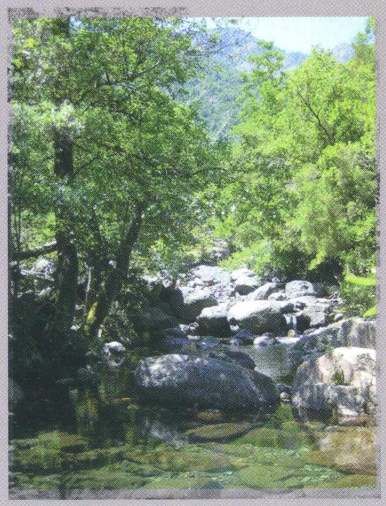


Association Cunniscenza di Scandula è di u Fangu

À la découverte de Scandula et du Fangu



Conférences 2000-2001-2002

ALBIANA

LES ESPÈCES INTRODUITES EN MILIEU MARIN : FAUT-IL S'EN INQUIÉTER ?

CHARLES-FRANÇOIS BOUDOURESQUE*

Une espèce introduite est une espèce qui se naturalise, du fait de l'homme, dans une région où elle n'existait pas auparavant. Par ailleurs, il existe une discontinuité géographique entre sa région d'origine et sa région d'introduction (Ribera et Boudouresque, 1995 ; Boudouresque, 1999a). Dans l'étang de Thau (près de Montpellier), la grande laminaire *Laminaria japonica* répond à ces critères et peut donc être considérée comme introduite, à partir du Japon (fig. 1).

Les espèces que l'homme cultive ou élève, mais qui ne sont pas capables, en son absence, de donner naissance à des populations autonomes, durables, se reproduisant et donnant naissance à des générations successives, donc qui ne sont pas naturalisées, ne sont pas considérées comme « introduites ». Le géranium, la tomate, la pomme de terre, le maïs, etc. sont dans ce cas.

L'homme est, directement ou indirectement, à l'origine de l'introduction. Parler d'introductions « naturelles » est donc un non-sens. Lorsqu'un oiseau, égaré loin de son aire de répartition, transporte avec lui un insecte ou un fragment de végétal, il s'agit d'un phénomène naturel, et on ne parle pas alors d'introduction mais de fondation. C'est un événement rarissime, qui se situe à une autre échelle de temps que celle des introductions d'espèces : celle, extrêmement lente, des temps géologiques. C'est de cette façon que des îles nouvelles, telles les Açores ou les Galápagos, se sont lentement peuplées, au cours de millions d'années.

* Directeur de l'UMR 6540 CNRS, Centre d'océanologie de Marseille, université d'Aix-Marseille 2, et président du Comité scientifique de la Réserve naturelle de Scandola.

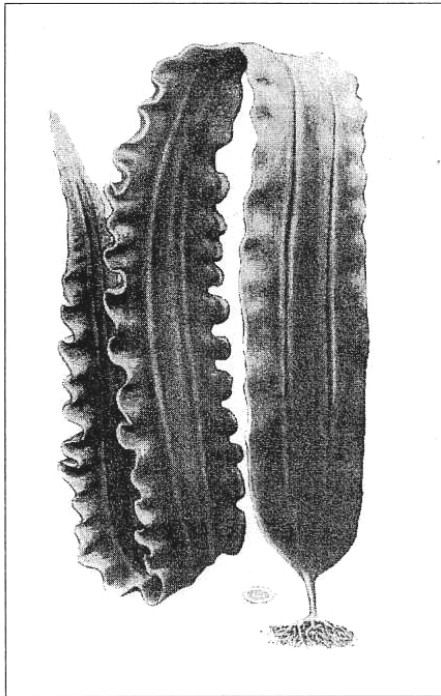


Fig. 1. La grande Fucophycée *Laminaria japonica* (entre 1 et 1,5 m de longueur) est originaire du Japon, dont elle est endémique. Depuis les années soixante-dix, elle est introduite dans l'étang de Thau (Hérault). Elle y est arrivée sous forme de juvéniles microscopiques (gamétophytes), fixés sur du naissain d'huître *Crassostrea gigas*, importé du Japon par les ostréiculteurs. Figure d'après Okamura (1925).

L'extension de l'aire d'une espèce indigène, qui la conduit à occuper, temporairement ou non, une région marginale où elle n'était pas présente, ne constitue pas non plus une introduction.

Par conséquent, lorsque la girelle paon *Thalassoma pavo*, petit poisson commun dans le sud de la Méditerranée, en Sardaigne et aux Baléares, étend son aire de répartition jusqu'en Corse et dans le Var, à la suite de quelques décennies particulièrement chaudes, il ne s'agit pas d'une introduction. Du reste, quelques années plus froides lui feront abandonner ces dernières régions, comme cela s'est déjà produit au cours du xx^e siècle (Bianchi et Morri, 1993 ; Francour *et al.*, 1994).

QUELLES SONT LES CAUSES DES INTRODUCTIONS D'ESPÈCES ?

En milieu marin, les causes d'introduction d'espèces sont :

1. Le fouling et le clinging. Ce sont les organismes fixés (fouling) ou mobiles (clinging) qui voyagent sur les coques des navires. C'est le cas par exemple de la Rhodobionte *Womersleyella setacea* (fig. 2).

2. Les eaux de ballast. Lorsque les cargos ou les pétroliers font un voyage de retour à vide, ils remplissent d'eau de mer leurs ballasts (jusqu'à 200 000 t), pour assurer leur stabilité, et les vident au point de chargement. On estime que 10 milliards de mètres cubes d'eau de mer sont ainsi transportés d'un bout à l'autre de la planète chaque année, avec tous les organismes que contient cette eau : virus, bactéries, plancton, larves d'invertébrés et même poissons (Carlton et Geller, 1993 ; Raaymakers, 2002). C'est l'origine de l'introduction en Mer Noire de *Mnemiopsis leidyi* (fig. 3).

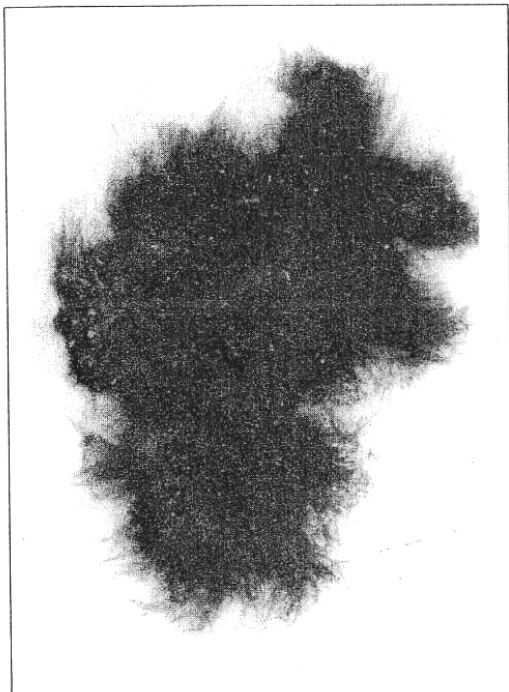


Fig. 2. La Rhodobionte *Womersleyella setacea* constitue des tapis à aspect de coton, épais de 1 à 5 cm, de couleur rouge sombre, sur le substrat. Cette photographie à partir d'une planche d'herbier est peu représentative de son aspect général. L'espèce est originaire de l'océan Pacifique. Elle a été observée pour la première fois, en Méditerranée, dans le Var (Verlaque, 1994). C'est probablement fixée sur la coque d'un navire (fouling) qu'elle est arrivée en Méditerranée. Par la suite, elle a étendu son aire méditerranéenne à l'Italie, à la Grèce et à la Corse. *Womersleyella setacea* a un impact fort sur la diversité spécifique des habitats qu'elle colonise (Airoldi *et al.*, 1995). En Corse, et en particulier dans la Réserve naturelle de Scandola, *W. setacea* constitue des populations denses dans le coralligène et en sous-strate de l'herbier à *Posidonia oceanica*.



Fig. 3. Le Cténophore *Mnemiopsis leidyi* (sorte de petite méduse), originaire des estuaires de l'Atlantique américain, a été introduit en Mer Noire au début des années quatre-vingt, avec les eaux de ballast d'un navire en provenance d'un port américain. Il y a rapidement proliféré, se nourrissant non seulement du plancton (dont se nourrissaient également des poissons d'intérêt commercial), mais aussi des œufs et de larves de ces mêmes poissons. Il est considéré comme responsable, au moins en partie, de l'effondrement de la pêche en Mer Noire, à la fin des années quatre-vingt et au début des années quatre-vingts dix. Figure d'après A. Kideys.

3. L'évasion d'espèces aquacoles, telle la palourde *Ruditapes philippinarum* dans le nord de l'Adriatique.

4. Les introductions accidentelles d'espèces accompagnatrices d'espèces aquacoles. C'est le cas, par exemple, de *Laminaria japonica* dans l'étang de Thau (fig. 1).

5. Les aquariums. Le cas de la Chlorobionte (plante verte) *Caulerpa taxifolia* est bien connu (Meinesz et Hesse, 1991 ; Boudouresque *et al.*, 1995 ; Meinesz et Boudouresque, 1996 ; Meinesz, 1999) (fig. 7).

En Méditerranée occidentale, les principales causes d'introductions sont le fouling et les espèces accompagnatrices d'espèces aquacoles (Boudouresque, 1999a ; Verlaque, 2001). En Méditerranée orientale, principalement de l'Égypte au sud de la Turquie, le percement du Canal de Suez, qui met en communication la Mer Rouge et la Méditerranée depuis 1869, constitue une source supplémentaire, particulièrement importante, d'introductions (fig. 4). On désigne sous le nom d'« espèces lessepsiennes » les espèces de Mer Rouge qui sont ainsi entrées en Méditerranée (Por, 1978, 1990 ; Boudouresque, 1999b).

La cause précise d'une introduction d'espèce n'est pas toujours connue avec précision. C'est le cas par exemple de la Chlorobionte *Caulerpa racemosa*, dont une variété résistante au froid colonise le nord et une partie du sud de la Méditerranée depuis le début des années quatre-vingt-dix (Verlaque *et al.*, 2000).

COMBIEN SONT-ELLES ?

En Méditerranée, on estime qu'il y a actuellement environ 450 espèces introduites, dont plus de 90 espèces de macrophytes (végétaux macroscopiques). Si on considère que l'on y a recensé environ 12 000 espèces, cela représente 4 % du total. Pour les macrophytes, ce pourcentage se monte à 6 % (Boudouresque et Verlaque, 2002).

La Méditerranée constitue l'une des régions du monde où le pourcentage d'espèces introduites (par rapport aux espèces indigènes) est le plus élevé. Cette mer apparaît donc comme particulièrement vulnérable. Ceci s'explique en partie par l'importance du commerce maritime mondial qui passe par ses eaux, par les pratiques de l'aquaculture en France et par la législation très laxiste, sinon inexistante, des pays méditerranéens (dont la France) en matière de prévention des introductions.

Depuis la fin du XIX^e siècle, le nombre d'espèces introduites en Méditerranée double tous les 20 ans (Ribera et Boudouresque, 1995) (fig. 5). Le phénomène est donc toujours en phase d'accélération, contrairement à d'autres problèmes environnementaux, que l'on a réussi à stabiliser ou pour lesquels il y a amélioration perceptible, tels que la pollution urbaine, les marées noires, les rejets de mercure et de cadmium (métaux lourds), etc..

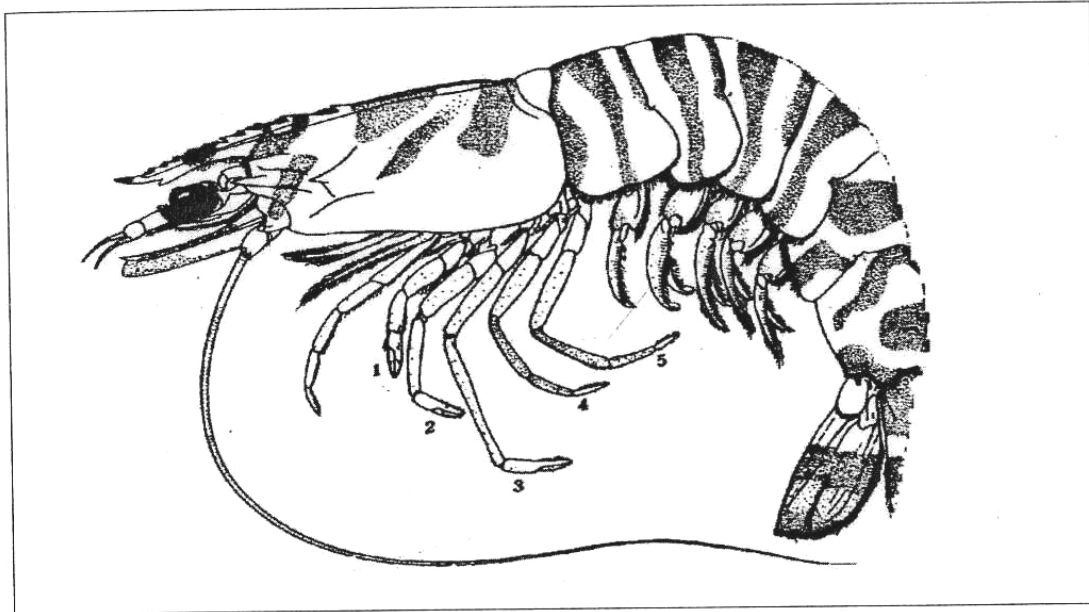


Fig. 4. La grande crevette *Marsupenaeus japonicus* est entrée en Méditerranée orientale par le canal de Suez. Elle y a remplacé l'espèce indigène *Penaeus kerathurus*. Certains chercheurs, soulignant qu'elle est activement pêchée, utilisent son exemple pour illustrer le fait que des espèces introduites peuvent être économiquement intéressantes. En fait, l'espèce remplacée était également pêchée et présentait une abondance et un intérêt économique identiques. Le bilan économique est donc simplement neutre, à moins qu'on ne démontre que les captures sont maintenant supérieures (ce qui ne semble pas être le cas). Figure d'après Holthuis (1987).

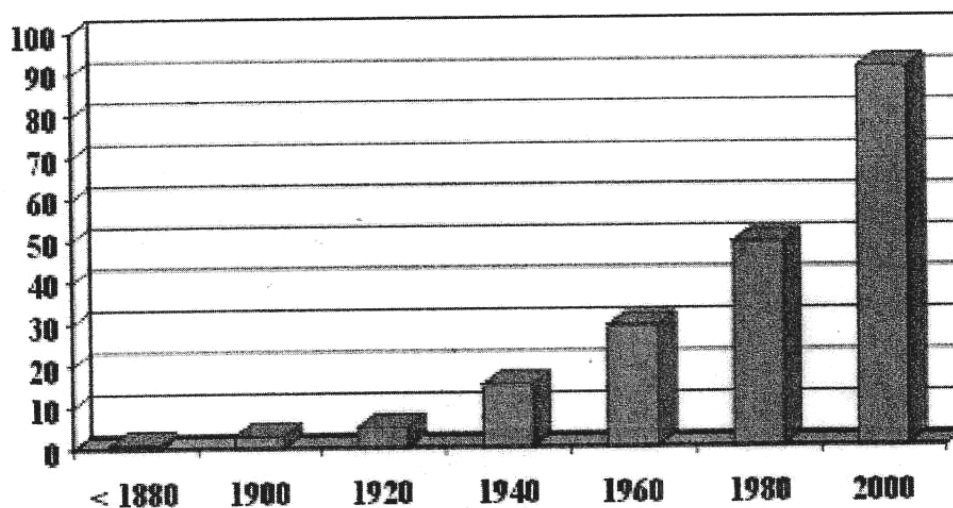


Fig. 5. Évolution du nombre de macrophytes introduits en Méditerranée, par périodes de 20 ans. D'après Ribera et Boudouresque (1995, mis à jour).

Si l'on considère les pays où arrivent les espèces introduites, on se rend compte que la France est le principal pays d'introduction en Europe. Dans le cas des macrophytes marins, plus de 50 % d'entre eux ont eu la France pour point d'arrivée (introduction primaire). Par la suite, naturellement, ils se sont répandus dans les pays voisins (introduction secondaire).

LES CONSÉQUENCES ÉCOLOGIQUES

Lorsqu'une espèce introduite présente un impact écologique et/ou économique sérieux, on dit qu'elle est invasive. En moyenne, à l'échelle mondiale, environ 10 % des espèces introduites se comportent en invasives, en milieu terrestre comme en milieu marin (Williamson et Fitter, 1996 ; Boudouresque et Verlaque, 2002). Toutefois, pour la plupart des 450 espèces introduites en Méditerranée, on n'a pas réellement étudié leur impact écologique ou économique, de telle sorte qu'il est difficile de préciser si elles doivent, ou non, être considérées comme « invasives ». C'est le cas par exemple de la Chlorobionte *Codium fragile*, des Fucophycées *Laminaria japonica* (fig. 1) et *Undaria pinnatifida* et de la pintadine *Pinctada radiata* (Mollusque). De même, les possibles effets de synergie entre plusieurs espèces introduites, coexistant dans un même habitat, n'ont que très rarement été abordés.

Une espèce introduite peut plus ou moins remplacer une espèce indigène dont la niche écologique est proche. C'est le cas de la crevette *Marsupenaeus japonicus* en Méditerranée orientale, en particulier le long des côtes d'Israël (fig. 4). Dans les cas extrêmes, l'espèce introduite peut aboutir à son extinction. En milieu continental, les espèces introduites constituent la seconde cause de disparition d'espèces (après la perte de l'habitat), et même la première cause si l'on considère les milieux insulaires (Bright, 1998).

Quand l'espèce introduite s'installe dans une niche écologique vacante, ou peu occupée, elle peut bouleverser le fonctionnement des écosystèmes indigènes. C'est le cas par exemple des poissons herbivores *Siganus rivulatus* (fig. 6) et *S. luridus*, en Méditerranée orientale. En effet, la Méditerranée est une mer caractérisée par la relative rareté des herbivores ; les principaux herbivores y sont l'oursin comestible *Paracentrotus lividus*, le poisson *Sarpa salpa* et la patelle *Patella caerulea*. Les macrophytes n'y ont donc pas développé de défenses chimiques fortes (terpènes, composés phénoliques) contre les herbivores, contrairement à ceux des mers tropicales par exemple.

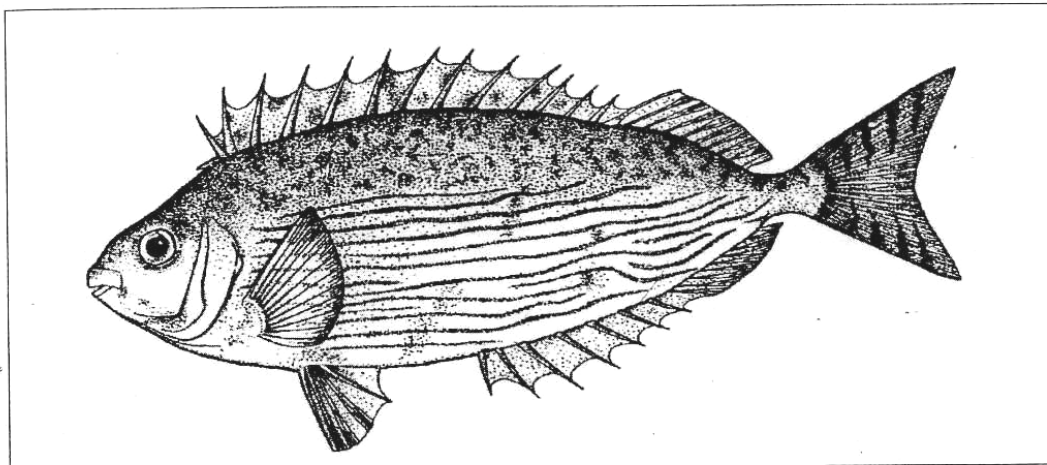
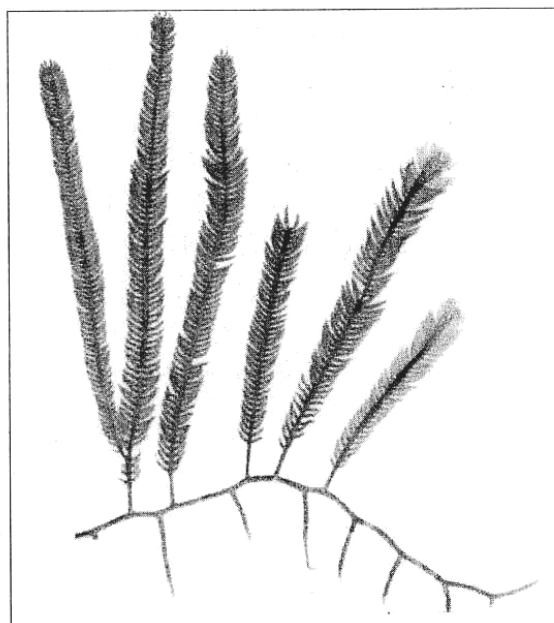


Fig. 6. Le poisson-lapin, *Siganus rivulatus*, originaire de Mer Rouge, mesure 20-30 cm de longueur. Il est entré en Méditerranée orientale après le percement du canal de Suez et est aujourd'hui commun en Israël, au Liban et dans le sud de la Turquie. C'est un herbivore vorace. Figure d'après Bauchot (1987).

Lorsqu'une espèce introduite est très dominante, et qu'elle monopolise l'espace et le substrat, comme le fait *Caulerpa taxifolia* (fig. 7), on observe souvent une diminution de la diversité spécifique (biodiversité). Dans le cas de *C. taxifolia*, cette diminution concerne principalement les macrophytes, les poissons, les oursins, les polychètes et les crustacés amphipodes ; en revanche, les mollusques et la faune microscopique (la méiofaune) semblent peu affectés (Verlaque et

Fig. 7. La Chlorobionte *Caulerpa taxifolia*, originaire d'Australie, est utilisée depuis les années soixante-dix pour la décoration des aquariums marins. Elle s'est échappée d'un aquarium méditerranéen vers 1984. La souche qui colonise la Méditerranée est adaptée à ses eaux relativement froides, puisqu'elle survit jusqu'à, au moins, 6 °C (Komatsu *et al.*, 1997). Ses feuilles peuvent mesurer 20-30 (jusqu'à 70) cm de hauteur. Elle constitue des peuplements très denses dans les Alpes-Maritimes et en Ligurie italienne. Elle est également présente dans le Var, les Pyrénées-Orientales, aux Baléares, en Toscane, en Sicile, en Sardaigne, en Croatie et en Tunisie. Figure d'après Boudouresque *et al.* (1995).



Fritayre, 1994 ; Bellan-Santini *et al.*, 1996 ; Poizat et Boudouresque, 1996 ; Harmelin-Vivien *et al.*, 1999 ; Gravez *et al.*, 2001).

Enfin, l'impact d'une espèce introduite peut ne pas seulement réduire la diversité des espèces, mais aussi la diversité des écosystèmes (écodiversité). En Méditerranée nord-occidentale, les peuplements à *Caulerpa taxifolia* remplacent plus d'une dizaine d'écosystèmes, entre le voisinage de la surface de la mer et 20-30 m de profondeur (Boudouresque *et al.*, 1995). On aboutit ainsi à une uniformisation du paysage sous-marin.

On hiérarchise la gravité des impacts sur l'environnement en fonction du temps nécessaire pour un retour à l'état initial (Meinesz *in* Boudouresque, 1996) :

- Court terme : de 1 jour à 1 mois.
- Moyen terme : de 1 mois à 1 an.
- Long terme : de 1 an à 10 ans.
- Pluri-décennal : de 10 ans à 100 ans.
- Pluri-centenal : de 100 à 1000 ans.
- Irréversible à l'échelle humaine.

Les espèces introduites, comme les disparitions d'espèces, les urbanisations gagnées sur la mer et la pollution radioactive, se situent parmi les impacts les plus graves, en raison de leur quasi-irréversibilité à l'échelle humaine. Pour prendre un exemple, les effets d'une marée noire sur l'environnement, bien qu'ils puissent paraître spectaculaires, ne sont plus perceptibles entre 1 et 10 ans après l'accident. En revanche, dans 1 000 ans (et même beaucoup plus), les espèces que l'homme introduit seront toujours présentes en Méditerranée. En outre, les effets d'une pollution accidentelle ne diminuent pas seulement avec le temps mais aussi avec la distance. Il n'en va pas de même des espèces introduites, qui se propagent de proche en proche, jusqu'à occuper la totalité des habitats et la totalité de l'aire géographique qui leur sont accessibles.

LES CONSÉQUENCES ÉCONOMIQUES

Le coût économique des espèces introduites est souvent négligé, car il est externalisé : les responsables des introductions, que l'on ne peut ou qu'on ne veut pas identifier, ne sont pas ceux qui en paient les conséquences ; celles-ci sont

habituellement supportées par la société tout entière, ou par certaines catégories d'usagers (McNeely, 1996). Par exemple, l'importateur de bois exotiques qui a économisé quelques centaines d'euros en ne vérifiant pas le contenu de ses importations, ou en ne les décontaminant pas, ne paiera jamais les conséquences de l'introduction d'une espèce de termite qui progresse maintenant à travers l'Europe. Le coût, qui s'élève déjà à des dizaines de millions d'euros, et qui croît sans cesse avec le temps, est réparti entre des millions de personnes.

En Mer Noire, l'effondrement de la pêche au large est attribué à l'introduction du Ctenophore *Mnemiopsis leidyi* (fig. 3). En Israël, la grande méduse *Rhopilema nomadica*, qui occasionne de très graves brûlures, et qui peut constituer des amas de 40 km de longueur, oblige à fermer certaines plages. En outre, en Israël et en Turquie, elle colmate les filets des pêcheurs, ce qui rend leur travail plus difficile et plus dangereux, en même temps que moins efficace du point de vue des prises (Galil, 2000). Aux États-Unis, toutes espèces confondues (milieu marin et continental), le coût économique dû aux espèces introduites vient d'être évalué à au moins 20 milliards de \$ par an (Bright, 1998).

Les conséquences économiques de l'expansion de *Caulerpa taxifolia* sont encore, plus ou moins, du domaine des hypothèses. Un impact sur la plongée sous-marine, l'un des moteurs du développement du tourisme en Méditerranée, semble bien se dessiner dans les Alpes-Maritimes (Boudouresque, 2002). Par ailleurs, la pêche artisanale pourrait également être affectée. En effet, *C. taxifolia*, en s'accrochant aux filets, les rend visibles aux poissons qui peuvent ainsi les éviter. En outre, sur les fonds rocheux et dans les herbiers de posidonies (*Posidonia oceanica*) colonisés, la biomasse des poissons (poids de poisson, en g/m²) est diminuée de moitié, en moyenne (Harmelin-Vivien, 1999; Gravez *et al.*, 2000).

QUAND UNE ESPÈCE INTRODUITE FAIT L'HISTOIRE

Entre 1845 et 1850, un champignon sans doute originaire du Pérou, *Phytophthora infestans*, a détruit la plus grande partie des cultures de pomme de terre d'Europe occidentale. En Irlande, dont l'agriculture reposait sur la monoculture de la pomme de terre, ce champignon a été à l'origine de ce qui est resté dans l'Histoire sous le nom de « la grande famine ». Cette terrible famine a causé plus d'1 million de morts et a jeté à la mer 2 millions d'émigrants, principalement en direction de l'Amérique du Nord. Une famille irlandaise des comtés de Wexford et de Kerry, du nom de Kennedy, faisait partie de ce premier « boat people » des temps modernes. Un de leurs descendants, John Kennedy, sera élu président des États-Unis d'Amérique en 1960 (Gray, 1995).

QUE PEUT-ON FAIRE ?

Il est très difficile, et le plus souvent impossible, d'éradiquer une espèce introduite. Les rares succès concernent par exemple les rats (il s'agit d'une espèce introduite, originaire d'Asie centrale), dans de petites îles (Chapuis *et al.*, 1995).

Il est donc clair que la prévention des introductions est essentielle. La France, en la matière, comparée aux autres grands pays développés, apparaît comme l'un des pays les plus laxistes. À vrai dire, sa législation est quasi inexistante (voir encadré). Ce n'est donc pas un hasard si près de 50 % des espèces marines introduites en Europe ont eu la France pour pays d'introduction (fig. 8 ;

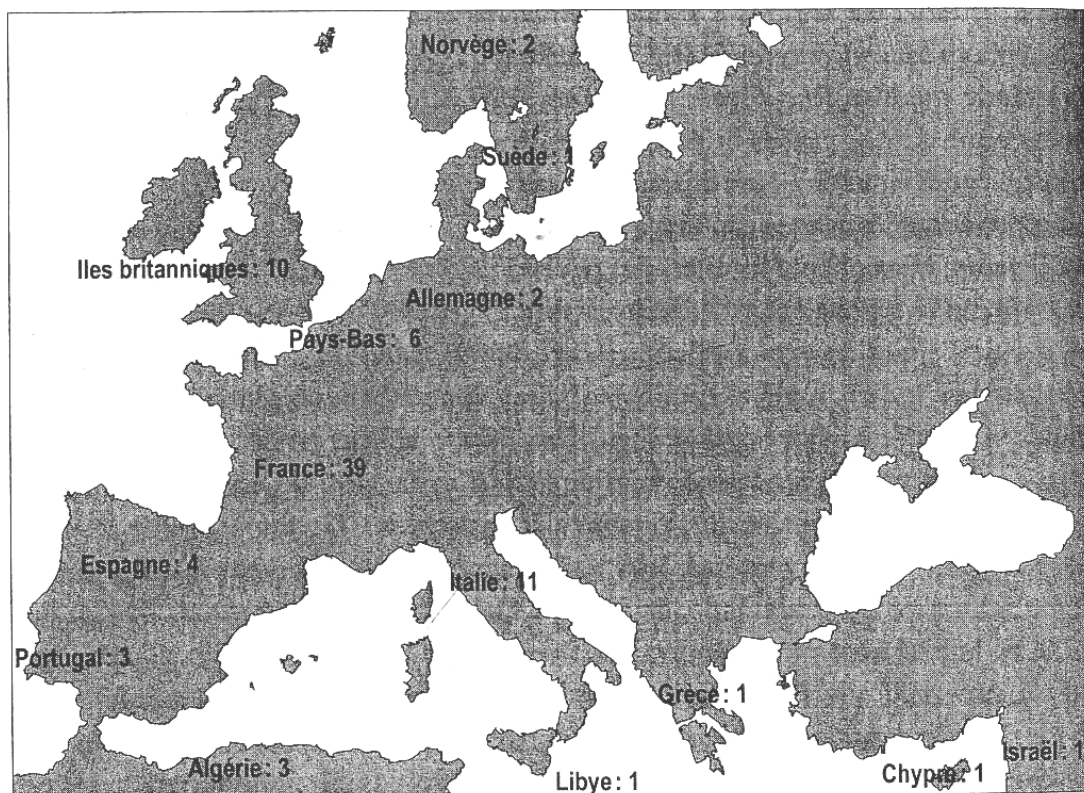


Fig. 8. Les pays où ont été observés pour la première fois les macrophytes marins introduits en Europe et en Méditerranée : nombre d'introductions primaires par pays. Les espèces lessepsiennes (entrées en Méditerranée par le canal de Suez) ne sont pas prises en compte. Les pays non mentionnés n'ont été le site d'aucune introduction primaire. Le nombre d'espèces introduites est bien sûr fonction du laxisme de la législation, mais aussi de l'importance du trafic maritime et de l'aquaculture. D'après Ribera et Boudouresque (1995), mis à jour d'après les données de Boudouresque et Verlaque (2002) et de Wallentinus (2002).

LES 5 NIVEAUX DE LA LÉGISLATION EN MATIÈRE DE PRÉVENTION DES INTRODUCTIONS D'ESPÈCES

NIVEAU 0. Il n'existe aucun texte législatif. C'est le cas de beaucoup de pays du tiers monde et, de façon plus surprenante, de la plupart des pays riverains de la Méditerranée.

NIVEAU 1. Bien qu'il n'existe pas de texte législatif spécifique, quelques textes destinés à la protection de l'agriculture (contre les pathogènes) ou de la chasse pourraient être détournés de leur objectif initial pour prévenir les introductions d'espèces. C'est le cas de la France et de l'Italie.

NIVEAU 2. Il existe des textes spécifiques destinés à prévenir les introductions d'espèces. Toutefois, ces textes sont « naïfs », en ce sens qu'ils traitent uniquement des introductions délibérées, alors que la quasi-totalité des introductions est accidentelle. C'est le cas de l'Espagne. La France serait également dans ce cas, si les fonctionnaires du ministère de l'Environnement avaient rédigé et publié les décrets d'application d'un article de la loi Barnier de février 1995. Les raisons de leur opposition à une loi votée par le Parlement restent mystérieuses et soulèvent un grave problème : dans un État de droit, des fonctionnaires ont-ils le droit de bloquer une loi votée (dans ce cas à la quasi-unanimité) par les élus du peuple ?

NIVEAU 3. Il existe, en plus de textes spécifiques sur les introductions d'espèces prenant en compte les introductions délibérées et accidentelles, une « liste noire » d'espèces dont l'importation est interdite. Cette liste regroupe toutes les espèces dont on sait qu'elles se sont introduites dans d'autres pays et y ont eu un comportement invasif. C'est le cas de la Grande-Bretagne, des États-Unis, du Canada et de l'Australie par exemple.

NIVEAU 4. Il existe, en plus de textes législatifs comparables à ceux du niveau 3, une « liste blanche ». Pour qu'une espèce puisse être importée, elle doit figurer sur cette liste. Les espèces qui figurent sur cette liste sont celles dont l'introduction est peu probable et qui, si elles se naturalisaient, poseraient probablement peu de problèmes. C'est le cas de la Nouvelle-Zélande et de certains États d'Australie.

Ribera et Boudouresque, 1995); naturellement, une fois introduite (introduction primaire), une espèce ne respecte pas les frontières politiques, et la plupart de ces espèces se sont étendues à d'autres pays. Pourtant, s'il n'est pas possible d'éviter toutes les introductions, il apparaît qu'au moins 90 % d'entre elles pourraient être facilement évitées, sans contraintes excessives pour le public comme pour les usages économiques. Autant que l'on sache, l'Australie, la Nouvelle-Zélande, le Canada et les États-Unis, dont les législations sont pourtant très strictes, ne sont pas perçus comme des enfers réglementaires !

Une fois qu'une espèce est introduite, puisqu'il n'est guère possible de l'éradiquer, il peut s'avérer nécessaire de la contrôler, c'est-à-dire d'en limiter l'expansion ou l'abondance dans des limites acceptables. C'est ce que font les autorités de toutes nos villes avec le rat *Rattus norvegicus* (originaire d'Asie centrale). Tant qu'il se terre au fond des égouts, on le tolère ; si son abondance le conduit à en sortir, on intensifie les campagnes de dératisation.

C'est ce qu'il conviendrait de faire dans le cas de *Caulerpa taxifolia* (fig. 7) : l'empêcher de progresser dans des espaces à haute valeur patrimoniale, tels que le Parc national de Port-Cros et la Réserve naturelle de Scandola, et la contenir dans les

régions où elle est fortement implantée (Côte d'Azur et Ligurie italienne), en surveillant les régions où elle n'est pas encore présente (Corse, Bouches-du-Rhône, etc.). Des méthodes de contrôle, certes perfectibles, existent pour éliminer ou stabiliser les colonies nouvellement installées (Riera *et al.*, 1994 ; Cottalorda *et al.*, 1996 ; Robert et Gravez, 1998).

Or, en ce qui concerne les espèces introduites, en France, les gestionnaires en charge de l'environnement exigent souvent le tout-ou-rien : soit on sait éradiquer à 100 % (ce qui est rarement le cas), soit on ne fait rien. Et donc ils ne font rien (à l'exception du Parc national de Port-Cros dans le cas de *Caulerpa taxifolia*).

Cette attitude est irrationnelle. En effet, chacun sait qu'en matière d'impacts environnementaux, le traitement est toujours partiel, ou très partiel. On n'élimine pas la pollution, on la réduit ; dans la lutte contre une marée noire, on ne récupère le plus souvent qu'une petite partie des hydrocarbures déversés. La lutte contre les incendies de forêt est un éternel recommencement.

LE GRAND BÉTISIER DES INTRODUCTIONS D'ESPÈCES

À propos des introductions d'espèces, on entend parfois des affirmations bien étranges, dites par des personnes non spécialistes, ce qui est bien excusable, mais aussi par de hauts responsables d'administrations en charge de l'environnement, ou même par des scientifiques. Il n'est donc pas inutile de les passer en revue.

« QUE SERIONS-NOUS SANS LES ESPÈCES INTRODUITES ?
LA TOMATE, LA POMME DE TERRE, ETC. ».

La tomate, la pomme de terre, comme la quasi-totalité des espèces cultivées et élevées, ne sont pas des espèces introduites (elles ne sont pas capables de se maintenir durablement sans l'aide de l'homme). C'est même exactement le contraire ! C'est une espèce introduite du Pérou, parasite de la pomme de terre (le champignon *Phytophthora infestans*), qui serait à l'origine de la plus grande famine survenue en Europe (Irlande, XIX^e siècle ; voir encadré plus haut).

« UNE ESPÈCE INTRODUITE, ÇA FAIT UNE ESPÈCE DE PLUS.
C'EST DONC BON POUR LA BIODIVERSITÉ »

La biodiversité, ce n'est pas seulement le nombre des espèces, c'est aussi la diversité des écosystèmes et des paysages. C'est surtout l'originalité des flores et des faunes entre les différentes régions. C'est donc tout le contraire de l'homo-

généralisation planétaire qui pourrait résulter des introductions d'espèces, si elles se poursuivent au rythme actuel (Clout, 1998). Par ailleurs, les introductions d'espèces constituent, à l'échelle mondiale, l'une des premières causes de disparition d'espèces (voir plus haut). Quoi qu'il en soit, le paradigme de la biodiversité, ce n'est pas le zoo de Vincennes ni un jardin botanique !

« APRÈS UNE PHASE DE PROLIFÉRATION INITIALE,
UNE ESPÈCE INTRODUITE DÉCLINE TOUJOURS »

C'est parfois le cas, mais c'est plutôt rare. Dans la plupart des cas, une espèce introduite ne cesse son expansion que quand elle a atteint la totalité des biotopes et de l'aire géographique accessibles (fig. 9). Quand un déclin se produit, il est souvent dû à l'extermination de sa proie par l'espèce introduite : par exemple le déclin du *Phylloxera* lorsqu'il a exterminé la vigne européenne, à la fin du XIX^e siècle. Par la suite, le vignoble a été reconstitué avec des vignes américaines, résistantes au *Phylloxera*. Le mythe du « déclin naturel » est dû au fait que, pendant les phases d'expansion et de persistance, les effectifs de l'espèce introduite fluctuent, souvent dans des proportions considérables (fig. 9). De telles fluctuations constituent un phénomène naturel, commun aux espèces indigènes et introduites. Un déclin passager (ovales, fig. 9) fait l'objet d'une publication scientifique annonçant « la fin de l'invasion ». Quand l'espèce reprend son expansion ou retrouve son abondance antérieure, l'auteur de la publication « oublie » généralement de faire une nouvelle publication pour dire qu'il s'était trompé. C'est humain.

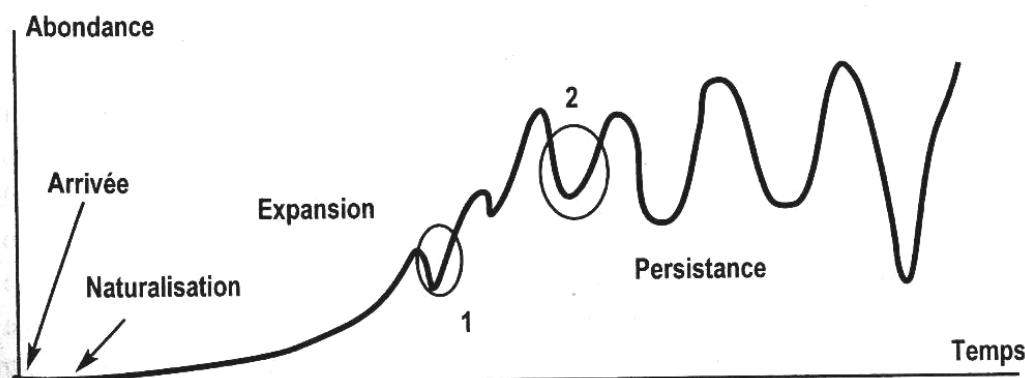


Fig. 9. Cinétique de l'expansion d'une espèce introduite : arrivée, naturalisation, phases d'expansion et de persistance. Au cours de ces deux dernières phases, l'abondance de l'espèce fluctue naturellement. Ces fluctuations naturelles (ovales) sont souvent interprétées comme un déclin définitif de l'espèce. D'après Boudouresque (1999a), modifié.

« ELLE FINIRA PAR S'INTÉGRER À L'ÉCOSYSTÈME »

C'est une évidence : l'espèce introduite s'intègre immédiatement à un écosystème, ou à un écosystème modifié, ou à un nouvel écosystème qu'elle crée. Si l'on introduisait le lion en Andalousie ou en Corse (il semble qu'il pourrait tout à fait y survivre ; du reste, il était présent dans quelques régions du sud-est de l'Europe dans l'Antiquité), il s'intégrerait à son nouvel écosystème et modifierait son régime alimentaire, remplaçant les antilopes par les chevreuils et les sangliers, éventuellement par quelques promeneurs.

« QUAND ELLE AURA ACHEVÉ SA PHASE D'EXPANSION, UN NOUVEL ÉQUILIBRE S'ÉTABLIRA »

Certes ! Dans une situation plus ou moins stable, il s'établit toujours un « équilibre » (avec toutes les restrictions qu'un écologiste se doit d'apporter à la notion d'équilibre). Il existe un équilibre au fond d'un bassin portuaire, dans la zone de rejet d'un émissaire urbain, dans la décharge d'ordures de la ville de Marseille (à Entressen, plaine de la Crau), et même dans les zones dites de « non-droit » de certaines banlieues dites « difficiles ». Le fait de savoir si un nouvel équilibre s'établira n'est donc pas la bonne question. La bonne question est : voulons-nous de ce nouvel équilibre ?

« LE RÉCHAUFFEMENT DE LA MÉDITERRANÉE EXPLIQUE L'ARRIVÉE DES ESPÈCES INTRODUITES »

Le réchauffement actuel des eaux méditerranéennes est estimé à quelques dixièmes de degré, moins d'un degré dans tous les cas (Béthoux et Gentili, 1996 ; Béthoux et al., 1998). Dans le nord de l'Adriatique et de la Méditerranée occidentale, dont la température hivernale des eaux de surface se situe entre 9 et 13 °C, on est donc encore très loin d'une situation tropicale (on dit d'une mer qu'elle est « tropicale » quand sa température hivernale ne descend pas en dessous de 20 °C). Le réchauffement actuel de la Méditerranée, pour préoccupant qu'il soit, n'explique donc absolument pas le succès des espèces introduites. Tout au plus permet-il à des espèces indigènes, déjà présentes, d'étendre un peu vers le nord leur aire de répartition ; c'est le cas actuellement, entre autres exemples, de la girelle-paon *Thalassoma pavo* (poisson), du barracuda *Sphyraena sphyraena* (poisson) et de la Chlorobionte *Caulerpa prolifera* (Bianchi et Morri, 1993 ; Francour et al., 1994). Du reste, en Méditerranée occidentale, la majorité des espèces introduites ne proviennent pas de mers tropicales mais de régions dont le climat des eaux, tempéré, est comparable à celui de la Méditerranée (Japon, sud

de l'Australie, Amérique du Nord, etc.). Les journalistes qui parlent de « tropicalisation » de la Méditerranée sont donc coupables de sensationnalisme : le terme adéquat serait la « méridionalisation » du nord de la Méditerranée.

IL Y A ESPÈCES INTRODUITES ET ESPÈCES INTRODUITES

Lorsqu'une espèce a été introduite depuis très longtemps, elle n'est plus perçue par le grand public comme exotique. C'est le cas du cafard *Periplaneta americana*, du rat noir *Rattus rattus*, et du rat surmulot *Rattus norvegicus*. En Corse, toutefois, l'introduction de ce dernier ne semble dater que de 1910 ou 1911 (Cheylan, 1987).

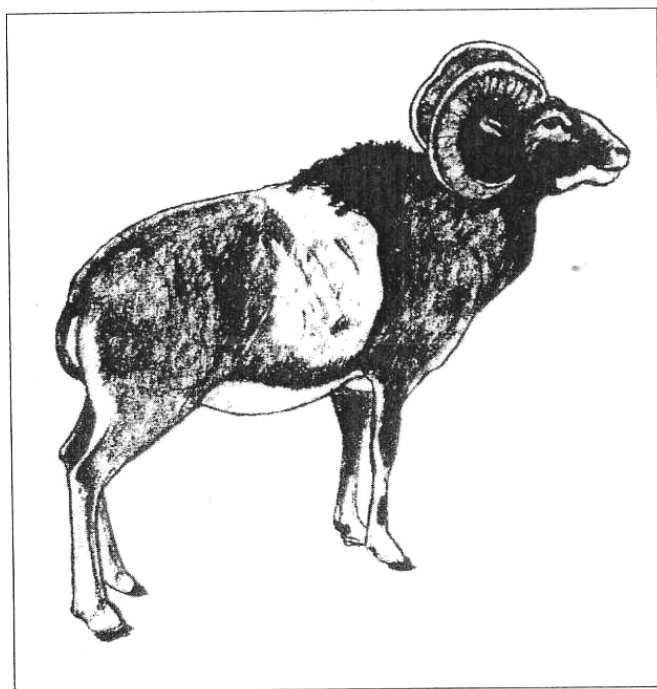


Fig. 10. Le mouflon *Ovis ammon* a une grande valeur patrimoniale en Corse. Pourtant, il semble que ce soit une espèce introduite. Il descendrait de moutons apportés par l'homme au Néolithique, puis retournés à l'état sauvage. D'après Demeautis (1987).

Certaines de ces introductions anciennes sont même considérées comme ayant une valeur patrimoniale. C'est le cas du coquelicot *Papaver rhoeas* et du bleuet *Centaurea cyanus*, transportés d'Asie en Europe par les premiers agriculteurs, au Néolithique. C'est également le cas, en Corse, du mouflon *Ovis ammon* (fig. 10) (Demeautis, 1987).

CONCLUSION

Les introductions d'espèces constituent l'un des problèmes écologiques les plus préoccupants de ce début du XXI^e siècle. En effet, elles sont irréversibles à l'échelle humaine et, contrairement à

d'autres impacts de l'homme, le phénomène est encore actuellement en phase d'accélération.

Par ailleurs, outre un impact écologique considérable, les introductions d'espèces peuvent être extrêmement coûteuses d'un point de vue économique. Ce dernier point est largement ignoré des gestionnaires, des hommes politiques et des journalistes, qui ont tendance à privilégier des impacts à court terme, donc moins graves, mais plus spectaculaires.

L'éradication d'une espèce introduite est généralement impossible. Seule la prévention, et donc la législation, peut empêcher les introductions. Or, en matière d'introduction d'espèces, les pays riverains de la Méditerranée font partie des pays les plus attardés au monde : ils sont dans une situation de vide juridique à peu près complet. Ce n'est donc pas un hasard si la Méditerranée est l'une des régions du monde les plus affectées par ce phénomène.

Aucune espèce introduite en milieu marin ne semble avoir eu les côtes de Corse comme point d'arrivée. Mais, une fois introduite en Méditerranée, une espèce introduite ne respecte pas les frontières géographiques ou politiques. De nombreuses espèces introduites sont donc maintenant installées dans les eaux corses. Certaines d'entre elles y ont un comportement invasif, comme la Rhodobionte *Womersleyella setacea* (fig. 2), y compris dans les limites de la Réserve naturelle de Scandola.

Si rien n'est fait, la fin du XXI^e siècle pourrait être marquée non seulement par un réchauffement climatique significatif, mais aussi par une homogénéisation générale, à une latitude donnée, des espèces, des peuplements et des paysages, tout autour de la planète (Clout, 1998), avec des conséquences écologiques et économiques considérables.

RÉFÉRENCES

- AIROLDI, L., RINDI, F., CINELLI, F., 1995. Structure, seasonal dynamics and reproductive phenology of a filamentous turf assemblage on a sediment influenced, rocky subtidal shore. *Botanica marina*, 38 : 227-237.
- BAUCHOT M.L., 1987. Poissons osseux. *Fiches FAO d'identification des espèces pour les besoins de la pêche : Méditerranée et mer Noire, zone de pêche 37, Révision 1, volume II*.
- FISCHER W., SCHNEIDER M., BAUCHOT M.L. éd., FAO publ., Ital. : 845-885.
- BELLAN-SANTINI D., ARNAUD P.M., BELLAN G., VERLAQUE M., 1996. The influence of the introduced tropical alga *Caulerpa taxifolia*, on the biodiversity of the Mediterranean marine biota. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 76 : 235-237.
- BETHOUX J.-P., GENTILI B., 1996. The Mediterranean Sea, coastal and deep-sea signatures of climatic and environmental changes. *J. mar. Syst.*, 5 : 383-394.
- BETHOUX J.-P., GENTILI B., TAILLIEZ D., 1998. Warming and freshwater budget change in the Mediterranean since the 1940s, their possible relation to the greenhouse effect. *Geophysical Res. Letters*, 25 (7) : 1023-1026.
- BIANCHI C.N., MORRI C., 1993. Range extensions of warm-water species in the northern Mediterranean : evidence for climatic fluctuations? *Porcupine Newsletter*, 5 (7) : 156-159.
- BOUDOURESQUE C.F., 1996. Impact de l'homme et conservation du milieu marin en Méditerranée. GIS Posidonie publ. (ISBN 2-905540-21-4), Fr. : 1-243.
- BOUDOURESQUE C.F., 1999a. Introduced species in the Mediterranean : routes, kinetics and consequences. *Proceedings of the workshop on invasive Caulerpa in the Mediterranean*. Heraklion, Crete, Greece, 18-20 March 1998. UNEP publ., Athens, Greece : 51-72.
- BOUDOURESQUE C.F., 1999b. The Red Sea – Mediterranean link : unwanted effects of canals. *Invasive species and biodiversity management*, SANDLUND O.T., SCHEI P.J., VIKEN A. éd., Kluwer Academic publ. : 213-228.
- BOUDOURESQUE C.F., 2002. The spread of a non native species, *Caulerpa taxifolia*. Impact on the Mediterranean biodiversity and possible economic consequences. *Tourism, Biodiversity and Information*, Di Catri F., Balaji V. éd., Backhuis publ., Leiden : 75-87.
- BOUDOURESQUE C.F., MEINESZ A., RIBERA M.A., BALLESTEROS E., 1995. Spread of the green alga *Caulerpa taxifolia* (Caulerpales, Chlorophyta) in the Mediterranean : possible consequences of a major ecological event. *Scientia marina*, 59 (suppl. 1) : 21-29.
- BOUDOURESQUE C.F., VERLAQUE M., 2002. Biological pollution in the Mediterranean Sea : invasive versus introduced macrophytes. *Mar. Poll. Bull.*, 44 : 32-38.
- BRIGHT C., 1998. Life out of bonds. Bioinvasion in a borderless world. Norton W.W. & Company publ., New York, London : 1-288.
- CARLTON J.T., GELLER J.-B., 1993. Ecological roulette : the global transport of nonindigenous marine organisms. *Science*, 261 : 78-82.

- CHAPUIS J.-L., BARNAUD G., BIORET F., LEBOUVIER M., PASCAL M., 1995. L'éradication des espèces introduites, un préalable à la restauration des milieux insulaires. Cas des îles françaises. *Nature, Science, Sociétés*, Fr., num. h.s. : 51-65.
- CHEYLAN G., 1987. Le surmulot. *Les mammifères en Corses. Espèces éteintes et actuelles*. J.-F. NOBLET éd., Parc naturel régional de Corse publ., Ajaccio : 113-114.
- CLOUT M., 1998. And now, the Homogocene. *World Conservation*, Suisse, 97 (4)-98 (1) : 3.
- COTTALORDA J.-M., ROBERT P., CHARBONNEL E., DIMEET J., MENAGER V., TILLMAN M., VAUGELAS J. de, VOLTO E., 1996. Eradication de la colonie de *Caulerpa taxifolia* découverte en 1994 dans les eaux du parc National de Port-Cros (Var, France). *Second international workshop on Caulerpa taxifolia*, RIBERA M.A., BALLESTEROS E., BOUDOURESQUE C.F., GOMEZ A., GRAVEZ V. éd., Univ. Barcelona publ., Esp. : 149-155.
- DEMEAUTIS G., 1987. Le mouflon. *Les mammifères en Corse. Espèces éteintes et actuelles*. J.-F. NOBLET éd., Parc naturel régional de Corse publ., Ajaccio : 138-147.
- FRANCOUR P., BOUDOURESQUE C.F., HARMELIN J.-G., HARMELIN-VIVIEN M.L., QUIGNARD J.-P., 1994. Are the Mediterranean waters becoming warmer? Information from biological indicators. *Mar. Pollut. Bull.*, 28 (9) : 523-526.
- GALIL B.S., 2000. A sea under siege – alien species in the Mediterranean. *Biological Invasions*, 2 : 177-186.
- GRAVEZ V., BERNARD G., BOUDOURESQUE C.F., MEINESZ A., COTTALORDA J.-M., VAUGELAS J. de, 2000. *Caulerpa taxifolia* : éléments de synthèse. Programme Life DGXI (Communauté européenne), DIREN PACA (Ministère de l'Environnement), GIS Posidonie publ. (ISBN 2-905540-25-7) : 1-32.
- GRAVEZ V., BOUDOURESQUE C.F., MEINESZ A., VERLAQUE M., COTTALORDA J.-M., GUITTON L., BERNARD G., ESCOFFIER B., BONHOMME P., 2001. *Caulerpa taxifolia* : l'expansion d'une algue tropicale en Méditerranée. Conséquences pour l'environnement et les activités humaines. Conseil régional Provence-Alpes-Côte d'Azur et GIS Posidonie publ. : 1-25.
- GRAY P., 1995. L'Irlande au temps de la grande famine. Découvertes Gallimard n° 265, Gallimard publ., Fr. : 1-160.
- HARMELIN-VIVIEN M., FRANCOUR P., HARMELIN J.-G., 1999. Impact of *Caulerpa taxifolia* on Mediterranean fish assemblages : a six year study. *Proceedings of the workshop on invasive Caulerpa in the Mediterranean*. Heraklion, Crete, Greece, 18-20 March 1998. UNEP publ., Athènes, Grèce : 127-138.
- HOLTHUIS L.B., 1987. Crevettes. *Fiches FAO d'identification des espèces pour les besoins de la pêche : Méditerranée et mer Noire, zone de pêche 37, Révision 1, volume I*. FISCHER W., SCHNEIDER M., BAUCHOT M.L. éd., FAO publ., Ital. : 189-292.
- KOMATSU T., MEINESZ., BUCKLES D., 1997. Temperature and light responses of alga *Caulerpa taxifolia* introduced into the Mediterranean Sea. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 146 : 145-153.
- McNEELY J.A., 1996. Costs and benefits of alien species. *Proceedings of the Norway/UN Conference on alien species*, SANDLUND O.T., SCHEI P.J., VIKEN A. éd., NINA publ., Norvège : 176-181.

- MEINESZ A., 1999. Killer algae. The true tale of a biological invasion. The University of Chicago Press, Chicago and London : i-xvi + 1-360 + 4 pl.
- MEINESZ A., BOUDOURESQUE C.F., 1996. Sur l'origine de *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée. *C. R. Acad. Sci. Paris, Life Sci.*, 319 : 603-613.
- MEINESZ A., COTTALORDA J.-M., CHIAVERINI D., CASSAR N., VAUGELAS J. de, 1998. Suivi de l'expansion de l'algue tropicale *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée : situation au 31 décembre 1997. LEML (UNSA) et GIS Posidonie publ., Fr. : 1-238.
- MEINESZ A., HESSE B., 1991. Introduction et invasion de l'algue tropicale *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée nord-occidentale. *Oceanologica Acta*, 14 (4) : 415-426.
- OKAMURA K., 1925. Icones of Japanese algae. Vol. V. Kazamashobo publ., Tokyo : 85-98 + pl. 221-225.
- POIZAT C., BOUDOURESQUE C.F., 1996. Méiofaune du sédiment dans des peuplements à *Caulerpa taxifolia* du Cap Martin (Alpes-Maritimes, France). *Second international workshop on Caulerpa taxifolia*, RIBERA M.A., BALLESTEROS E., BOUDOURESQUE C.F., GOMEZ A., GRAVEZ V. éd., Univ. Barcelona publ., Esp. : 375-386.
- POR F.D., 1978. Lessepsian migrations. The influx of Red Sea biota into the Mediterranean by way of the Suez canal. Springer publ., Berlin : i-viii + 1-228.
- POR F.D., 1990. Lessepsian migrations. An appraisal and new data. *Bull. Inst. océanogr.*, Monaco, 7 (numéro spécial) : 1-10.
- RAAYMAKERS S., 2002. IMO ballast water update. *Aliens*, 15 : 6-11.
- RIBERA M.A., BOUDOURESQUE C.F., 1995. Introduced marine plants, with special reference to macroalgae : mechanisms and impact. *Progress in phycological Research*, ROUND F.E., CHAPMAN D.J. éd., Biopress Ltd publ., UK, 11 : 187-268.
- RIERA F., POU S., GRAU A.M., DELGADO O., WEITZMANN B., BALLESTEROS E., 1994. Eradication of a population of the tropical green algae *Caulerpa taxifolia* in Cala d'or (Mallorca, Western Mediterranean) : methods and results. *First international workshop on Caulerpa taxifolia*, BOUDOURESQUE C.F., MEINESZ A., GRAVEZ V. éd., GIS Posidonie publ., Fr. : 327-331.
- ROBERT P., GRAVEZ V., 1998. Contrôle de l'algue *Caulerpa taxifolia* dans le Parc National de Port-Cros (Var, France). *Third international workshop on Caulerpa taxifolia*, BOUDOURESQUE C.F., GRAVEZ V., MEINESZ A., PALLUY F. éd., GIS Posidonie publ., Fr. : 79-87.
- VERLAQUE M., 1994. Inventaire des plantes introduites en Méditerranée : origine et répercussions sur l'environnement et les activités humaines. *Oceanologica Acta*, 17 (1) : 1-23.
- VERLAQUE M., 2001. Checklist of the macroalgae of Thau Lagoon (Hérault, France), a hot spot of marine species introduction in Europe. *Oceanologica Acta*, 24 (1) : 29-49.
- VERLAQUE M., BOUDOURESQUE C.F., MEINESZ A., GRAVEZ M., 2000. The *Caulerpa racemosa* complex (Caulerpales, Ulvophyceae) in the Mediterranean Sea. *Botanica Marina*, 43 : 49-68.

- VERLAQUE M., FRITAYRE P., 1994. Modifications des communautés algales méditerranéennes en présence de l'algue envahissante *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh. *Oceanologica Acta*, 17 (6): 659-672.
- WALLENTINUS I., 2002. Introduced marine algae and vascular plants in European aquatic environments. *Invasive aquatic species of Europe. Distribution, impacts and management*. LEPPA-KOSKI E., GOLLASCH S., OLENIN S. éd., Kluwer Academic publ., Dordrecht: 27-52.
- WILLIAMSON M., FITTER A., 1996. The varying success of invaders. *Ecology*, 77 (6): 1661-1666.