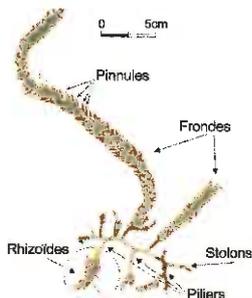




Caulerpa taxifolia



***Caulerpa taxifolia* : l'expansion d'une algue tropicale en Méditerranée**

Conséquences pour l'environnement et les
activités humaines

Février 2001



POURQUOI CE DOCUMENT ? —1

Caulerpa taxifolia :
algue tropicale —2

Une expansion rapide
en Méditerranée —4

Biologie et écologie
de *Caulerpa taxifolia* —7

Impact de *Caulerpa taxifolia*
sur l'environnement —10

Toxicité de *Caulerpa taxifolia* —14

Quel est le risque
pour l'homme ? —15

Caulerpa taxifolia
constitue-t-elle une gêne pour
certaines activités en mer ? —16

Caulerpa taxifolia va-t-elle
continuer son expansion ? —17

Que faire ? —18

Quelques conseils si vous
trouvez *Caulerpa taxifolia* —21

Existe-t-il un risque qu'une
nouvelle espèce introduite en
Méditerranée soit invasive ? —22

Glossaire —23

Pour en savoir plus... —24

POURQUOI CE DOCUMENT ?

Depuis une dizaine d'années, l'expansion en Méditerranée de l'algue d'origine tropicale *Caulerpa taxifolia* a connu un grand retentissement médiatique. Cette algue, qui n'occupait qu'un mètre carré en 1984, concernait en 2000 près de 6 000 ha de fonds littoraux. Dans ce document, la description du phénomène est l'occasion d'expliquer comment une espèce exotique introduite dans un nouvel environnement est susceptible de le perturber. L'introduction d'espèces animales ou végétales, qui résulte directement ou indirectement des activités de l'homme ("pollution biologique"), est considérée par les organismes internationaux comme l'un des problèmes écologiques majeurs du 21^{ème} siècle. On sait que les introductions d'espèces sont déjà responsables d'un tiers des extinctions d'espèces dans le monde !

Ce document a été réalisé dans le prolongement de deux importants programmes internationaux qui ont permis la publication de très nombreux travaux scientifiques sur *Caulerpa taxifolia*. Ainsi, 430 chercheurs, appartenant à 115 organismes, d'Espagne, France, Italie, Croatie, Tunisie et Turquie, ont regroupé leurs efforts, dans le cadre de programmes internationaux (Commission Européenne), nationaux et régionaux. Au total, une importante base de connaissances est aujourd'hui disponible sur les différents aspects du phénomène : biologie, écologie, physiologie, génétique, systématique, chimie, toxicologie, cinétique d'expansion, état cartographique, vecteurs de dissémination, modalités de la colonisation, aspects juridiques et techniques de lutte. Un total de près de 600 documents scientifiques, dont une centaine de publications dans de grandes revues internationales, font de *Caulerpa taxifolia* l'espèce marine introduite la mieux documentée au monde. Par ailleurs, sept séminaires internationaux ont permis la confrontation des résultats des différentes équipes de recherche.

Plus particulièrement élaboré pour les enseignants, l'objectif du présent document est de présenter *Caulerpa taxifolia*, une algue bien singulière, d'aider à comprendre les raisons du succès inattendu de son expansion et d'en tirer des enseignements pour le futur.



LES AUTEURS



Caulerpa taxifolia : algue tropicale

Caulerpa taxifolia est une algue verte originaire des mers tropicales. Observée pour la première fois en Méditerranée en 1984, cette espèce a non seulement réussi à survivre à un nouvel environnement (conditions différentes de celles des eaux tropicales), mais prolifère et se développe au point de susciter des inquiétudes sur les conséquences de son expansion.

Caulerpa taxifolia est une algue verte que l'on peut trouver dans les mers tropicales (cf. figure ci-contre). Elle a été observée pour la première fois en Méditerranée en 1984.

Le genre *Caulerpa* comporte près d'une centaine d'espèces et de variétés, répandues dans les mers tempérées et surtout les mers chaudes. En Méditerranée, une seule espèce indigène de *Caulerpa* est commune, avec une large répartition : *Caulerpa prolifera*.

Par ailleurs, depuis la fin du 19^{ème} siècle, de nombreuses algues sont arrivées de mer Rouge en Méditerranée grâce à la communication ouverte entre ces deux mers par le creusement du canal de Suez. Ces espèces sont dites "espèces Lessepsiennes", d'après le nom de Ferdinand de Lesseps qui a imaginé et dirigé le creusement de ce canal. Parmi elles, deux espèces sont peut-être des immigrants Lessepsiens : *Caulerpa scalpelliformis* (Turquie et côtes levantines) et *Caulerpa mexicana* (côtes levantines).

Une dernière espèce, *Caulerpa racemosa* (cf page 22), est généralement considérée comme un immigrant Lessepsien, mais pourrait être en réalité originaire d'autres régions du monde. Il faut noter que cette dernière espèce présente, depuis une dizaine d'années, une extension de son aire de répartition en Méditerranée : initialement signalée en Tunisie (à Sousse, 1926), elle a été découverte en Méditerranée orientale puis récemment le long des côtes méditerranéennes occidentales.



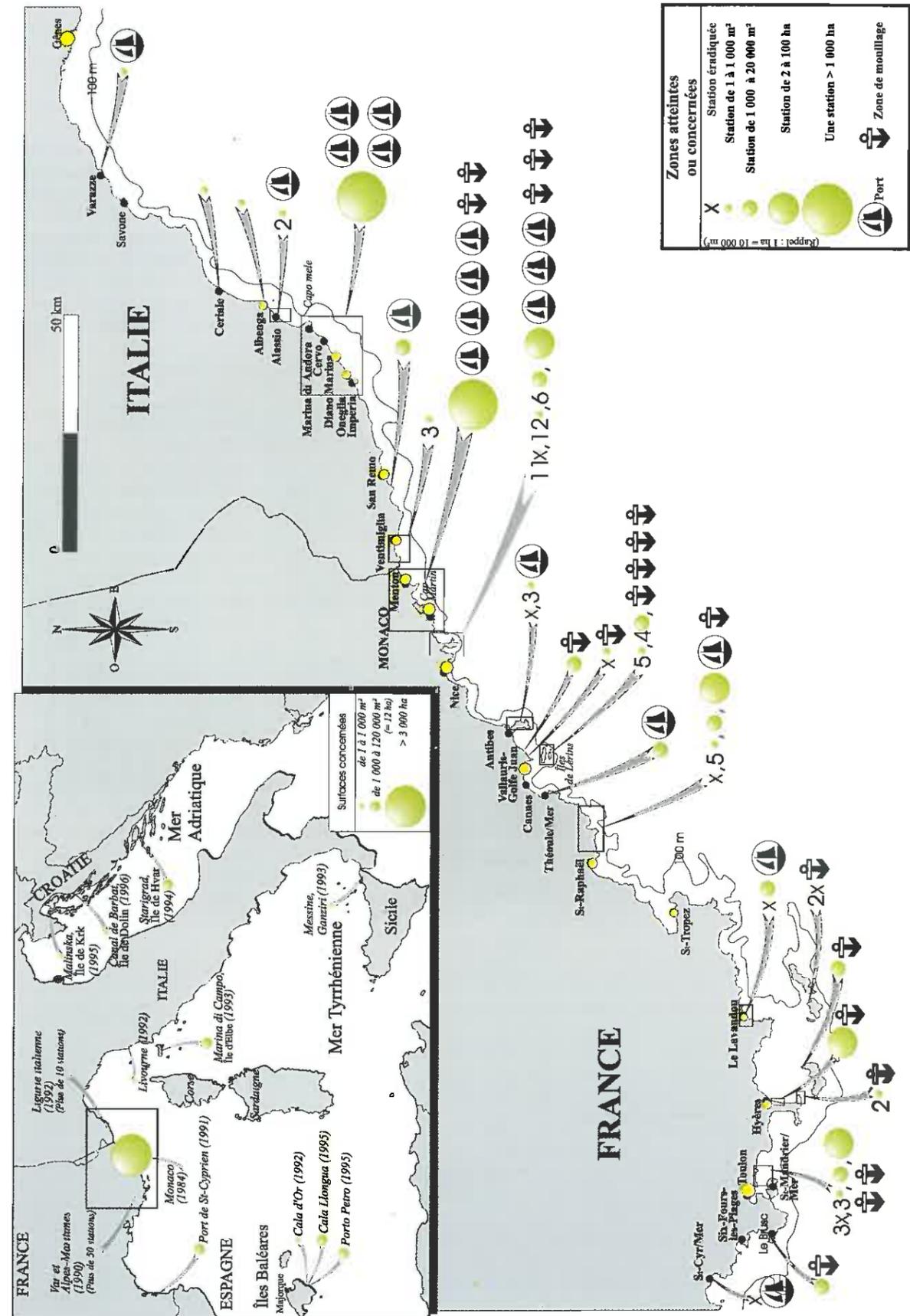
Ci-dessus un détail de l'algue *Caulerpa taxifolia*, bien reconnaissable à sa couleur verte et à la forme caractéristique de ses feuilles.



Répartition naturelle de *Caulerpa taxifolia* (♣). On remarque que les sites où elle était connue avant son apparition en Méditerranée (♣), étaient essentiellement localisés dans les mers chaudes (température toujours supérieure à 20°C) de la zone intertropicale, entre les latitudes 23°27' Nord et Sud.

Comment les organismes vivants sont-ils répertoriés ?

Les organismes vivants sont désignés par un nom double à forme latine : le genre (ici *Caulerpa*) et l'espèce (ici *taxifolia*, *racemosa* ou *scalpelliformis*, etc.). Un genre peut renfermer une à plusieurs centaines d'espèces. Les connaissances actuelles sur l'évolution, la génétique, la cytologie et la biochimie des organismes vivants ne permettent plus de distinguer un "règne végétal" d'un "règne animal". De même, les termes d'"algues" et de "champignons", proposés par les botanistes du 18^{ème} siècle, correspondent à des ensembles complètement hétérogènes ("polyphylétiques"). Par ailleurs, on sait aujourd'hui que des "algues" peuvent posséder une tige, des feuilles, et même un appareil conducteur, de telle sorte que la distinction classique entre végétaux "inférieurs" et "supérieurs" ne se superpose pas aux anciennes classifications. Pour rester en conformité avec le langage courant, nous avons choisi de laisser ici les *Caulerpa* dans les "algues vertes". Au total, on connaît aujourd'hui 1.5 millions d'espèces sur notre planète. En Méditerranée, on a recensé environ 12 000 espèces, dont 1 500 végétaux.



En encadré, situation générale de l'expansion de *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée occidentale et en Adriatique au début de l'année 1998. A ce jour, *C. taxifolia* n'a pas été signalée en Corse, ni en Sardaigne, ni en Espagne continentale. Pleine page : situation de l'expansion de *C. taxifolia* le long du littoral de la région Provence-Alpes-Côte d'Azur et de la Ligurie italienne au début de l'année 1998. On remarque que de nombreux sites d'implantation correspondent à des zones de mouillage ou à des ports. (D'après les cartographies de l'Observatoire sur l'expansion de *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée.)

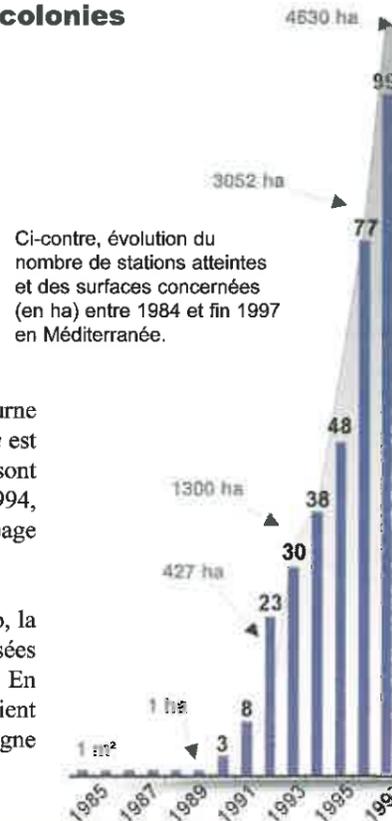
Une expansion rapide en Méditerranée

Depuis la découverte de sa présence en Méditerranée, l'expansion de *Caulerpa taxifolia* a été relativement rapide. Des mécanismes de dissémination, naturels ou favorisés par l'homme, lui permettent d'établir des colonies étendues en des points éloignés les uns des autres.

L'algue *Caulerpa taxifolia* a été observée pour la première fois en mer Méditerranée en 1984, à Monaco. En 1990, elle a été trouvée pour la première fois en France à Roquebrune-Cap Martin (5 km à l'Est de Monaco). Cette même année, elle a ensuite été découverte dans le Var, à Toulon.

Son expansion devient alors rapide. En 1991, elle est signalée dans plusieurs nouveaux sites des Alpes-Maritimes, du Var et des Pyrénées-Orientales, à la frontière espagnole. En 1992, alors que de nouvelles stations sont découvertes en France, elle est observée pour la première fois en Italie (Imperia en Ligurie et Livourne en Toscane), et en Espagne, aux Baléares (Majorque). En 1993, *Caulerpa taxifolia* est découverte en Sicile (Messine), à l'île d'Elbe (Toscane), et de nouvelles stations sont découvertes en Ligurie italienne et sur la Côte d'Azur française. En janvier 1994, l'algue est signalée pour la première fois en mer Adriatique, en Croatie (cf cartes page précédente). Enfin, en 2000, elle a été observée en Tunisie.

Actuellement, 6 pays sont concernés par ce phénomène (la Principauté de Monaco, la France, l'Espagne, l'Italie, la Croatie et la Tunisie). Plus de 100 stations sont recensées et il est par ailleurs possible que des colonies n'aient pas encore été découvertes. En 2000, 28 communes du littoral de la région Provence-Alpes-Côte d'Azur étaient concernées, totalisant 77 zones colonisées par *Caulerpa taxifolia*. A ce jour, l'Espagne continentale, la Corse et la Sardaigne ne semblent pas encore atteintes.



Ci-contre, évolution du nombre de stations atteintes et des surfaces concernées (en ha) entre 1984 et fin 1997 en Méditerranée.

Comment *Caulerpa taxifolia* est-elle arrivée en Méditerranée ?

L'origine de la présence de *Caulerpa taxifolia* - espèce originaire des tropiques - en Méditerranée a fait l'objet de différentes hypothèses débattues au sein de la communauté scientifique. Il apparaît que ce sont les activités d'aquariologie qui sont en cause.

Plusieurs hypothèses ont été avancées pour expliquer l'apparition soudaine de *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée : migration depuis la mer Rouge via le canal de Suez, transport par les eaux de ballast* ou sur les coques de navires. Mais c'est toutefois l'introduction à partir d'un aquarium qui est apparue tout de suite comme la plus probable. En effet, *C. taxifolia* a été utilisée pour la décoration des aquariums, en Allemagne depuis le début des années 1960, en France et à Monaco depuis le début des années 1980. Or, la première observation de *C. taxifolia* en Méditerranée a été faite en 1984 devant un aquarium public où elle était cultivée.

Ce sont finalement les travaux d'une équipe suisse sur la génétique de *Caulerpa taxifolia* qui ont permis de confirmer cette dernière hypothèse. En effet, le séquençage d'une partie du gène de l'ARN ribosomique a montré que la souche cultivée dans les aquariums et celle trouvée en Méditerranée étaient parfaitement identiques, et se différenciaient des souches de *C. taxifolia* des mers tropicales et, bien sûr, de celles des autres espèces de *Caulerpa* (*C. mexicana*, *C. racemosa*, *C. prolifera*, etc.).

Des questions restent posées et sont l'objet de recherches en cours : quelle est l'origine géographique initiale de la souche cultivée dans les aquariums ? (peut-être l'Australie). Comment s'explique sa résistance au froid ? Les risques de nouvelle introduction de cette espèce dans d'autres parties de la Méditerranée ou dans d'autres mers du globe, à partir d'un rejet d'aquarium, ont motivé l'interdiction d'utiliser cette espèce en aquariologie, par la loi, en France, en Espagne, en Australie et aux USA. Cette dernière mesure semble avoir été prise trop tard, puisque *C. taxifolia* vient d'être découverte en Californie.

* Les définitions des mots en gras sont regroupées dans un glossaire en fin de document (pages 23 et 24)

La surface concernée par *Caulerpa taxifolia* était de l'ordre de 1 m² en 1984. En 2000, la surface totale concernée en Méditerranée est estimée à près de 6 000 ha, dont 3 184 ha pour la région Provence-Alpes-Côte d'Azur et Monaco (cf encadré page 6). Seize années après sa première découverte en Méditerranée, 90% des colonies se trouvent toujours concentrées 200 km à l'Est et 200 km à l'Ouest de la zone de sa première observation, dans une région qui s'étend entre Toulon, en France, et Gênes, en Italie.

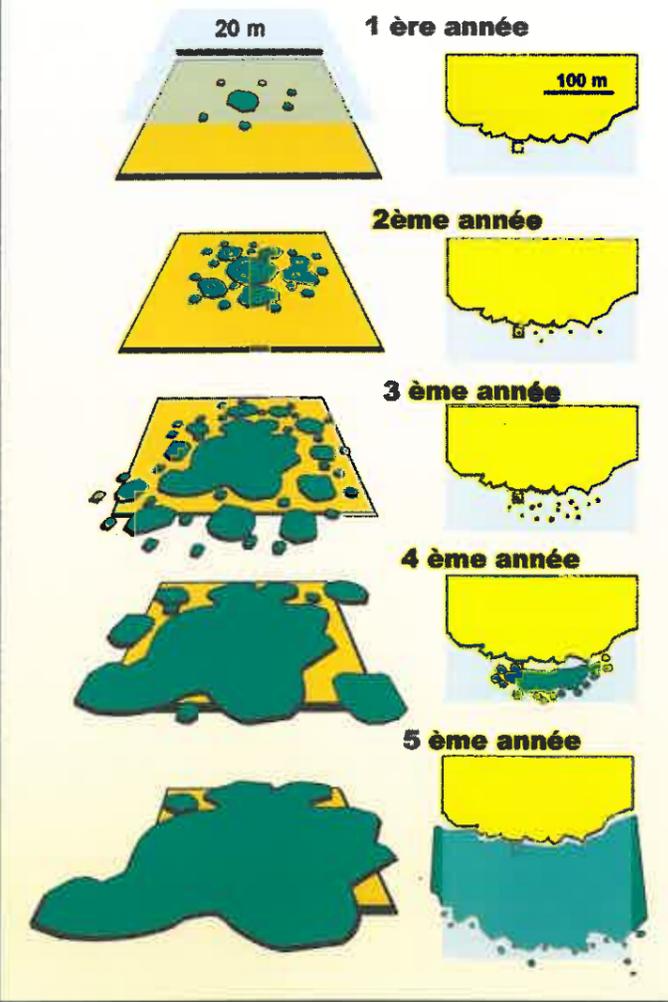
En France, dans les secteurs les plus anciennement colonisés (entre Villefranche-sur-Mer et Menton) l'algue a atteint son expansion maximale en profondeur et ne peut guère continuer à progresser. Sur tous les autres sites, les colonies de *C. taxifolia* présentent une vitesse de croissance importante et aucun ralentissement de sa progression n'est pour le moment perceptible. Les régressions naturelles observées sont très localisées et momentanées.

La dissémination sur de courtes distances se fait principalement par des boutures dispersées par l'hydrodynamisme. Le phénomène de bouturage est important puisqu'un petit fragment de cette algue suffit pour donner naissance à une nouvelle colonie ; la progression de cette nouvelle colonie devient alors très rapide (multiplication annuelle de la surface de 2 à 10 fois ; cf schéma ci-contre). Une seule colonie produit des centaines de boutures qui se dispersent sur plusieurs dizaines à plusieurs centaines de mètres autour de la colonie-mère.

Le schéma ci-contre présente la cinétique de l'expansion de *Caulerpa taxifolia* après son installation dans un site.

A gauche, est représentée une surface de 400 m² et à droite une portion de côte en cours de colonisation.

Cinétique de l'expansion d'une colonie de *Caulerpa taxifolia*



Qu'est-ce qu'une espèce introduite ?

Les mers ne sont généralement pas des milieux fermés ; elles communiquent naturellement entre elles (par exemple le détroit de Gibraltar entre la Méditerranée et l'océan l'Atlantique), ce qui permet le flux des organismes vivants. Quand de telles communications existent, les organismes capables de s'établir dans une mer l'ont déjà fait depuis des milliers ou des millions d'années. Des communications ont également été creusées par l'homme - c'est le cas du canal de Suez, entre la mer Rouge et la Méditerranée - et permettent l'établissement d'un flux d'organismes. D'autres activités humaines permettent le transport d'organismes vivants entre les différentes mers du monde, par exemple la navigation : végétaux et animaux fixés sur les coques des navires, ou larves transportées dans l'eau de ballast, espèces exotiques s'échappant des fermes aquacoles, espèces accompagnatrices des espèces aquacoles. La plupart des individus ainsi transportés ne survivent pas dans la région d'accueil : on considère que moins de 1% d'entre eux parviennent à y établir des populations viables dans la région d'accueil. Toutefois, la multiplication des opportunités d'arrivée fait que des espèces exotiques, qui n'ont pas réussi à s'établir après n tentatives, y parviennent lors d'une tentative n+1. Le terme d'espèce introduite s'applique à ces espèces qui ont réussi, grâce à l'homme (directement ou indirectement), à s'implanter dans une région dont elles ne sont pas originaires, et qui peuvent s'y maintenir sans l'aide de l'homme. Il est à noter ici que la plupart des espèces cultivées ou élevées ne répondent pas à la définition d'une espèce introduite, puisqu'elles dépendent de l'homme pour leur maintien.

L'extension se poursuit ainsi de proche en proche. Au bout d'une dizaine d'années, l'aire de dispersion atteint la profondeur de 40 à 50 m (parfois plus ; cf page 8). La colonisation ne peut alors se faire que latéralement, de part et d'autre de la zone atteinte, le côté situé sous le courant dominant progressant plus vite.

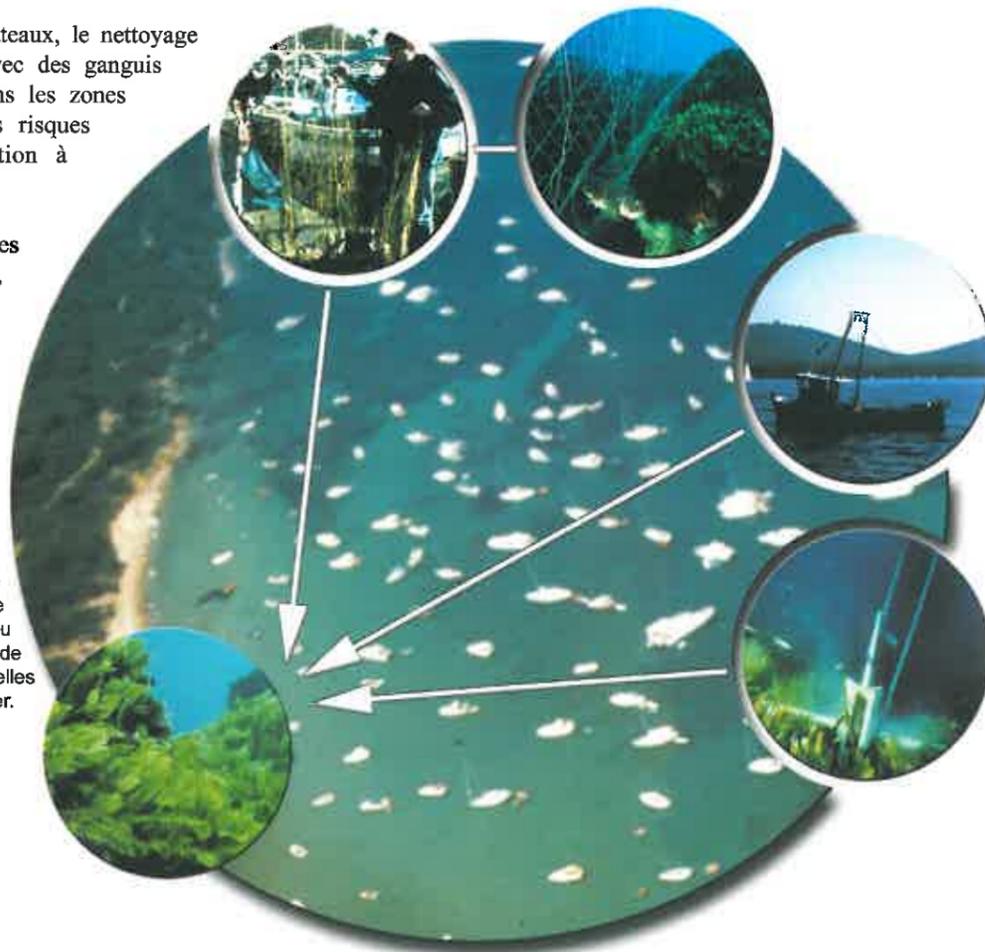
Ce schéma de l'expansion de *Caulerpa taxifolia* par dissémination de boutures à proximité des taches existantes n'explique toutefois pas sa présence dans tous les sites et notamment dans ceux qui sont éloignés des secteurs où *C. taxifolia* est installée depuis plusieurs années (Monaco, Alpes-Maritimes, Ligurie italienne).

On remarque que ces sites éloignés, maintenant colonisés, sont des zones de mouillage de bateaux de plaisance, des ports de plaisance, des zones de pêche ou des ports de pêche. Les fragments accrochés aux ancrs et aux chaînes des bateaux, aux engins de pêche, voire au matériel de plongée, peuvent survivre 10 jours dans un endroit humide à l'abri du soleil (par exemple : puits d'ancre, filets de pêche, sac de plongée) et régénérer une nouvelle colonie une fois rejetés en mer.

Ainsi, le mouillage des bateaux, le nettoyage des filets, le chalutage avec des ganguis (petits chaluts côtiers) dans les zones colonisées constituent des risques importants de dissémination à longue distance.

En raison de l'importance des liaisons maritimes (plaisance, commerce ou pêche), la dissémination rapide à travers l'ensemble de la Méditerranée est donc possible et rend nécessaire des mesures de précaution pour l'éviter ou la ralentir.

Les fragments de l'algue transportés par les activités de l'homme, telles que la pêche ou la plaisance, sont susceptibles de régénérer et de former de nouvelles colonies s'ils sont rejetés en mer.



Comment interpréter les estimations de surface occupée par *Caulerpa taxifolia* ?

En raison des contraintes liées au milieu lui-même, la mesure précise de la surface d'un peuplement marin est difficile. Tout particulièrement dans le cas de *Caulerpa taxifolia*, son imprécision croît rapidement avec la taille et l'ancienneté des colonies. Une terminologie précise a été adoptée pour tenir compte de cette imprécision. La "surface couverte" est la surface d'une colonie englobant les petites taches périphériques : elle n'est estimée que pour des colonies de moins de 1 000 m². La "surface atteinte" est la surface enveloppant un ensemble de colonies. Elle n'est évaluée que pour des surfaces de moins de 10 ha. Au delà, on estime une "surface concernée", qui est la surface enveloppe de l'ensemble des colonies d'une station. Il est donc important de souligner que cette surface concernée ne correspond pas à une occupation à 100 % du substrat par *C. taxifolia* et que la surface effectivement couverte peut être nettement inférieure.

Biologie et écologie de *Caulerpa taxifolia*

La souche de *Caulerpa taxifolia* qui colonise la Méditerranée présente des adaptations qui la rendent très compétitive. Elle est susceptible d'y coloniser de très nombreux types de fonds. Bien avant qu'elle n'apparaisse dans cette mer, les biologistes s'étaient déjà penchés sur ces étranges organismes que sont les algues du genre *Caulerpa*.

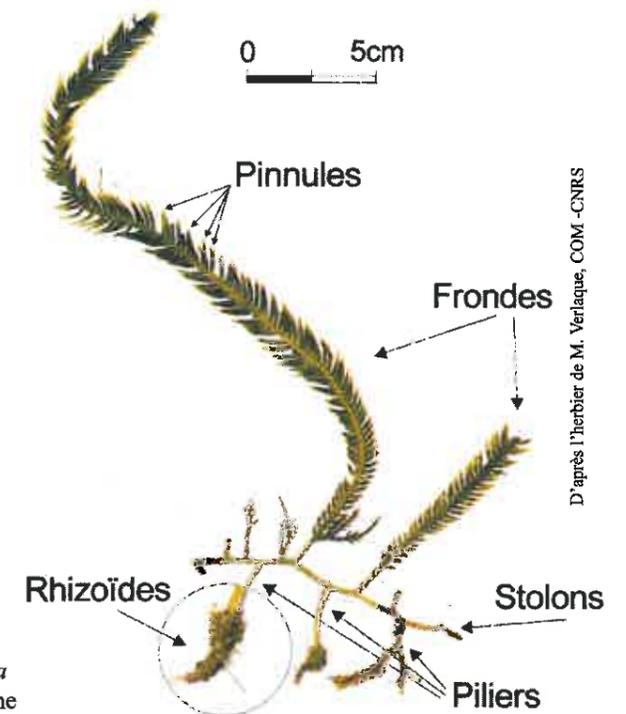
Caulerpa taxifolia est une algue verte qui, comme les autres *Caulerpa*, présente la particularité d'être coenocytique. C'est-à-dire que cette algue n'est pas composée de cellules différenciées ; sa membrane enferme une masse unique de cytoplasme dans laquelle baignent des millions de chloroplastes, de noyaux, etc. On peut distinguer (cf figure ci-contre) les stolons (= rhizomes) portant les frondes (= feuilles) et les piliers terminés par des rhizoïdes fixés au substrat et qui jouent le rôle de racines.

Lorsqu'une partie de l'algue est sectionnée, la cicatrisation est rapide, empêchant que l'individu ne se vide de son cytoplasme. La partie de l'algue séparée peut alors se développer indépendamment (bouture). Cette reproduction végétative semble le seul moyen de multiplication de l'algue en Méditerranée. En effet, la reproduction sexuée, qui fait intervenir la fusion de deux gamètes de sexe opposé et qui aboutit à la formation d'un œuf (= zygote) et au développement d'un nouvel individu différent de ses parents, ne semble pas aboutir en Méditerranée où seuls des gamètes mâles ont été observés.

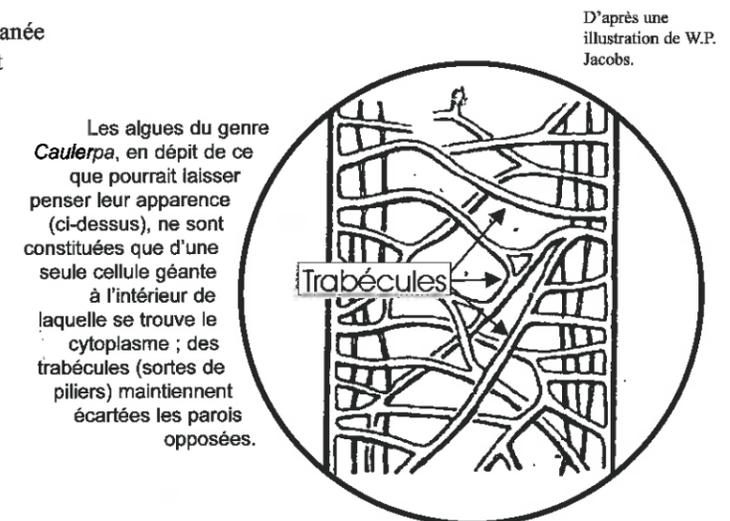
Au total, il semble que la totalité des colonies de *Caulerpa taxifolia* découvertes en Méditerranée et les souches de certains aquariums ne soient, génétiquement, qu'un seul et même individu fragmenté en de nombreux clones.

La souche de *Caulerpa taxifolia* qui colonise la Méditerranée présente des caractéristiques morphologiques et physiologiques inhabituelles par rapport aux souches tropicales. Par exemple, la longueur des feuilles peut dépasser 60 cm en Méditerranée, alors qu'elle n'est que de 2 à 25 cm dans les mers tropicales. En Méditerranée, les prairies de *Caulerpa taxifolia* peuvent présenter une densité exceptionnelle (jusqu'à 14 000 feuilles/m²), alors qu'elles sont généralement très clairsemées dans les mers tropicales.

La souche méditerranéenne de *Caulerpa taxifolia* présente une croissance et un développement saisonnier marqués (cf figures pages suivantes). L'algue ne disparaît toutefois pas totalement en période froide. Elle persiste alors sous la forme de rhizomes portant des feuilles courtes.



D'après l'herbier de M. Verlaque, COM-CNRS



Les algues du genre *Caulerpa*, en dépit de ce que pourrait laisser penser leur apparence (ci-dessus), ne sont constituées que d'une seule cellule géante à l'intérieur de laquelle se trouve le cytoplasme ; des trabécules (sortes de piliers) maintiennent écartées les parois opposées.

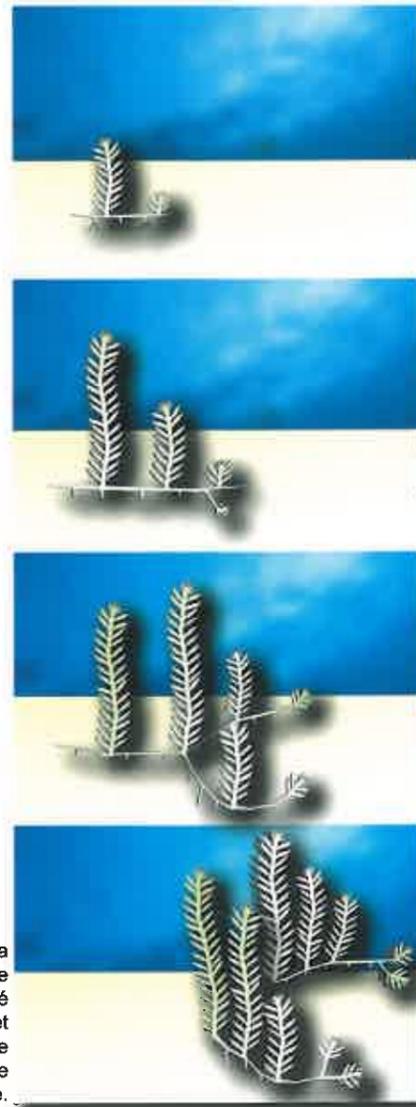
D'après une illustration de W.P. Jacobs.

D'une manière générale, la croissance et le développement augmentent en fonction de la température de l'eau. Les courbes de croissance en fonction de la température de l'eau montrent une adaptation de cette souche à un large spectre de température (cf figures ci-dessous). Les **températures létales** ont été mesurées en laboratoire : $< 7^{\circ}\text{C}$ et $> 30^{\circ}\text{C}$. La croissance des rhizomes commence en mai-juin (13.5°C à 16°C). Les meilleures conditions sont observées entre 20°C et 30°C et c'est donc en août-septembre que la croissance des rhizomes est la plus rapide (jusqu'à 1.5 cm par jour). Au total, sur une année, la croissance cumulée d'un seul rhizome peut atteindre près de 2 m. Ces rhizomes, qui portent de nombreuses feuilles, tissent ainsi un réseau qui peut être très dense : on a mesuré jusqu'à 350 mètres linéaires de rhizomes par mètre carré de fond.

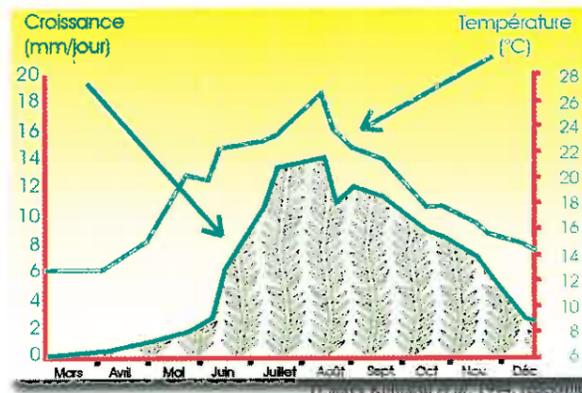
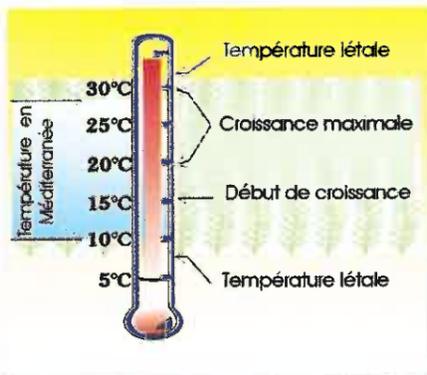
Contrairement à ce que l'on a pu espérer initialement, les températures compatibles avec le développement de *Caulerpa taxifolia* montrent qu'il est peu probable que cette algue disparaisse naturellement à la suite d'un hiver très rigoureux ou d'un réchauffement des eaux : en Méditerranée, en mer ouverte, la température des eaux littorales varie en effet entre $+10^{\circ}\text{C}$ et $+28^{\circ}\text{C}$.

Les études de laboratoire, comme les observations à partir d'un sous-marin, par l'IFREMER, montrent que la souche méditerranéenne de *Caulerpa taxifolia* est capable de vivre jusqu'à 100 m de profondeur dans les eaux les plus claires de la Méditerranée. Cette profondeur est trop importante pour une algue dont le développement est lié à la **photosynthèse** et donc à la quantité et à la qualité de la lumière qui atteint le fond.

Cette figure représente l'allongement et la ramification des rhizomes, et la formation de nouvelles feuilles vers leur extrémité antérieure. En arrière, les feuilles meurent et les rhizomes dégénèrent, de telle sorte que l'individu initial se fragmente. Aucune partie de l'algue ne persiste plus d'une année.

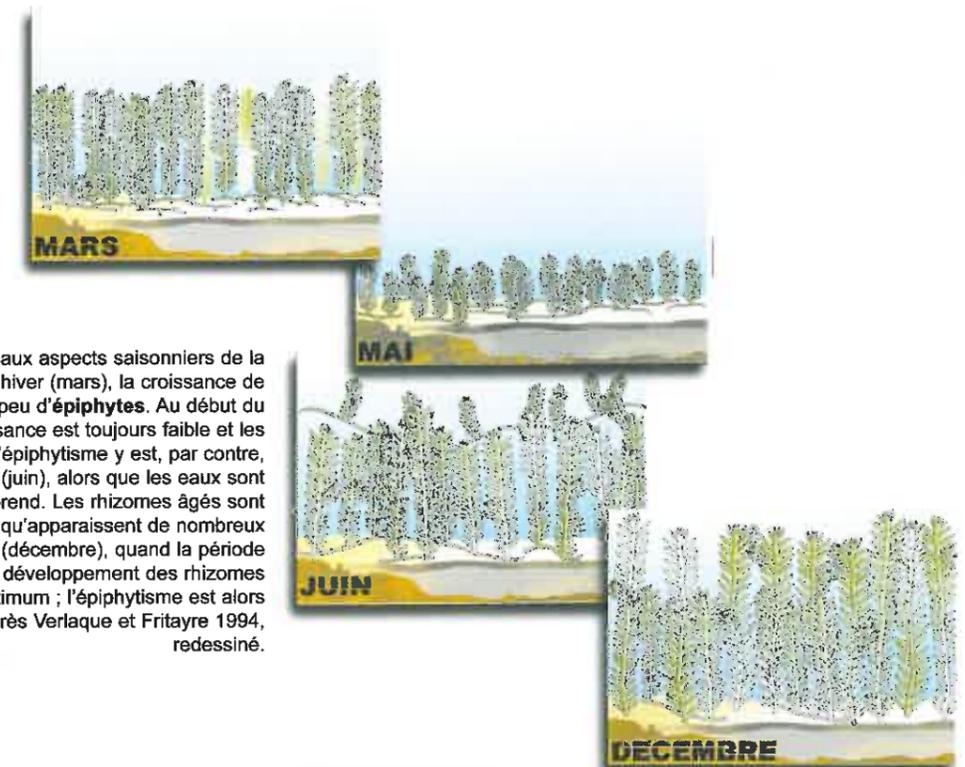


Les gammes de températures compatibles avec la survie et le développement de *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée ont été déterminées en laboratoire et *in situ*. Les températures létales (= qui causent la mort) pour l'algue (schéma de gauche) ne se rencontrent jamais en Méditerranée (à l'exception de lagunes et de ports peu profonds). Par ailleurs, on remarque (schéma de droite) le parallélisme entre la croissance de l'algue, mesurée ici par l'allongement journalier d'un rhizome, et la température de l'eau.



Ces observations impliquent que le développement de *Caulerpa taxifolia* pourrait ne pas dépendre uniquement de la photosynthèse. Il se pourrait en effet qu'elle ait la possibilité d'utiliser directement le carbone et l'azote organiques (**hétérotrophie**) et pas seulement le carbone et l'azote minéraux (comme la plupart des végétaux photosynthétiques, qui sont autotrophes). Cette nutrition alternative avantagerait l'espèce qui serait ainsi moins limitée par les barrières liées à l'éclaircissement que la plupart des végétaux **indigènes** avec lesquels elle est en compétition.

Ceci explique peut-être également la capacité de *Caulerpa taxifolia* à se développer dans des secteurs très pollués. Toutefois, les observations de terrain montrent l'absence de relation entre la répartition de *C. taxifolia* et les zones polluées : celle-ci se développe aussi bien dans des eaux très pures, relativement pauvres en sels nutritifs (par exemple, Parc national de Port-Cros), que dans des zones polluées (ports, sorties d'émissaires en mer).



Ce schéma présente les principaux aspects saisonniers de la prairie à *Caulerpa taxifolia*. En hiver (mars), la croissance de *C. taxifolia* est faible et il y a peu d'épiphytes. Au début du printemps (mai), la croissance est toujours faible et les rhizomes sont alors âgés. L'épiphytisme y est, par contre, maximum. A la fin du printemps (juin), alors que les eaux sont chaudes, la croissance reprend. Les rhizomes âgés sont encore épiphytés alors qu'apparaissent de nombreux rhizomes jeunes. En automne (décembre), quand la période de forte croissance prend fin, le développement des rhizomes et la taille des feuilles sont maximum ; l'épiphytisme est alors quasi-inexistant. D'après Verlaque et Fritayre 1994, redessiné.

Comment expliquer le succès de *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée ?

D'une façon générale, lorsqu'une espèce exotique est introduite dans une région, elle se trouve isolée de tous les ennemis naturels (maladies, parasites, prédateurs, compétiteurs) qui, dans sa région d'origine, en limitent l'expansion.

La Méditerranée est une mer relativement pauvre en herbivores, contrairement aux mers tropicales. Dans ces dernières, les végétaux y ont donc développé de puissantes défenses chimiques, et c'est le cas de *Caulerpa taxifolia* (voir plus loin). Les herbivores qui ont coévolué avec ces végétaux tropicaux ont, de leur côté, développé une résistance à ces substances toxiques. En Méditerranée, *C. taxifolia* est donc fortement évitée par les herbivores indigènes, incapables de contourner ses défenses chimiques ; tout au contraire, en concentrant leur broutage sur les végétaux indigènes, ils favorisent indirectement sa progression.

Trois espèces d'Ascoglosses (limaces de mer) de Méditerranée sont spécialisées dans la consommation de l'espèce de *Caulerpa* indigène, *C. prolifera* (voir page 20). Elles se sont révélées capables de consommer également *C. taxifolia* et sont régulièrement observées dans les prairies qu'elle constitue, mais elles ne semblent pas y être assez abondantes pour être susceptibles d'en contrôler le développement.

Le succès compétitif de *Caulerpa taxifolia* vis-à-vis des espèces indigènes est donc sans doute dû à sa taille, à la densité des peuplements qu'elle constitue, à sa vitesse de croissance, aux changements physico-chimiques et biotiques qu'elle induit ainsi qu'aux **métabolites** toxiques qu'elle synthétise. D'autres explications possibles du succès de *C. taxifolia* (décalage de son cycle saisonnier, hétérotrophie) sont développées dans le texte.

Impact de *Caulerpa taxifolia* sur l'environnement

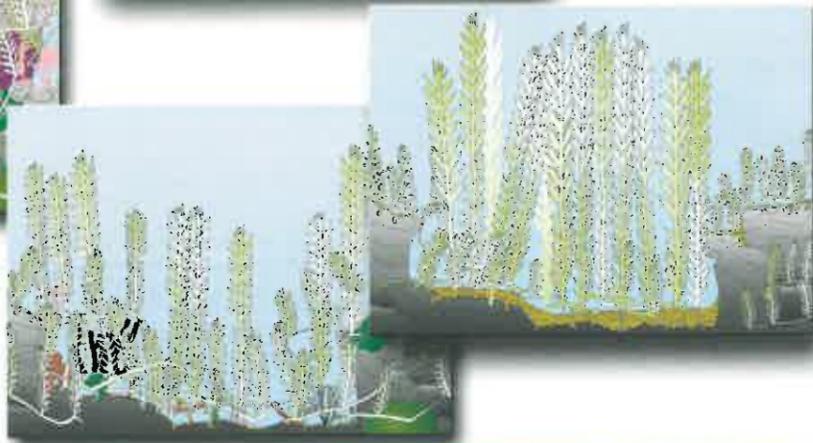
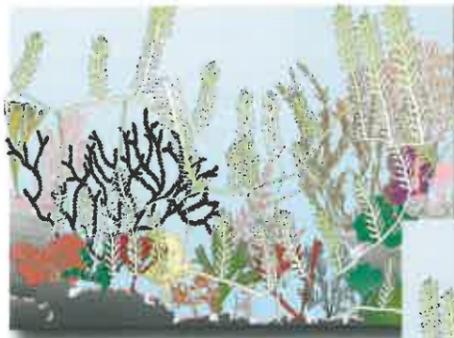
Les fonds marins ne sont pas monotones et homogènes. Au contraire, ils recèlent une mosaïque d'habitats, différents entre-eux, qui abritent une multitude d'espèces animales et végétales. Cette biodiversité est un patrimoine biologique sur lequel *Caulerpa taxifolia* peut avoir une influence.

Lorsque *Caulerpa taxifolia* s'implante sur des fonds dominés par des algues (généralement installées sur roche), ses axes rampants et ses rhizoïdes tissent rapidement une couverture compacte ; elle peut alors devenir dominante.

On observe un appauvrissement significatif du peuplement algal : la plupart des espèces de grande taille tendent à disparaître ; les espèces encroûtantes semblent résister plus longtemps. Le développement des algues indigènes est minimal lorsque la vitalité de *Caulerpa taxifolia* est maximale (été-automne) : ses axes rampants et ses feuilles font barrage à la lumière et piègent le sédiment, le substrat s'envase, et l'élimination des autres algues peut alors être drastique (en biomasse). Le taux d'appauvrissement d'un peuplement algal ainsi colonisé atteint 75% en nombre.



Ce schéma présente l'installation de *Caulerpa taxifolia* dans un peuplement algal sur roche. La première vignette représente le peuplement indigène initial, les suivantes, les différents stades de la colonisation. On observe la disparition des espèces de grande taille lors des premiers stades de colonisation et la résistance de certaines espèces encroûtantes. Le dernier stade voit l'envasement du substrat rocheux initial par le piégeage des particules fines dans le lacis des feuilles et des rhizomes. D'après Verlaque et Fritayre 1994, redessiné.



Qu'est-ce que la biodiversité ?

A l'occasion du Sommet de la Terre, à Rio de Janeiro, en juin 1992, le grand public a fait connaissance avec un mot nouveau : la **biodiversité**. Sous cette notion globale, on entend la diversité du monde vivant à tous les niveaux : diversité génétique, diversité des espèces, diversité des fonctions (herbivores, carnivores, etc.), ou encore diversité écologique (diversité des écosystèmes). Environ deux cent mille espèces marines sont aujourd'hui décrites, mais en réalité la plupart des espèces présentes sur notre planète, sur terre comme en mer, n'ont pas encore été découvertes. La Méditerranée, avec seulement 0,8% de la surface couverte par les océans dans le monde, héberge 5 à 8% des espèces marines recensées. C'est donc un pôle de biodiversité, c'est à dire une région particulièrement riche en espèces. Or, sous l'effet direct ou indirect des activités humaines, de nombreuses espèces disparaissent et cette tendance s'accroît. La conservation de la biodiversité est donc aujourd'hui une priorité environnementale planétaire.

d'espèces, si l'on considère uniquement les macro-algues (algues de plus de 1 cm de longueur) **indigènes**.

La roche devient peu à peu inaccessible aux autres organismes fixés. Une fois la prairie de *Caulerpa taxifolia* installée au détriment des autres algues, sa couverture (mais non sa biomasse) reste relativement stable toute l'année.

Plus d'une vingtaine de communautés et de faciès dominés par des algues peuvent ainsi être remplacés par une prairie monotone et pauci-spécifique (= pauvre en espèces) à *Caulerpa taxifolia*. Si l'on considère que l'étage **infralittoral**, qui s'étend généralement en Méditerranée nord-occidentale entre le voisinage du niveau moyen de la mer et 30-40 m de profondeur, héberge la majeure partie de la biodiversité algale, il apparaît que l'expansion de *C. taxifolia*, si elle se poursuivait, conduirait à la raréfaction drastique de nombreuses espèces. Il ne peut être exclu que certaines d'entre-elles, **endémiques** de la Méditerranée et cantonnées à l'étage infralittoral, soient menacées à long terme de disparition : c'est le cas en particulier de plusieurs espèces protégées du genre *Cystoseira*.

La petite faune d'**invertébrés** qui vit dans les peuplements algaux de Méditerranée est également fortement modifiée par l'installation de *Caulerpa taxifolia* (cf. graphiques ci-contre) et la disparition du peuplement algal original.

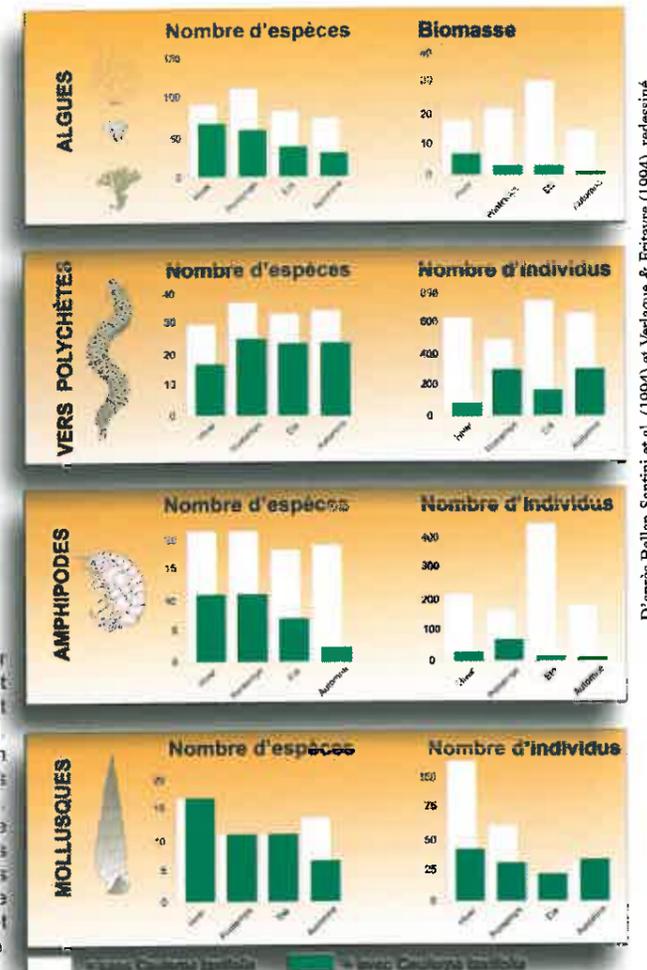
Les observations réalisées sur quelques groupes d'animaux (les Mollusques, les Crustacés Amphipodes et les Vers Polychètes) montrent que leurs populations sont en général plus ou moins fortement réduites, en nombre d'individus, dans les prairies à *Caulerpa taxifolia*, par rapport aux peuplements de référence (peuplements indigènes). Comme pour les algues, une réduction du nombre d'espèces s'observe chez les Polychètes et surtout chez les Amphipodes ; la diversité spécifique des Mollusques semble en revanche ne pas être affectée.

De même, on observe dans ces zones un déclin marqué des peuplements d'un autre invertébré, l'oursin comestible *Paracentrotus lividus* (cf. figure ci-dessus). Cette espèce disparaît totalement des prairies denses de *C. taxifolia*.

Les graphiques ci-contre illustrent l'impact de la colonisation par *Caulerpa taxifolia* sur la biodiversité de différents groupes de la flore et de la faune (invertébrés) sous-marines, dans des zones de référence et des zones colonisées par *C. taxifolia*, au cours d'un cycle annuel. Les résultats sont présentés en nombre d'espèces différentes et en nombre moyen d'individus (ou en biomasse), pour chaque groupe, dans des relevés de 400 cm².

On observe que la richesse en espèces différentes comme l'abondance (ou la biomasse pour les peuplements algaux) de ces espèces sont - à l'exception des mollusques -, beaucoup plus faibles dans les peuplements de *C. taxifolia* que dans les peuplements de référence (sans *C. taxifolia*). D'après Verlaque et Fritayre 1994 et Bellan-Santini 1995, redessiné.

Ci-dessus l'oursin comestible *Paracentrotus lividus* dans un peuplement de *Caulerpa taxifolia*. Les études ont montré que *C. taxifolia* n'était pas une ressource alimentaire favorable à son développement et que ses populations déclinaient dans les zones fortement colonisées.



Les oursins se rassemblent alors dans les zones non encore colonisées par *C. taxifolia* (peuplements algaux, îlots de Posidonies) et y déterminent alors un surpâturage susceptible de favoriser indirectement l'expansion de *C. taxifolia*.

Caulerpa taxifolia pénètre et pourrait colmater l'herbier à *Posidonia oceanica*, l'un des écosystèmes les plus importants de Méditerranée (cf encadré). L'installation de *Caulerpa taxifolia* est toutefois beaucoup moins rapide dans les prairies à *Posidonia oceanica* que dans les peuplements d'algues sur roche. La densité des faisceaux de feuilles de Posidonies est en effet importante (jusqu'à 800 faisceaux/m²) et les feuilles, longues au printemps, constituent un site peu favorable à l'implantation de *Caulerpa taxifolia*. Elle colonise alors principalement les zones les plus clairsemées de l'herbier de Posidonie et ne s'implante que sporadiquement au sein de l'herbier dense. En automne, toutefois, les feuilles de Posidonies sont plus courtes et les feuilles de *C. taxifolia* à leur maximum de développement. Les longues feuilles des colonies de *C. taxifolia* installées au sein de l'herbier, y compris de l'herbier dense, masquent alors la lumière, perturbant la croissance des jeunes feuilles de Posidonies. La compétition entre les deux végétaux (pour l'espace et la lumière) peut, au moins dans certains cas, tourner à l'avantage de *C. taxifolia*.

Lorsque s'établit une telle compétition, on observe une diminution de la largeur, de l'épaisseur, du nombre et de la longévité des feuilles de Posidonie. Des nécroses peuvent apparaître sur les feuilles de Posidonies ; au Cap-Martin, dans un site fortement colonisé par *Caulerpa taxifolia*, un accroissement de la mortalité des faisceaux de feuilles de Posidonie a été observé.



Contrairement aux peuplements d'algues indigènes de Méditerranée, la Posidonie présente une plus grande résistance à la colonisation par *Caulerpa taxifolia*. Lorsque l'herbier de Posidonie est dense, *C. taxifolia* pénètre difficilement le rideau de feuilles de la phanérogame (ci-dessous). A l'inverse, lorsque la Posidonie n'est présente que sous forme d'un herbier clairsemé ou de petits îlots (ci-contre), la colonisation par *C. taxifolia* est plus rapide. Quelle sera l'issue de la compétition entre *C. taxifolia* et l'herbier de Posidonie ? C'est l'une des questions importantes qui est posée aux biologistes marins.

Les herbiers de Posidonie

La Posidonie (*Posidonia oceanica*) est une phanérogame - c'est à dire une plante à fleur - marine. Elle constitue des herbiers qui produisent des quantités importantes d'oxygène et qui offrent abri, frayère et source importante de nourriture pour la faune ; la biodiversité y est particulièrement élevée. Cette espèce (qui n'existe qu'en Méditerranée : **endémique**) se rencontre depuis la surface jusqu'à 30-40 m de profondeur. Fragiles et vulnérables, les herbiers de Posidonie reculent à cause de la pollution, des aménagements portuaires, des endiguements et de l'action mécanique des ancrages ou des arts de pêche traînants. La vitesse de croissance des Posidonies est très lente et leur régression est irréversible à l'échelle humaine. Lorsque les herbiers reculent, c'est toute la faune qu'ils hébergent qui est menacée. Les actions de maîtrise de l'assainissement et des aménagements, menées en région Provence-Alpes-Côte d'Azur, ont permis de ralentir ce phénomène de régression et parfois même de l'inverser. D'autres phanérogames marines (Cymodocée, Zostère) jouent un rôle similaire à celui de la Posidonie. Toutes ces espèces sont protégées par la loi et il est interdit de les détruire ou de les arracher.

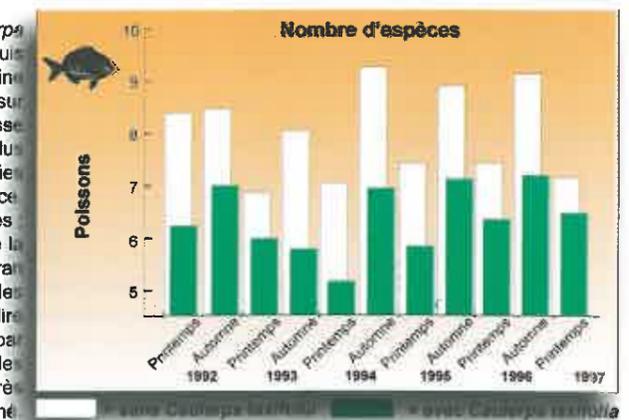
Les fonds sédimentaires sans végétation peuvent également être un milieu propice à la colonisation par *Caulerpa taxifolia*. Cette colonisation entraîne une modification profonde des caractéristiques physico-chimiques et biotiques de ces types de milieux : envasement, enrichissement en matière organique, établissement de conditions **anoxiques**, modification de la faune **endogée**. Les conséquences pour les équilibres littoraux (transferts sédimentaires, recyclage des sels nutritifs) et pour des espèces de poissons **démersaux** (dont certains ont une forte valeur commerciale) qui peuplent ces fonds restent encore relativement peu étudiées.

L'impact de *Caulerpa taxifolia* sur le coralligène semble également important, mais il n'a pas encore fait l'objet d'études précises. Le coralligène est un peuplement riche en couleurs, très esthétique, avec de grandes algues rouges concrétionnantes, des gorgones, une flore et une faune extrêmement variées. Localisé en profondeur, entre 20 et 45 m, il est très attractif pour les plongeurs sous-marins et présente donc un grand intérêt économique.

En ce qui concerne les poissons, l'impact diffère selon qu'il s'agit d'un substrat dur ou de l'herbier de Posidonie, d'une part, d'un fond meuble, d'autre part. Dans le premier cas, dans les zones les plus anciennement colonisées, la richesse spécifique, la densité et la biomasse du peuplement de poissons sont significativement plus faibles, en moyenne, que dans les zones de référence proches (cf graphiques). Toutefois, on observe que, pour certaines espèces, les prairies à *Caulerpa taxifolia* semblent constituer, à l'inverse, un milieu favorable, au moins pour une partie de leur cycle de développement. En revanche, sur substrat meuble où la diversité spécifique et l'abondance des poissons sont naturellement faibles, celles-ci peuvent augmenter. En fait, il y a uniformisation globale du peuplement de poissons, et donc diminution globale de la diversité à l'échelle régionale.



Pour évaluer l'impact de la colonisation des milieux par *Caulerpa taxifolia*, des suivis des peuplements de poissons sont réalisés depuis 1992 (plus de 1900 recensements visuels en plongée sous-marine ainsi que des pêches expérimentales). De manière générale, sur substrat dur et dans l'herbier de Posidonie, on observe une baisse significative (-31 à -36%) du nombre d'espèces, du nombre d'individus et surtout de la biomasse (-42 à -57%) des poissons dans les prairies de *Caulerpa taxifolia* par comparaison avec des milieux de référence. La situation n'est toutefois pas identique pour toutes les espèces : certaines voient leur population diminuer fortement lorsque la couverture des fonds par *C. taxifolia* augmente (c'est le cas du serran chèvre ci-contre) alors que d'autres espèces semblent peu sensibles ou voient même leur population augmenter. Il est donc inexact de dire qu'il n'y a plus de poissons dans les prairies de *Caulerpa taxifolia* ; par contre, il est certain qu'il s'agit d'une modification profonde des peuplements et d'une diminution globale de leur abondance. D'après Harmelin-Vivien 1999, redessiné.



L'impact sur l'environnement va-t-il se modifier ?

Peut-on penser que, dans l'avenir, l'impact de *Caulerpa taxifolia* sur la flore et la faune indigènes, tel qu'il a été décrit pages 10 à 13, se réduira, ou au contraire s'accroîtra ? Une réduction de cet impact peut être envisagée de trois façons. Tout d'abord, des consommateurs potentiels (les limaces de mer *Oxynoe olivacea* et *Lobiger serradifalci*) peuvent multiplier leurs effectifs au point de réduire l'abondance de *C. taxifolia*. Cette hypothèse ne semble pas se dessiner pour le moment ; on remarque d'ailleurs que ces limaces sont rares dans les prairies de la caulerpe indigène *Caulerpa prolifera*. Une autre possibilité est que les macro-herbivores méditerranéens, ainsi que le reste de la faune et de la flore "s'accoutument" à la consommation ou à la compétition de *C. taxifolia*. Enfin, s'il se confirme que la souche méditerranéenne de *C. taxifolia* constitue un clone, et donc que sa variabilité génétique est nulle, elle peut être vulnérable, en particulier à un éventuel agent pathogène. Mais l'impact de *C. taxifolia* peut au contraire s'accroître. En effet, l'étendue de ses colonies étant encore modeste à l'échelle de la Méditerranée, il est possible qu'elles soient peuplées par des spores, des oeufs et des larves véhiculées par les courants, en provenance de secteurs non encore colonisés. L'expansion de *C. taxifolia* pourrait conduire au tarissement de ces réservoirs de spores, d'oeufs et de larves, et donc à l'accentuation de la pauvreté relative de la flore et de la faune qu'on y observe actuellement. Au total, réduction ou accentuation de l'impact ? Seul l'avenir le dira.

Toxicité de *Caulerpa taxifolia*

De nombreux végétaux synthétisent des substances toxiques qui les protègent des herbivores, parfois des compétiteurs. Ce type de métabolites secondaires est bien connu dans le genre *Caulerpa*. Il était donc important d'en évaluer l'incidence sur des modèles expérimentaux et sur le milieu naturel.

Chez *Caulerpa taxifolia*, les chercheurs ont découvert 9 substances toxiques (**terpènes**), parmi lesquelles la caulerpényne est majoritaire. Elle représente 0.1 à 13% du poids sec chez la souche méditerranéenne de *C. taxifolia* et seulement 0.1 à 2% chez les souches tropicales. L'ensemble des autres **métabolites** secondaires minoritaires représente un peu moins de 0.004% du poids sec de l'algue en Méditerranée. Ces métabolites ne doivent toutefois pas être négligés ; ils peuvent en effet agir de manière spécifique à de faibles doses et/ou agir de manière synergique.

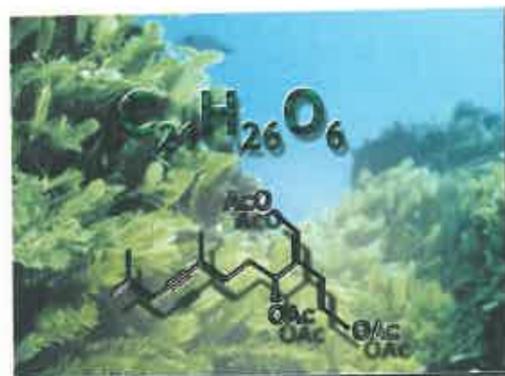
Pour tester la toxicité d'une substance, des "modèles" expérimentaux sont utilisés (cellules ou organismes vivants), sur lesquels la réponse aux composés chimiques (à différentes doses) est testée. Certains de ces modèles ont été adoptés par l'ensemble de la communauté scientifique afin de comparer les substances toxiques (naturelles et artificielles) de manière standardisée (exemple : fibroblastes de hamster, souris). D'autres sont spécifiques au milieu marin.

La caulerpényne et les autres toxines présentent des effets antibactériens, antiviraux, antifongiques, cytotoxiques, ichtyotoxiques, répulsifs, et inhibent l'activité de certaines enzymes. Elles sont notamment actives sur les fibroblastes de hamster ou de souris et les oeufs d'oursins dont elles inhibent la division des cellules (**mitose**) à un stade très précoce.

La sensibilité de différentes souches de bactéries marines (Gram +) aux effets toxiques des métabolites secondaires conduit à une importante modification des populations bactériennes dans les sites colonisés. De même, il a été montré que certains **ciliés** sont particulièrement sensibles, à faible dose, à différents terpènes de *Caulerpa taxifolia* (0.5-1.0 µg/ml). En conséquence, on peut craindre une rupture de la **chaîne trophique** partant des bactéries et des ciliés et menant aux espèces de grande taille dans les régions densément peuplées par *C. taxifolia*. L'inhibition, par les toxines de *C. taxifolia*, de la croissance d'algues microscopiques et de la germination de macro-algues a été également observée. Par contre, ce n'est pas le cas pour la croissance des macro-algues étudiées.

L'expansion continue de *Caulerpa taxifolia* et l'importante production de caulerpényne peuvent laisser penser que la quantité de ce métabolite est importante dans l'eau entourant les prairies denses de *C. taxifolia*. Les études menées *in vitro* ont permis de démontrer que la caulerpényne peut diffuser dans l'eau de mer ; elle y est rapidement dégradée (dégradation totale après 25 heures) mais elle donne naissance à une famille de composés qui présentent encore une toxicité sur le modèle oursin. Également, les substances extraites des microorganismes planctoniques filtrés sur les prairies de *C. taxifolia* présentent des activités biologiques similaires. Il a été montré, d'autre part, que la caulerpényne se dégradait rapidement à la lumière, en présence d'oxygène et de **chlorophylle** ou de **phéophytine**. Le phénomène de dégradation conduit alors à une détoxification des substances en jeu. Il reste à savoir si cette détoxification a bien lieu *in situ* dans les débris et les parties sénescents de l'algue.

La présence de ces métabolites secondaires toxiques explique probablement que *Caulerpa taxifolia* soit fortement évitée, principalement en été et en automne, par les deux principaux macro-herbivores de Méditerranée, le poisson *Sarpa salpa* (la Saupe) et l'oursin comestible *Paracentrotus lividus*. En été et en automne, lorsque la teneur en caulerpényne de *C. taxifolia* est maximale, *P. lividus* ne consomme cette dernière que si aucune autre nourriture n'est disponible. Les rations



Ci-dessus la formule chimique de la caulerpényne, la toxine majoritaire présente chez *Caulerpa taxifolia*.

alimentaires, mesurées expérimentalement en aquarium, diminuent progressivement avec le temps pour devenir nulles ; le taux d'absorption est alors excessivement faible et les oursins meurent au bout de 3 mois.

Au printemps et en hiver, lorsque la teneur en caulerpényne de *Caulerpa taxifolia* est moindre, l'oursin *Paracentrotus lividus* consomme cette algue mais, au bout de quelques semaines, des effets physiologiques négatifs sont observés. Cet affaiblissement général des animaux, ajouté à l'activité antimitotique de la caulerpényne sur les oeufs d'oursins, pourrait affecter le recrutement et la densité des populations de *P. lividus* dans les sites envahis par *C. taxifolia*. Toutefois, ces résultats observés en aquariums restent à vérifier *in situ*.

Il est important de noter que, chez les oursins ayant consommé *Caulerpa taxifolia*, il ne semble pas y avoir accumulation de la caulerpényne, tout au moins dans les gonades, partie de l'oursin qui est consommée par l'homme, bien que la caulerpényne y ait été effectivement détectée à des doses très faibles.

Quel est le risque pour l'homme ?

Pour le moment, aucun risque pour la santé humaine n'a été démontré

Si certaines espèces de Caulerpes sont consommées en salade ou comme condiments en Asie (*Caulerpa lentilifera*), ce n'est pas le cas de *Caulerpa taxifolia*, ce qui exclut, *a priori*, les risques d'intoxication directe par ingestion.

Par ailleurs, pour le moment, aucune accumulation des toxines de *Caulerpa taxifolia* le long de la chaîne alimentaire n'a été mise en évidence ; les espèces herbivores de Méditerranée qui sont consommées par l'homme - essentiellement la Saupe (*Sarpa salpa*) et l'oursin comestible (*Paracentrotus lividus*) - préfèrent éviter *C. taxifolia* et ne la consomment, dans tous les cas, qu'à la saison où celle-ci présente une faible concentration en toxines. A ce jour, aucun cas d'intoxication humaine n'a pu être imputé à *C. taxifolia*.

Soulignons cependant que la dangerosité d'une substance ne doit pas prendre en compte sa seule toxicité aiguë potentielle ; de nombreuses substances sont aujourd'hui interdites en raison des risques de toxicité chronique qu'elles présentent. Quoi qu'il en soit, bien que les connaissances sur les toxines métabolisées par *Caulerpa taxifolia* soient encore partielles, il semble que le risque le plus important soit celui de la modification des équilibres écologiques et non pas une menace directe pour la santé humaine.

Une espèce introduite peut-elle être bénéfique à l'homme ?

Un grand nombre d'espèces cultivées ou élevées actuellement par l'homme sont, à l'origine, des espèces exotiques : la pomme de terre, le maïs, le riz, la tomate, pour n'en citer que quelques unes. Elles ont permis de générer, parfois de maintenir, des activités économiques importantes : 98% des ressources alimentaires des USA sont, par exemple, basées sur des espèces non indigènes. Toutefois, il est important de souligner que ces espèces, contrairement à une opinion largement répandue dans le public, ne sont pas des espèces introduites : elles ne sont en effet pas "naturalisées", c'est-à-dire qu'elles ne sont pas capables de se maintenir durablement, et encore moins de proliférer, sans l'aide de l'homme (cf. page 5). Certaines espèces introduites sont exploitées et semblent donc bénéfiques. C'est le cas d'un certain nombre de poissons ou de crustacés "Lessepsiens" (par exemple la grande crevette *Penaeus japonicus*) sur les côtes levantines de Méditerranée orientale. En fait, ces espèces ont simplement pris la place d'espèces indigènes, également exploitées, de telle sorte que le bénéfice n'est pas réellement démontré pour qu'il en soit ainsi, il faudrait que le total des prises ait augmenté, ce qui n'est pas le cas. On connaît quelques exemples d'espèces introduites qui ont occupé des niches écologiques vacantes, ou qui favorisent le maintien d'une espèce indigène dont la ressource a été détruite par l'homme. Enfin, il est parfois possible de valoriser une espèce introduite. En ce qui concerne *Caulerpa taxifolia* par exemple, les chercheurs y étudient des substances susceptibles d'utilisation en pharmacologie ou en cosmétologie.

Caulerpa taxifolia constitue-t-elle une gêne pour certaines activités en mer ?

Dans les stations où elle est devenue abondante, *Caulerpa taxifolia* semble constituer une gêne sérieuse pour la pêche artisanale et la plongée sous-marine.

La pêche aux "petits métiers" est une activité artisanale côtière. Certains pêcheurs des zones fortement colonisées attribuent à l'expansion des peuplements de *Caulerpa taxifolia* une diminution de la ressource (cf page 13) et donc une diminution des prises. Surtout, les filets calés dans les secteurs densément colonisés par *C. taxifolia* se chargent de fragments de feuilles et semblent perdre ainsi de leur efficacité ("le poisson voit le filet"). De même, ces filets sont rendus lourds à manipuler, ce qui use le matériel, et sont surtout beaucoup plus difficiles à nettoyer. Pour nettoyer ces filets, deux méthodes sont utilisées : l'arrachage des fragments à la main (ce qui mobilise de la main d'oeuvre) ou le trempage dans l'eau douce (pendant plusieurs jours), qui permet de désagréger les fragments de *C. taxifolia*. Certains pêcheurs déclarent ainsi avoir été obligés d'investir dans l'achat de plusieurs jeux de filets, qui sont utilisés par rotation, ou d'adapter leur technique de pêche à des secteurs plus profonds. En France, les professionnels concernés sont essentiellement ceux de la prud'homie de Menton/Roquebrune-Cap-Martin, où la profession est faiblement représentée (6-7 pêcheurs professionnels en activité). En Ligurie italienne, où ces métiers sont plus nombreux, il semble que la profession soit pénalisée sur une plus grande échelle : les pêcheurs professionnels de la région de Gênes ont ainsi demandé à ce que la situation soit prise en compte par les autorités.

L'impact de *Caulerpa taxifolia* sur les activités de pêche côtière ou la plongée sous-marine récréative ne concerne pour le moment que des secteurs restreints des Alpes-Maritimes ou de Ligurie italienne.



Dans les zones les plus anciennement colonisées, l'expansion de *Caulerpa taxifolia* constitue également une gêne pour la plongée sous-marine. En effet, la motivation des plongeurs est la beauté paysagère du site qu'ils visitent, la diversité de la faune, la beauté des couleurs. Les vastes prairies denses et monotones de *C. taxifolia* font perdre tous leurs charmes aux petits fonds rocheux comme aux tombants coralligènes des zones colonisées. A ce jour, deux des plus belles zones de plongée de notre littoral ont perdu leur intérêt en raison de leur colonisation par cette algue. Les clubs de plongée évitent maintenant d'aller sur les fonds colonisés par *C. taxifolia*. Ils leur préfèrent les secteurs indemnes et plongent ainsi dans le Var ou à l'Est de la Ligurie italienne, ce qui entraîne des surcoûts. D'une manière générale, les responsables des clubs concernés sont pessimistes quant à la possibilité de continuer leurs activités.

Enfin, certains ports colonisés par *Caulerpa taxifolia* risquent d'être confrontés à des surcoûts pour certaines opérations d'entretien. En effet, l'envasement des bassins portuaires entraîne un exhaussement des fonds qui rend nécessaire leur dragage périodique. Les produits de ces dragages sont généralement, après expertise et accord des autorités, rejetés au large. Le rejet en mer de telles vases, contenant des fragments de *C. taxifolia*, représente un risque de dissémination qui est interdit et qu'il faut éviter. La solution alternative, le rejet à terre dans des décharges, représente un coût triple par comparaison avec le rejet en mer.

Enfin, pour éviter la dissémination de *Caulerpa taxifolia*, des secteurs fortement colonisés peuvent se voir interdits au mouillage, à la navigation, ou au chalutage. C'est déjà le cas de trois secteurs du Var.

Dans les zones où *Caulerpa taxifolia* devient l'un des peuplements dominants des fonds littoraux, elle peut donc représenter une gêne pour certaines activités humaines. Cette gêne reste actuellement discrète dans la mesure où les zones concernées sont relativement peu étendues. Il n'en sera peut-être pas de même dans l'avenir.

Caulerpa taxifolia va-t-elle continuer son expansion ?

Personne ne peut prévoir l'évolution future des peuplements de *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée. Leur disparition apparaît toutefois improbable ; à l'inverse, la souche méditerranéenne semble capable de se développer dans d'autres mers.

Prédire l'évolution future des peuplements à *Caulerpa taxifolia* de Méditerranée est un exercice périlleux. De manière générale, les processus d'introduction d'espèces impliquent quatre phases successives : l'arrivée, la phase d'implantation (naturalisation), la phase d'expansion et la phase de persistance. Cette dernière phase signifie que l'espèce introduite occupe tous les biotopes possibles sur l'ensemble de l'étendue géographique accessible à l'espèce. On connaît, dans le monde, de tels cas d'expansion se poursuivant sur une longue durée jusqu'à ce que la totalité des milieux favorables à l'espèce envahissante aient été occupés. Cette phase se présente rarement sous la forme d'un "plateau" : comme pour les espèces indigènes, il se produit des fluctuations plus ou moins grandes d'abondance liées, par exemple, aux cycles prédateurs-proies, parasites-hôtes, au succès du recrutement, etc. Il est souvent énoncé qu'à la fin de la phase d'expansion, une espèce introduite présente un déclin naturel. En réalité, l'étude des cas d'introduction connus en mer et sur terre montre que non seulement ce déclin n'est pas la règle, mais qu'il ne se réalise que très rarement (cf encadré).

Dans le cas de *Caulerpa taxifolia*, il apparaît, en fonction des connaissances actuelles, que l'espèce est susceptible de coloniser à terme la plupart des biotopes présentant des substrats stables (les fonds rocheux, les herbiers de phanérogames, les mattes mortes de ces phanérogames, certains fonds sableux et vaseux incluant certaines lagunes et zones portuaires), de quelques mètres sous la surface à 30-50 m de profondeur, et cela sur une grande partie du pourtour méditerranéen.

Si l'on considère que l'étage infralittoral, qui s'étend généralement en Méditerranée nord-occidentale entre le voisinage du niveau moyen de la mer et 30-40 m de profondeur, héberge une large partie de la biodiversité, il apparaît que l'expansion de *Caulerpa taxifolia*, si elle se poursuivait, conduirait à la raréfaction de nombreuses espèces. Il ne peut être exclu, ainsi, qu'un certain nombre d'espèces, endémiques de la Méditerranée et cantonnées à l'étage infralittoral, deviennent, à long terme, rares ou soient menacées de disparition (cf page 11). Ce schéma pourrait également concerner l'étage circalittoral : peuplements de substrat dur (par exemple tombants du coralligène) ou peuplements de substrat meuble (détritique côtier).

Dans le cas où une régulation naturelle des peuplements de *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée interviendrait dans les années qui viennent (cf encadré page 13), la récupération de certaines communautés, telles que les peuplements d'algues sur roche, pourrait se faire. En revanche, la destruction de certaines autres, telles que les peuplements de gorgones et du coralligène ou les herbiers à *Posidonia oceanica*, devrait être considérée comme irréversible à l'échelle humaine (la régénération naturelle de ces peuplements est en effet très lente).

Notons qu'en l'absence de cet hypothétique événement, et s'agissant d'une espèce dont la croissance est maximale entre 20 et 30°C, on peut envisager que l'expansion de *Caulerpa taxifolia* s'accélère en atteignant les régions chaudes de la Méditerranée (côtes sud et bassin oriental). Enfin, il apparaît que la souche méditerranéenne de *Caulerpa taxifolia* est également susceptible de coloniser d'autres régions du monde, et en particulier les mers tempérées et tropicales (cf page 4).

Idées reçues sur les introductions d'espèces

La prise de conscience du risque écologique et économique que représentent les introductions d'espèces est très récente en France, contrairement à d'autres pays européens, aux USA et surtout à l'Australie et à la Nouvelle-Zélande. Il en résulte une perméabilité à certaines idées simplistes, que même des scientifiques (certes non spécialistes) véhiculent en toute bonne foi. L'une de celles-ci est que l'arrivée d'une espèce introduite induit non pas un risque d'appauvrissement de la biodiversité mais son enrichissement ("une espèce en plus pour la biodiversité !"). Cette interprétation des phénomènes d'introductions d'espèces, qui n'est pas étayée par les faits, conduirait à terme à l'acceptation d'une standardisation mondiale des paysages, diamétralement opposée au concept de biodiversité et de conservation. Il est important de savoir que les introductions d'espèces constituent la seconde cause mondiale de perte de biodiversité, juste après la destruction des habitats naturels. Une autre opinion est que "l'espèce s'intégrera, à terme, à l'écosystème". Ceci est vrai : en effet, toute espèce introduite s'intègre à un écosystème indigène ou à un "nouvel" écosystème, où elle participe à de "nouvelles" chaînes alimentaires, établit de "nouvelles" relations proies-prédateurs, etc. Si le piranha était introduit dans les rivières françaises, ou le lion en Andalousie, nul doute qu'ils s'intégreraient eux aussi aux écosystèmes indigènes, plus ou moins profondément modifiés. La vraie question est en fait : s'agit-il toujours de l'écosystème original ? Enfin, l'opinion selon laquelle "un nouvel équilibre s'établira" est également juste. Une certaine forme d'équilibre est associée à tous les milieux, quels qu'ils soient : décharge publique, bassin portuaire, débouché d'un égout, etc. La question qui se pose n'est donc pas si un nouvel équilibre s'instaurera ou pas, mais si l'on désire ce nouvel équilibre.

Que faire ?

Le hasard a voulu que l'implantation de *Caulerpa taxifolia* se produise dans une des régions de Méditerranée où existe une forte concentration de biologistes marins. Le phénomène, grâce au soutien financier des Communes, des Régions, des Etats et de l'Union européenne, a pu être étudié dès son origine. Il s'agit en fait, aujourd'hui, de l'espèce marine introduite la mieux documentée au monde. Mais ces connaissances peuvent-elles permettre de contrôler le développement de l'algue et son impact sur l'environnement ?

En 1994, à Barcelone, à l'issue du 2ème " Colloque international sur *Caulerpa taxifolia* " qui clôturait le premier programme d'étude international réalisé sous l'égide de la Commission Européenne, les scientifiques présents ont tenu à adopter un texte commun ("*Caulerpa taxifolia* : confirmation d'un risque majeur pour les écosystèmes littoraux de Méditerranée"). Ce texte indiquait notamment :

" Les scientifiques font leur travail de recherche et prennent la responsabilité d'alerter les autorités. Il appartient maintenant aux gouvernements des pays concernés, ainsi qu'aux organismes internationaux en charge de l'environnement, de mettre en oeuvre le principe de précaution (dont fait état la Convention sur la Diversité Biologique de Rio de Janeiro) et de définir une stratégie internationale cohérente adaptée au problème posé [par l'expansion de *Caulerpa taxifolia*]. "

Quatre ans après, début 1998, le Programme des Nations Unies pour l'Environnement (**Plan d'Action pour la Méditerranée**) a organisé, à Héraklion (Crète), un séminaire sur les espèces envahissantes de *Caulerpa* en Méditerranée. Les participants, dont les scientifiques représentant officiellement 19 pays riverains de la Méditerranée, ont adopté des conclusions qui confirment l'appel lancé à Barcelone, et proposent, à l'ensemble des pays, 11 recommandations pour une stratégie de contrôle de l'expansion de ces espèces envahissantes.

Il s'agit avant tout de maîtriser la source première de l'introduction, c'est-à-dire d'éviter que d'autres individus de *Caulerpa taxifolia* puissent être rejetés en mer à partir d'aquariums. En France, en Espagne, ainsi qu'aux USA et en Australie, il est maintenant interdit de posséder cette espèce dans un aquarium, de la vendre et même de la transporter. Les pays les plus en avance pour lutter contre les espèces introduites (parce qu'ils en ont subi les conséquences écologiques et économiques par le passé) ont également interdit d'autres espèces qui présentent un risque d'introduction. Ces prises en compte du risque constitué par les espèces introduites correspondent à des volontés fortes inscrites dans des conventions internationales (Convention sur la Diversité Biologique de Rio de Janeiro, Convention de Berne, Convention de Barcelone, etc.), mais dont la retranscription dans les législations nationales, *a fortiori* dans les faits, reste embryonnaire.

La recherche scientifique, par qui, comment ?

L'étude d'un phénomène tel que celui de l'expansion de *Caulerpa taxifolia* n'est pas le fait d'une équipe ou d'un organisme isolé. Au contraire, elle a été réalisée grâce à une collaboration étroite entre différentes équipes localisées dans plusieurs pays européens et en particulier dans tous les grands laboratoires océanographiques méditerranéens. Spécialisées dans différents domaines, ces équipes ont orienté leurs travaux vers la compréhension de tel ou tel phénomène.

Les échanges entre ces équipes de recherche sont fréquents. L'internet est l'un des vecteurs de ces échanges. Régulièrement, des séminaires sont organisés afin de confronter les résultats obtenus. Des publications dans des revues scientifiques ou dans les recueils des communications présentées à ces séminaires permettent de diffuser ces connaissances au sein de la communauté scientifique. Des rapports de synthèse ou des documents d'information mettent ce savoir à la disposition des décideurs. Enfin, les connaissances les plus utiles et les plus importantes sont reprises dans des plaquettes de sensibilisation destinées au grand public et aux usagers de la mer.

Le financement des recherches qui ont été effectuées provient de la Commission européenne, des Etats - via leurs Ministères de l'Environnement ou leurs organismes de recherche (CNRS, IFREMER, INRA, Universités, pour la France) -, des collectivités locales (Régions, Départements, Communes) ou même de certaines entreprises privées.



Ci-dessus, les dépliants qui sont distribués aux usagers de la mer le long du littoral de 7 pays méditerranéens, afin d'appeler à la signalisation des colonies de *Caulerpa taxifolia* qui pourraient être découvertes et à l'adoption de nouvelles pratiques visant à prévenir sa dissémination. Ces documents, ainsi que des affiches, ont été diffusés entre 1996 et 1999 à plus de 100 000 exemplaires en catalan, castillan, français, italien, croate, anglais, arabe et turc.

de suivi de l'expansion de *Caulerpa taxifolia*, soutenu depuis 1991 par le Conseil Régional Provence-Alpes-Côte d'Azur, ainsi que depuis 1999, par le Ministère de l'Environnement et l'Agence de l'eau, représente le suivi le plus précis au monde d'une espèce marine invasive.

Il s'agit également de tenter de lutter directement contre les colonies de *Caulerpa taxifolia*, tout particulièrement lorsqu'elles sont de petite taille et qu'elles sont éloignées de zones déjà fortement colonisées.

La facilité avec laquelle l'algue se régénère à partir de fragments rend délicat et fastidieux le découpage manuel du substrat, avec les *Caulerpa taxifolia* qu'il porte, effectué en plongée sous-marine. L'éradication (c'est-à-dire l'élimination totale) de l'algue n'est alors possible que lorsqu'il s'agit de colonies isolées, de petite taille. Un certain nombre de sites (15) ont ainsi été préservés avec

Il s'agit ensuite de poursuivre et d'amplifier les campagnes de sensibilisation et d'information envers les usagers de la mer. Les objectifs de cette sensibilisation sont, d'une part, l'adoption de nouvelles pratiques en mer, qui limitent le risque de dissémination (nettoyage des ancres, des engins de pêche et du matériel de plongée, par exemple) et, d'autre part, l'appel à la signalisation de nouvelles colonies lorsqu'elles sont découvertes. Cette signalisation par les usagers de la mer est apparue comme extrêmement efficace, puisqu'elle représente 99% des colonies connues en Méditerranée. Par comparaison, les recherches systématiques, réalisées sur des portions ciblées de littoral, se sont révélées coûteuses pour un résultat moindre.

Le suivi cartographique des colonies découvertes est l'un des points importants d'une stratégie effective. En effet, c'est par la connaissance de l'état de l'expansion que peut être planifiée, puis financièrement dimensionnée, l'intervention visant à ralentir le phénomène. Actuellement, toutes les stations découvertes en Méditerranée sont suivies régulièrement, en plongée sous-marine ou au moyen de caméras vidéo pour les zones les plus profondes. De nouvelles stations sont découvertes chaque année. L'ensemble des informations recueillies incrémente un Système d'Information Géographique (SIG) et est régulièrement publié sous forme de cartes. Cet observatoire



En haut, le découpage manuel d'une tache de *Caulerpa taxifolia*, long et minutieux, ne peut être effectué que sur des colonies de très petite taille. En dessous, le développement de techniques nouvelles (ici les couvertures au cuivre) apporte des solutions plus pratiques et efficaces, pour des colonies de taille moyenne.

succès. Pour des colonies de surface inférieure à 10 m², cette méthode a également permis un contrôle effectif dans un site sous-marin important tel que le Parc national de Port-Cros, où l'expansion de *C. taxifolia* a été stoppée. Dans ce cas, ces découpages doivent toutefois être répétés chaque année afin d'éliminer les repousses issues de fragments passés inaperçus.

Lorsque les surfaces sont de plus grande taille, on utilise parfois des suceuses hydrauliques sous-marines, qui permettent d'aspirer, et de stocker dans un conteneur, l'algue et son substrat. Cette opération, qui présente un rendement bien supérieur au découpage manuel, est toutefois beaucoup moins efficace et de nombreux fragments sont laissés sur place et parfois même disséminés autour du site de l'opération. Il est alors indispensable de réaliser la même opération chaque année sur le même site (comme ceci est réalisé aux Baléares, par exemple). Dans le meilleur des cas, on ne peut prétendre qu'au ralentissement de l'expansion de la colonie de *Caulerpa taxifolia* et non à son élimination.

Actuellement, les techniques les plus prometteuses utilisent le pouvoir algicide du cuivre. Cet élément est déjà utilisé depuis longtemps, en agriculture, pour combattre certaines espèces nuisibles aux plantes cultivées. Les chercheurs ont pu mesurer le haut degré de sensibilité de *Caulerpa taxifolia* à cet élément – plus exactement à l'ion Cu⁺⁺ - par comparaison avec d'autres espèces végétales méditerranéennes. Cet ion, une fois introduit dans *C. taxifolia*, bloque sa respiration et sa photosynthèse et l'algue dépérit rapidement. Il a été mesuré expérimentalement qu'un seul gramme de cuivre était suffisant pour tuer 10 kg (en masse humide) de *C. taxifolia*. Plusieurs équipes travaillent actuellement à la mise au point de méthodes qui permettent de maîtriser et de minimiser l'apport en ion cuivrique en le faisant agir directement au niveau des colonies de *Caulerpa* que l'on désire éliminer. Pour ce faire, différents prototypes ont été élaborés ; il s'agit (i) de couvertures en matière plastique dont une des faces est imprégnée d'une solution de cuivre qui diffuse au contact des colonies à traiter, (ii) d'enceintes composées d'électrodes (anode et cathode en cuivre) qui, une fois mises sous tension, réalisent une d'électrolyse permettant la création d'un bain électrolytique traversé par les ions cuivre, et (iii) de la diffusion d'une solution de cuivre suffisamment saturée en chlorure de sodium pour que l'augmentation de sa densité en permette le confinement sur le fond au niveau du peuplement de *C. taxifolia*.

Dans tous les cas, il est peu probable que ces techniques permettent un jour d'intervenir sur des colonies très étendues (plusieurs hectares). Il s'agit donc plutôt de mettre au point des sortes d'"extincteurs" susceptibles de contrôler la colonisation d'un site à un stade aussi précoce que possible. On comprend bien dans ces conditions l'importance du suivi cartographique de l'expansion de *Caulerpa taxifolia*, réalisé grâce aux signalisations des usagers, et l'importance d'une décision rapide en vue d'une intervention, de la part des gestionnaires des milieux littoraux.

A côté des techniques manuelles et physico-chimiques, utilisables seulement sur de petites surfaces, les études sur la lutte biologique (ici une limace tropicale *Elysia subornata* sur une fronde de *Caulerpa taxifolia*) déboucheront peut être un jour sur l'introduction d'un agent de limitation des peuplements de *Caulerpa taxifolia* sur de vastes surfaces.



Une autre voie de recherche est constituée par la lutte biologique, c'est-à-dire la limitation des peuplements de l'algue par un organisme vivant (un agent de lutte) tel qu'un consommateur. Cette méthode de lutte est largement utilisée, avec des succès divers, dans le milieu continental, pour la protection des cultures ou des milieux naturels face à des espèces considérées comme nuisibles.

Comme cela a été expliqué plus haut, en Méditerranée, *Caulerpa taxifolia* est peu consommée par la faune et, parmi les organismes qui la broutent occasionnellement, aucun n'a établi de populations suffisamment importantes pour en limiter l'expansion. C'est dans les mers tropicales que deux petites limaces marines - consommatrices habituelles et exclusives d'algues du genre *Caulerpa* -, ont pu être découvertes ; elles pourraient un jour constituer un agent de contrôle biologique. Cependant, avant de pouvoir tenter d'introduire en Méditerranée des populations suffisamment nombreuses de ces limaces, les scientifiques doivent garantir de façon expérimentale que la prédation sur *C. taxifolia* sera suffisante pour permettre un ralentissement de son expansion ou même une réduction de ses populations, et surtout que ces espèces ne risquent pas de nuire, directement ou indirectement, aux espèces indigènes (cf page 18). Soulignons que si les études préalables nécessaires à ce type de lutte sont du ressort des scientifiques, la décision politique d'introduire des agents biologiques de contrôle devrait être du ressort des autorités nationales et internationales. En l'absence de législation en la matière, en France, ce n'est en fait pas le cas.

☛ Dans les sites qui sont considérés comme d'importance patrimoniale, en raison de la richesse de leurs paysages sous-marins ou de la biodiversité qu'ils abritent (par exemple les parcs nationaux, les réserves, certaines zones ZNIEFF ou Natura 2000, les sites de plongée), on doit également chercher à prévenir toute intrusion et colonisation des fonds par l'algue. Une stratégie (dite de sanctuarisation) peut alors être mise en place ; elle est basée sur : (i) la formation du personnel ; (ii) la sensibilisation des visiteurs ; (iii) une prospection systématique, régulière ou annuelle, des principaux secteurs à risque (zones de mouillage, zones de pêche) ; (iv) la réalisation d'opérations de contrôle lorsque la présence de l'algue est constatée. Cette stratégie peut également être renforcée, pour certains secteurs à risque, par la réglementation et le contrôle des sites de mouillage et de pêche. Une telle stratégie de sanctuarisation a été mise en place, dès 1994, dans le Parc national de Port-Cros ; sans l'application des mesures qui sont citées ci-dessus, plusieurs milliers à dizaines de milliers de mètres carrés de *Caulerpa taxifolia* coloniseraient actuellement les fonds de ce site à haute valeur patrimoniale.

☛ Enfin, et même si la somme des connaissances sur *Caulerpa taxifolia* est déjà importante, il est primordial de poursuivre les études qui permettront d'améliorer les techniques de contrôle disponibles dans le cadre d'une stratégie nationale ou internationale de lutte.

Quelques conseils si vous trouvez *Caulerpa taxifolia*

Si vous rencontrez *Caulerpa taxifolia* ou *Caulerpa racemosa* en mer :

- Vous pouvez la toucher, il n'y a aucun risque pour votre santé.

- Ne la récoltez pas car cette opération délicate est soumise à autorisation ; toute manipulation augmente le risque de dissémination et rend plus difficile la surveillance du point contaminé.

- Repérez précisément l'emplacement où vous avez rencontré la colonie. Notez vos observations telles que profondeur, type de fond (roche, sable, herbiers), taille de la colonie, etc. et contactez ce numéro de téléphone (04.92.07.68.46) ou informez les autorités (par exemple le directeur de la capitainerie du port).

- Si vous trouvez un fragment sur votre matériel, ne le rejetez pas à la mer mais à terre, dans un conteneur à ordures.

Vous retrouverez ces instructions affichées dans les bureaux des capitaineries ou dans votre club de plongée.



Contrôler : une tâche difficile

L'éradication d'une espèce introduite est, dans la plupart des cas, impossible, surtout en milieu marin. L'objectif est donc plutôt de contrôler, c'est-à-dire de limiter au maximum la vitesse et les conséquences de son expansion. On mesure bien ici (pages 18 à 21) la difficulté de l'opération en ce qui concerne *Caulerpa taxifolia*. Toutefois, difficulté ne doit pas rimer avec inutilité. On remarque qu'il en va de même pour de nombreux problèmes environnementaux que l'on tente avec plus ou moins d'efficacité de contrôler. Un rejet polluant n'est jamais épuré à 100%, et l'on reste souvent très en deçà de cette valeur. Lors d'une marée noire, on ne récupère généralement qu'une faible partie des hydrocarbures répandus. De même, dans le cadre de la lutte contre les incendies de forêt, le débroussaillage des zones les plus sensibles, même réalisé régulièrement, ne garantit jamais, malheureusement, que des incendies ne surviendront pas. En outre, éteindre un incendie ne garantit pas contre un nouvel incendie. Enfin, dans la lutte contre l'effet de serre, on cherche à réduire de quelques centièmes les rejets. Il ne serait donc pas cohérent, dans le cas des espèces introduites, de considérer que toute lutte est inutile sous le prétexte qu'elle ne peut aboutir à leur éradication totale.

Existe-t-il un risque qu'une nouvelle espèce introduite en Méditerranée soit invasive ?

On observe depuis le début des années 60 une accélération des introductions d'espèces en Méditerranée ; on y estime à 340 le nombre d'espèces marines déjà introduites. Parmi celles-ci, quelques-unes se montrent invasives et ont un impact sur l'environnement et les activités humaines.

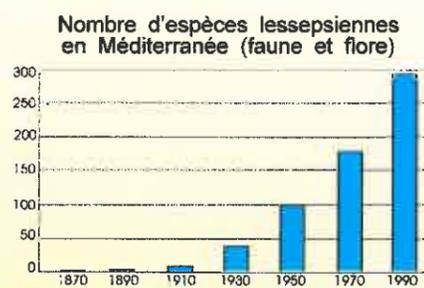
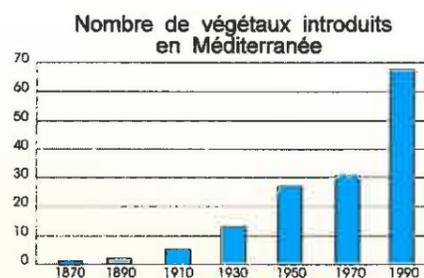
Caulerpa taxifolia n'est pas la première espèce introduite accidentellement en Méditerranée depuis le début du 20ème siècle. Beaucoup d'entre-elles ne semblent pas poser de problème particulier ; elles ont occupé, dans les écosystèmes indigènes, une niche écologique précise et limitée. D'autres (en moyenne 1 sur 10) se montrent invasives, c'est à dire qu'elles ont un impact fort sur les espèces indigènes, les écosystèmes et/ou les activités économiques. C'est le cas par exemple d'une algue rouge à aspect cotonneux, *Womersleyella setacea*. Mais, jamais une espèce introduite en Méditerranée occidentale n'avait réuni les caractéristiques de *C. taxifolia* : dominance, toxicité, occupation de la plupart des biotopes de l'infralittoral, absence ou rareté des consommateurs, longévité, pérennité, etc.

En Méditerranée, on observe une accélération des introductions d'espèces depuis le début des années 1960. On peut y estimer leur nombre à près de 400. Les espèces introduites y représentent actuellement 4 à 20% des espèces, selon les groupes taxonomiques considérés. Pour les espèces végétales comme pour les espèces animales, en Méditerranée, le nombre des introductions, depuis le début du siècle, double à peu près tous les 20 ans. Pour le moment, rien n'indique un possible ralentissement.

Il est aujourd'hui urgent d'infléchir cette tendance si nous ne voulons pas que le 21ème siècle soit celui d'une uniformisation planétaire des communautés et des paysages sous-marins. Cette uniformisation aurait des conséquences écologiques, économiques et culturelles préoccupantes pour la Méditerranée et pour ses populations riveraines.

En Méditerranée, les législations nationales et les mesures de prévention et de contrôle sont tout à fait inadaptées aux risques d'introduction actuels (principalement aquaculture, aquariologie et eaux de ballast) : il est donc urgent de les réviser afin de ralentir le rythme des introductions. Un examen au cas par cas de la plupart des espèces marines introduites en France montre en effet que ces introductions auraient pu être évitées facilement, sans contraintes exagérées pour le public. Une mauvaise maîtrise de ces problèmes d'introduction peut être extrêmement coûteuse ; une commission d'enquête du Congrès des USA a chiffré à 97 milliards de dollars US les dommages économiques causés à ce pays au 20ème siècle par les espèces introduites (milieux terrestres et marins confondus). Dans ce même pays, il a été établi que 15% des espèces introduites ont causé des dommages économiques ou environnementaux. Pour ces raisons, certains pays, notamment la Suisse, les USA, le Canada, la Nouvelle-Zélande et l'Australie, se sont dotés d'une législation particulièrement rigoureuse contre les risques d'introduction.

Ci-contre, en haut, nombre de végétaux introduits en Méditerranée (espèces Lessepsiennes incluses) et, en bas, nombre d'espèces Lessepsiennes (faune et flore) introduites en Méditerranée. Les données sont cumulées et les espèces introduites après 1990 ne sont pas prises en compte. D'après Ribera et Boudouresque 1995 et Boudouresque 1999, redessiné.



Ci-contre, *Caulerpa racemosa*, une espèce introduite qui présente depuis le début des années 1990 une expansion rapide en Méditerranée.



Glossaire

Ce glossaire se rapporte aux mots indiqués en gras dans le texte, il vous permettra d'en approfondir la compréhension.

Algicide. Substance qui a le pouvoir de tuer les algues.

Anoxiques (conditions -). Pénurie d'oxygène dans un milieu (eau ou sédiment par exemple).

Ballast. Chargement d'un navire qui vise à en assurer l'équilibre. Le ballast est de l'eau de mer (anciennement de la roche ou du sable) pompée avant le voyage de retour d'un bateau vide. Ce ballast est rejeté en mer, parfois à des milliers de kilomètres de distance du lieu de prélèvement, avant le chargement de la cargaison du navire. La gestion des risques d'introduction par ces eaux de ballasts est recommandée par l'Organisation maritime internationale.

Biomasse. Masse de matière vivante par unité de surface ou de volume.

Biotope. Milieu soumis à des conditions écologiques homogènes, support physique d'une biocénose (on utilise également le terme "d'habitat").

Biodiversité. Diversité du monde vivant, depuis le niveau des gènes (diversité génétique) et des espèces (diversité spécifique) jusqu'à celui des fonctions et des écosystèmes (biodiversité structurale ou écodiversité). cf encadré page 10.

Chaîne trophique ou **Chaîne alimentaire.** Ensemble des relations qui s'établissent entre des organismes en fonction de la façon dont ceux-ci se nourrissent. On distingue différents niveaux dans cette chaîne alimentaire, des producteurs (par exemple, algues), des consommateurs primaires (herbivores), des consommateurs secondaires (carnivores) et des décomposeurs (ou détritivores). Le terme de réseau trophique (du grec trophê, nourriture) est en fait plus approprié.

Chlorophylles. Pigments verts des végétaux contenus dans les chloroplastes et intervenant dans la capture de l'énergie lumineuse, au cours de la photosynthèse, pour la synthèse des glucides.

Chloroplaste. Organite de structure complexe, siège de la photosynthèse, inclus dans le cytoplasme ; il contient la chlorophylle.

Ciliés. Les ciliés sont des organismes unicellulaires qui se situent à la base des chaînes alimentaires et qui jouent donc un rôle important, bien qu'encore mal connu, dans le fonctionnement des écosystèmes.

Circalittoral. Etage marin qui s'étend de la limite inférieure de l'étage infralittoral jusqu'à la limite de survie des algues autotrophes.

Clone. Population composée d'individus tous génétiquement identiques ; elle résulte de la multiplication végétative d'un individu unique.

Cytoplasme. Contenu cellulaire à consistance de gel, qui constitue l'"intérieur" de la cellule et qui contient le (ou les) noyau(x) et les divers organites (tels que les chloroplastes).

Démersaux. Se dit des organismes vivants dont une partie du cycle de développement, particulièrement les premiers stades (oeufs, juvéniles), s'effectue au contact du fond marin.

Endémique. Qui a une distribution géographique limitée, limitation qui revêt une signification au regard de la biogéographie et de l'histoire des espèces.

Endogée. Qui vit à l'intérieur du substrat.

Epiphyte. Organisme (végétal ou animal) vivant sur un végétal qu'il utilise simplement comme support.

Gamète. Cellule reproductrice. Cette cellule fusionnera avec un autre gamète, de sexe opposé, lors de la reproduction sexuée, afin de former un individu original du point de vue génétique.

Hétérotrophie/Autotrophie. Un organisme autotrophe synthétise ses substances organiques à partir des éléments minéraux qui l'environnent. Inversement, un organisme hétérotrophe se nourrit d'éléments organiques précédemment synthétisés par d'autres organismes.

Habitat. cf. biotope. Le biotope est constitué d'habitats.

IFREMER (Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer). Organisme public, créé en 1971, qui s'occupe en particulier des sciences de la mer et de l'océanographie physique, de l'aquaculture de la pêche, de la pollution et de l'environnement.

Indigène. Se dit d'un organisme originaire de la région où il vit.

Infralittoral. Etage marin défini par la présence des phanérogames marines et des algues photophiles. En Méditerranée, il s'étend entre le voisinage du niveau moyen de la mer et 20-40 m de profondeur.

Invertébrés. Organismes ne possédant pas de colonne vertébrale : vers, mollusques, crustacés, éponges, etc.

Métabolites. Produits de transformation réalisés au sein d'une cellule, d'un tissu, d'un organisme.

Mitose. Division d'une cellule en deux cellules-filles possédant chacune le même patrimoine chromosomique, préalablement dupliqué, que la cellule-mère.

Niche écologique. Concept définissant la place occupée par un organisme, dans un écosystème, et le rôle qu'il y joue.

Noyau. Organite contenu dans la cellule et contenant le matériel génétique.

Organite. structure ou corpuscule contenu dans le cytoplasme d'une cellule et ayant une organisation et un rôle bien définis pour la survie et le développement de la cellule (exemples : chloroplastes, mitochondries).

Plan d'Action pour la Méditerranée. Le PAM, mis en place par les pays méditerranéens, dans le cadre du Programme des Nations Unies pour l'Environnement, engage la coopération de ces pays, de l'Union européenne et de nombreuses organisations internationales. Ses objectifs sont notamment l'analyse prospective, l'aide à la gestion du littoral, la surveillance de l'environnement, le contrôle des pollutions et la promotion de la mise en place d'aires marines protégées.

Phéophytine. Pigments photosynthétiques, issus de la dégradation de la chlorophylle, principalement chez les algues du groupe des Fucophyceae.

Photophile. Litt. "qui aime la lumière" ; se dit d'un organisme qui se développe dans une station bien éclairée ; par extension, qualifie ce type de biotope. Photophile s'oppose à *sciaphile*.

Photosynthèse. Processus biochimique de synthèse de matière organique à partir de carbone minéral, de sels minéraux et d'énergie lumineuse.

Taxonomie (ou **Taxinomie**). Science qui nomme et classe les êtres vivants.

Température létale. Température à laquelle un organisme meurt.

Terpènes : Hydrocarbures d'origine végétale.

ZNIEFF. Zones Naturelles d'Intérêt Ecologique, Faunistique et Floristique. Inventaire des zones naturelles patrimoniales lancé en 1982 à l'initiative du Ministère de l'Environnement. Cet inventaire a été effectué en milieu marin pour l'ensemble des régions méditerranéennes de France. Cette zonation est l'une des bases de la préservation des milieux naturels en France.

Pour en savoir plus...

Si vous désirez en apprendre plus sur *Caulerpa taxifolia*, *Caulerpa racemosa* et les espèces introduites, vous pouvez vous reporter aux documents ci-dessous.

Liste complète des références bibliographiques sur *Caulerpa taxifolia* sur internet

<http://www.com.univ-mrs.fr/gisposi>

Derniers états cartographiques

Suivi de l'invasion de l'algue tropicale *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée : situation au 31 décembre 1997. Edité par le Laboratoire Environnement Marin littoral (adresse ci-contre).

Suivi de l'invasion de l'algue tropicale *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée : situation au 31 décembre 2000. Edité par le Laboratoire Environnement Marin littoral (adresse ci-contre).

Actes de colloques

Proceedings of the Workshop on invasive *Caulerpa* species in the Mediterranean (Heraklion, Crete, Greece, 18-20 March 1998), MAP Technical Reports Series n°125, United Environment Programme - Mediterranean Action Plan, Athens, 1999. ISBN 92-807-1772-3.

Third international Workshop on *Caulerpa taxifolia* (Marseille, France, 19-20 septembre 1997), GIS Posidonie publ., Marseille, France 1998. ISBN 2-905540-23-0. (*nota bene* : les actes des colloques précédents sont épuisés ; adresse ci-contre).

Séminaire international "Dynamique d'espèces invasives : application à l'expansion de *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée", Académie des Sciences et CNRS, éditions Lavoisier, Paris, France. ISBN 2-7430-0236-0

Sensibilisation

Pour obtenir des affiches et plaquettes de sensibilisation, adressez-vous à votre club de plongée, à la capitainerie de votre port, au Laboratoire Environnement Marin Littoral, au Conseil régional Provence-Alpe-Côte d'Azur (adresses ci-contre), à l'Agence de l'Eau Rhône Méditerranée Corse ou à la Direction régionale de l'Environnement Provence Alpes-Côte d'Azur.

Sites internet

De nombreux sites internet sont accessibles via les moteurs de recherche ; les principaux sites français sont :

<http://www.unice.fr/LEML>

<http://www.com.univ-mrs.fr/gisposi>

<http://www.ifremer.fr>

Un historique sur la prise en compte du problème

Le roman noir de l'algue "tueuse", par le prof. Alexandre Meinesz, collection Débats, édition Belin, ISBN 2-7011-2077-5. (édition américaine, Killer algae, The University of Chicago Press, Chicago & London, ISBN 0-226-51922-8).

Ce document a été réalisé :

pour Le Conseil Régional Provence-Alpes-Côte d'Azur*, dans le cadre du Programme Life de la Commission européenne (DGXI) "Contrôle de l'expansion de *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée",

par le GIS Posidonie ** (Groupement d'Intérêt Scientifique pour l'étude de l'environnement marin), le Laboratoire Environnement Marin Littoral*** de l'Université de Nice-Sophia Antipolis et l'UMR 6540 de l'Université d'Aix-Marseille 2****

* Hôtel de la Région, 27 place Jules-César, 13481 Marseille cedex 20, France. <http://www.cj-paca.fr>

** Parc Scientifique & Technologique de Luminy, case 901, 13288 Marseille cedex 09, France. Tél. (33)0-4-91.82.91.35 - Fax. (33)0-4-91.81.12.65 - e-mail : gis@com.univ-mrs.fr - Serveur internet : <http://www.com.univ-mrs.fr/gisposi.htm>

*** Université de Nice-Sophia-Antipolis, avenue de Valrose, 06034 Nice cedex, France. Tél. (33)0-4-92.07.68.46 - Fax. (33)0-4-92.07.68.45 - Serveur internet : <http://www.unice.fr/LEML>

**** Centre d'Océanologie de Marseille, Parc Scientifique et Technologique de Luminy, case 901, 13288 Marseille cedex 09, France. Tél. (33)0-4-91-52-90-67

L'un des auteurs (Lucile Guitton) est professeur de l'Enseignement Secondaire.

Crédits photographiques : A. Rosenfeld (Photocéans.com), A. Meinesz (LEML-UNSA), J.M. Cottalorda (LEML-UNSA), P. Francour (LEML-UNSA), P. Bonhomme (GIS Posidonie).

Remerciements à V. Rico-Raimondino (Conseil Régional Provence-Alpes-Côte-d'Azur) pour la relecture critique de ce document.

Le présent document doit être cité de la manière suivante :

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 & GIS Posidonie publ., Fr : 1-25. ISBN 2-905540-26-5