



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

INTRODUCTION. Les espèces invasives terrestres : privilégiées médiatiques ?	5
Que sait-on des invasions biologiques ?	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
Comment les espèces exotiques marines sont-elles introduites ?	31
Perspective historique des introductions d'espèces	31
Vecteurs d'introduction actuels	35
Voies d'introduction actuelles	43
Quels sont les impacts des invasions biologiques ?	54
Caractéristiques et modalités d'évaluation des impacts	55
Études de cas	58
Importance de l'approche et des analyses écosystémiques	69
Quelles sont les modalités de gestion ?	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
Quels sont les apports de la recherche et de l'expertise ?	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



CONCLUSION. Espèces marines invasives : quelles perspectives d'avenir ?	110
Références bibliographiques	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^e 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 selloana*), 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 artemisiifolio* 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 »¹.

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^e 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^e 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.

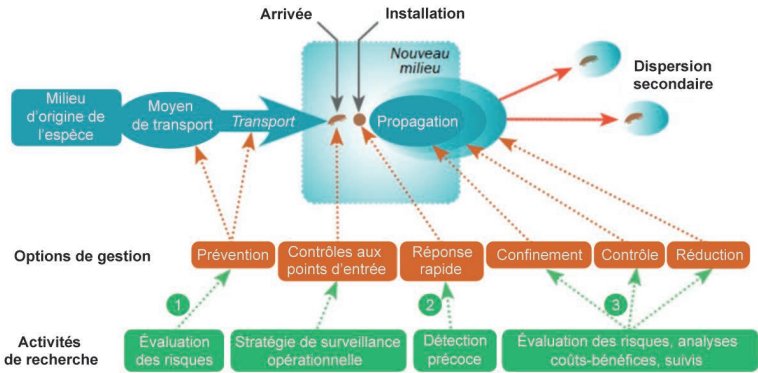


Figure 1. Schéma type d'un processus d'invasion biologique (en bleu) et des différentes modalités de sa gestion (en orange) ainsi que les activités de recherche en réponse (en vert) (Olenin *et al.*, 2011, avec la permission d'Elsevier).

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,

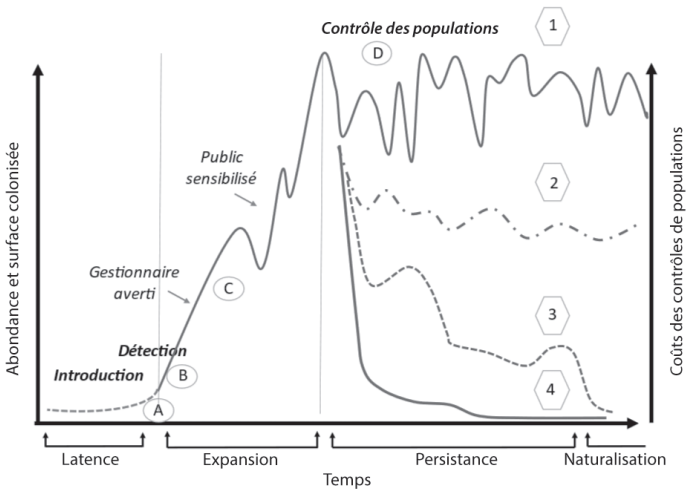


Figure 2. Dynamique temporelle d'une invasion biologique : différents types d'invasion biologique et modalités potentielles de gestion.

(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.