynamique du processus d'invasion et du fonctionnement de l'écosystème hôte, principalement par une approche écosystémique et de modélisation, qui fait l'objet de projets scientifiques d'envergure.

Par ailleurs, l'approche spatiale est d'intérêt. Les recherches en biogéographie et en écologie sont cruciales afin d'identifier et de prévoir les *hotspots* d'invasion. Dans le cas d'espèces exotiques montrant déjà de larges populations multi-localisées, les outils de biologie moléculaire sont indispensables pour mieux comprendre et identifier rétroactivement les voies d'introduction ainsi que les processus de prolifération. L'étude de plusieurs marqueurs génétiques moléculaires de populations de l'algue verte *Ulva australis* en France, avec les références des bases génétiques internationales issues de populations de cette algue à l'échelle mondiale et de collections d'herbiers, a permis notamment de démontrer que sa présence résulte de multiples introductions par des voies indépendantes les unes des autres. L'étude suggère le trafic maritime depuis le XIX<sup>e</sup> siècle entre le Japon et la France comme étant à l'origine de plusieurs épisodes d'introduction — une introduction concomitante à celle de l'huître japonaise des années 1970 ne pouvant expliquer à elle seule la situation actuelle



(Sauriau *et al.*, 2021). L'analyse de marqueurs génétiques à partir d'échantillonnages systématiques des populations d'une espèce à l'échelle mondiale, complétée par des analyses d'échantillons issus de collections historiques, va ainsi permettre une compréhension plus en profondeur des origines biogéographiques des espèces exotiques introduites, des vecteurs et des voies d'introduction — y compris des activités humaines associées —, et tout particulièrement de l'historique des processus en jeu.

L'utilisation d'une modélisation prédictive permet d'identifier les aires de distribution futures à partir des trajectoires climatiques, mais également les zones dites « refuges » liées aux événements climatiques ponctuels par couplage avec une modélisation hydrodynamique. Ces refuges offrent aux espèces exotiques un moyen de temporiser leur expansion en période de conditions environnementales défavorables. Une telle approche permet d'établir les zones prioritaires à gérer en identifiant les secteurs à haut risque dans le but de retarder leur expansion (Krumhansl *et al.*, 2023). La dispersion et l'identification des zones refuges ont ainsi été appliquées avec succès sur l'étude de la colonisation et de la dispersion larvaire d'invertébrés sur les côtes ouest et est des États-Unis ainsi que pour les ascidies coloniales en Nouvelle-Écosse (Canada) (Di Bacco et Lowen, 2024). De façon similaire, la synergie entre les différentes pressions s'exerçant sur l'environnement doit être prise en compte par des approches de modélisation au-delà du seul processus d'invasion biologique. À titre d'exemple, les effets du changement climatique ont facilité l'expansion du poisson-lion de la Méditerranée orientale à occidentale à la faveur de la tropicalisation en cours et de la connectivité modifiée des masses d'eau, tout comme l'expansion de l'huître creuse japonaise vers des latitudes nordiques (Novi *et al.*, 2021 ; Anglès d'Auriac *et al.*, 2017).

La mise en place d'un projet de recherche multidisciplinaire et pluriannuel est souvent nécessaire quand une invasion biologique est détectée tardivement. C'est le cas de la prolifération du crabe bleu américain sur la côte méditerranéenne française, avec les impacts significatifs qui en découlent. La compréhension de l'écologie de l'espèce dans son nouvel écosystème, et de ses impacts sur la biodiversité et les services rendus par l'environnement, est



à ce titre fondamentale. En particulier, l'analyse des migrations du crabe entre le milieu marin côtier et les lagunes ou estuaires *via* la géolocalisation d'individus (balises pour du *tracking*, ou marquage) est importante à des fins de gestion. La stratification des populations, les précisions sur les migrations liées au genre, à l'ontogenèse et à la reproduction, les aspects trophiques, les tolérances environnementales (température, salinité) sont autant d'informations requises. Pour ce cas d'étude, plusieurs traits biologiques sont d'ores et déjà acquis (Hourdez et Boyer, 2023) : la maturité sexuelle est atteinte entre 8 et 10 mois dans l'étang du Canet, et la phase larvaire dure entre 30 et 70 jours, facilitant ainsi sa dispersion. On sait qu'il souffre à partir de 32 °C, meurt à 40 °C, et que son taux de respiration augmente à partir de 12 °C, mais son optimum est à 24 °C. Une femelle peut produire 2 M d'œufs par ponte et sa taille peut quasiment doubler, passant de 9 cm à plus de 16 cm en une seule mue... Tous ces résultats scientifiques caractérisent les traits biologiques de l'espèce dans son nouvel environnement, données nécessaires pour une approche de modélisation et, *in fine*, la mise en œuvre d'actions ciblées de gestion.

D'autres approches de recherche visent directement les caractéristiques génétiques des espèces invasives (ex. : introgression génétique, hybridation) à des fins de gestion. Plusieurs projets scientifiques ont pour objectif d'utiliser la biologie des espèces pour par exemple relâcher dans l'environnement des individus stériles ou, en aquaculture, utiliser des lignées sélectionnées stériles ou monosexuées. Des mâles stérilisés par voie chimique de lamproies marines invasives (*Petromyzon marinus*) et migratrices ont ainsi été utilisés efficacement pendant une décennie en tant que modalité de biocontrôle aux États-Unis (Johnson *et al.*, 2024). Des axes de recherche utilisant la technique des ciseaux moléculaires (Crispr-Cas9) sont également en cours de développement afin d'obtenir des poissons stériles (Smanski *et al.*, 2024). Ces approches posent des questions connexes, par exemple sur l'impact de ces modifications génétiques sur la physiologie des individus (effets connexes), sur le maintien (ou non) du comportement migratoire des poissons concernés, sur leur comportement reproductif, ou bien encore sur les impacts

permanents potentiels et non ciblés. Tous ces éléments posent finalement des questions éthiques et de déontologie scientifique quant aux développements de ces projets de recherche, qui nécessitent des évaluations indépendantes d'approbation éthique avant toute expérimentation en milieu ouvert.

Les sciences humaines et sociales (SHS) contribuent fortement à la thématique des invasions biologiques en développant notamment des études sur les coûts directs et indirects qui leur sont associés (ex. : indicateurs du projet InvaCost), ou sur les analyses coûts-bénéfices pour évaluer les actions d'éradication (Diagne *et al.*, 2021 ; Zeni *et al.*, 2021). Les approches SHS sont essentielles dans les cas de modalités de gouvernance complexes devant répondre à des objectifs qui peuvent se révéler contradictoires : le cas d'étude du crabe bleu américain en mer Méditerranée déjà cité en est un exemple, la pêcherie du rapana veiné, espèce exotique invasive en mer Noire, en est un autre (Demirel *et al.*, 2021). Les objectifs de gestion doivent répondre à la fois à la DCSMM, avec l'atteinte du bon état écologique selon l'UE, incluant notamment la réduction des EEE, et à des objectifs de justice sociale pour une pêcherie bénéficiant économiquement à des populations rurales. De plus, l'utilisation de dragues comme engins de pêche est considérée comme incompatible avec les objectifs du bon état écologique. Les recherches sur le rapana veiné soulignent les besoins en matière de gestion adaptative, de cogestion avec une prise en compte de l'ensemble des porteurs d'enjeux, y compris des instances des différents pays limitrophes, pour arriver à l'acceptation des options de gestion retenues.

Globalement, ces questions de modalités de gouvernance, en particulier pour les aires marines protégées, sont un des axes importants de recherche dans le contexte international de la protection de la biodiversité marine et des objectifs « 30 x 30 » (30 % des espaces marins protégés d'ici 2030), avec 10 % en protection forte. Les modalités de gestion des aires marines protégées et l'évaluation de leur efficacité par la recherche sont ici essentielles, avec une prise en compte intégrale des différentes pressions. Dès 2016, Giakoumi *et al.* identifient, sur les 119 aires marines protégées étudiées à l'échelle mondiale, seulement trois plans de conservation prenant en compte les EEE



dans les arbitrages et l'élaboration de leurs plans de gestion. Les décisions de gestion, comme le choix des habitats critiques, en seraient pourtant modifiées. Au-delà des volets économiques, les approches socioculturelles sont également traitées, notamment au niveau des perceptions du public vis-à-vis des EEE et des dégradations de l'environnement (Kapitza *et al.*, 2019). Ces études dédiées permettent par ailleurs d'évaluer le consentement à payer pour les projets de réhabilitation environnementale. Les approches transdisciplinaires qui peuvent être développées, incluant les SHS et combinant les différentes thématiques scientifiques, entrent dans les cadres de scénarisation et de modélisation prescrits par l'IPBES, avec en particulier le cadre conceptuel sur le futur de la nature *Nature Futures Framework* (Pereira *et al.*, 2020 ; IPBES, 2023).

## QUELS ATTENDUS POUR LA RECHERCHE À COURT ET À MOYEN TERME ?

L'objectif le plus important en matière d'invasions biologiques marines reste la capacité à prévoir à la fois le processus d'invasion et les impacts qui en découlent, que cela soit sur l'environnement et/ou sur les activités humaines. Améliorer cette capacité de prévision est l'objectif principal pour optimiser la qualité de la gestion et de la maîtrise des invasions biologiques. Elle nécessite l'acquisition et le partage de connaissances sur les espèces impliquées de la communauté scientifique à l'échelle internationale, notamment *via* le renforcement des réseaux d'échanges d'information et de bases de données dédiées, tout en devant bénéficier des résultats de projets scientifiques également dédiés. En 2020, cette coopération a permis par exemple à l'échelle européenne d'élaborer des scénarios prospectifs pour les invasions biologiques à venir *via* un groupe de travail réunissant scientifiques, gestionnaires et décideurs, organisations non gouvernementales et spécialistes des questions portées par le changement global. Il a notamment été souligné le besoin d'une prise en compte des interactions entre les différentes échelles, du régional au local (pressions et politiques publiques), dans

leur élaboration pour atteindre des scénarios pertinents à une échelle fine (Pérez-Granados *et al.*, 2023).

Le développement de recherches dans ce domaine est nécessaire pour constituer une base de connaissances appropriée en soutien aux politiques publiques, mais également à des fins de transfert d'information vers la société. Les centres de ressources sur les EEE y jouent un rôle particulier. Néanmoins, c'est un domaine d'activité relativement récent qui ne s'appuie finalement que sur peu de cas d'études bien documentés dans le temps long. Les observations liées aux invasions biologiques n'arrivent souvent que tardivement et ponctuellement, sans stratégie d'échantillonnage spatialisée, ni dans le temps long, limitant ainsi la capacité d'analyse dynamique du processus. En réponse, on ne peut que souligner l'importance de la mise en œuvre d'observatoires de recherche en la matière et le besoin d'une stratégie renforcée de surveillance nationale.

Les réponses des écosystèmes aux processus d'invasions montrent une forte variabilité en matière de résilience, mais également d'un point de vue spatio-temporel. Les effets sur le fonctionnement des écosystèmes et sur l'évolution des espèces peuvent prendre des décennies, ce qui nécessite des observations sur de longues durées, peu propices au fonctionnement actuel de la recherche. Les incertitudes associées aux résultats scientifiques constituent par ailleurs un point de faiblesse pour des décisions rapides de modalités de gestion. Les évaluations des risques s'appuient ainsi souvent sur l'intégration de données scientifiques déjà publiées et validées, associées au « dire d'expert » compte tenu du fréquent déficit d'informations en la matière et de l'incertitude liée à la situation nouvelle de l'invasion. La recherche doit développer des projets dédiés afin d'améliorer le soutien à l'élaboration et à la mise en œuvre des politiques publiques.

Néanmoins, on peut souligner que les questionnements en écologie des invasions biologiques sont assez comparables aux enjeux identifiés pour la biodiversité marine, que l'on peut rappeler ici (Gouletquer *et al.*, 2013) :

– inventorier la biodiversité sous tous ses aspects et développer les outils et les moyens nécessaires à sa description ;



- comprendre les processus évolutifs et écologiques responsables de la variété, de l'abondance, de la distribution des gènes, des populations, des communautés et des écosystèmes d'un point de vue spatio-temporel ;
- évaluer comment les patrons de biodiversité influencent le fonctionnement des écosystèmes et la fourniture de services produits par l'environnement, en incluant les relations avec le domaine du non-vivant, et les bénéfices socio-économiques associés ;
- comprendre les facteurs de changement et les réponses adaptatives ;
- soutenir le développement de systèmes de gestion permettant d'atteindre les objectifs de conservation de la biodiversité en incluant les outils d'aide à la décision.

De fait, la recherche en matière d'invasion biologique doit également s'intégrer dans un contexte plus large, et particulièrement en tant que cause et conséquence du changement global anthropique, en lien avec les climatologues et les océanographes dans des perspectives de modélisation et de développement de scénarios (US EPA, 2008 ; Canning-Clode, 2015). L'évolution des écosystèmes liés à ce changement global est un paramètre nécessitant une pleine prise en compte, notamment au niveau des expansions, des changements d'aires de répartition et des dynamiques de populations d'espèces exotiques actuellement présentes, phénomènes qui devraient s'accroître dans les décennies à venir (Chan *et al.*, 2019 ; Hellmann *et al.*, 2008 ; Mainka et Howard, 2010).

À titre d'exemple, des expérimentations ont permis de montrer que les températures élevées associées à des vagues de chaleur de longue durée vont affecter les structurations des communautés d'espèces à la fois natives et exotiques. Les vagues de chaleur de courte durée vont avoir des effets plus marqués sur les communautés à dominante d'espèces exotiques, bien que les longues vagues de chaleur fragilisent préférentiellement les espèces natives (Castro *et al.*, 2021). C'est une des quatre priorités proposées par Ricciardi *et al.* (2020) que d'identifier les stratégies d'atténuation et d'adaptation au climat *via* la compréhension des effets synergiques potentiels de multiples facteurs de stress concomitants, et tout particulièrement du changement

climatique, sur l'établissement et l'impact des espèces exotiques invasives. La deuxième priorité identifie notamment la nécessité d'un cadre plus complet pour prédire la variation du comportement, de l'abondance et des interactions interspécifiques des espèces exotiques en fonction des environnements récepteurs, mais aussi leurs impacts (Ricciardi *et al.*, 2020). La troisième priorité consiste en la capacité à détecter et à évaluer les risques qui nécessite des compétences taxonomiques ne pouvant être totalement remplacées par les techniques moléculaires. Or on observe une raréfaction des formations supérieures dans ce domaine, ce qui est identifié comme le « handicap taxonomique » (Faugère et Mauz-Harpin, 2013). La dernière priorité porte sur le renforcement de la coopération internationale, qui doit s'appuyer en matière de biosécurité sur les sites à haut risque de dispersion des EEE, comme les ports de commerce.

De l'échelle mondiale à régionale, on peut également identifier un manque certain d'études élaborées conjointement entre les spécialistes des invasions biologiques et ceux impliqués sur la thématique des aires marines protégées. Les approches de conservation et d'impacts sur les services écosystémiques et leur maintien, mais également l'amélioration des couplages des modèles socio-économiques avec ceux sur les invasions biologiques et leur gestion nécessitent des développements supplémentaires (Wonham et Lewis, 2009). Le cadre conceptuel porté par l'IPBES sur le futur de la nature, *Nature Futures Framework*, prend en compte les différentes perspectives et valeurs liées à la nature, et peut être ainsi considéré comme une base pour les futurs projets en matière d'invasions biologiques.



## CONCLUSION

### Espèces marines invasives : quelles perspectives d'avenir ?

L'Agenda 2030 des Nations unies a fixé 17 objectifs de développement durable très précis, incluant notamment la conservation de la biodiversité marine. La gestion et la maîtrise des invasions biologiques marines contribuent directement à l'atteinte de cet objectif, mais ceux concernant la sécurité alimentaire, le développement économique durable, le changement climatique et la santé et le bien-être humain comptent tout autant. Une gouvernance intégrée nécessite la reconnaissance des interactions entre ces différents domaines pour le développement de politiques publiques coordonnées aux bénéfices mutualisés. Ainsi, la problématique des invasions biologiques marines doit s'inscrire dans une logique d'économie régénérative bleue telle que décrite par l'IUCN, qui dépasse le seul cadre actuel de la « soutenabilité » (Le Gouvello et Simard, 2024). D'un point de vue scientifique, la problématique doit également s'inscrire dans une démarche euristique, de coconstruction, pour aboutir à des options de gestion « acceptables » en un temps limité, compte tenu des connaissances souvent incomplètes dont on dispose et des intérêts contradictoires en jeu (conservation *vs* développement) (Meinard *et al.*, 2022).

Le Cadre mondial de la biodiversité, établi lors de la COP 15 de Kunming, à Montréal (2022), fixe pour objectif la réduction de 50 % des nouvelles introductions d'espèces exotiques d'ici 2030 : ce très ambitieux objectif va nécessiter la multiplication d'actions et un changement de trajectoire en réponse si la France envisage d'atteindre cet objectif. Ceci passera nécessairement par des approches renforcées de prévention, des analyses prédictives sur les risques d'introduction en fonction des secteurs géographiques et des caractéristiques du transport maritime, ainsi que par une stratégie de détection rapide pleinement opérationnelle, en France hexagonale comme en outre-mer.



On doit souligner que les actions de sensibilisation de la société aux résultats de la science augmentent de façon significative avec, en parallèle, une prise en compte de plus en plus importante des questions sociétales et sociales par les établissements de recherche. La problématique des invasions biologiques est directement concernée par cette évolution récente.

Globalement, cette prise en compte des EEE est nécessaire et doit être renforcée aux différentes échelles pour une gestion efficace, notamment dans les stratégies territoriales, dans les outils et les instances de planification de l'espace maritime, et dans les plans de gestion des aires marines protégées, y compris en zones de protection forte. En France, et à la différence de pays comme la Nouvelle-Zélande et l'Australie, les actions de surveillance, de prévention d'introductions et de dynamique des populations de ces espèces ne sont pas suffisamment considérées comme prioritaires dans les plans de gestion des aires marines protégées notamment, au détriment de la préservation des habitats critiques (Giakoumi *et al.*, 2016). Toutefois, on doit souligner l'entame d'un virage dans cette direction, avec des actions plus fréquentes dans les plans de gestion des aires marines protégées, avec la conception de plans de biosécurité et de programmes de sensibilisation, avec de plus en plus de questionnaires et de politiques se formant à la problématique des invasions biologiques.

En dépit de ces éléments et des manques de données scientifiques, parfois insuffisamment consolidées ou non accessibles, des actions et des moyens de gestion sont disponibles aux différentes étapes d'une invasion biologique et peuvent donc être mis en œuvre. L'IPBES (2023) souligne que des progrès ambitieux dans la gestion des invasions biologiques sont atteignables par l'adoption d'une approche de gouvernance intégrée portant la définition des actions stratégiques. Celles-ci sont identifiées en sept points :

- l'accroissement des collaborations et la coordination des mécanismes internationaux et régionaux ;
- le développement de stratégies nationales appropriées ;
- l'engagement partagé et la compréhension des rôles spécifiques des acteurs ;
- l'amélioration de la cohérence des politiques publiques ;



- la facilitation de l’engagement des différents acteurs, depuis les instances gouvernementales jusqu’au large public ;
- le soutien et la mobilisation des ressources pour l’innovation, la recherche et les technologies appropriées ;
- le soutien aux systèmes d’information, aux infrastructures et aux partages d’information.

À l’échelle européenne et nationale, des progrès notables sont enregistrés depuis quelques années. En particulier, le règlement UE de 2014 définit de façon appropriée les différentes actions qui méritent d’être pleinement considérées. Toutefois, des améliorations sont encore à envisager dans les modalités de mise en œuvre de ce texte réglementaire.

L’invasion du poisson-lion en mer Méditerranée a fait l’objet d’une surveillance dédiée, d’un plan d’action régional et d’une évaluation des risques pendant la période 2016-2021. Bien que ses effets négatifs (actuels et futurs) sur la biodiversité marine soient connus, le processus de son inclusion dans la liste européenne des espèces préoccupantes n’était toujours pas finalisé en septembre 2024. Ceci reflète le besoin de mieux prendre en considération les enjeux, de réduire le temps entre la production d’avis scientifiques consolidés, y compris avec des incertitudes potentielles par manque de données (ex. : données de surveillance incomplètes), et leur prise en compte par les gestionnaires en cohérence avec la mise en œuvre de plans d’action rapide. Les procédures s’avèrent longues pour être cohérentes avec les objectifs fixés, ce qui priorise *de facto* la gestion à long terme. Plusieurs limitations ont été identifiées qui tiennent également aux différences entre la problématique terrestre *vs* marine, et pour cette dernière une connectivité entre écosystèmes beaucoup plus marquée, nécessitant des décisions plus rapides pour être efficaces (Kleitou *et al.*, 2021).

Une complexité supplémentaire dans l’élaboration des listes à l’échelle européenne tient au fait que certaines espèces natives peuvent présenter un statut « vulnérable » pour certains pays, mais invasif dans d’autres (Baquero *et al.*, 2023). À ce stade, ces espèces sont « hors champ » de la réglementation européenne pour ce qui est de l’élaboration de la liste d’espèces préoccupantes,

et représentent un vrai défi en matière de gestion et de préservation de leur diversité génétique. Ce paradoxe qui oppose ici un besoin de conservation dans l'aire native et de réduction là où l'invasion se développe, concerne 317 taxons, dont 17 marins (16 invertébrés et 1 algue brune), majoritairement situés en Méditerranée. Plus du quart de ces taxons ont des populations au statut « menacé » dans leur aire d'origine. Cela rejoint également la problématique de l'établissement de listes nationales uniques comme en France, bien que nous ayons des façades géographiques à la biodiversité bien différenciée — même si de plus en plus d'espèces méditerranéennes (ou introduites en Méditerranée) tendent à survivre dans le sud du golfe de Gascogne, témoin de l'évolution environnementale en cours. La façon de gérer ces cas difficiles peut potentiellement passer par des précisions au niveau des listes nationales et par une coopération renforcée de la part à la fois des scientifiques, des gestionnaires et des politiques lorsque la situation s'étend à l'échelle internationale. L'article 11 de la réglementation européenne de 2014 offre une telle possibilité : « À la demande des États membres concernés, la Commission fait le nécessaire pour faciliter la coopération et la coordination entre lesdits États membres concernés [...] ; si nécessaire, compte tenu des effets de certaines EEE sur la biodiversité et les services écosystémiques associés, ainsi que sur la santé humaine et l'économie, et à condition que cela soit dûment motivé par une analyse complète de la justification d'une coopération régionale renforcée réalisée par les États membres demandeurs, la Commission peut exiger, par voie d'actes d'exécution, que les États membres concernés appliquent, *mutatis mutandis*, sur leur territoire ou sur une partie de celui-ci, les articles [...]. » À noter que ces coopérations renforcées peuvent être bénéfiques, notamment comme une opportunité d'échanges d'informations générées dans les zones concernées pour développer de nouvelles approches de conservation dans les aires d'origine (Gibson et Yong, 2017).

La mise en œuvre de ce règlement est en cours au niveau national ; la France s'est dotée de plans d'action dans ce domaine, avec en particulier l'établissement des listes d'espèces pour le territoire hexagonal et les territoires et départements d'outre-mer ainsi qu'une première analyse de risques pour un certain



nombre d'espèces marines et la mise à jour continue du Code de l'environnement. Pour le milieu marin, le dispositif de surveillance nécessite un renforcement, comme la mise en œuvre de plans d'éradication rapide. Le besoin d'analyses coûts-avantages est néanmoins nécessaire, intégrant notamment les coûts de maintien ou de reconquête des fonctionnalités des écosystèmes affectés. La DCSMM, avec l'objectif d'atteinte du bon état écologique, est l'instrument prioritaire pour réaliser ces avancées et développer une coordination nationale au niveau hexagonal, dont les actions nécessiteraient une extension à l'outre-mer.

Compte tenu des caractéristiques environnementales propres au milieu marin, la principale difficulté de mise en œuvre du règlement européen porte sur la restauration des écosystèmes altérés (art. 20, règlement 2014). L'adoption en juillet 2024 du règlement européen sur la restauration de la nature (UE) 2024/1991 constitue une étape importante en renforçant le règlement dédié de 2014 par l'atteinte d'objectifs chiffrés au niveau des écosystèmes concernés. Ce règlement vise à rendre à la nature et aux écosystèmes de bonnes conditions de conservation. Il oblige les pays de l'UE à élaborer des plans nationaux de restauration et fixe un objectif européen contraignant de mesures de restauration efficaces pour couvrir au moins 20 % des superficies terrestre et maritime de l'UE d'ici 2030. D'ici 2050, des mesures devront être mises en place pour tous les écosystèmes nécessitant une restauration. La mise en œuvre de ce règlement va nécessiter une programmation précise afin de répertorier et de hiérarchiser les écosystèmes marins nécessitant cette réhabilitation, tout en tenant compte des positions des porteurs d'enjeux et des conflits d'usage qui ne manqueront pas d'émerger.

À l'échelle internationale, concernant le vecteur d'introduction majoritaire qu'est le transport maritime, l'OMI renforce ses dispositifs réglementaires. On doit souligner de nouveau que la Convention BWM représente incontestablement une des avancées majeures pour la maîtrise des introductions d'espèces exotiques au bénéfice de la santé environnementale et de la santé publique. Elle a été (et est) source d'innovation technologique pour le développement de technologies *ad hoc* dans le

traitement des eaux de ballast. Des travaux scientifiques visent à améliorer l'efficacité de celui-ci en mobilisant leurs efforts sur les dispositifs optimisés de traitement, les critères (ex. : sédiments) et les atteintes des objectifs normés. De façon complémentaire à la mise en œuvre de cette convention<sup>27</sup>, priorité est donnée aux questions de prévention et de traitement des biosalissures marines. Les projets scientifiques portant cette thématique vont contribuer à court et à moyen terme au développement de technologies innovantes respectueuses de l'environnement afin d'améliorer la maîtrise et le contrôle de l'introduction d'espèces exotiques pour ainsi réduire la problématique des invasions biologiques marines.

---

27. <https://www.imo.org/en/OurWork/PartnershipsProjects/Pages/GloFouling-Project.aspx>



# Références bibliographiques

- Anderson L.W.J., 2005. California's reaction to *Caulerpa taxifolia*: a model for invasive species rapid response. *Biological Invasions*, 7, 1003-1016.
- Anglès d'Auriac M.C., Marc B., Rinde E., Norling P., Lapègue S. *et al.*, 2017. Rapid expansion of the invasive oyster *Crassostrea gigas* at its northern distribution limit in Europe: naturally dispersed or introduced? *PLoS ONE*, 12 (5), e0177481. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0177481>
- Arias A., Richter A., Anadon N., Glasby C.J., 2013. Revealing polychaetes invasion patterns: identification, reproduction and potential risks of the Korean ragworm, *Perinereis lineata* (Treadwell), in the Western Mediterranean. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 131, 117-128. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2013.08.017>
- Bacher S., Blackburn T.M., Essl F., Genovesi P., Heikkilä J. *et al.*, 2018. Socio-economic impact classification of alien taxa (SEICAT). *Methods in Ecology and Evolution*, 9 (1), 159-168. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12844>
- Baquero R.A., Oficialdegui F.J., Ayllón D., Nicola G.G., 2023. The challenge of managing threatened invasive species at a continental scale. *Conservation Biology*, 37, c14165, 9 p. <https://doi.org/10.1111/cobi.14165>
- Barillé L., Le Bris A., Méléder V., Launeau P., Robin M. *et al.*, 2017. Photosynthetic epibionts and endobionts of Pacific oyster shells from oyster reefs in rocky versus mudflat shores. *PLoS ONE*, 12 (9), e0185187. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185187>
- Bellard C., Bernery C., Leclerc C., 2021. Looming extinctions due to invasive species: irreversible loss of ecological strategy and evolutionary history. *Global Change and Ecology*, 27 (20), 4947-5403. <https://doi.org/10.1111/gcb.15771>
- Biodiversa, 2017. Policy Brief. Action on invasive alien species should better anticipate climate change effects on biological invasions in Europe, 4 p.
- Boissin E., Neglia V., Baksay S., Micu D., Bat L. *et al.*, 2020. Chaotic genetic structure and past demographic expansion of the invasive gastropod *Tritia neritea* in its native range, the Mediterranean Sea. *Nature, Scientific Reports*, 10, 21624. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-77742-3>
- Bottacini D., Pollux B.A.J., Nijland R., Jansen P.A., Naguib M., Kotrschal A., 2024. Lionfish (*Pterois miles*) in the Mediterranean Sea: a review of the available knowledge with an update on the invasion front. *NeoBiota*, 92, 233-257. <https://doi.org/10.3897/neobiota.92.110442>
- Boudouresque C.F., Bernard G., Bonhomme P., Charbonnel E., Diviacco G. *et al.*, 2012. Protection and conservation of *Posidonia oceanica* meadows. RAMOGE and RAC/SPA, 202 p. <https://hal.science/hal-00808491>
- Booy O. *et al.*, 2020. Using structured eradication feasibility assessment to prioritize the management of new and emerging invasive alien species in Europe. *Global Change Biology*, 26 (11), 6235-6250. <https://doi.org/10.1111/gcb.15280>

- Cadée G.C., 2001. Herring gulls learn to feed on a recent invader the Dutch Wadden Sea, the Pacific oyster *Crassostrea gigas*. *Basteria*, 65 (1/3), 33-42. <https://natuurtijdschriften.nl/pub/597203>
- Caldow R.W., Stillman R.A., dit Durell S.E., West A.D., McGroarty S. *et al.*, 2007. Benefits to shorebirds from invasion of a non-native shellfish. *Proc R Soc Biol Sci Ser B.*, 274, 1449-1455.
- Canning-Clode J. (ed.), 2015. *Biological Invasions in Changing Ecosystems. Vectors, Ecological Impacts, Management and Predictions*, De Gruyter Open Ltd, 473 p.
- Carlton J.T., 1979. History, biogeography and ecology of the introduced marine and estuarine invertebrates of the Pacific coast of North America. PhD. Dissertation, University of California, 904 p.
- Carlton J.T., 1996. Biological invasions and cryptogenic species. *Ecology*, 77 (6), 1653-1655.
- Carlton J.T., 1999. Molluscan invasions in marine and estuarine communities. *Malacologia*, 41 (2), 439-454.
- Carlton J.T., Hodder J., 1995. Biogeography and dispersal of coastal marine organisms: experimental studies on a replica of a 16th century sailing vessel. *Marine Biology*, 121, 721-730. <https://doi.org/10.1007/BF00349308>
- Castellanos-Galindo G.A., Robertson D.R., Torchin M.E., 2020. A new wave of marine fish invasions through the Panama and Suez Canals. *Nature Ecology and Evolution*, 4, 1444-1446.
- Castro N., Ramalhosa P., Cacabelos E., Costa J.L., Canning-Clode J. *et al.*, 2021. Winners and losers: prevalence of non-indigenous species under simulated marine heatwaves and high propagule pressure. *Marine Ecology Progress Series*, 668, 21-38.
- CDB, 2022. Cadre mondial de la biodiversité de Kunming-Montréal post 2020. CBD/COP/DEC/15/4, 16 p. <https://www.cbd.int/doc/decisions/cop-15/cop-15-dec-04-fr.pdf>
- Chan F.T., Stanislawczyk K., Sneekes A.C., Dvoretzky A., Gollasch S. *et al.*, 2019. Climate change opens new frontiers for marine species in the Arctic: current trends and future invasion risks. *Global Change Biology*, 25, 25-38. <https://doi.org/10.1111/gcb.14469>
- Chanet B., Desoutter-Meniger M., Bogorodsky S.V., 2012. Range extension of Egyptian sole *Solea aegyptiaca* (Soleidae: Pleuronectiformes), in the Red Sea. *Cybium*, 36 (4), 581-584.
- Comité français de l'UICN, 2018. La valorisation socio-économique des espèces exotiques envahissantes établies en milieux naturels : un moyen de régulation adapté. Première analyse et identification des points de vigilance, 82 p.
- Comité français de l'UICN, 2019. Espèces exotiques envahissantes marines : risques et défis pour les écosystèmes marins et littoraux des collectivités françaises d'outre-mer. État des lieux et recommandations. Paris, France, 100 p.



- Copp G.H., Vilizzic L., Tilburyd H., Stebbing P., Tarkanc A.S. *et al.*, 2016. The Aquatic Species Invasiveness Screening Kit (AS-ISK): a generic risk identification tool for marine, brackish and freshwater taxa. *Management of Biological Invasions*, 7 (4), 343-350.
- Courchamp F., Fournier A., Bellard C., Bertelsmeier C., Bonnaud E. *et al.*, 2017. Invasion biology: specific problems and possible solutions. *Trends in Ecology and Evolution*, 32 (1), 13-22. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.11.001>
- Couton M., Baud A., Daguin-Thiébaud C., Corre E., Comtet T. *et al.*, 2021. High-throughput sequencing on preservative ethanol is effective at jointly examining infraspecific and taxonomic diversity, although bioinformatics pipelines do not perform equally. *Ecology and Evolution*, 11, 5533-5546. <https://doi.org/10.1002/ece3.7453>
- Couton M., Lévêque L., Daguin-Thiébaud C., Comtet T., Viard F., 2022. Water eDNA metabarcoding is effective in detecting non-native species in marinas, but detection errors still hinder its use for passive monitoring. *Biofouling*, 38 (4), 367-383. <https://doi.org/10.1080/08927014.2022.2075739>
- Craig M.T., Burke J., Clifford K., Mochon-Collura E., Chapman J.W. *et al.*, 2018. Trans-Pacific rafting in tsunami associated debris by the Japanese yellowtail jack *Seriola aureovittata* (Temminck & Schlegel, 1845). *Aquatic Invasions*, 13 (1), 173-177.
- Culver C.S., Kuris A.M., 2000. The apparent eradication of a locally established introduced marine pest. *Biological Invasions*, 2, 245-253.
- Demirel N., Ulman A., Yildiz T., Ertör-Akyazi P., 2021. A moving target: achieving good environmental status and social justice in the case of an alien species, Rapa whelk in the Black Sea. *Marine Policy*, 132, 104687. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2021.104687>
- DeRoy E., Scott R., Hussey N., MacIsaac H., 2020. High predatory efficiency and abundance drive expected ecological impacts of a marine invasive fish. *Marine Ecology Progress Series*, 637, 195-208. <https://doi.org/10.3354/meps13251>
- Diagne C., Leroy B., Vaissière A.-C., Gozlan R.E., Roiz D. *et al.*, 2021. High and rising economic costs of biological invasions worldwide. *Nature*, 592, 571-576. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03405-6>
- DiBacco C., Lowen J.B., 2024. Range expansion of coastal marine non-indigenous species into thermal refuge habitat can be mediated by environmental variability in changing coastal environments. Abstract 71, ICAIS 2024.
- Diaz *et al.*, 2015. The IPBES Conceptual Framework: connecting nature and people. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 14, 1-16. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cosust.2014.11.002>
- Drolet D., DiBacco C., Locke A., McKenzie C.H., McKindsey C.W. *et al.*, 2017. Optimizing screening protocols for non-indigenous species: are currently used tools over-parameterized? *Management of Biological Invasions*, 8 (2), 171-179. <https://doi.org/10.3391/mbi.2017.8.2.05>



- Edgell T., Hollander J., 2011. The evolutionary ecology of European green crab (*Carcinus maenas*) in North America. In: *In the Wrong Place: Alien Marine Crustaceans. Distribution, Biology and Impacts* (B.S. Galil, P.F. Clark, J.T. Carlton, eds), Dordrecht, Springer, 641-659.
- El-Serehy H.A., Abdallah H.S., Al-Misned F.A., Irshad R., Al-Farraj S.A. *et al.*, 2018. Aquatic ecosystem health and trophic status classification of the Bitter Lakes along the main connecting link between the Red Sea and the Mediterranean. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 25, 204-221.
- Epstein G., Smale D.A., 2017. *Undaria pinnatifida*: a case study to highlight challenges in marine invasion ecology and management. *Ecology and Evolution*, 7, 8624-8642.
- Essink K., Oost A.P., 2019. How did *Mya arenaria* (Mollusca: bivalvia) repopulate European waters in mediaeval times? *Marine Biodiversity*, 49, 1-10.
- Essl F., Dullinger S., Genovesi P., Hulme P.E., Jeschke J.M. *et al.*, 2019. A conceptual framework for range-expanding species that track human-induced environmental change. *Bioscience*, 69 (11), 908-919.
- FAO, 2024. *Fishery and Aquaculture Statistics: Yearbook 2021*, FAO Yearbook of Fishery and Aquaculture Statistics, Rome. <https://doi.org/10.4060/cc9523en>
- Faria L., Cuthbert R.N., Dickey J.W.E., Jeschke J.M., Ricciardi A. *et al.*, 2023. The rise of the functional response in invasion science: a systematic review. *NeoBiota*, 85, 43-79. <https://doi.org/10.3897/neobiota.85.98902>
- Faugère E., Mauz-Arpin I., 2013. Une introduction au renouveau de la taxonomie. *Revue d'anthropologie des connaissances*, V 7 (2), 349-364. <http://journals.openedition.org/rac/6506>
- Font T., Gill J., Lloret J., 2018. The commercialization and use of exotic baits in recreational fisheries in the north-western Mediterranean: environmental and management implications. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 28, 651-661. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/aqc.2873>
- Fraser-Clark K., 2024. Invasive green crab (*Carcinus maenas*) are vectors for pathogens of the American lobster (*Homarus americanus*). In: *ICAIS Conference*, mai 2024.
- Galil B., Froglija C., Noël P., 2002. *CIESM Atlas of Exotic Species in the Mediterranean. V.2.2: Crustaceans: Decapods and Stomatopods*, CIESM Publishers (Commission internationale pour l'exploration scientifique de la mer Méditerranée), Monaco, 192 p. <http://www.ciesm.org/atlas/appendix2.html>
- Galil B. *et al.*, 2015. The enlargement of the Suez Canal and introduction of non-indigenous species to the Mediterranean Sea. *ASLO*, 2-4.
- Galil B.S., Marchini A., Occhipinti-Ambrogi A., 2018. East is east and West is west? Management of marine bioinvasions in the Mediterranean Sea. *Estuarine, Coastal and shelf Science*, 201, 7-16.
- Galil B., Danovaro R., Rothman S.B., Gevili R., Goren M., 2019. Invasive biota in deep-sea Mediterranean: an emerging issue in marine conservation and



management. *Biological Invasions*, 21, 2, 281-288. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1826-9>

García-Gómez J.C., Florido M., Olaya-Ponzzone L., Sempere-Valverde J., Megina C., 2021a. The invasive macroalga *Rugulopteryx okamurae*: substrata plasticity and spatial colonization pressure on resident macroalgae. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9, 631754. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.631754>

García-Gómez J.C., Garrigos M., Garrigos J., 2021b. Plastic as a vector of dispersion for marine species with invasive potential. A review. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9, 629756. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.629756>

Giakoumi S., Guilhaumon F., Kark S., Terlizi A., Claudet J. *et al.*, 2016. Space invaders: biological invasions in marine conservation planning. *Diversity and Distributions*, 22, 1220-1231.

Gibson I., Yong D.L., 2017. Saving two birds with one stone: solving the quandary of introduced, threatened species. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 15 (1), 35-41. <https://doi.org/10.1002/fee.1449>

GISD, 2024. Global Invasive Species Database. [http://www.iucngisd.org/gisd/100\\_worst.php](http://www.iucngisd.org/gisd/100_worst.php) on 15-04-2024

Gomez-Chiarri M., Cobb J.S., 2012. Shell disease in the American Lobster, *Homarus americanus*: a synthesis of research from the New England Lobster research initiative: lobster shell disease. *Journal of Shellfish Research*, 31 (2), 583-590. <https://doi.org/10.2983/035.031.0219>

Gouletquer P., 2016. *Guide des organismes exotiques marins*, Éditions Belin, 305 p.

Gouletquer P., 2022. Espèces exotiques et transport maritime. In : *IV<sup>e</sup> Congrès du GIS d'histoire et sciences de la mer*, Nice, 18-20 mai 2022.

Gouletquer P., Héral M., 1997. Marine molluscan production trends in France: from fisheries to aquaculture. *NOAA Tech. Rep. NMFS*, 129, 137-164.

Gouletquer P., Lacroix D., 2022. Aquaculture et biodiversité à 2050. *Futuribles*, 447, 65-77.

Gouletquer P., Gros P., Bœuf G., Weber J., 2013. *Biodiversité en environnement marin*, Éditions Quæ, 207 p.

Grizel H., Héral M., 1991. Introduction into France of the Japanese oyster (*Crassostrea gigas*). *Journal du Conseil/Conseil permanent international pour l'exploration de la mer*, 47, 399-403.

Gruet Y., Héral M., Robert J.M., 1976. Premières observations sur l'introduction de la faune associée au naissain d'huîtres portugaises *C. gigas* Th. importé sur la côte atlantique française. *Cahiers de biologie marine*, 17, 173-184.

Hacker S.D., Dethier M.N., 2009. Differing consequences of removing ecosystem-modifying invaders: significance of impact and community context to restoration potential. In: *Biological Invasions of Marine Ecosystems* (G. Rilov, J.A. Crooks, eds). *Ecological Studies*, 204, 375-385.

- Hegele-Drywa J., Normant-Saremmba M., Wojcik-Fudalewska D., 2024. Small sea with high traffic: what is the biofouling potential of commercial ships in the Baltic Sea. *Biofouling*, 40 (3-4), 280-289. <https://doi.org/10.1080/08927014.2024.2353025>
- Hellmann J.J., Byers J.E., Bierwagen B.G., Dukes J.S., 2008. Five potential consequences of climate change for invasive species. *Conservation Biology*, 22 (3), 534-543. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.00951.x>
- Henry M., Leung B., Cuthbert R.N. *et al.*, 2023. Unveiling the hidden economic toll of biological invasions in the European Union. *Environmental Sciences Europe*, 35, 43. <https://doi.org/10.1186/s12302-023-00750-3>
- Herbert R.J.H., Davies C.J., Bowgen K.M., Hatton J., Stillman R.A., 2018. The importance of nonnative Pacific oyster reefs as supplementary feeding areas for coastal birds on estuary mudflats. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 28 (6), 1294-1307. <https://doi.org/10.1002/aqc.2938>
- Hourdez S., Boyer T., 2023. Biologie de l'espèce *C. sapidus* dans l'étang du Canet (parasitologie, suivi de la reproduction). Conférence interrégionale « Actions de connaissance et de gestion du Crabe Bleu ». Pôle-relais lagunes méditerranéennes. Plan d'action régional Crabe bleu en Occitanie, PACA, Office de l'environnement de la Corse, mai 2023.
- Huvet A., Lapègue S., Magoulas A., Boudry P., 2000. Mitochondrial and nuclear DNA phylogeography of *Crassostrea angulata*, the Portuguese oyster endangered in Europe. *Conservation Genetics*, 1 (3), 251-262. <https://doi.org/10.1023/A:1011505805923>
- ICES, 2004. Alien species alert: *Rapana venosa* (veined whelk) (R. Mann *et al.*, eds). *ICES Cooperative Research Report*, (264), 14 p.
- Ingeman K.E., 2016. Lionfish cause increased mortality rates and drive local extirpation of native prey. *Marine Ecology Progress Series*, 558, 235-245. <https://doi.org/10.3354/meps11821>.
- IPBES, 2019. Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services (E.S. Brondizio *et al.*, eds). IPBES secretariat, Bonn, Germany, 1 148 p. <https://doi.org/10.5281/zenodo.3831673>
- IPBES, 2023. Summary for policymakers of the thematic assessment report on invasive alien species and their control of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services (H.E. Roy *et al.*, eds). IPBES secretariat, Bonn, Germany. <https://doi.org/10.5281/zenodo.7430692>
- IUCN, 2020. IUCN EICAT categories and criteria. The environmental impact classification for Alien taxa. International Union for Conservation of Nature. <https://doi.org/10.2305/IUCN.CH.2020.05.en>
- Jaric I., Heger T., Monzon F.C., Jeschke J.M., Kowarik I. *et al.*, 2019. Crypticity in biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, 34 (4), 291-302. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.12.008>



- Johnson N.S., Lewandoski S.A., Jubar A.K., Symbal M.J., Solomon B.M. *et al.*, 2024. A decade-long study demonstrates that a population of invasive sea lamprey (*Petromyzon marinus*) can be controlled by introducing sterilized males. *Nature Scientific Reports*, 14, 12689. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-61460-1>
- Jongma D.N., Campo D., Dattolo E., D'Esposito D., Duchi A. *et al.*, 2013. Identity and origin of a slender *Caulerpa taxifolia* strain introduced into the Mediterranean Sea. *Botanica Marina*, 56 (1), 27-39. <https://doi.org/10.1515.bot-2012-0175>
- JRC,2024.JointResearchCenter.[https://commission.europa.eu/about-european-commission/departments-and-executive-agencies/joint-research-centre\\_en](https://commission.europa.eu/about-european-commission/departments-and-executive-agencies/joint-research-centre_en)
- Kapitza K., Zimmermann H., Martin-Lopez B., von Wehrden H., 2019. Research on social perception of invasive species: a systematic literature review. *Neobiota*, 43, 47-68. <https://doi.org/10.3897/neobiota.43.31619>
- Karlsen A.M., Kautsky N., Granberg M., Garbaras A., Lim H. *et al.*, 2024. Resource partitioning of a Mexican clam in species-poor Baltic Sea sediments indicates the existence of a vacant trophic niche. *Nature Scientific Reports*, 14, 12527. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-62832-3>
- Katsanevakis S., Wallentinus I., Zenetos A., Leppäkoski E., Cimar M.E. *et al.*, 2014. Impacts of invasive alien marine species on ecosystem services and biodiversity: a pan-European review. *Aquatic Invasions*, 9, 391-423. <https://doi.org/10.3391/ai.2014.9.4.01>
- Kiessling T., Gutow L., Thiel M., 2015. Marine litter as habitat and dispersal vector. In: *Marine Anthropogenic Litter* (M. Bergman, L. Gutow, M. Klages, eds), Springer International Publishing, Cham, 141-181. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-16510-3\\_6](https://doi.org/10.1007/978-3-319-16510-3_6)
- Kindinger T.L., Albins M.A., 2017. Consumption and non-consumption effects of an invasive marine predator on native coral-reef herbivores. *Biological Invasions*, 19 (1), 131-146.
- Klein J., Verlaque M., 2001. The *Caulerpa racemosa* invasion: a critical review. *Marine Pollution Bulletin*, 56, 2, 205-225. <https://www.sciencedirect.com/journal/marine-pollution-bulletin>
- Kleitou P., Hall-Spencer J.M., Savva I. *et al.*, 2021. The case of Lionfish (*Pterois miles*) in the Mediterranean Sea demonstrates limitations in EU legislation to address marine biological invasions. *Journal of Marine Science and Engineering*, 9 (3), 325. <https://doi.org/10.3390/jmse9030325>
- Kochmann J., Buschbaum C., Volkerbon N., Reise K., 2008. Shift from native mussels to alien oysters: differential effects of ecosystem engineers. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 364 (1), 1-10. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.05.015>
- Kourantidou M., Haubrock P.J., Cuthbert R.N., Bodey T.W., Lenzner B. *et al.*, 2022. Invasive alien species as simultaneous benefits and burdens: trends, stakeholder perceptions and management. *Biological Invasions*. <https://doi.org/10.1007/s10530-021-02727-w>

- Krumhansl K., Gentleman W., Lee K., Ramey-Balci P., Goodwin J. *et al.*, 2023. Permeability of coastal biogeographic barriers to marine larval dispersal on the east and west coasts of North America. *Global Ecology and Biogeography*, 32 (6), 945-96 <https://doi.org/10.1111/geb.13654>
- Labrune C., Amilhat E., Amouroux J.-M., Jabouin C., Gigou A. *et al.*, 2019. The arrival of the American blue crab, *Callinectes sapidus* Rathbun, 1896 (Decapoda: Brachyura: Portunidae), in the Gulf of Lion (Mediterranean Sea). *BioInvasions Records*, 8 (4), 876-881. <https://doi.org/10.3391/bir.2019.8.4.16>
- Lassus P., Chomérat N., Hess P., Nézan E., 2016. Toxic and harmful microalgae of the World Ocean/Microalgues toxiques et nuisibles de l'océan mondial. Denmark, International Society for the Study of Harmful Algae/ Intergovernmental Oceanographic Commission of Unesco. IOC Manuals and guides, 68 (bilingual english/french), 523 p.
- Le Gouvello R., Simard F., 2024. *Vers une économie bleue régénérative. Une cartographie de l'économie bleue*, UICN, Gland, Suisse, 58 p.
- Lehtiniemi M., Ojaveer H., David M., Galil B., Gollasch S. *et al.*, 2015. Dose of thruth: monitoring marine non indigenous species to serve legislative requirements. *Marine Policy*, 54, 26-35. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2014.12.015>
- Leray M., Knowlton N., Machida R.J., 2022. MIDORI2: a collection of quality controlled, preformatted, and regularly updated reference databases for taxonomic assignment of eukaryotic mitochondrial sequences. *Environmental DNA*, 4 (4), 894-907. <https://doi.org/10.1002/edn3.303>
- Leroy B., Kramer A.M., Vaissière A., Kourantidou M., Courchamp F. *et al.*, 2022. Analysing economic costs of invasive alien species with the INVACOST R package. *Methods in Ecology and Evolution*, 13 (9), 1930-1937. <https://doi.org/10.1111/2041-210x.13929>
- Lindroth C.H., 1957. *The Faunal Connections between Europe and North America*, Wiley, New York, 345 p.
- Llinares S., Egasse B., Dana K., 2018. *De l'estran à la digue : histoire des aménagements portuaires et littoraux xv<sup>e</sup>-xx<sup>e</sup> siècle*, Presses universitaires de Rennes, 416 p. <https://doi.org/10.4000/books.pur.173767>
- Maes J., Teller A., Condé S. *et al.*, 2020. *Mapping and Assessment of Ecosystems and their Services. An EU Wide Ecosystem Assessment in Support of the EU Biodiversity Strategy*, Publications Office, 452 p. + annexes. <https://doi.org/10.2760/757183>
- Maes C., 2022. Dispersion des plastiques marins flottants à la surface des océans. *La Météorologie*, 119, 53-61.
- Magliozzi C., Gervasini E., Cardoso A.C., 2024. *Informing Spatiotemporal Trends of Invasive Alien Species of Union Concern with Biological Knowledge*, Publications Office of the European Union, Luxembourg. <https://doi.org/10.2760/298316>



- Mainka S.A., Howard G.W., 2010. Climate change and invasive species: double jeopardy. *Integrative Zoology*, 5, 102-111. <https://doi.org/10.1111/j.1749-4877.2010.00193.x>
- Maric M., Troch M.D., Occhipinti-Ambrogi A., Olenin S., 2016. Trophic interactions between indigenous and non-indigenous species in Lampedusa Island, Mediterranean Sea. *Marine Environmental Research*, 120, 182-190. <https://dx.doi.org/10.1016/j.marenvres.2016.08.005>
- Markert A., Esser W., Frank D., Whermann A., Exo K.M., 2013. Habitat change by the formation of alien *Crassostrea* reefs in the Wadden Sea and its role as feeding sites for waterbirds. *Estuarine and Coastal Shelf Science*, 131, 41-51. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2013.08.003>
- Martel C., Viard F., Bourguet D., Garcia-Meunier P., 2004a. Invasion by the marine gastropod *Ocenebrellus inornatus* in France. I. Scenario for the source of introduction. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 305, 155-170.
- Martel C., Viard F., Bourguet D., Garcia-Meunier P., 2004b. Invasion by the marine gastropod *Ocenebrellus inornatus* in France. II. Expansion along the Atlantic Coast. *Marine Ecology Progress Series*, 273, 163-172.
- Martínez-García M.F., Ruesink J.L., Grijalva-Chon J.M., Lodeiros C., Arreola-Lizarraga J.A. *et al.*, 2021. Socioecological factors related to aquaculture introductions and production of Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) worldwide. *Reviews in Aquaculture*, 14 (2), 613-629. <https://doi.org/10.1111/raq.12615>
- Massé C. *et al.*, 2023. An overview of marine non-indigenous species found in three contrasting biogeographic metropolitan French regions: insights on distribution, origins and pathways of introduction. *Diversity*, 15, 161. <https://doi.org/10.3390/d15020161>
- Mathieu J., Reynolds J.W., Fragoso C., Hadly E., 2024. Multiple invasion routes have led to the pervasive introduction of earthworms in North America. *Nature Ecology and Evolution*. <https://doi.org/10.1038/s41559-023-02310-7>
- Meinard Y., Dereniowska M., Glatron S., Maris V., Phelippot V. *et al.*, 2022. A heuristic for innovative invasive species management actions and strategies. *Ecology and Society*, 27 (4), 24. <https://doi.org/10.5751/ES-13615-270424>
- Meinesz A. *et al.*, 2001. The introduced green alga *Caulerpa taxifolia* continues to spread in the Mediterranean. *Biological Invasions*, 3, 201-210.
- Meyer J.C., 2023. Le miconia, « cancer vert » des forêts du Pacifique. In : *50 ans de recherche pour le développement en Polynésie* (P. Lacombe *et al.*, eds), IRD Open Éditions, 58-67. <https://doi.org/10.4000/books.irdeditions.44380>
- Mghili B., De-la-Torre G.E., Aksissou M., 2023. Assessing the potential for the introduction and spread of alien species with marine litter. *Marine Pollution Bulletin*, 191, 114913.
- MEA, 2005. *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*, Millennium Ecosystem Assessment, Island Press, Washington. <https://www.millenniumassessment.org/en/index.html>

- Mineur F., Le Roux A., Maggs C.A., Verlaque M., 2014. Positive feedback loop between introductions of non-native marine species and cultivation of oysters in Europe. *Conservation Biology*, 28 (6), 1667-1676. <https://doi.org/10.1111/cobi.12363>
- Nasco Council, 2022a. Distribution and abundance of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* across the North Atlantic. ICES Advice on fishing opportunities, catch, and effort, North Atlantic Ecoregions, CNL (22) 64, 16 p.
- Nasco Council, 2022b. Statement of the Council regarding pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha*, in the NASCO Convention Area. CNL (22) 47, 2 p.
- Nasco Council, 2023. Draft terms of reference for the NASCO Working Group on Pink Salmon *Oncorhynchus gorbuscha*. CNL (23) 26, 3 p.
- Normant-Saremba M., 2024. The Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis* is spreading microsporidian parasite *Hepatospora eriocheir* across Europe. Could it be beneficial? *In: ICAIS Conference*, mai 2024.
- Novi L., Braccol A., Falasca F., 2021. Uncovering marine connectivity through sea surface temperature. *Scientific Reports*, 11, 8839. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-87711-z>
- Nunes F., Bouchoucha M., Carlier A., Curd A., Droual G. *et al.*, 2024. Integrative taxonomy as an essential part of detecting and monitoring non-indigenous species with DNA-based methods: examples from the Northeastern Atlantic and Mediterranean. ICAIS, Halifax.
- OFB, 2024. <https://www.ofb.gouv.fr/les-especes-exotiques-envahissantes>
- Ojaveer H., Galil B.S., Campbell M.L., Carlton J.T., Canning-Clode J. *et al.*, 2015. Classification of non-indigenous species based on their impacts: considerations for application in marine management. *PLoS Biology*, 13 (4), e1002130. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1002130>
- Ojaveer H., Gallil B., Carlton J.T., Allewayn H., Gouletquer P. *et al.*, 2018. Historical baselines in marine bioinvasions: implications for policy and management. *PLoS ONE*, 13 (8), e0202383. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0202383>
- Olden J., 2024. Public bounty programs to control aquatic invasive species. *In: ICAIS Conference*, mai 2024.
- Olenin *et al.*, 2009. Good Environmental Status (GES) descriptor: non indigenous species introduced by human activities are at levels that do not adversely affect ecosystems. UE Commission, Joint Research Center.
- Olenin *et al.*, 2011. Recommendations on methods for the detection and control of biological pollution in marine coastal waters. *Marine Pollution Bulletin*, 62, 2598-2604. <http://dx.doi.org/10.1016/j.marpolbul.2011.08.011>
- Olenin *et al.*, 2014. Making non-indigenous species information systems practical for management and useful for research: an aquatic perspective. *Biological Conservation*, 173, 98-107.
- Outinen O., Bailey S.A., Broeg K. *et al.*, 2021. Exceptions and exemptions under the ballast water management convention: sustainable alternatives for



ballast water management? *Journal of Environmental Management*, 293112823. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2021.112823>

Pante E., Schoelincq C., Puillandre N., 2015. From integrative taxonomy to species description: one step beyond. *Systematic Biology*, 64 (1), 152-160. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syu083>

Pastor A., Catalan I.A., Terrados J., Mourre B., Ospina-Alvarez A., 2023. Connectivity-based approach to guide conservation and restoration of seagrass *Posidonia oceanica* in the NW Mediterranean. *Biological Conservation*, 110248. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2023.110248>

Pépin J.F., 2023. Le projet de recherche RAPSODI. <https://littoral.ifremer.fr/Laboratoires-Environnement-Ressources/LER-Pertuis-Charentais-La-Tremblade/Projets/RAPSODI-2022-2024>

Pereira L., Davies K.K., den Belder E., Ferrier S. *et al.*, 2020. Developing multi-scale and integrative nature-people scenarios using the Nature Futures Framework. *People and Nature*, 2, 1172-1195. <https://doi.org/10.1002/pan3.10146>

Pérez-Granados C., Lenzner B., Golivets M., Sauf W.C. *et al.*, 2023. European scenarios for future biological invasions. *People and Nature*, 6, 245-259. <https://doi.org/10.1002/pan3.10567>

Perriman B.M., Bentzen P., Wringe B.F., Duffy S., Islam S.S. *et al.*, 2022. Morphological consequences of hybridization between farm and wild Atlantic salmon *Salmo salar* under both wild and experimental conditions. *Aquaculture Environment Interactions*, 14, 85-96. <https://doi.org/10.3354/aei00429>

Piazzì L., Meinesz A., Verlaque M., Akali B., Antolic B. *et al.*, 2005. Invasion of *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* (Caulerpales, Chlorophyta) in the Mediterranean Sea: an assessment of the spread. *Cryptogamie, Algologie*, 26, 189-202.

Piccioletto M., Bertuccio C., Glacobbe S., Spano N., 2016. *Caulerpa taxifolia* var. *distichophylla*: a further stepping stone in the western Mediterranean. *Marine Biodiversity Records*, 9, 73. <https://doi.org/10.1186/s41200-016-0038-1>

Pigeot J.T., Miramand P., Garcia-Meunier P., Guyot T.T., Seguignes M., 2000. Présence d'un nouveau prédateur de l'huître creuse *Ocenebrellus inornatus* (Récluz, 1851), dans le bassin conchylicole de Marennes-Oléron. *Comptes rendus de l'Académie des sciences. Série III, Sciences de la vie*, 323 (8), 697-703.

Pisanu B., Massé C., Thévenot J., Bachelet G., Bierne N. *et al.*, 2020. Proposition d'espèces non-indigènes pour les façades maritimes du territoire métropolitain à soumettre à réglementation. UMS Patrimoine naturel, 18 p.

Pitois S., Shiganova T., 2015. Report of the Joint CIEM/ICES Workshop on *Mnemiopsis*. Science-A Coruna, Spain, 80 p.

Pombo A., Baptista T., Granada L., Ferreira S.M.F., Gonçalves S.C. *et al.*, 2020. Insight into aquaculture's potential of marine annelid worms and ecological concerns: a review. *Reviews in Aquaculture*, 12, 107-121. <https://doi.org/10.1111/raq.12307>



- Ratnasingham S., Hebert P.D.N., 2007. The Barcode of Life Data System. *Molecular Ecology Notes*, 7 (3), 355-364. <https://doi.org/10.1111%2Fj.1471-8286.2007.01678.x>
- Rémy E., Beck C., 2008. Allochtone, autochtone, invasif : catégorisations animales et perception d'autrui. *Politix*, 2 (82), 193-209.
- Ricciardi A., Iacarella J.C., Aldridge D.C., Blackburn T.M., Carlton J.T. *et al.*, 2020. Four priority areas to advance invasion science in the face of rapid environmental change. *Environmental Reviews*, 29 (2) 119-141. <https://doi.org/10.1139/er-2020-0088>
- Riley S., Molina V., First M., 2024. Optical approaches to quantify biofouling. ICAIS, Halifax, Abstract 240.
- Rishan S.T., Kline R.J., Rahman M.d.s., 2023. Applications of environmental DNA (eDNA) to detect subterranean and aquatic invasive species: a critical review on the challenges and limitations of eDNA metabarcoding. *Environmental Advances*, 12100370. <https://doi.org/10.1016/j.envadv.2023.100370>
- Ruitton S., Blanfuné A., Boudouresque C.-F., Guillemain D., Michotey V. *et al.*, 2021. Rapid spread of the invasive Brown Alga *Rugulopteryx okamurae* in a National Park in Provence (France, Mediterranean Sea). *Water*, 13, 2306. <https://doi.org/10.3390/w13162306>
- Sa E., Fidalgo e Costa P., Cancela de Fonseca L., Alves A.S., Castro N. *et al.*, 2017. Trade of live bait in Portugal and risks of introduction of non-indigenous species associated to importation. *Ocean and Coastal Management*, 146, 121-128.
- Sauriau P.G., Dartois M., Becquet V., Aubert F., Huet V. *et al.*, 2021. Multiple genetic marker analysis challenges the introduction history of *Ulva australis* (Ulvales, Chlorophyta) on French coasts. *European Journal of Phycology*, 13 p. <https://doi.org/10.1080/09670262.2021.1876249>
- Schaber M., Haslob H., Huwer B. *et al.*, 2011. The invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the central Baltic Sea: seasonal phenology and hydrographic influence on spatio-temporal distribution patterns. *Journal of Plankton Research*, 33 (7), 1053-1065. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbq167>
- Sellier M., Poitevin P., Goragner H., Faure J.M., Gouletquer P., 2016. Suivi des espèces envahissantes marines à Saint-Pierre-et-Miquelon. Année 2014. Convention DTAM n° 254 du 19/06/2014 modifiant la n° 210 du 25/05/2014. <https://archimer.ifremer.fr/doc/00312/42303/>
- Shakespeare A., Cameron T.C., Steinke M., 2024. Restrictions on UK aquaculture of Pacific oyster (*Magallana gigas*) will not prevent naturalised spread but suppress ecological and economic benefits to coastal communities. A critical review. *EcoEvoRxiv*. <https://doi.org/10.32942/X2PP60>
- Shea K., Chesson P., 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, 17 (4), 170-176. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02495-3](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02495-3)



- Simberloff D., Von Holle, 1999. Positive interactions of non-indigenous species: invasional meltdown? *Biological Invasions*, 1 (1), 21-32. <https://doi.org/10.1023/a:1010086329619>
- Simberloff D., Martin J.L., Genovesi P., Maris V., Wardle D. *et al.*, 2013. Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends in Ecology and Evolution*, 28 (1), 58-66. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.07.013>
- Simon-Bouhet B., Garcia-Meunier P., Viard F., 2006. Multiple introductions promote range expansion of the mollusc *Cyclope neritea* (Nassaridae) in France: evidence from mitochondrial sequence data. *Molecular Ecology*, 15, 1699-1711.
- Smanski M. *et al.*, 2024. Progress towards genetic biocontrol of invasive carp. In: *ICAIS Conference*, mai 2024.
- SMEL, 2016. Synergie, mer et littoral. <https://www.smel.fr/le-smel/>
- Smith K.G., Nunes A.L., Aegerter J., Baker S.E., Di Silvestre I. *et al.*, 2022. A manual for the management of vertebrate invasive alien species of Union concern, incorporating animal welfare, 1st edition. Technical report prepared for the European Commission within the framework of the contract no 07.027746/2019/812504/SER/ENV.D.2.
- SNB3, 2024. Stratégie nationale Biodiversité 3. <https://www.ecologie.gouv.fr/politiques-publiques/strategie-nationale-biodiversite-2030>
- Soto I., Palzani P., Carneiro L. *et al.*, 2024. Taming the terminological tempest in invasion science. *Biological Reviews*, 99 (4), 1357-1390. <https://doi.org/10.1111/brv.13071>
- Sparfel L., Fichaut B., Suanes S., 2005. Progression de la Spartine (*Spartina alterniflora* Loisel) en rade de Brest (Finistère) entre 1952 et 2004 : de la mesure à la réponse gestionnaire. *Norois*, 196 (3), 109-123. <https://doi.org/10.4000/norois.438>
- Strayer D.L., Eviner V.T., Jeschke J.M., Pace M.L., 2006. Understanding the long-term effects of species invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, 21 (11), 645-651.
- Tan N., Miller J.A., Chapman J.W., Pleus A.E., Calvanese T. *et al.*, 2018. The Western Pacific barred knifejaw *Oplegnathus fasciatus* arriving with tsunami debris on the Pacific coast of North America. *Aquatic Invasions*, 13 (1), 179-186.
- Therriault T., Nelson J., Carlton J., Liggan L., Otani M. *et al.*, 2018. The invasion risk of species associated with Japanese tsunami marine debris in Pacific North America and Hawaii. *Marine Pollution Bulletin*, 132, 82-89. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.12.063>
- Thomas Y., Pouvreau S., Alunno-Bruscia M., Barillé L., Gohin F. *et al.*, 2016. Global change and climate-driven invasion of the Pacific oyster along European coasts: a bioenergetics modelling approach. *Journal of Biogeography*, 43, 568-579. <https://doi.org/10.1111/jbi.12665>
- Tournadre J., 2014. Anthropogenic pressure on the open ocean: the growth of ship traffic revealed by altimeter data analysis. *Geophysical Research Letters*, 41, 7924-7932. <https://doi.org/10.1002/2014GL061786>

- Tsirintanis K., Azzuro E., Crocetta F., Dimiza M., Froggia C. *et al.*, 2022. Bioinvasion impacts on biodiversity, ecosystem services and human health in the Mediterranean Sea. *Aquatic Invasions*, 17 (3), 308-352.
- Tsirintanis K., Sini M., Ragkousis M., Zenetos A., Katsanevakis S., 2023. Cumulative negative impacts of invasive alien species on marine ecosystems of the Aegean Sea. *Biology*, 12 (7), 933. <https://doi.org/10.3390/biology12070933>
- Turbelin A.J., Cuthbert R.N., Essl F., Haubrock P.J., Ricciardi A. *et al.*, 2023. Biological invasions are as costly as natural hazards. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 21 (2), 143-150. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2023.03.002>
- UNEP, 2021. *Comprehensive Assessment on Marine Litter and Plastic Pollution Confirms Need for Urgent Global Action*, Nairobi, 148 p.
- US EPA, 2008. Effects of climate change for aquatic invasive species and implication for management and research. National Center for Environmental Assessment, Washington, Environmental Protection Agency. <https://nepis.epa.gov/Exec/ZyPURL.cgi?Dockey=P100L6EV.txt>
- Vilizzi L. *et al.*, 2021. A global-scale screening of non-native aquatic organisms to identify potentially invasive species under current and future climate conditions. *Journal Science of the Total Environment*, 788, 147868. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.147868> ; site de téléchargement de l'application : <https://www.cefas.co.uk/expertise/research-advice-and-consultancy/non-native-species/decision-support-tools-for-the-identification-and-management-of-invasive-non-native-aquatic-species/>
- Vilizzi L. *et al.*, 2024. To be, or not to be, a non-native species in non-English languages: gauging terminological consensus amongst invasion biologists. *Management of Biological Invasions*, sous presse.
- Vitale D., 2017. The Suez Canal as a revolving door for marine species: a reply to Galil *et al.* (2016). *Aquatic Invasions*, 12 (1), 1-4.
- Voisin M., Daguin C., Engel C., Grulois D., Javanaud C. *et al.*, 2007. Processus et dynamique d'installation des espèces introduites en milieu marin : une illustration avec l'algue brune asiatique *Undaria pinnatifida*. *Journal de la Société de biologie*, 201 (3), 259-266.
- Warren C.R., 2021. Beyond 'Native vs Alien': critiques of the native/alien paradigm in the Anthropocene, and their implications. *Ethics, Policy and Environment*, 26 (2), 287-317. <https://doi.org/10.1080/21550085.2021.1961200>
- Waser A., Deuzeman S., Kangeri A.K., van Winden E., Postma J. *et al.*, 2016. Impact on bird fauna of a non native oyster expanding into the blue mussel beds in the Dutch Wadden Sea. *Biological Conservation*, 202, 39-49. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.08.007>
- Willan R.C., Russell B.C., Murfet N.B., Moore K.L., McEnnulty F.R. *et al.*, 2000. Outbreak of *Mytilopsis sallei* (Récluz, 1849) in Australia. *Molluscan Research*, 20 (2), 25-30.
- WolffW.J., Reise K., 2002. Oyster imports as a vector for the introduction of alien species into Northern and Western European coastal waters. *In: Invasive Aquatic*



*Species of Europe. Distribution, Impacts and Management* (E. Leppäkoski *et al.*, eds), Springer, 193-205. [https://doi.org/10.1007/978-94-015-9956-6\\_21](https://doi.org/10.1007/978-94-015-9956-6_21)

Wonham M.J., Lewis M.A., 2009. Modeling marine invasions: current and future approaches. *In: Biological Invasions in Marine Ecosystems* (G. Rilov, J.A. Crooks, eds). *Ecological Studies*, 204, Springer, Berlin, Heidelberg. [https://doi.org/10.1007/978-3-540-79236-9\\_4](https://doi.org/10.1007/978-3-540-79236-9_4)

Wotton D.M., O'Brien C., Stuart M.D., Fergus D.J., 2004. Eradication success down under: treatment of a sunken trawler to kill the invasive seaweed *Undaria pinnatifida*. *Marine Pollution Bulletin*, 49 (9-10), 844-849. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2004.05.001>

Zeni R.D., Essl F., Garcia-Berthou E., McDermott S.M., 2021. The economic costs of biological invasions around the world. *Neobiota*, 67, 1-9. <https://doi.org/10.3897/neobiota.67.69971>

En couverture : Rascasses volantes en mer Rouge, Égypte

© Reinhard Discherl/Biosphoto

Coordination : Aude Boufflet

Édition : Juliette Blanchet

Mise en page :  EliLoCom

Numéro d'impression : 202411.0018

Achévé d'imprimer en novembre 2024

par ISI PRINT (La Courneuve)

Imprimé en France

Dépôt légal : novembre 2024





Les invasions biologiques représentent une des principales causes de perte de biodiversité à l'échelle mondiale. Si la renouée du Japon et le moustique tigre constituent des espèces invasives connues du grand public, le crabe bleu américain ou les caulerpes le sont nettement moins. Les invasions biologiques marines sont peu médiatisées, alors même que leurs effets sur la biodiversité et sur les activités humaines sont tout aussi préoccupants que les invasions terrestres.

Quelles espèces marines sont considérées comme envahissantes? Comment sont-elles introduites? Quels sont leurs impacts sur la biodiversité marine à l'échelle locale? Et surtout, quels sont les modes de gestions pour les endiguer, voire pour en tirer parti?

Philippe Gouletquer fait le point sur les dernières avancées de la recherche en matière de détection, de prévention, de contrôle et de gestion des espèces invasives marines, au regard des nouvelles réglementations en vigueur. Il met en lumière différentes stratégies internationales, européennes et nationales et présente des études de cas précises d'espèces concernées.

Cet ouvrage est destiné aux citoyens soucieux des déséquilibres environnementaux actuels et intéressés par les moyens de les combattre.

**Philippe Gouletquer** est docteur en océanographie biologique, directeur scientifique adjoint de l'Ifremer et membre de la Délégation à la déontologie et à l'intégrité scientifique de cet institut. Son expertise dans le domaine des invasions biologiques l'a amené à rejoindre divers groupes d'experts à l'international (CIEM, National Academy of Sciences [NAS]) et à prendre part aux comités éditoriaux de journaux scientifiques spécialisés.

éditions  
**Quæ**

Éditions Cirad, Ifremer, INRAE  
[www.quae.com](http://www.quae.com)

  
Ifremer

17 €

ISBN: 978-2-7592-3984-9



ISSN: 2267-3032

Réf.: 02971