

PRESES

SIONS

ET

MANCHE - MER DU NORD

IM

PACTS

PRESSIONS ET IMPACTS

MANCHE - MER DU NORD

JUIN 2012

PRESSIONS BIOLOGIQUES ET IMPACTS ASSOCIÉS

Espèces non indigènes

Espèces non indigènes : vecteurs d'introduction et impacts

Frédéric Quemmerais-Amice (AAMP, Brest).

Contributeurs et relecteurs scientifiques :

Michel Blanchard (Ifremer, Brest),

Laurence Miossec (Ifremer, Nantes).



1. LA NOTION D'ESPÈCE NON INDIGÈNE, ÉLÉMENTS DE DÉFINITION

Les **espèces non indigènes** désignent les espèces, sous-espèces ou taxons inférieurs transportés par l'homme en dehors de leur aire de répartition et de dispersion naturelle et potentielle [1] [2]. Le tableau 1 présente les différents statuts d'espèces non indigènes et leurs impacts théoriques sur le milieu. L'introduction génère une discontinuité géographique entre l'aire de répartition géographique naturelle et la nouvelle aire. Cette définition inclut les parties, gamètes ou propagules, des espèces pouvant survivre et ultérieurement se reproduire. L'expression « espèce non indigène » utilisée dans la DCSMM regroupe l'ensemble des espèces non-natives. L'analyse présente une synthèse des vecteurs d'introduction et des impacts connus pour les espèces invasives actuellement recensées.

DÉFINITION DCSMM	TERMES ANGLAIS	TERMES SYNONYMES	SIGNIFICATIONS	IMPACTS PROBABLES
Introduite	Introduced species	Non native, alien, non indigenous, exotic	L'organisme, ou ses propagules, a franchi une barrière géographique grâce aux activités humaines	Nul
Occasionnelle	Casuals	Persisting after cultivation, occasional escapes, «adventive», occasionnelle	L'organisme se reproduit dans sa nouvelle région, mais ne peut se maintenir à long terme	Nul à négligeable
Naturalisée	Naturalized species	Established, espèce naturalisée	L'organisme se reproduit de façon autonome et régulière dans sa nouvelle région et se maintient sur le long terme	Faible à significatif
Invasive	Invasive species (pour l'auteur le caractère invasif commence à Naturalized species)	-	Espèce envahissante modifiant la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes indigènes	Fort
Transformatrice	Transformer	-	Espèce qui bouleverse le fonctionnement du milieu indigène en créant un nouvel écosystème	Très fort

Tableau 1 : Définition des statuts d'espèces non indigènes et impacts théoriques (Boudouresque, 2008 (3)).

2. LES VECTEURS D'INTRODUCTION D'ESPÈCES MARINES NON INDIGÈNES

2.1. GÉNÉRALITÉS

On peut regrouper les modalités d'introduction en trois catégories : les introductions **délibérées**, les espèces **évadées**, qui sont importées intentionnellement mais dont l'introduction dans le milieu naturel n'est pas délibérée, et les espèces **clandestines**, qui sont transportées de façon non intentionnelle [3].

Les vecteurs d'introduction primaire, de la région donneuse à la région receveuse, peuvent être différents des vecteurs de dissémination à l'intérieur de la région receveuse. Ces vecteurs, couplés aux paramètres environnementaux, expliquent souvent la dissémination puis l'invasion des espèces non indigènes à l'intérieur de la région receveuse.

À l'échelle de la sous-région marine Manche-mer du Nord, les principaux vecteurs d'introduction et de dissémination sont le transport maritime et les cultures marines [4] [5]. Ces activités humaines ont historiquement constitué et constituent encore les sources majoritaires d'introduction d'espèces non indigènes [6] [7] [8] [9] [10].

VECTEUR D'INTRODUCTION	SIGNIFICATION	MODALITÉ D'INTRODUCTION	IMPORTANCES PROBABLES	PRINCIPAUX GROUPES D'ESPÈCES NON INDIGÈNES CONCERNÉES
Culture marine	Espèces importées intentionnellement pour l'élevage et organisme accompagnant les espèces cultivées	Introductions délibérées, espèces évadées et clandestines	Forte : référencée comme une des principales causes d'introduction d'espèces marines (Gollash et al. 2009)	Algues, mollusques et autres invertébrés, virus et parasites
Transport maritime : eaux de ballast et caisson de prise d'eau de mer	Organisme contenus dans les eaux et les sédiments de ballast et les caissons de prise d'eau de mer des navires de commerces	Espèces clandestines	Forte : référencée comme une des principales causes d'introduction d'espèces marines (Gollash et al. 2009)	Cœufs et larves, organismes unicellulaires planctoniques, algues, invertébrés, poisson, etc. (< 5 mm : ballast et > 5 mm : caisson)
Transport maritime : bio-salissures	Organismes fixés sur des substrats durs (salissures biologiques), comme les coques de navires	Espèces clandestines	Faible à moyenne : vecteur moins important depuis l'apparition des peintures antifouling. Autres sources potentiellement significatives : plaisance, infrastructures pétrolières, etc.	Algues, épifaune benthique, œufs et larves

Tableau 2 : Les principaux vecteurs d'introduction primaire d'espèces non indigènes en Manche-mer du Nord (Sources : Boudouresque, 2008 (3)).

En Manche-mer du Nord, environ la moitié des vecteurs d'introduction des 145 espèces non indigènes référencées sont inconnus ou très incertains (voir la contribution thématique « Espèces non indigènes » du volet État écologique de la présente évaluation initiale). Il est très délicat de faire la distinction entre le ou les vecteurs ayant effectivement introduit l'espèce en Europe ou en Manche-Atlantique et le ou les vecteurs ayant contribué à sa dissémination. 29 % des introductions – disséminations semblent résulter des activités de cultures marines, 13 % semblent résulter des eaux de ballast et 8 % des biosalissures (figure 1).

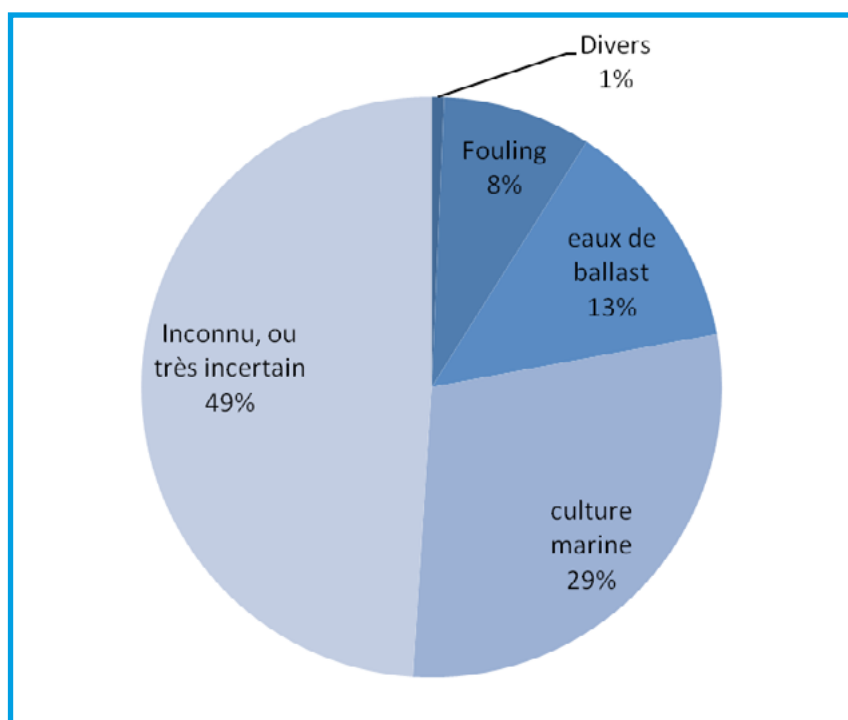


Figure 1 : Estimation de l'importance des différents vecteurs d'introduction en Manche-mer du Nord (en % d'espèces introduites par vecteur, n=125) (Sources : liste par Noël P., MNHN évaluation initiale ; vecteurs d'introductions : multiples sources bibliographiques).

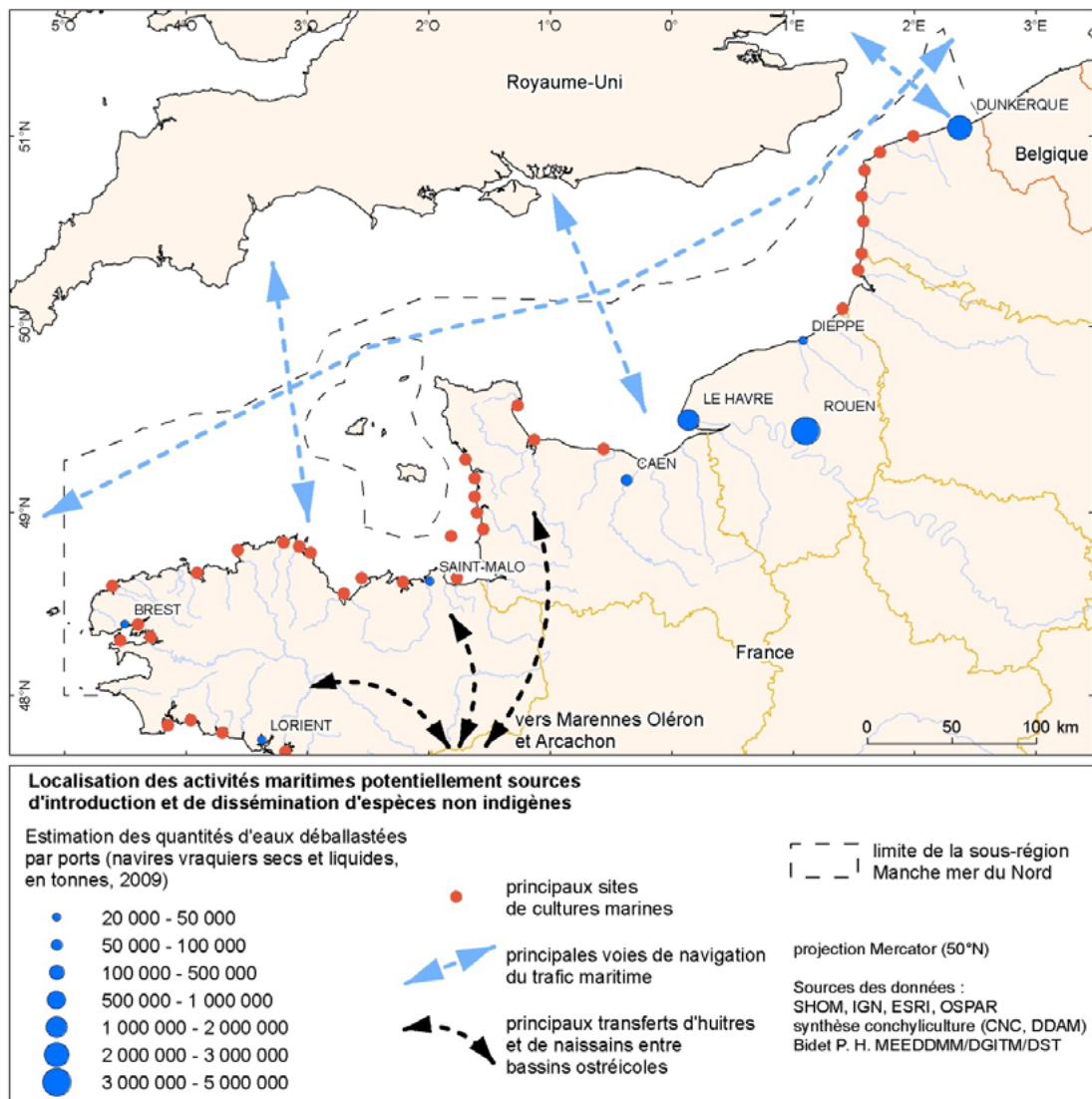


Figure 2 : Localisation des principales activités humaines potentiellement vectrices d'introduction d'espèces non indigènes (Sources : CNC, DDAM, MEDDE, 2010).

2.2. CULTURES MARINES

Les cultures marines constituent un vecteur très important d'introduction d'espèces, y compris d'organismes pathogènes [11]. Entre 1971 et 1975, plus de 500 tonnes de l'huître *Crassostrea gigas* ont été importées du Canada et implantées pour l'élevage sur les côtes françaises [12]. Dans la même période, plus de 10 000 tonnes de naissain ont également été importées du Japon et du Canada [12]. Ces huîtres ont été principalement implantées sur les côtes atlantiques, sur les sites d'Arcachon, de Marennes-Oléron, du golfe du Morbihan et de la baie de Bourgneuf [12] [13]. Ces introductions volontaires se sont accompagnées de l'introduction accidentelle et de l'implantation d'autres espèces non indigènes [13]. Cette phase importante d'introduction primaire concerne majoritairement la sous-région golfe de Gascogne, mais les pratiques ostréicoles ont également contribué à la dissémination de ces espèces à l'intérieur de la sous-région et vers les autres sous-régions. La dissémination s'est opérée par les transferts réguliers de naissains et de stocks d'huîtres entre les différents sites ostréicoles [14].

Des études récentes ont montré que les transferts d'huîtres occasionnent la dissémination d'espèces de macrophytes non indigènes, notamment des algues, à l'échelle des bassins ostréicoles français et européens [15] [16]. Des expérimentations ont montré que des huîtres de l'étang de Thau destinées à alimenter d'autres bassins ostréicoles pouvaient porter sur leurs coquilles les propagules d'au moins 57 espèces de macroalgues, dont 16 espèces non indigènes naturalisées dans l'étang de Thau [17]. Ainsi, c'est sans doute cette étape de dissémination qui a contribué à l'installation et à la propagation d'espèces non indigènes en Manche-mer du Nord. Sur les 145 espèces non indigènes répertoriées dans la sous-région marine Manche - mer du Nord, environ 30 % semblent avoir été introduites accidentellement ou intentionnellement par les cultures marines (figure 1).

2.3. TRANSPORT MARITIME

2.3.1. Eaux de ballast

L'introduction par les eaux de ballast est considérée comme l'un des vecteurs les plus préoccupants à l'échelle mondiale. Les opérations de ballastage et déballastage se réalisent le plus souvent à l'intérieur des enceintes portuaires, simultanément avec les opérations de déchargement et chargement. Ces opérations sont nécessaires pour l'équilibrage des navires et concernent majoritairement les navires transportant des cargaisons en vrac, sec (céréaliers, minéraliers) ou liquide (chimiquiers, pétroliers). L'essentiel du vrac exporté de France est transporté par des navires arrivant vides, donc ballastés. On estime que sur la sous-région marine, le déballastage représente environ 9 millions de tonnes par an (chiffre 2009), dont plus de 4 millions de tonnes pour le port de Rouen [18].

Plusieurs centaines de taxons peuvent être contenus dans les eaux de ballast d'un navire [3]. Il s'agit d'organismes dont la taille est généralement inférieure à 5 mm [19], essentiellement des micro-organismes planctoniques dont certains pathogènes, des diaspores de macrophytes benthiques, des invertébrés planctoniques, des larves d'invertébrés benthiques et également des œufs et larves de poissons [3]. À l'échelle de la France métropolitaine, peu d'études nous renseignent sur les quantités et la nature des taxons transportés. En 2000, une étude réalisée sur trente navires dans les principaux ports de commerce français a permis d'identifier des organismes phytoplanctoniques, dont certains toxiques ou nuisibles et des bactéries pathogènes [10]. Sur les 145 espèces non indigènes répertoriées dans la sous-région marine, un peu plus de 13 % semblent avoir été introduites par les eaux de ballast (figure 1).

2.3.2. Caissons de prise d'eau de mer

Les caissons de prise d'eau de mer sont situés à l'intérieur de la coque des navires, sous la ligne de flottaison, et assurent l'alimentation du navire en eau de mer, notamment pour les ballasts et le refroidissement des moteurs. Des études montrent qu'ils favorisent significativement la fixation et le transport d'organismes marins sessiles, mobiles et de plus grandes tailles que ceux contenus dans les eaux de ballast [19]. Les organismes aspirés dans le caisson y trouvent un abri favorisant la fixation ou le transport, par rapport à la coque exposée à l'écoulement de l'eau.

2.3.3. Biosalissures

Depuis l'avènement du transport de commerce maritime dans la seconde moitié du XX^e siècle, la Manche est la principale porte d'entrée et de sortie des échanges commerciaux de l'Europe du nord [20] [21]. Dans ce contexte, les biosalissures¹ semblent avoir provoqué de nombreuses introductions, puis la généralisation des peintures *antifouling* sur les navires de commerce a contribué à diminuer l'importance de ce vecteur [17] [3]. Cependant, une étude menée entre 1992 et 1996 sur les navires de commerce fréquentant les ports d'Allemagne indique que les biosalissures constituent encore un important vecteur d'introduction [9]. Sur les 145 espèces marines non indigènes recensées dans la sous-région marine, un peu plus de 8 % semblent avoir été introduites en Manche - Atlantique par les biosalissures (figure 1).

3. SYNTHÈSE DES IMPACTS CONNUS

3.1. DÉFINITION DES IMPACTS ÉCOLOGIQUES

Les impacts écologiques documentés correspondent le plus souvent à des phénomènes spectaculaires et facilement observables et les impacts cumulatifs liés à la présence simultanée de nombreuses espèces introduites sont peu connus [3]. Les impacts écologiques sont l'expression d'une conjonction favorable de paramètres biologiques, écologiques et anthropiques. Les impacts écologiques ne se manifestent pas uniquement par une diminution de la biodiversité. Certaines espèces invasives « ingénieurs » forment des structures complexes, comparables à des récifs, qui peuvent entraîner une complexification de l'habitat et générer une augmentation de la biodiversité et de la biomasse. Le risque est alors d'observer une homogénéisation du milieu par un nouvel habitat,

¹ Hull fouling.

certaines potentiellement assez riches en espèces et/ou en biomasse, mais dont le fonctionnement est inconnu et qui modifient profondément les fonctions écologiques et le réseau trophique de la région impactée.

Ces considérations se répercutent à plus ou moins court terme, avec des intensités plus ou moins importantes et avec des effets positifs et/ou négatifs difficiles à anticiper, sur les activités humaines et l'anthroposystème littoral et marin. Le tableau 3 décrit les principaux impacts écologiques.

Impacts	Significations
Diversité spécifique	Les espèces introduites se substituent aux espèces indigènes, qui peuvent être éliminées et remplacées par d'autres communautés. Le nombre d'espèces est perturbé à différentes échelles. Localement la diversité spécifique peut augmenter mais l'uniformisation des biotopes et des peuplements à l'échelle de la région et des habitats provoque une diminution de nombre d'espèce
Diversité phylétique	L'impact sur la diversité implique une diminution des phylums présents
Diversité génétique	Hybridation entre espèce indigène et une variété, sous-espèce ou espèce apparentée non indigène. L'espèce indigène peut disparaître par « dilution génétique »
Niche écologique	L'espèce non indigène est plus compétitive que l'espèce indigène (occupation de l'espace, accès à la ressource, etc.) et provoque une modification de l'utilisation des ressources qui peut se traduire par une modification spatiale et/ou temporelle des niches écologiques pré existantes
Fonction écologique	Conséquences en cascade impliquant des modifications des fonctions écologiques. Modification de réseau trophique liée à la modification du biotope, à l'élimination (prédation, compétition, etc.) et/ou à l'ajout d'espèces nouvelles. Modification des autres fonctions écologiques (productivité, reproduction, nourrissage, nurserie, etc.)
Biotope	Modification des conditions environnementales (hydrodynamisme, substrat, accès à la lumière, etc.) qui peut se traduire par une uniformisation des biotopes
Habitat	Les espèces introduites ingénieuses construisent de nouveaux habitats et peuvent remplacer les habitats indigènes
Paysage	Modification et uniformisation des paysages sous-marins

Tableau 3 : Définition et typologie des principaux impacts écologiques (Sources : Boudouresque, 2008 (3)).

3.2. EXEMPLES D'ESPÈCES NON INDIGÈNES DONT LE CARACTÈRE INVASIF EST AVÉRÉ DANS LA SOUS-RÉGION MARINE MANCHE-MER DU NORD

Le tableau 4 présente les principales espèces non indigènes invasives ou potentiellement invasives sur la sous-région marine.

3.2.1. *Crassostrea gigas*

L'**huître creuse du Pacifique** ou **huître japonaise** (*Crassostrea gigas*) est un mollusque bivalve affectionnant les substrats rocheux et structures artificielles en situation intertidale plutôt abritée. Lors de son importation dans les années 1970, l'espèce se trouvait à la limite des conditions environnementales propices à sa reproduction et son potentiel invasif n'a pas été envisagé initialement. Les premières observations d'individus évadés en milieu naturel ont lieu à Marennes-Oléron et Arcachon en 1975 [12]. À partir des années 1990, les épisodes de reproduction se multiplient et en 2009, la colonisation s'étendait de la baie du Mont-Saint-Michel à la frontière espagnole [22].

En Manche, les secteurs les plus colonisés sont la rade de Brest et la baie de Saint-Brieuc. La rade de Brest présente un stock d'environ 10 000 tonnes d'huîtres invasives [22]. La colonisation s'étend à partir des zones ostréicoles, à la faveur des courants marins et des conditions environnementales favorables à son installation [22]. Les études récentes ont montré que le contexte général de réchauffement climatique exerce une influence notable sur l'expansion des récifs d'huîtres creuses [22]. En baie du Mont-Saint-Michel le recrutement de *Crassostrea gigas* a été observé sur les récifs d'hermelles, *Sabellaria alveolata* [23].

Localement, les récifs d'huîtres creuses augmentent l'abondance, la biomasse et le nombre d'espèces présentes. En baie du Mont-Saint-Michel, la présence de *Crassostrea gigas* sur les récifs d'hermelles augmente la diversité de la macrofaune totale du récif. L'abondance et la densité des huîtres creuses peuvent entraîner une compétition spatiale et une compétition trophique importante avec les autres suspensivores sauvages ou en élevage [24].

À l'échelle de la façade Manche - Atlantique, cet habitat de récif remplace les habitats initiaux et provoque une homogénéisation du littoral. L'impact global sur les communautés intertidales semble encore limité, mais le processus invasif est en dynamique active, avec la conquête de nouvelles zones et la densification des peuplements dans les zones déjà colonisées [22].

3.2.2. *Crepidula fornicata*

La crépidule Américaine (*Crepidula fornicata*) est un mollusque gastéropode originaire des côtes atlantiques nord-américaines. Elle forme des empilements d'individus attachés les uns aux autres et qui affectionne les substrats hétérogènes envasés. Elle fut introduite accidentellement en Grande-Bretagne en 1872, à Liverpool, avec des importations d'huîtres américaines *Crassostrea virginica*, puis disséminée de façon non intentionnelle sur les côtes ouest européennes. Elle est signalée en 1949 en rade de Brest puis disséminée sur les côtes du nord et du sud de la Bretagne entre 1950 et 1960. Le renouveau des activités ostréicoles suite à l'importation de l'huître japonaise dans les années 1970 va intensifier, par transferts entre les bassins ostréicoles, son implantation secondaire partout en France [24]. Ultérieurement, les activités de pêche aux arts trainants, dragues et chaluts, sont reconnues comme des vecteurs de dissémination, notamment en baie du Mont-Saint-Michel [25] ou baie de Marennes-Oléron [26].

À différents degrés de colonisation et de densité, elle occupe actuellement environ 800 km² (25 % de la zone) en baie de Saint-Brieuc, 150 km² (61 % de la zone) dans la rade de Brest et 115 km² (90 % de la zone subtidale) en baie du Mont-Saint-Michel [24]. Une étude réalisée en baie du Mont-Saint-Michel en 2004 constate qu'elle recouvrait entre 70 et 100 % du substrat sur une surface de 14 km² [25]. Les biomasses estimées sont très importantes, 250 000 tonnes en 1994 en baie de Saint-Brieuc, 210 000 tonnes actuellement en rade de Brest, 150 000 tonnes en 2004 en baie du Mont-Saint-Michel [24] [25].

Dans les secteurs fortement colonisés, les impacts se manifestent par une modification du biotope aboutissant localement à une augmentation de la biodiversité par effet récif [27]. Lorsque les tapis de crépidules s'étendent, il est suggéré au contraire une homogénéisation à plus grande échelle des peuplements avec perte de biodiversité. Les changements de biotope sont dus à un exhaussement des fonds et à un envasement, qui résultent d'une part d'une diminution de l'hydrodynamisme due à la rugosité du tapis de crépidules et d'autre part de l'accumulation des biodépôts qu'elles génèrent [28].

Les crépidules forment des récifs où se fixent de nouvelles espèces, tandis que les espèces initialement en place dans et sur le sédiment disparaissent [24] [25]. Par rapport à l'habitat initial constitué de vase, il apparaît que l'abondance, la biomasse et la richesse spécifique de la macrofaune augmentent significativement sur le récif à crépidules [27]. Ces modifications impactent également les fonctions écologiques initiales et provoquent une compétition trophique avec les autres suspensivores [29]. En baie du Mont-Saint-Michel, des travaux récents confirment que les changements de substrat à large échelle provoquent une diminution significative de l'habitat des populations de poissons plats [30]. Un impact similaire a été observé en rade de Brest, où la prolifération de la crépidule et la modification du biotope par envasement entraîne une diminution des fonds colonisables par les coquilles Saint-Jacques en entravant son pré-recrutement [31].

3.2.3. *Ensis directus*

Le couteau américain (*Ensis directus*) est un mollusque bivalve introduit accidentellement par les eaux de ballast dans le port de Hambourg en Allemagne, en 1978 ou 1979. L'espèce, présentant une démographie importante, a rapidement colonisé le littoral au nord et au sud et a supplanté le couteau indigène *Ensis arcuatus*. Elle s'est intégrée aux communautés benthiques locales sans les détruire et augmente la productivité et la stabilisation des communautés de substrat meuble habituellement fluctuantes [32].

L'espèce est signalée en France en 1991 à Gravelines [33], puis passe le cap Gris-Nez en 1992, puis la baie de Somme en 1996. L'espèce est présente jusqu'à la baie de Seine, où une deuxième introduction *via* le port du Havre reste une hypothèse. On observe des échouages massifs et périodiques de couteaux américains, en général en fin d'hiver et fin d'été. Ces événements spectaculaires peuvent fournir une importante ressource alimentaire pour l'avifaune marine [34].

3.2.4. *Sargassum muticum*

La sargasse Japonaise (*Sargassum muticum*) est une algue brune originaire des côtes japonaises du Pacifique. Elle se développe sur les substrats durs intertidaux et infralittoraux et affectionne particulièrement les fonds de baies. Elle fut introduite accidentellement sous forme de propagules ou de plantules accompagnant les naissains de *Crassostrea gigas* importés dans les années 1970. En Europe, elle est signalée pour la première fois en 1973 à Wight, sur les côtes anglaises de la Manche [35], puis a colonisé les côtes européennes de la Norvège au Portugal en une vingtaine d'années.

En France, elle est signalée en 1975 à St-Vaast-la-Hougue dans la Manche [35] et colonise rapidement le Cotentin avant de poursuivre sa progression en Manche occidentale dans les années 1980. Sa progression a été facilitée par les transferts de naissain d'huître entre les différents bassins ostréicoles, notamment ceux du Cotentin, de la baie de Morlaix, des Abers, d'Arcachon (1983), de Marennes-Oléron (1983) et de l'étang de Thau [35]. Lorsque les peuplements sont denses, la sargasse crée une compétition spatiale et trophique pouvant aboutir à l'élimination des espèces indigènes concurrentes. Après une apogée de sa prolifération dans les années 1980, l'espèce a régressé et la compétition avec les autres macroalgues semble stabilisée. Dans les milieux présentant une forte turbidité naturelle empêchant l'installation des macroalgues indigènes, la sargasse, beaucoup plus tolérante, structure un nouvel habitat et offre des conditions propices pour l'installation d'un cortège d'espèces associées [24].

3.2.5. *Undaria pinnatifida*

Le wakame (*Undaria pinnatifida*) est une grande algue brune appartenant à l'ordre des Laminariales vivant dans les eaux tempérées froides, normalement en Extrême-Orient. La première observation en France a été faite dans l'étang de Thau en 1971, où elle fut introduite accidentellement suite à l'importation de naissain de l'huître *Crassostrea gigas*. Elle a rapidement colonisé les côtes méditerranéennes, affectionnant les milieux déjà perturbés, peu ou pas occupés par d'autres espèces, et les substrats artificiels [36]. Dès 1983, elle a été intentionnellement introduite sur Ouessant, Sein, Groix et dans l'estuaire de la Rance, pour des essais de mise en culture [36]. Malgré une naturalisation observée à Saint-Malo et dans l'estuaire de la Rance, il est d'abord apparu que cette algue était peu ou pas invasive et que les individus évadés disparaissaient rapidement après l'arrêt des expériences de culture [36]. Aujourd'hui, l'algue est présente sur les côtes de Manche-mer du Nord, de l'Atlantique et de la Méditerranée. Elle occupe des habitats naturels rocheux et de nombreux substrats artificiels en zone portuaire [24]. L'établissement de l'algue est facilité dans les habitats perturbés ou dépourvus de canopée, dans lesquels elle peut devenir dominante. Dans les enceintes portuaires et sur les structures conchyloles, elle peut remplacer totalement les espèces natives. En Bretagne, elle semble moins compétitive que d'autres espèces locales [24].

3.2.6. *Spartina alterniflora* et *Spartina anglica*

La **spartine Américaine** (*Spartina alterniflora*) et la **spartine Anglaise** (*Spartina anglica*) sont des graminées vivaces halophytes colonisant les vasières intertidales au niveau de la haute slikke. La seconde espèce résulte de la polyploïdisation de l'hybride (*Spartina x townsendii*) issu du croisement entre la spartine américaine et la spartine indigène (*Spartina maritima*).

Les deux espèces sont observées dès le début du XX^e siècle sur les côtes françaises, notamment dans la baie des Veys en Normandie (*S. anglica* en 1906, [37]), dans la rade de Brest, le bassin d'Arcachon et à Hendaye pour *S. alterniflora* [8]. *Spartina anglica* est observée pour la première fois en 1985 dans le bassin d'Arcachon [8].

Ces deux espèces sont en compétition avec l'espèce indigène *Spartina maritima* et provoquent une réduction de l'habitat originel. Sur les secteurs fortement colonisés, on observe une modification du biotope provoquée par une augmentation de la sédimentation [8]. Cette modification semble induire une modification de l'endofaune [38] et une perturbation des fonctions écologiques associées à l'habitat, notamment pour le nourrissage de l'avifaune.

3.2.7. *Bonamia ostreae*

Bonamia ostreae, parasite protiste de l'huître plate, est détecté et décrit pour la première fois en France en 1979, suite à de fortes mortalités d'huître plate d'élevage à l'Île Tudy [39]. La maladie, appelée Bonamiose, a eu des conséquences désastreuses sur la production d'huîtres plates à l'échelle nationale, qui est passée de plus de 15 000 tonnes par an à environ 1 500 tonnes par an actuellement.

Bonamia ostreae semble avoir été introduit par du naissain d'huîtres plates provenant d'une éclosierie californienne. Aucune preuve formelle n'a pu établir cette origine mais des travaux antérieurs [40] ont montré la présence de parasites similaires dans des coquillages californiens. De plus, des mortalités anormales ont été enregistrées à la fin des années 1970 sur des huîtres plates élevées en Asturies (Espagne) dont le naissain provenait également de Californie [41].

En France, la bonamiose se propagea rapidement en Bretagne entre juin 1979 et août 1980 [42]. Le phénomène fut amplifié par les mouvements de coquillages entre les secteurs de production. Le parasite fut détecté dans des huîtres plates en élevage de Saint-Vaast-La-Hougue (Normandie) en janvier 1980 [42]. Les stocks sauvages en contact étroit avec les huîtres d'élevage, furent simultanément contaminés et subirent également de fortes mortalités.

3.2.8. *Mustela vison*

Le **vison d'Amérique** (*Mustela vison*) est un exemple intéressant d'espèce terrestre introduite ayant un impact significatif sur une population d'oiseaux marins vulnérables et protégés aux niveaux européen et national. Ce petit mammifère carnivore, dont l'habitat est lié au milieu aquatique, fut intentionnellement introduit sur le continent européen pour l'industrie pelletière dans les années 1920. De nombreux individus évadés des élevages de Bretagne, ou volontairement relâchés, ont formé des populations sauvages viables. C'est dans cette région que sont signalées les premières populations naturalisées dès les années 1970.

Le vison d'Amérique est classé nuisible dans les trois départements bretons. En 2008, de nombreux épisodes de prédation par le vison d'Amérique sont constatés sur plusieurs colonies de sternes en Bretagne. La prédation a notamment lieu sur l'île aux Dames en baie de Morlaix, seul site accueillant la sterne de Dougall en France (63 à 69 couples nicheurs en France en 2007) et représente une menace importante, et à court terme, pour la conservation de la sterne de Dougall en France. En 2008, les 37 sternes de Dougall adultes tuées représentent près d'un tiers de la population française de l'espèce, en nombre d'adultes reproducteurs [43].

WoRMS ID	Nom scientifique	Classe	Groupe éco fonctionnel	Nom vernaculaire	Années probable d'intro-duction dans la sous-région	Vecteur probable d'intro-duction	Statut	Impact connu	Source
246871	<i>Bonamia ostreae</i>	Haplosporidia	Endoparasite		1979	CMA	naturalisé	parasite	Gouletquer <i>et al.</i> 2002
458994	<i>Anguillicoloides crassus</i>	Nematoda Secemenea	Endoparasite		1980s	CMA	invasive	parasite	Gouletquer <i>et al.</i> 2002, Pagny <i>et al.</i> 2010
145086	<i>Codium fragile</i> var. <i>Fragile</i>	Chlorophyta bryopsidophyceae	Phytobenthos		1946	EAB	naturalisé	ha, ne	Gouletquer <i>et al.</i> 2002, OSPAR QSR 2010, Pagny <i>et al.</i> 2010
234072	<i>Spartina alterniflora</i>	Magnoliophyta Equisetopsida	Phytobenthos	Spartine à feuilles alternes	1803	EAB	naturalisé	?	Gouletquer <i>et al.</i> 2002, Marchant 1967
234041	<i>Spartina anglica</i>	Magnoliophyta Equisetopsida	Phytobenthos	Spartine anglaise	1924	intro. Délibéré	naturalisé	ha, bi	Gouletquer <i>et al.</i> 2002, OSPAR QSR 2010, Baumel <i>et al.</i> 2001
494791	<i>Sargassum muticum</i>	Ochrophyta Phaeophyceae	Phytobenthos	Sargasse	1982	CMA	prob. invasive	ha, ne	Gouletquer <i>et al.</i> 2002, OSPAR QSR 2010, Pagny <i>et al.</i> 2010
145721	<i>Undaria pinnatifida</i>	Ochrophyta Phaeophyceae	Phytobenthos	Wakame	1983	CMA	invasive	ne	Gouletquer <i>et al.</i> 2002, OSPAR QSR 2010, Pagny <i>et al.</i> 2011
144442	<i>Bonnemaisonia hamifera</i>	Rhodophyta Florideophyceae	Phytobenthos	Algue à crochet	1898	FOU	naturalisé	ha, ne	Gouletquer <i>et al.</i> 2002, OSPAR QSR 2010, Pagny <i>et al.</i> 2012
130988	<i>Ficopomatus enigmaticus</i>	Annelida Polychaeta	Zoobenthos	Mercierelle	1936	FOU	invasive	ha, ne	Gouletquer <i>et al.</i> 2002, OSPAR QSR 2010, Pagny <i>et al.</i> 2010, Rullier 1964
181372	<i>Palaemon macrodactylus</i>	Arthropoda Crustacea Decapoda	Zoobenthos	Crevette orientale	1998	EAB	invasive	ne	Pagny <i>et al.</i> 2010, Lavesque <i>et al.</i> 2010
389288	<i>Hemigrapsus takanoi</i>	Arthropoda Crustacea Decapoda	Zoobenthos	Crabe à pinceaux	1994	EAB	invasive	ha, ne	OSPAR QSR 2010, Pagny <i>et al.</i> 2010
158417	<i>Hemigrapsus sanguineus</i>	Arthropoda Crustacea Malacostraca	Zoobenthos	Crabe sanguin	1999	EAB	invasive	ha, ne	Gouletquer <i>et al.</i> 2002, OSPAR QSR 2010, Pagny <i>et al.</i> 2011
107451	<i>Eriocheir sinensis</i>	Arthropoda Malacostraca	Zoobenthos	Crabe chinois	1954	EAB	?	ha, fe, ne	Gouletquer <i>et al.</i> 2002, OSPAR QSR 2010, Herborg <i>et al.</i> 2003
111254	<i>Tricellaria inopinata</i>	Bryozoa Gymnolaemata	Zoobenthos	Bryozoaire inopiné	1997	CMA	naturalisé	ha, ne	OSPAR QSR 2010, Pagny <i>et al.</i> 2010
103929	<i>Styela clava</i>	Chordata Ascidiacea	Zoobenthos	Ascidie massue	1977	FOU	invasive	ha, ne	Gouletquer <i>et al.</i> 2002, OSPAR QSR 2010, Pagny <i>et al.</i> 2010, Bachelet <i>et al.</i> 1980
117428	<i>Cordylophora caspia</i>	Cnidaria Hydrozoa	Zoobenthos	Cordylophore caspienne	1901	FOU	invasive	?	Gouletquer <i>et al.</i> 2002, Pagny <i>et al.</i> 2010
140656	<i>Crassostrea gigas</i>	Mollusca Bivalvia	Zoobenthos	Huître creuse du Pacifique	1966	CMA	invasive	bi, ha, ne, fe	Gouletquer <i>et al.</i> 2002, OSPAR QSR 2010, Pagny <i>et al.</i> 2010
140732	<i>Ensis directus</i>	Mollusca Bivalvia	Zoobenthos	Couteau américain	1991	EAB	invasive	ha, ne	Gouletquer <i>et al.</i> 2002, OSPAR QSR 2010, Pagny <i>et al.</i> 2011
231750	<i>Ruditapes philippinarum</i>	Mollusca Bivalvia	Zoobenthos	Palourde japonaise	1973	CMA	invasive	ne	Gouletquer <i>et al.</i> 2002, Pagny <i>et al.</i> 2010
141607	<i>Teredo navalis</i>	Mollusca Bivalvia	Zoobenthos	Taret naval	1730	FOU	naturalisé	ha	OSPAR QSR 2010, Pagny <i>et al.</i> 2010
138963	<i>Crepidula fornicata</i>	Mollusca Gastropoda	Zoobenthos	Crépidule américaine	1956	CMA	invasive	bi, ha, ne, fe	Blanchard 1995, Gouletquer <i>et al.</i> 2002, OSPAR QSR 2010, Pagny <i>et al.</i> 2010
403745	<i>Ocenebra inornata</i>	Mollusca Gastropoda	Zoobenthos	Bigorneau perceur	1993-94	CMA	invasive	ne	Gouletquer <i>et al.</i> 2002, Filippozzi 2007
140416	<i>Rapana venosa</i>	Mollusca Gastropoda	Zoobenthos	Rapana veiné	1997	CMA	prob. Naturalisé	ne	Gouletquer <i>et al.</i> 2002, OSPAR QSR 2010
140429	<i>Urosalpinx cinerea</i>	Mollusca Gastropoda	Zoobenthos		1960	CMA	naturalisé	ne	Gouletquer <i>et al.</i> 2002, Pagny <i>et al.</i> 2010
234173	<i>Cellodoryx ciocalyptoides</i>	Porifera Demospongiae	Zoobenthos		1996	CMA	invasif	?	G. Bachelet com. Pers.

Tableau 4 : Liste des espèces non indigènes problématiques sur la sous-région Manche-mer du Nord (d'après Pierre Noel MNHN EI EE ; CMA = culture marine, FOU = Biosalissures, EAB = eaux de ballast, ? = inconnu ou incertain ; ha = impact sur les habitats, ne = impact sur les niches écologiques, fe = impact sur les fonctions écologiques, bi = impact sur le biotope).

4. DISCUSSION SUR LES VECTEURS D'INTRODUCTION ET LES IMPACTS DES ESPÈCES NON INDIGÈNES

4.1. TENDANCES ET PERSPECTIVES

La période 1970 à 1980 a présenté un maximum historique d'introduction d'espèces non indigènes en Manche et Atlantique [4] [8]. Actuellement, à l'échelle française et mondiale, le rythme des introductions d'espèces reste soutenu. Cependant, malgré l'existence de nouvelles introductions régulièrement signalées, nous ne sommes sans doute plus dans une phase critique d'introduction. On peut penser que la majorité des espèces facilement et accidentellement transportables par le transport maritime l'ont déjà été entre la seconde moitié du XX^e siècle et aujourd'hui. Ces espèces sont soit déjà naturalisées dans nos régions receveuses, soit ne survivent pas encore, car les conditions de transport et/ou les conditions environnementales de la région receveuse n'ont jusqu'à présent pas été favorables.

Concernant les cultures marines et dans le schéma contemporain de cette activité en France, on peut également penser que la majorité des espèces pouvant être introduites l'ont déjà été. Sauf en cas de reconstitution du cheptel à partir de stocks exotiques provenant de nouvelles régions donneuses, ou en cas d'importations illicites, il est peu probable que des introductions importantes d'espèces non indigènes aient lieu.

Cependant, les vecteurs de dissémination des espèces non indigènes sont actifs et permettent d'exporter ces espèces entre les sous-régions marines et entre les États, notamment européens. Il s'agit en particulier du transport maritime, des cultures marines, de la plaisance. Les eaux de ballast et les transferts entre les différents bassins conchylicoles entraînent sans doute l'essentiel des disséminations.

De plus, le changement climatique en marche profite dans certains cas aux espèces non indigènes [22] en leur offrant des conditions plus propices à leur naturalisation et éventuellement à leur invasion. Sur la base de ces deux paramètres, on peut faire l'hypothèse que nous allons vers une période d'impacts croissants et cumulatifs qui se manifesteront par des écosystèmes nouveaux ou au moins modifiés et dont les fonctionnements nouveaux auront des incidences sur les activités humaines.

4.2. SUIVI DES ESPÈCES NON INDIGÈNES, DES VECTEURS ET DES IMPACTS

Excepté le travail de synthèse réalisé par Gouletquer *et al.* en 2002 [8], il n'existe pas actuellement, de synthèse plus récente, permettant d'établir une liste exhaustive, documentée et à jour, des vecteurs d'introduction et des impacts éventuels à l'échelle des trois sous-régions marines de l'arc Atlantique. Il existe de nombreuses initiatives et sources de données, soit à l'échelle européenne (DAISIE², IMPASSE³...), soit aux échelles régionales ou locales. Les publications scientifiques et la littérature grise sont disponibles et constituent des sources importantes et primordiales d'information. Au niveau européen et international, il faut noter l'existence et l'intérêt des travaux menés dans le cadre du *Working Group on Introductions and Transfers of Marine Organisms (WGITMO)* et du *Working Group on Ballast and Other Ship Vectors (WGBOSV)* du Conseil International pour l'Exploration de la Mer. Mais il faut noter qu'à l'échelle de la sous-région marine Manche-mer du Nord, il n'existe pas d'études et de suivis récents sur l'introduction *via* le transport maritime. De même, il n'y a pas d'informations, scientifiques et/ou officielles, permettant de décrire la dissémination *via* les transferts d'huîtres. Il n'y a pas d'informations précises disponibles décrivant ces transferts en termes de fréquences, de tonnages, de bassins concernés.

Au niveau national, il n'existe pas de suivis coordonnés sur la problématique des espèces non indigènes, malgré l'existence de quelques projets concernant le milieu marin et conduits dans le cadre de programmes de recherches nationaux ou régionaux [44]. Ainsi, la connaissance des espèces non indigènes semble hétérogène et parcellaire, à la fois thématiquement et géographiquement. Cette réflexion résulte aussi sans doute de la dispersion et de la multiplication des sources d'information. La connaissance des vecteurs d'introduction est assez imparfaite et repose sur des études ponctuelles ne permettant pas de réellement quantifier l'importance de ces vecteurs.

2 DAISIE : Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe. www.europe-aliens.org/

3 IMPASSE : Environmental impacts of alien species in aquaculture. www2.hull.ac.uk/science/biological_sciences/research/hifi/impasse.aspx

La connaissance des impacts, le sujet le plus complexe, nécessite un investissement sur le long terme pour être en mesure d'apporter des réponses et d'anticiper les évolutions à venir. Des initiatives et synthèses régionales (Bretagne, Nord-Pas-de-Calais [45]) permettent localement de répondre en partie à ces questions.

Cependant, ces échelles de travail régionales ne sont pas les plus adaptées aux enjeux. Les vecteurs d'introduction et de dissémination majoritaires opèrent des mouvements d'espèces non indigènes entre les régions administratives, entre les sous-régions marines, entre les États et entre les mers et les océans. Ces considérations – les processus d'introduction et de dissémination, l'influence du changement climatique – nécessitent une approche coordonnée à l'échelle nationale et intégrée dans une démarche européenne. Des recommandations sur les axes de travail, les besoins et l'intérêt de cette approche existent déjà [44]. Concernant le suivi des espèces non indigènes, des vecteurs d'introductions et des impacts, ce réseau coordonné pourrait s'appuyer sur l'ensemble de la communauté scientifique impliquée sur le milieu marin, sur les professionnels des activités humaines impliquées, sur les aires marines protégées, sur les associations naturalistes et d'usagers impliquées, notamment au travers des sciences participatives. Concernant la mise à disposition de l'information et sa synthèse, le réseau pourrait alimenter l'Observatoire National de la Biodiversité et l'Observatoire National de la Mer et du Littoral (ONB et ONML), notamment au travers du SINP Mer puis du Tableau de Bord des Mers Françaises.

À l'échelle de la sous-région Manche-mer du Nord, mais plus généralement à l'échelle européenne, il semble que notre territoire soit l'un des plus touchés par l'introduction d'espèces non indigènes [3] [4]. Il semble également qu'au moins la moitié des introductions d'espèces marines non indigènes en Europe ait eu la France pour source de dissémination [3]. Pour répondre aux objectifs de la Directive cadre stratégie pour le milieu marin, et notamment pour limiter les impacts et effets néfastes transfrontaliers, il conviendrait de mettre en œuvre un suivi et un contrôle, à l'échelle nationale, des vecteurs d'introduction et de dissémination.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- [1] IUCN, 2000. Guidelines for the Prevention of Biodiversity Loss Caused by Alien Invasive Species. 51st Meeting of the IUCN Council, Gland Switzerland, February 2000 : 24 p.
- [2] ICES, 2005. Code of Practice on the Introductions and Transfers of Marine Organisms 2005 : 30 p.
- [3] Boudouresque C.-F., 2008. Les espèces introduites et invasives en milieu marin. Troisième édition. GIS Posidonie publ., Marseille : 201 p.
- [4] Olenin S., Didžiulis V., Ovčarenko I., Olenina I., Nunn A.D., Cowx I.G., 2008. Review of introductions of aquatic species in Europe. IMPASSE, Report to EC : 41 p.
- [5] OSPAR, 2010. Quality Status Report 2010. OSPAR Commission London : 176 p.
- [6] Pagny J., (coord.), Acou A., Ar Gall E., Blanchard M., Cabioc'h J., Canard A., Derrien-Courtel S., Feuteun E., Gentil F., Gouletquer P., Grall J., Gruet Y., Hamon D., Hily C., d'Hondt J.-L., Le Duff M., Le Mao P., Le Roux A., Nézan E., Perrin B., Simon N., Stiger-Pouvreau V., Viard F., Ysnel F., 2010. Les espèces marines invasives en Bretagne. GIP Bretagne Environnement publ., Rennes : 41 p.
- [7] Kerckhof F., Haelters J., Gollasch S., 2007. Alien species in the brackish ecosystem : the situation in Belgian waters. *Aquatic Invasions* 2 (3) : 243-257.
- [8] Gouletquer P., Bachelet G., Sauriau P.-G., Noel P., 2002. Open Atlantic coast of Europe – A century of introduction species into French waters. In : Leppäkoski *et al.* (eds.) *Invasive Aquatic Species of Europe*, 276-290.
- [9] Gollasch S., 2002. The importance of ship hull fouling as a vector of species introduction into the North Sea. *Biofouling* 18 (2) : 105-121.
- [10] Masson D., Courtois O., Masson N., Guesdon S., Rocher G., Margat S., 2000. Études des eaux de ballast de navires faisant escale dans les ports français. Rapport Ifremer : 74 p.
- [11] Peeler E.J., Oidtmann B.C., Midtlyng P.J., Miossec L., Gozlan R.E., 2011. Non-native aquatic animals introductions have driven disease emergence in Europe. *Biological Invasions* 13 (6) : 1291–1303.
- [12] Grizel H., Héral M., 1991. Introduction into France of the Japanese oyster (*Crassostrea gigas*). *J. CIEM* 47 : 399-403.
- [13] Gruet Y., Héral M., Robert J.-M., 1976. Premières observations sur l'introduction de la faune associée au naissain d'huîtres japonaises *Crassostrea gigas* (Thunberg), importé sur la côte Atlantique française. *Cahiers de Biologie Marine* 17 : 173-184.
- [14] Mineur F., Belsher T., Johnson M.P., Maggs C.A., Verlaque M., 2007b. Experimental assessment of oyster transfers as a vector for macroalgal introductions. *Biological Conservation* 137.
- [15] Verlaque M., Auby I., Plus M., Belsher T., 2006. Première évaluation de la flore introduite dans le bassin d'Arcachon. In : PNEC « Lagunes Méditerranéennes », Atelier 2.3 espèces introduites – Traçabilité des espèces algales introduites en milieu ostréicole. Rapport CNRS UMR 6540 & Ifremer : 27 p.
- [16] Verlaque M., Boudouresque C.-F., Mineur F., 2007. Oyster as a vector for marine species introductions : a realistic approach based on the macrophytes. *CIESM Workshop monographs* 32, Impact of mariculture on coastal ecosystems : 39-47.
- [17] Mineur F., Johnson M.P., Maggs C.A., Stegenga H., 2007a. Hull fouling on commercial ships as a vector of macroalgal introduction. *Marine Biology* 151 : 1299-1307.
- [18] Bidet P.H., 2010. Les rejets d'eaux de ballast dans les ports français : évaluation du volume d'eau rejeté par déballastage pendant l'année 2009. Note non publiée du 4 juin 2010, MEEDDM/DGITM/DST/PTF4 : 2 p.
- [19] Coutts A.D.M., Dodgshun T. J., 2007. The nature and extent of organisms in vessel sea-chests : A protected mechanism for marine bioinvasions. *Marine Pollution Bulletin* 54 : 875-886.
- [20] David M., Gollasch S., 2008. EU shipping in the dawn of managing the ballast water issue. *Marine Pollution Bulletin* 56 : 1966-1972.
- [21] Buléon P. et Shurmer-Smith J.-L., 2010. Atlas transmanche, Université de Caen Basse-Normandie et University of Portsmouth. <http://atlas-transmanche.certic.unicaen.fr>
- [22] Lejart M., 2009. Étude du processus invasif de *Crassostrea gigas* en Bretagne : état des lieux, dynamique et conséquences écologiques. Thèse de Doctorat de l'Université de Bretagne Occidentale, UMR 6539 CNRS/IRD/UBO : 255 p.
- [23] Dubois S., Commito J.-A., Olivier F., Retiere C., 2006. Effects of epibionts on *Sabellaria alveolata* (L.) biogenic reefs and their associated fauna in the Bay of Mont Saint-Michel. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 68 : 635-646.
- [24] Pagny J., (coord.), Acou A., Ar Gall E., Blanchard M., Cabioc'h J., Canard A., Derrien-Courtel S., Feuteun E., Gentil F., Gouletquer P., Grall J., Gruet Y., Hamon D., Hily C., d'Hondt J.-L., Le Duff M., Le Mao P., Le Roux A., Nézan E., Perrin B., Simon N., Stiger-Pouvreau V., Viard F., Ysnel F., 2010. Les espèces marines invasives en Bretagne. GIP Bretagne Environnement publ., Rennes : 41 p.

- [25] Blanchard M., 2009. Recent expansion of the slipper limpet population (*Crepidula fornicata*) in the Bay of Mont-Saint-Michel (Western Channel, France). *Aquatic Living Resources* 22 : 11-19.
- [26] Sauriau P.-G., Pichocki-Seyfried C., Walker P., de Montaudouin X., Palud C., Héral M., 1997. *Crepidula fornicata* L. (mollusque, gastéropode) en baie de Marennes-Oléron : cartographie des fonds par sonar à balayage latéral et estimation du stock. *Oceanologica Acta* 21 (2) : 353-362.
- [27] de Montaudouin X., Sauriau P.-G., 1999. The proliferating Gastropoda *Crepidula fornicata* may stimulate macrozoobenthic diversity. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 79 : 1069-1077.
- [28] de Montaudouin X., Sauriau P.-G., Nauleau P., Labarraque D., Giraud K., Tiozzo J., 2002. La crépidule : identifier les mécanismes de sa prolifération et caractériser ses effets sur le milieu pour envisager sa gestion ; Chantier : Bassin d'Arcachon. Programme LITEAU, rapport final 1ère tranche : 53 p.
- [29] Cugier P., Struski C., Blanchard M., Mazurié J., Pouvreau S., Olivier F., Trigui J. R., Thiébaud E., 2010. Assessing the role of benthic filter feeders on phytoplankton production in a shellfish farming site : Mont Saint Michel Bay, France. *Journal of Marine Systems* 82 : 21-34.
- [30] Kostecki C., Rochette S., Girardin R., Blanchard M., Desroy N., Le Pape O., 2011. Reduction of flatfish habitat as a consequence of the proliferation of an invasive mollusc. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 92 : 154-160.
- [31] Thouzeau G., Chauvaud L., Grall J., Guérin L., 2000. Rôle des interactions biotiques sur le devenir du pré-recrutement et la croissance de *Pecten maximus* (L.) en rade de Brest. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences – Séries III – Sciences de la Vie* 323 (9) : 815-825.
- [32] Dewarumez J.-M., 2010. Les espèces marines introduites en Manche orientale. Intervention lors des Conférences Professionnelles de l'Agence de l'eau Artois-Picardie consacrées aux espèces invasives et à la biodiversité dans les milieux aquatiques, de Saint-Omer, 19 octobre 2010, UMR CNRS 8167 LOG, Station Marine de Wimereux : 13 p.
- [33] Luczak C., Dewarumez J.-M., Essink K., 1993. First Record of the American Jack Knife Clam *Ensis directus* on the French Coast of the North Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 73 : 233-235.
- [34] Tulp I., Craeymeersch J., Leopold M., van Damme C., Fey F., Verdaat H., 2010. The role of the invasive bivalve *Ensis directus* as food source for fish and birds in the Dutch coastal zone. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 90 : 116-128.
- [35] Belsher T., 1991. *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt sur le littoral français. Synthèse des études 1983-1989. Rapport Ifremer, DEL.91.25 : 99 p.
- [36] Perez R., Kaas R., Barbaroux O., Arbault S., Le Bayon N., Moigne J. Y., 1990. Technique de culture pour les côtes bretonnes de l'algue alimentaire *Undaria pinnatifida* : Tableau de marché – étude économique. Rapport Ifremer : 68 p.
- [37] Baumel A., Ainouche M.L., Levasseur J.E., 2001. Molecular investigations in populations of *Spartina anglica* C.E. Hubbard (Poaceae) invading coastal Brittany (France). *Mol. Ecol.* 10.
- [38] Cottet M., de Montaudouin X., Blanchet H., Lebleu P., 2007. *Spartina anglica* eradication experiment and in situ monitoring assess structuring strength of habitat complexity on marine macrofauna at high tidal level. *Estuar. Cstl. Shelf Sci.* 71 : 629-640.
- [39] Pichot Y., Comps M., Tigé G., Grizel H., Rabouin M.A., 1979. Recherches sur *Bonamia ostreae* gen. N., sp. n., parasite nouveau de l'huître plate *Ostrea edulis* L. *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.* 43 (1) : 131-140.
- [40] Katkanský S.C., Dahlstrom W.A., Warner R.W., 1969. Observations on survival and growth of the European flat oyster, *Ostrea edulis*, in California. *Calif. Fish Game* 55 : 69-74.
- [41] Cigarria J., Elston R., 1997. Independent introduction of *Bonamia ostreae*, a parasite of *Ostrea edulis*, to Spain. *Dis. Aquat. Org.* 29 : 157-158.
- [42] Tigé G., Grizel H., Martin A.-G., Langlade A., Rabouin M.-A., 1981. Situation épidémiologique consécutive à la présence du parasite *Bonamia ostreae* en Bretagne, évolution au cours de l'année 1980. *Science et Pêche, Bull. Inst. Pêches marit.* 315 : 13-20.
- [43] Jacob Y., Capoulade M., 2010. Prédation, compétition spatiale et dérangement interspécifique en baie de Morlaix. In Capoulade M., Quemmerais-Amice G., Cadiou B., (Éds), La conservation de la sterne de Dougall. Actes du séminaire du LIFE « conservation de la sterne de Dougall en Bretagne », Penn Ar Bed 208 : 19-23.
- [44] Bachelet G., Desroy N., Masson D., Miossec L., Sartoretto S., Sauriau P.-G., 2008. Prospective Nationale « Biodiversités Marines » : Espèces invasives et remédiation. Note non publiée : 9 p.
- [45] Dewarumez J.M., Gevaert F., Masse C., Foveau A., Desroy N. et Grulois D., 2011. Les espèces marines animales et végétales introduites dans le bassin Artois-Picardie. Agence de l'eau artois picardie UMR CNRS 8187 LOG, 140.