

## Mémoire de Master 2

### Etat de la colonisation des crustacés décapodes du genre *Hemigrapsus* sur le littoral bas-normand et implication du facteur abiotique froid, dans l'évolution de leur invasion



Zone d'étude de l'état de colonisation



*Hemigrapsus sanguineus*



*Hemigrapsus takanoi*

Responsable du stage :

**J.-C. DAUVIN**, Professeur des Universités,

Université de Caen Basse Normandie

**Projet ROLNP**

Réseau d'Observation du Littoral Normand-Picard

**Projet EC2CO**

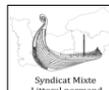
Ecosphère Continentale et Côtière

**Université de Caen**

CNRS, UMR 6143 Morphologie Continentale et Côtière

**Station Marine de Luc-sur-mer**

Centre de Recherches en Environnement Côtier



**Année 2012-2013**



## REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier, Monsieur le Professeur Jean-Claude Dauvin pour m'avoir permis de faire ce stage au laboratoire Morphologie Continentale et Côtière et pour ses conseils lors de la rédaction de ce mémoire, ainsi que le Professeur Jean-Marc Lebel pour m'avoir accueillie au sein de la Station Marine de Luc-sur-mer.

Un grand merci à Jean-Philippe Pezy qui m'a épaulée lors des échantillonnages et à Antony Dubois qui m'a assistée lors de mes expériences, en particulier lorsqu'il fallait faire les tournées d'eau de Luc à Caen...Et porter les bidons.

Merci à Maxime Navon pour son aide sur la sortie terrain des pierres, il fallait des gros bras ! Ainsi qu'à Stella Marmin et Jean Nizou qui m'ont permis de faire une petite campagne océanographique.

Un merci tout particulier à Monsieur le médecin Rémy Morello qui par ses explications très pédagogiques a fait de moi une « pro » en modèle de Cox. Et merci à Monsieur Jean-Olivier Irisson et Eric Thiebaut qui ont fait de leur mieux pour me conseiller à ce sujet.

Pour son aide précieuse et ses conseils avisés en cartographie, je remercie grandement Guillaume Izabel, sans oublier ses joyeux lurons : Pascal, Yann et Manu qui le temps d'un café nous faisaient prendre l'air.

Un autre grand merci à David, Olivier et Fred, avec qui je prenais un café voir un croissant presque tous les matins histoire d'être d'attaque pour la journée. Ils m'ont accueillie, prise sous leur aile et aidée dans la réalisation de mon matériel expérimental. De même, je remercie pour la bonne humeur générale et leurs conseils divers et variés toute l'équipe du CREC pas encore citée, à savoir Anne-lise, Jean-Paul, Olivier...

Vient maintenant le moment de remercier mes chers collègues, colocataires mais surtout amis. Et oui un stage permet aussi de s'épanouir humainement.

Je commencerai par Florent mon collègue de bureau (au CREC) et compatriote de causes perdues. Nous nous sommes soutenus et aidés pour nos sorties terrain communes, durant lesquelles les pires galères sont arrivées... Renard suicidaire, crevaison, accident de voiture. Mais le principal c'est que tout se soit fait dans la bonne humeur et avec le sourire☺.

Merci à mes deux autres collègues de bureau (à Caen) Yohann avec un clin d'œil pour Lucile. Je me souviendrais longtemps de nos soirées déguisées, des blind-tests et des petites bouffes. Merci aussi à Laura, Maelle, Noémie, Guillaume, Baptiste et Alexis pour tous ces moments.

Enfin, je remercie ceux qui ont vécu avec moi : les étudiants aquaCaen avec les Binomettes, Romain, Ibrahim, Sahid,... ils sont venus participer volontairement à ma cueillette de crabes sous la neige et sous la grêle, bon d'accord en échange de quelques pâtisseries. Et je n'allais pas oublier Emilie qui m'a emmené un peu partout et m'a appris plein d'astuces de cuisine, Morgane qui nous a quittés bien trop tôt pour des maux de tête, Alexandra et ses bains de minuit, Rémi et ses massages de main (trop fort !!) et son sourire permanent, Lisa notre petite canadienne qui m'a fait exercer mon anglais.

Merci à vous tous, il me tarde déjà de vous revoir.



## Table des matières

<b>I. INTRODUCTION</b> .....	<b>1</b>
<b>II. MATERIEL &amp; METHODES</b> .....	<b>4</b>
<b>II. 1. Espèces</b> .....	<b>4</b>
II.1.a.    Espèces invasives du genre <i>Hemigrapsus</i> .....	4
II.1.b.    Espèce autochtone d'Europe du genre <i>Carcinus</i> .....	5
<b>II. 2. Sites d'étude</b> .....	<b>5</b>
<b>II. 3. Suivi de population des décapodes le long des départements de la Manche et du Calvados</b> .....	<b>6</b>
II.3.a.    Sites d'étude .....	6
II.3.b.    Protocole .....	6
II.3.c.    Analyses des populations de crabes .....	7
<b>II. 4. Résistance au froid</b> .....	<b>8</b>
II.4.a.    Echantillonnages et stockage.....	8
II.4.b.    Plan expérimental .....	8
II.4.c.    Analyses de la résistance au froid .....	10
<b>III. RESULTATS</b> .....	<b>11</b>
<b>III. 1. Distribution des trois espèces de décapodes sur la côte bas-normande</b> .....	<b>11</b>
III.1.a.    Suivi d'abondances (3x30 pierres) .....	11
III.1.b.    Estimation des densités (3x1m <sup>2</sup> ) .....	13
<b>III. 2. Résistance au froid des deux espèces d'<i>Hemigrapsus</i></b> .....	<b>16</b>
<b>IV. DISCUSSION</b> .....	<b>18</b>
<b>IV.1. Répartition des <i>Hemigrapsus</i> sur le littoral bas-normand et état de colonisation</b> ....	<b>19</b>
<b>IV.2. Impact des <i>Hemigrapsus</i> sur le crabe autochtone</b> .....	<b>21</b>
<b>IV.3. Impact de la température sur l'abondance et sur la répartition des crabes</b> .....	<b>22</b>
<b>V. PERSPECTIVES</b> .....	<b>25</b>
<b>BIBLIOGRAPHIE</b> .....	<b>27</b>

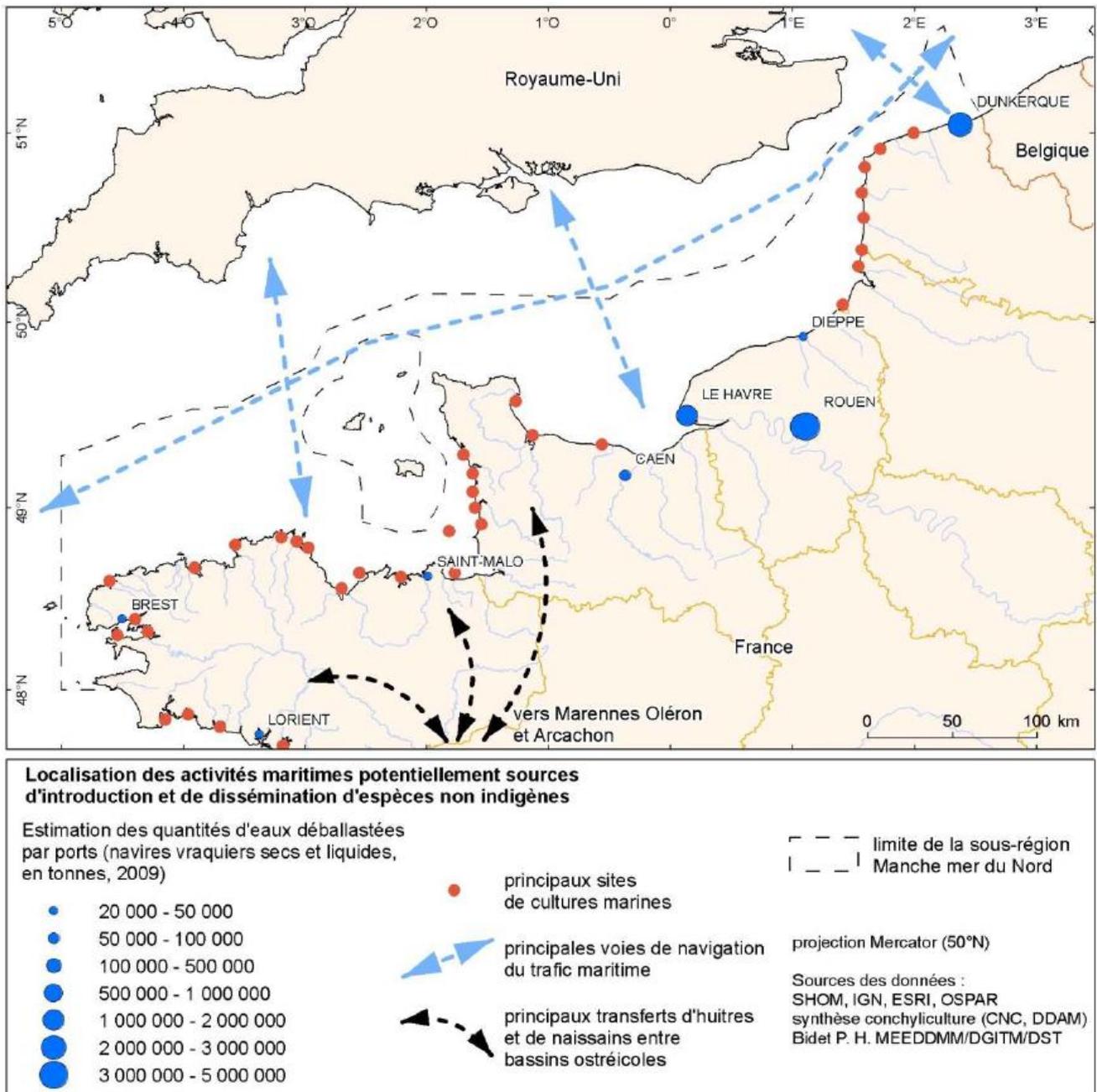


## I. INTRODUCTION

Les écosystèmes sont depuis toujours soumis à des transferts d'espèces (Beisel et Lévêque, 2010) qui peuvent considérablement modifier l'écosystème receveur. Ce phénomène s'est accru depuis les dernières décennies à cause de l'augmentation des déplacements commerciaux, des transports maritimes, ainsi que des modifications que l'homme exerce sur son environnement.

Les espèces invasives ou espèces exotiques envahissantes (EEE) sont des espèces non indigènes, naturalisées. Elles ont de grandes capacités de dispersion et ont été introduites (volontairement ou non) via les activités anthropiques en dehors de leur aire de répartition et de dispersion naturelle potentielle (IUCN, 2000 ; ICES, 2005 ; Beisel et Lévêque, 2010). Pour considérer, d'une part, une espèce comme introduite, il faut qu'elle soit capable de se reproduire et de se maintenir dans sa nouvelle aire de répartition (Boudouresque, 1999) ; d'autre part, pour la qualifier d'invasive, elle doit proliférer dans ce nouveau milieu au détriment d'autres espèces souvent autochtones (Valery *et al.*, 2008). Cela aura pour conséquence négative de modifier la diversité écologique de l'écosystème (Maslak, 2006) et de perturber le fonctionnement ainsi que la dynamique de ce dernier (Occhipinti, 2007). Toutefois, le nombre d'espèces invasives est faible par rapport au nombre d'espèces introduites. En effet, à chaque étape de l'invasion (définie par Kolar et Lodge, 2001) un nombre de plus en plus faible d'espèces réussit la transition. Ainsi, selon la règle des dizaines (Williamson, 1996) qui permet d'estimer la proportion d'espèces importées dans un territoire et susceptibles de devenir invasives, seulement 10% d'espèces transportées pourront s'installer parmi celles-ci : 10% seront naturalisées, dont 10% deviendront envahissantes ce qui est préférable écologiquement, puisque l'introduction d'une espèce devient irréversible (à l'échelle humaine) dès lors qu'elle s'est installée dans son nouvel environnement (Clout, 1998).

La France est un carrefour continental, fluvial et maritime. Dans le milieu marin, les introductions d'espèces représentent l'un des problèmes écologiques les plus inquiétants, du fait de la difficulté d'intervention et d'une synergie probable avec le réchauffement climatique. En général, il n'y a pas de lien entre les invasions et le réchauffement climatique, mais les espèces à affinité tempérée chaude pourraient être favorisées (Gouletquer *et al.*, 2002). La France est aussi le seul pays européen à avoir tout d'abord une façade sur la Mer du Nord, la Manche, l'Atlantique et la Mer Méditerranée mais également des ports d'envergure internationale comme Dunkerque, Le Havre, Rouen, Cherbourg, Brest, La Rochelle, etc (Quemmerais-Amice *et al.*, 2012). Malgré cette situation géographique propice à l'introduction d'espèces, elles sont peu nombreuses sur les côtes françaises, avec une centaine sur les côtes de la Manche et de l'Atlantique contre 4 000 natives (Dewarumez, 2011).



**Figure 1 :** Localisation des principales activités humaines potentiellement vectrices d'introduction d'espèces non indigènes sur le littoral français de la Bretagne à la mer du Nord (Quemmerais-Amice *et al.*, 2012).

Les principaux vecteurs d'introduction ou de dissémination connus et retrouvés dans les régions Manche et Mer du Nord sont le transport maritime et les productions de produits marins (Olenin *et al.*, 2008). Ainsi 29% des introductions/disséminations résulteraient des activités de culture marine, 13% des eaux de ballast et 8% des bio-salissures (Quemmerais-Amice *et al.*, 2012). C'est probablement par les eaux de ballast utilisées par les navires pour s'équilibrer lors du chargement ou déchargement de marchandises (en remplissant leurs cuves dans un port donneur et en les vidant dans un autre port receveur) que deux espèces appartenant au genre *Hemigrapsus* auraient été introduites en Manche dans le port du Havre à la fin des années 90 (Breton *et al.*, 2002) [Figure 1].

Cette étude s'inscrit dans le cadre de deux projets : ROLNP (Réseau d'Observation du Littoral Normand Picard) et EC2CO (Ecosphère Continentale et Côtière). L'objectif relié au ROLNP est de mettre en évidence l'état de colonisation des décapodes invasifs (*Hemigrapsus*) en Manche et leur impact sur l'espèce autochtone *Carcinus maenas* (compétition pour l'habitat et pour la nourriture). Le projet fait suite à un recensement annuel (depuis 2008) en Manche (Cotentin et Côte d'Opale), pour comprendre l'évolution de la densité et des zones colonisées par les *Hemigrapsus* (Dauvin *et al.*, 2010). La taille et la surface de plusieurs pierres seront évaluées sur le terrain et les *Hemigrapsus* comptés et mesurés pour trouver une éventuelle relation entre la taille et/ou le poids des pierres et la densité des décapodes. Cette relation permettrait alors d'évaluer les pierres préférentiellement colonisées par ces crabes, sachant que la nature des micro-habitats (surface plate, crevasse, rocher) module la température (Chappon *et al.*, 2011). De plus, la température est un facteur abiotique primordial qui détermine une large gamme de processus écologiques et biotiques (Angilletta, 2009), e.g. du développement de l'état larvaire au stade adulte (Epifanio, 1998). Par conséquent, les variations de températures affectent la structure, la dynamique et le fonctionnement de la population et de l'écosystème (Morelissen et Harley, 2007). Enfin, cette étude intègre le projet EC2CO pour répondre à cette seconde optique.

Les décapodes *Hemigrapsus* sont natifs du Pacifique Nord-Ouest. En particulier, l'aire de répartition naturelle d'*H. sanguineus* s'étend du sud-est de la Chine à l'île Sakhaline en Russie (Sakai, 1976). Leur répartition géographique couvre donc un très large éventail de températures côtières. C'est pourquoi il est intéressant d'étudier leur tolérance aux extrêmes de températures afin de mieux appréhender leur expansion. Une augmentation de la température moyenne de quelques degrés avec le réchauffement climatique pourrait permettre à ces crabes asiatiques une plus grande colonisation de l'espace si le froid est un facteur limitant leur développement. Ainsi, la détermination de la limite basse de température tolérée par les *Hemigrapsus*, permettrait d'envisager leur expansion vers l'Europe du Nord dans les prochaines années.



Avant de s'intéresser à une échelle globale, il est nécessaire de comprendre l'impact du froid sur une plus petite échelle. Des études sur la résistance au froid des ectothermes ont été menées, en particulier sur les mollusques (Ansart et Vernon, 2003 ; Murphy *et al.*, 1980) et sur des arthropodes terrestres (Holmstrup, 2007). Seuls quelques travaux sur le développement larvaire d'*H. sanguineus* montrant l'importance de la température (de l'air et de l'eau) sur la durée du développement de la larve zoé et sur sa métamorphose (Epifanio, 1998) ont déjà été réalisés.

Toutefois, aucune expérimentation en laboratoire n'a été effectuée sur la résistance au froid des individus après leur métamorphose en crabe adulte et seule une étude de terrain à partir de données satellitaires, aux Etats-Unis, a montré que les densités d'*Hemigrapsus* chutaient lors d'hivers rigoureux quand la température de l'eau de mer de surface est inférieure à 0,3°C (Stephenson, 2009). C'est cette même hypothèse qui a été proposée en 2012 à partir d'observations en péninsule du Cotentin pour expliquer la réduction des effectifs lors d'un hiver très froid. En effet, depuis 2008, les densités d'*Hemigrapsus* ne faisaient que croître pour atteindre à La Hougue 100 ind/m<sup>2</sup> en 2011, alors qu'en 2012 les effectifs ont considérablement chuté pour revenir à 40 ind/m<sup>2</sup> (Dauvin et Duffosé, 2011 ; Jobert, 2012).

Cependant, en baie de Seine en 2012, la température de surface de l'eau ne descend pas en dessous de 4°C (données SOMLIT), mais la température de l'air a atteint les - 6,6°C (données UCBN BD CREC-OLIBAN METEO 2013). C'est donc une focalisation sur la température de l'air qui a été effectuée pour vérifier cette hypothèse de régulation des populations par le froid hivernal. Pour savoir si la température est bien le facteur qui a conduit à de grandes mortalités, des expériences en laboratoire ont été menées afin de déterminer les températures minimales de l'air auxquelles les *Hemigrapsus* résistent et combien de jours (pour prendre en compte les épisodes de froid considérés comme évènements ponctuels sur les côtes de la Manche). Comme les *Hemigrapsus* migrent vers le bas de l'estran en hiver (Gerard *et al.*, 1999), différentes durées d'émersion ont été testées pendant les expérimentations. Elles permettront de voir s'il existe un lien entre le froid et les migrations. L'objectif de mes travaux est de comprendre les résistances au froid de ces animaux ectothermes à des environnements de températures différentes qui pourraient diminuer leur survie. Il pourra ensuite en être déduit les mécanismes d'installation de ces espèces invasives pour tenter d'évaluer jusqu'à quelle limite latitudinale boréale elles seraient susceptibles de s'installer. L'autre objectif sera d'apporter plus d'informations sur les *H. takanoi* qui sont beaucoup moins étudiés (Epifanio, 2013) que les *H. sanguineus*.

**Tableau 1** : Clé de détermination : classification et caractéristiques des Eubrachyura.

<b>Sous-règne</b>	Bilateria	Symétrie bilatérale + axe antéro-postérieur
<b>Clade</b>	Protostomia	Exosquelette
<b>Embranchement</b>	Arthropoda	Appendices paires + cuticule + métamérisation + 1 paire d'yeux composés latéraux
<b>Super-classe</b>	Pancrustacea	5 paires de pattes sur le péréion
<b>Classe</b>	Malacostraca	Céphalothorax (fusion tête & thorax) + 6 segments sur l'abdomen
<b>Sous-classe</b>	Eumalacostraca	Branchies + 1 paire de maxillipèdes
<b>Super-ordre</b>	Eucarida	Yeux pédonculés + carapace fusionnée avec tous les segments thoraciques
<b>Ordre</b>	Decapoda	8 segments sur le péréion
<b>Sous-ordre</b>	Pleocyemata	Œufs fécondés restent accrochés à la femelle sur les pléopodes (pattes natatoires) jusqu'à ce qu'ils soient prêts à éclore
<b>Infra-ordre</b>	Brachyura	Carapace très développée + abdomen court, replié sous le thorax
<b>Section</b>	Eubrachyura	Crabes les plus avancés



**Figure 2** : Représentation d'un Brachyura mâle à gauche (abdomen triangulaire) et d'une femelle à droite (abdomen arrondi).



**Figure 3** : Photographie des trois espèces d'intérêt :

*Carcinus maenas*, *Hemigrapsus takanoi* et *Hemigrapsus sanguineus* (de gauche à droite).

## II. MATERIEL & METHODES

### II. 1. Espèces

Les espèces étudiées : *H. sanguineus*, *H. takanoi* et *C. maenas* possèdent certains traits caractéristiques communs qui les font appartenir toutes trois à la même section : Eubrachyura [Tableau 1]. Comme chez tous les décapodes brachyours, la distinction du mâle de la femelle peut être faite grâce à la forme de leur abdomen. En effet, celui de la femelle est large et arrondi alors que celui du mâle est fin et triangulaire [Figure 2].

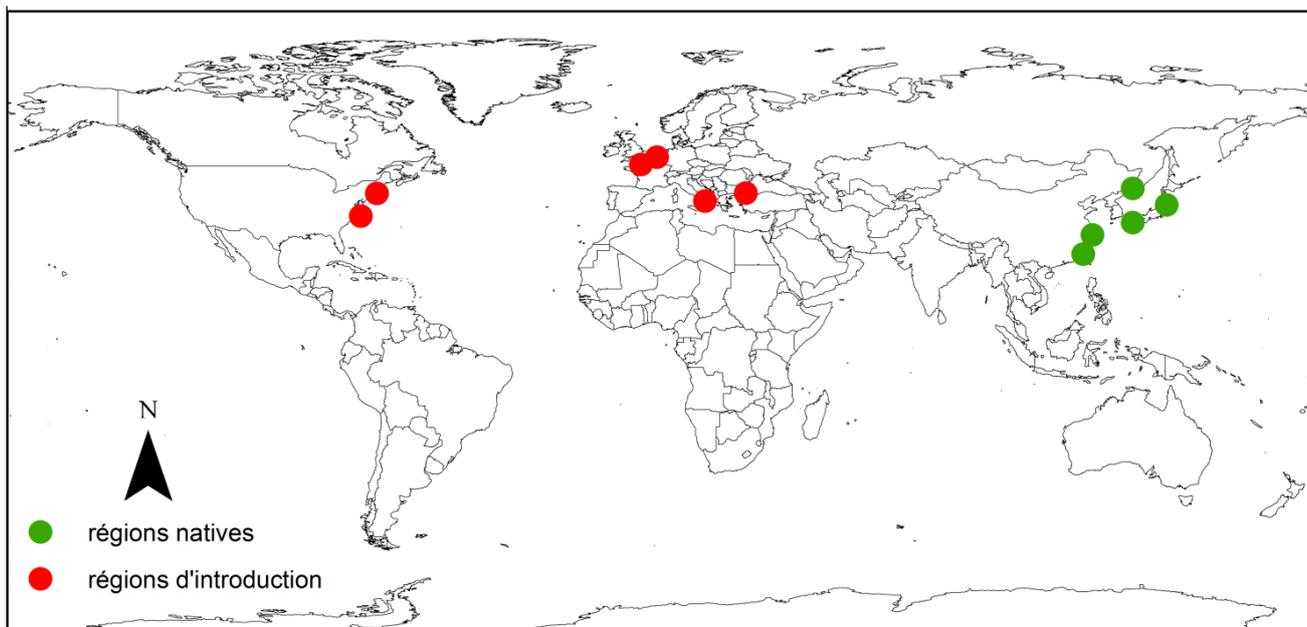
La différence entre ces trois espèces se fait notamment par leur morphologie [Figure 3] et par leur lieu d'habitation par leur lieu d'habitation vraiment ?.

#### II.1.a. Espèces invasives du genre *Hemigrapsus*

*H. sanguineus* et *H. takanoi* sont des petits décapodes rarement de taille supérieure à 40 mm (McDermott, 1999). Ils sont tous deux originaires du Pacifique Nord-Ouest. *H. sanguineus* a été introduit en premier lieu dans le New-Jersey en 1988 (Williams et Mc Dermott, 1990). Suite à cela, cette espèce a été considérée comme invasive, parce qu'elle fait partie intégrante des communautés intertidales de Caroline du Nord avec de grandes densités et parce que sa vitesse d'expansion atteint les 12 km par an (Leppäkoski et Olenin, 2000). La première observation d'*H. sanguineus* en France a été faite au Havre en 1996 (Breton *et al.*, 2002) quant à *H. takanoi*, elle a eu lieu en 1994 à La Rochelle (Noël *et al.*, 1997). On retrouve aujourd'hui des populations de chaque espèce le long des côtes de l'Allemagne, jusqu'à la France (Dauvin, 2009b) et quelques individus en Mer Noire et en Roumanie (Micu *et al.*, 2010) [Figure 4].

L'aire de distribution d'*H. sanguineus* sur la côte est de 1000 km (Dauvin et Duffossé, 2011) ; cette facilité de dispersion est due à un long développement larvaire d'environ 30 jours. Ces larves supportent des gradients de température et de salinité, permettant d'augmenter l'aire de répartition potentielle. De plus la femelle peut produire 50 000 œufs lorsqu'elle est sexuellement mature, i.e. lorsque sa taille est supérieure à 15 mm ; c'est également la variation de sa taille qui détermine le nombre de ponte par an (Epifanio, 2013). Cette stratégie « r » de développement (beaucoup d'œufs, sans protection) augmente considérablement son succès d'invasion. En complément, leur régime alimentaire omnivore à base d'algues et d'organismes benthiques (McDermott, 1999) leur permet aussi de s'adapter un à de nombreux environnements. La densité de ces crabes invasifs pourrait bien affecter les populations de proies, les structures des communautés

Répartition mondiale d'*Hemigrapsus sanguineus*



Répartition mondiale d'*Hemigrapsus takanoi*



Figure 4 : Répartition mondiale de la distribution des deux espèces d'*Hemigrapsus*.

benthiques (Bourdeau et Connor, 1999) mais aussi l'économie des fermes aquacoles qui font l'élevage de leurs proies préférentielles : *Mytilus edulis* et *Crassostrea gigas* (Brousseau, 2001).

➤ *Hemigrapsus sanguineus* (De Hann, 1835)

Ce décapode, de son nom vernaculaire « crabe sanguin », a plusieurs caractéristiques distinctives :

- Sa carapace est sub-quadrangulaire, noire avec des motifs orangés.
- Il possède trois dents latérales sur sa carapace et ses pattes sont rayées, de couleurs alternées rouge/noir.
- Il y a chez le mâle une vésicule (hypertrophie membraneuse) à la base des dactyles des chélicèdes, absente chez la femelle et caractéristique de cette espèce.
- Il existe en plus de cette vésicule un autre dimorphisme sexuel : les chélicèdes de la femelle sont beaucoup plus petits et moins robustes que ceux du mâle.

➤ *Hemigrapsus takanoi* Asakura & Watanabe, 2005

Proche morphologiquement de *H. sanguineus*, ce « crabe japonais à pinceaux » se différencie par sa couleur unie qui tend vers le marron : elle lui permet de se fondre dans son environnement puisqu'il vit préférentiellement dans les ports où le sédiment est plutôt vaseux. L'autre différence s'observe chez le mâle qui n'a pas d'hypertrophie membraneuse dans le chélicèdes, mais à la place un pinceau de soies. Le même dimorphisme sexuel que *H. sanguineus* est observé pour la taille et la puissance des chélicèdes.

## II.1.b. Espèce autochtone d'Europe du genre *Carcinus*

➤ *Carcinus maenas* (Linnaeus, 1758)

Plus connu en France sous le nom de « crabe vert » ou « crabe enragé », ce décapode autochtone de nos côtes peut être beaucoup plus gros que les *Hemigrapsus*. Il est caractérisé par cinq larges épines triangulaires de chaque côté des yeux, une carapace en trapèze et par la couleur qui lui a valu son nom.

## II. 2. Sites d'étude

Le projet est réalisé sur l'ensemble du littoral Normand-Picard i.e. du département de la Manche à celui de la Somme. Sur ces 700 km de côtes, une centaine de stations d'échantillonnage ont été prospectées au printemps 2013 (avril-mai) sur la zone médiolittorale de l'estran rocheux. Cette zone qui abrite de fortes abondances d'*Hemigrapsus*, en particulier *H. sanguineus* en milieu

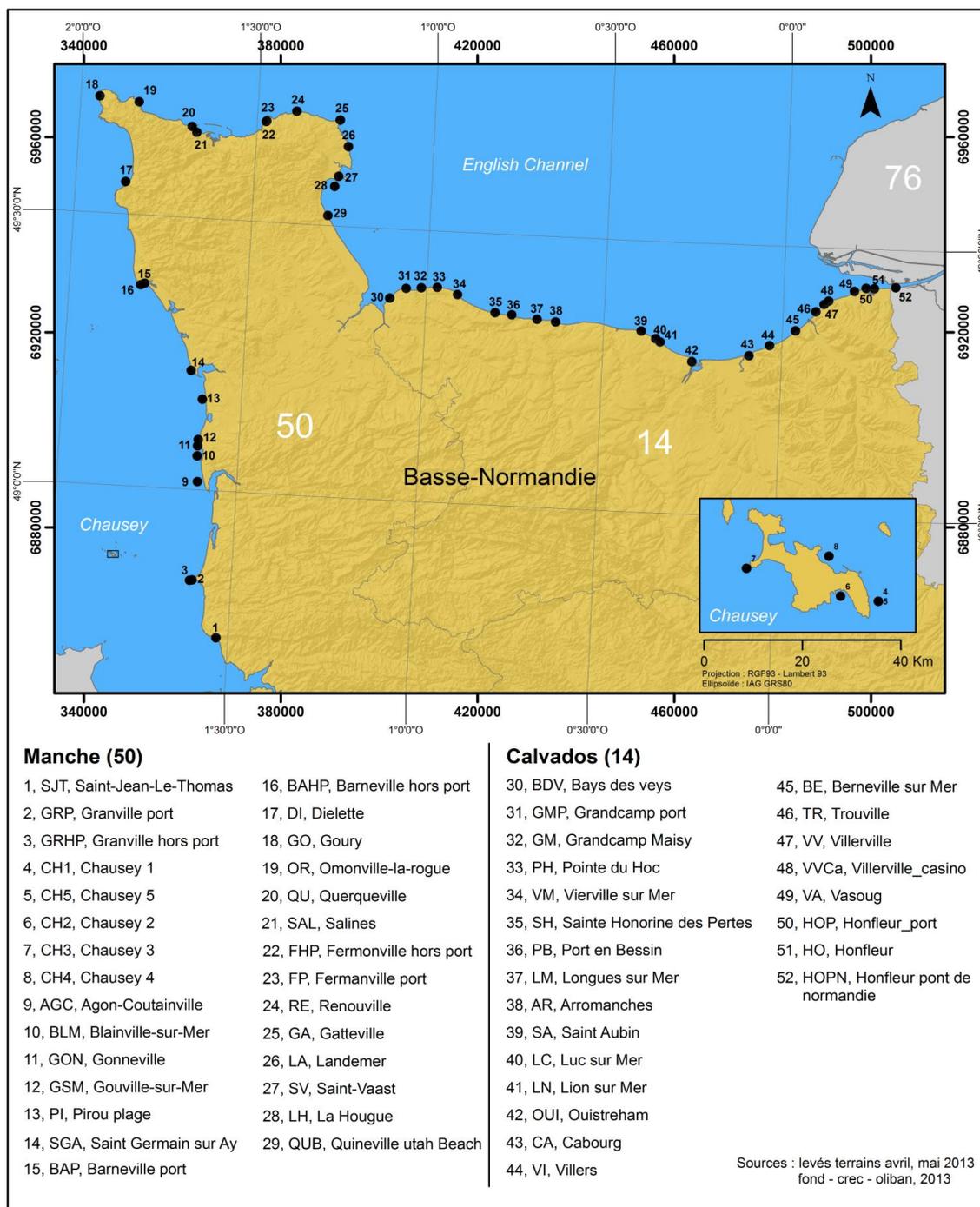


Figure 5 : Position des sites d'échantillonnages au printemps 2013 sur les côtes de Basse-Normandie.



Figure 6 : Estimation des densités par quadra d'1m<sup>2</sup> (Honfleur).



Figure 7 : Dénombrement des crabes sous 30 pierres (Honfleur).

battu, avec des sédiments grossiers et un fort hydrodynamisme qui est caractéristique de la mer « ouverte » et *H. takanoi* qui est en milieu plus abrité, avec des sédiments vaseux et un faible hydrodynamisme comme dans les ports et l'estuaire de la Seine (Dauvin *et al.*, 2009). Les données du suivi permettent d'avoir une vue synoptique de tout le littoral Normand-Picard et de montrer les capacités de colonisation des espèces introduites, ainsi que leur impact sur le crabe autochtone *C. maenas*. La prospection est partagée entre les trois organismes qui participent au projet ROLNP. Ainsi, 25 sites ont été établis dans l'estuaire de la Seine rive droite (équipe de la Cellule de Suivi du Littoral Normand), 25 sites en Seine Maritime (équipe du Groupe d'Etude des Milieux Estuariens et Littoraux) et 52 sites le long de la Manche et du Calvados (Laboratoire Morphologie Continentale et Côtière, mon étude).

## **II. 3. Suivi de population des décapodes le long des départements de la Manche et du Calvados**

### **II.3.a. Sites d'étude**

Ces sites de prélèvement reprennent ceux des années précédentes réalisés dans les travaux de Dauvin *et al.* (2009), Pezy (2011), Jobert (2012) et ont été complétés afin d'avoir une station environ tous les 5 km sur la côte rocheuse [Figure 5].

Ces prospections d'un mois, ont été réalisées au moment des grandes marées afin de comparer les quantités de crabes entre les sites et de voir l'évolution de la colonisation par rapport aux années antérieures. Et, au sein de chaque station, la compétition entre le décapode autochtone et les décapodes invasifs est mise en évidence à grande échelle, comme l'existence d'un effet régional sur la répartition de ces crustacés.

### **II.3.b. Protocole**

Durant le printemps, d'avril à mai (comme en 2011 et 2012), les espèces de décapodes d'intérêt sont prélevées au niveau de l'espace du médiolittoral moyen correspondant à leur niche écologique (Noël *et al.*, 1997 ; Dauvin *et al.*, 2009). Chaque site de prélèvement est pris en photo et ses coordonnées GPS sont relevées en Lambert 2 (GPS Magellan Triton) pour s'assurer que le milieu est bien identique à celui des années précédentes. Deux types de récolte sont effectuées en triplicat pour éviter de « sous » ou « sur » échantillonner certaines tailles de crabes :

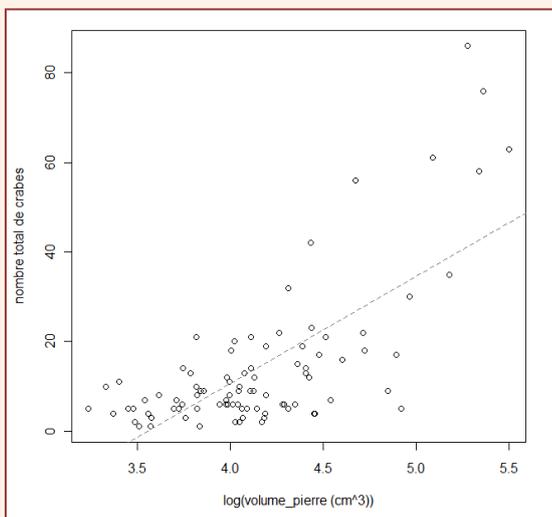
- Les crabes présents sous les pierres d'un quadrat d'1m<sup>2</sup> permettent d'avoir une estimation des densités [Figure 6]. Cette méthode quantitative a l'avantage d'être normalisée.

## Relation volume des pierres versus taille et nombre d'*Hemigrapsus sanguineus*

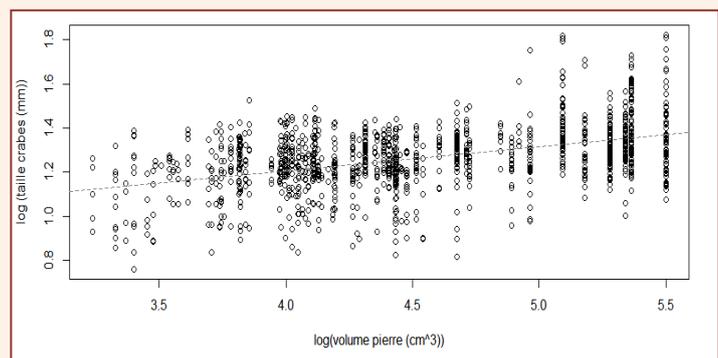
Afin de faire un point sur la stratégie de l'échantillonnage, il a été cherché l'existence d'une relation entre la taille des blocs et le nombre et la taille des *Hemigrapsus sanguineus* récoltés sous chaque bloc. L'échantillonnage a eu lieu le 30 avril 2013 à la Hougue (Manche (50)) car d'après les résultats de suivi de population, cette commune possède des densités de crabes invasifs élevées :  $80 \pm 14$  individus.m<sup>2</sup> en avril 2013.

Pour l'échantillonnage, 90 blocs comprenant un maximum de tailles différentes ont été soulevés aléatoirement. Ils n'étaient pas enfoncés dans le sable à plus de 20 % parce que des blocs trop enfoncés ne permettraient pas aux crabes d'avoir des abris. Deux quadrats (50 cm<sup>2</sup> ou 1 m<sup>2</sup>) avec des fils tendus tous les 10 cm ont été installés sur chaque pierre (selon la grandeur) avant que celle-ci ne soit photographiée. Le quadrat sert d'échelle sur la photographie et permet de calculer la surface de chaque roche grâce au logiciel imageJ<sup>®</sup>. En plus de la photographie, la morphométrie de chaque bloc est relevée : longueur, largeur et hauteur pour en calculer le volume. Enfin, les décapodes sous chaque pierre ont été prélevés et ramenés au CREC où ils sont identifiés, comptés et mesurés au pied à coulisse.

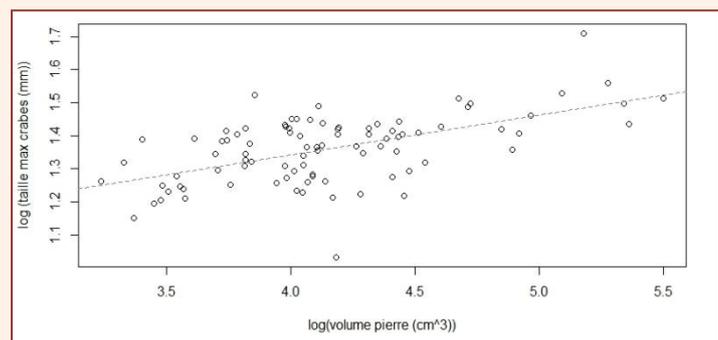
L'existence d'une éventuelle corrélation entre le volume de chaque roche et le nombre de crabes ou leur taille est testée. Pour ce faire, les données de volume (cm<sup>3</sup>) et de taille (mm) ont été transformées en logarithmes. Ensuite, un test de corrélation de Pearson a été appliqué.



**Nombre de crabes en fonction du volume des pierres**  
Corrélation de Pearson très significative  $R_{\text{Pearson}} = 0,71$  ; p-value < 0,01.



**Taille des crabes en fonction du volume des pierres**  
Corrélation de Pearson très significative  $R_{\text{Pearson}} = 0,45$  ; p-value < 0,01.



**Taille maximale des crabes en fonction du volume des pierres**  
Corrélation de Pearson très significative  $R_{\text{Pearson}} = 0,57$  ; p-value < 0,01.

Les résultats montrent une corrélation : le nombre et la taille des *H. sanguineus* va dépendre principalement du volume de chaque bloc. Il est à noter que d'autres facteurs comme l'enfouissement ou le type de sédiment sous les pierres peuvent aussi affecter la présence et donc la taille des crabes.

- Le prélèvement de crabes sous 30 pierres soulevées aléatoirement permet de mettre en évidence la distribution régionale des crustacés [Figure 7]. Les blocs soulevés peuvent être plus gros que ceux présents dans 1m<sup>2</sup>.

Cette technique d'échantillonnage a plusieurs biais. En effet, les blocs soulevés dépendent de la force de l'expérimentateur, mais aussi de ses observations : intuitivement, la forme et la taille des pierres sous lesquelles il y a potentiellement plus de crabes vont être préférentiellement soulevées. Suite à cela, une expérience complémentaire a cherché à établir l'existence d'une relation entre la taille des pierres et le nombre de crabe en dessous [Encadré 1].

Pour chaque récolte, les individus trouvés ont été capturés et ramenés au laboratoire du CREC (Centre de Recherches en Environnement Côtier) où ils sont différenciés, sexués, comptés et mesurés afin d'estimer leur abondance, leur structure de taille et les sex-ratios des trois espèces. Les mesures de taille s'effectuent sur la largeur du céphalothorax à l'aide d'un pied à coulisse digital d'une précision de 10<sup>-2</sup> mm.

### II.3.c. Analyses des populations de crabes

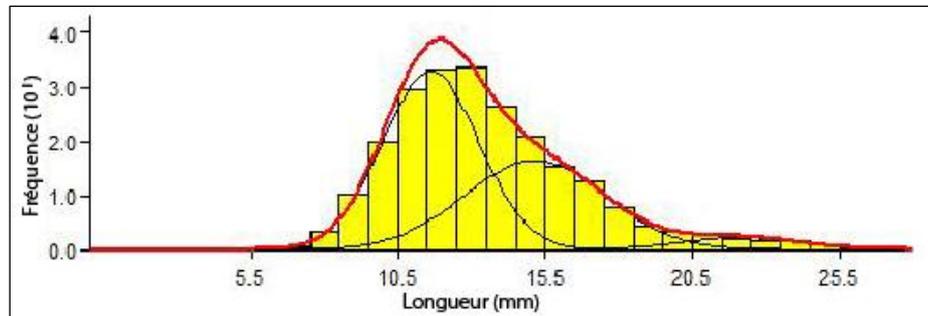
Pour analyser les données récoltées durant les prospections, différentes questions biologiques se sont posées :

- La fréquence de distribution des trois espèces de décapodes récoltés est-elle impactée par le lieu d'échantillonnage ?
- L'abondance moyenne de chaque espèce est-elle différente entre les stations ?
- Y a-t-il possibilité de regrouper certaines stations afin d'avoir une vision plus générale de la colonisation ? Tant en termes de fréquence que d'abondance.

Afin de mieux représenter les valeurs de chacune des stations, des cartes de la région Basse-Normandie ont été réalisées à l'aide du logiciel ArcGIS(ESRI)<sup>®</sup>.

En premier lieu, un test du Chi-2 a été utilisé pour analyser l'indépendance ou la dépendance de la distribution des décapodes selon le lieu d'échantillonnage. Ces statistiques sont réalisées sur la méthode des 3x30 blocs. Les mêmes analyses ont été réalisées sur les données de densités. A ensuite été testée, la corrélation entre la méthode d'échantillonnage des 3x30 blocs et celle des densités.

A cause du grand nombre de stations, selon l'abondance et la répartition des trois espèces, une sectorisation est réalisée. Elle va permettre d'intégrer les données de façon moins locale. Une carte de la moyenne des individus par secteur est effectuée. La taille de chaque secteur est proportionnelle au nombre d'individus trouvés. De la même manière que précédemment, la



**Figure 8** : Schéma représentant les cohortes d'*Hemigrapsus sanguineus* lors d'un échantillonnage à Lion-sur-mer (n = 504).



**Figure 9** : Mise en stabulation des crabes à la station de Luc-sur-mer.

distribution des décapodes est testée avec un Chi-2, afin de mettre en évidence l'impact éventuel de la région d'échantillonnage sur leur répartition.

Une différence de taille significative entre les mâles et les femelles et entre les trois espèces le long de la côte de Basse-Normandie a été cherchée. Pour cela, une ANCOVA à deux facteurs (sexe et espèce) a été utilisée, après laquelle un test post hoc de Tuckey a été appliqué afin de savoir où se trouvaient les différences.

Dans un second temps, la dynamique d'évolution de la population des deux espèces invasives d'*Hemigrapsus* sur les stations prospectées depuis 2008 jusqu'à 2013 a été analysée. Cela a permis de savoir comment évoluent les densités de crabes invasifs au cours du temps. Un Chi-2 permet de comparer les densités de crabes entre les stations (2 à 2) et entre les années.

## II. 4. Résistance au froid

### II.4.a. Echantillonnages et stockage

En février 2013, des *H. sanguineus* et *H. takanoi* ont été récoltés, respectivement à Lion-sur-mer et à Honfleur en vue des expériences de résistance au froid.

Les décapodes ramenés au laboratoire sont sexués, mesurés et triés en quatre classes de taille :

- < 10 mm,
- compris entre [10-15[ mm,
- compris entre [15-20[ mm,
- > 20 mm.

Ne sont gardés que les individus possédant toutes leurs pattes et pinces et d'une taille [10-15] mm correspondant aux juvéniles ou [15-20] mm correspondant aux adultes, évitant ainsi les juvéniles trop petits et difficilement sexables et les individus trop âgés (les plus gros) qui peuvent s'être déplacés et ne plus appartenir à la même cohorte [Figure 8].

Une fois triés, les individus sont mis en stabulation dans des aquariums de 40 L remplis d'eau de mer à Luc-sur-mer [Figure 9]. Pour éviter que la température de l'eau augmente ou une mortalité des crabes due à un manque d'oxygène ou à leurs rejets d'urée, un système ouvert d'eau de mer est mis en place. L'eau arrive en continu et est filtrée. Ce protocole permet donc un contrôle des paramètres qui pourraient conduire à la mort prématurée des crabes et il leur permet de s'adapter aux conditions expérimentales.

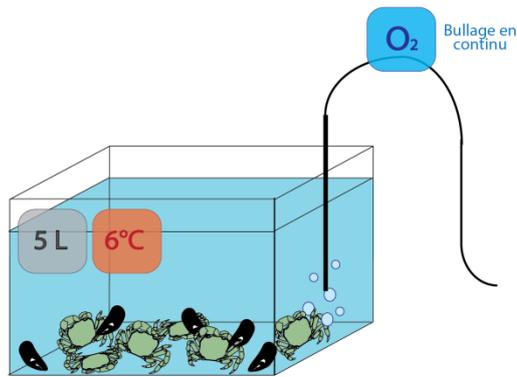
### II.4.b. Plan expérimental

Les expériences de résistance au froid ont été menées à Caen dans les chambres froides du laboratoire M2C. Elles ont débuté le 18 février et ont nécessité d'apporter les crabes en stabulation et

Pour chaque traitement, trois phases d'une journée répétées sur 5 jours (avec les mêmes individus)

### CHAMBRES FROIDES

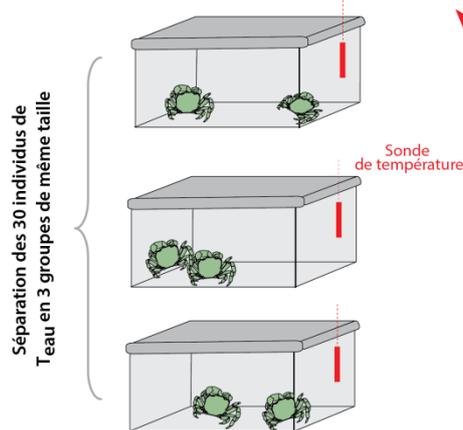
Chambre froide température de l'eau :  $T_{\text{eau}}$



durée d'immersion : 21h ou 18h

Vérification des individus  
morts et vivants  
(ne sont gardés que les vivants)

Chambre froide température de l'air :  $T_{\text{air}}$



durée d'émersion : 3h ou 6h

$T_{\text{air}}$  selon traitement : 6°C, -5°C, -6°C, -7°C, -8°C, -9°C, -10°C

Après 5 minutes sortis de la  
chambre  $T_{\text{air}}$ , identification des  
individus morts et vivants

### TESTS HORS DES CHAMBRES FROIDES

Température ambiante



Test de la rétraction de l'oeil pédonculé



Test du soulèvement de l'abdomen



Nourriture (10 moules, 2 fois/semaine)



Hemigrapsus testés, 30 crabes / traitement  
mâles et femelles séparés :

- juvéniles et adultes *H. sanguineus*
- âges confondus *H. takanoi*

Remise en stabulation de tous les  
individus du jour de l'expérience  
(même des morts)

Figure 10 : Schéma général du protocole de la résistance au froid des *Hemigrapsus*.

de l'eau de mer de Luc-sur-mer toutes les semaines. Pendant cinq jours, la résistance des décapodes à une certaine température de l'air est testée. Afin de prendre en compte la marée et la position des individus sur l'estran : médiolittoral supérieur ou moyen, tous les jours, les décapodes sont laissés pendant une durée définie (3h ou 6h) sans eau, dans la chambre froide de « température expérimentale ». Les différentes températures testées sont : 6°C, -5°C, -6°C, -7°C, -8°C, -9°C et -10°C ( $\pm 0,5$  °C correspondant à la précision du thermostat de la chambre froide). Le reste de la journée, les crabes sont remis dans l'eau de mer qui est maintenue à 6°C [Figure 10], la température moyenne de l'eau en hiver sur les côtes du Calvados étant de 9°C  $\pm$  3°C, pour l'hiver le plus froid (février 2012), elle était de 4°C. Il est à préciser que les contraintes expérimentales ne permettent pas au laboratoire M2C de réaliser la marée semi-diurne réelle qui se produit dans la Manche : le temps d'immersion est plus long et une seule marée par jour a pu être simulée.

Avec le matériel biologique récolté, l'ensemble des températures et l'ensemble des temps d'émergence (3h et 6h) ont été testés sur les juvéniles mâles et femelles d'*H. sanguineus*. Restreintes par la quantité d'adultes d'*H. sanguineus* et d'*H. takanoi* récoltés, seules quelques températures critiques chez les juvéniles ont été testées chez les gros individus. L'objectif étant de comparer statistiquement les résultats des adultes *H. sanguineus* ou des individus *H. takanoi* avec ceux obtenus sur les juvéniles *H. sanguineus* [Figure 11].

Pour chaque expérience, 30 individus sont utilisés. Dans la chambre froide « température de l'air (T air)», les 30 individus sont séparés aléatoirement en 3x10 dans des cuves en plastique, pour limiter les regroupements qui peuvent augmenter la température ambiante jusqu'à 1°C (observations personnelles). Des sondes de température sont ajoutées dans ces cuves servant de contrôle, puis l'ensemble du dispositif est recouvert pour empêcher la fuite des crabes.

Après 3h ou 6h à la température testée, les individus sont sortis de la chambre froide. On observe une première fois s'ils sont en vie ou non. Mais il convient de faire attention, en effet quand les crabes sont soumis à un stress, ils ne bougent plus et à des températures très faibles, ils sont immobiles les premières minutes (observations personnelles). Aussi, pour s'assurer de leur mort, il a fallu attendre 5 à 10 minutes après leur sortie de chambre froide et trouver des *stimuli* pour lesquels un crabe en vie bouge obligatoirement :

- **Test de l'œil** : les crabes testés possèdent un réflexe au niveau de leurs yeux qui sont pédonculés. Si l'individu est vivant, un contact avec les yeux entraîne leur rétraction.
- **Test de l'abdomen** : zone très sensible chez les décapodes, il protège les organes sexuels et les œufs chez les femelles. Il est donc constamment maintenu replié, alors, en essayant de le soulever, l'animal a le réflexe de bouger mettant en évidence sa vitalité.

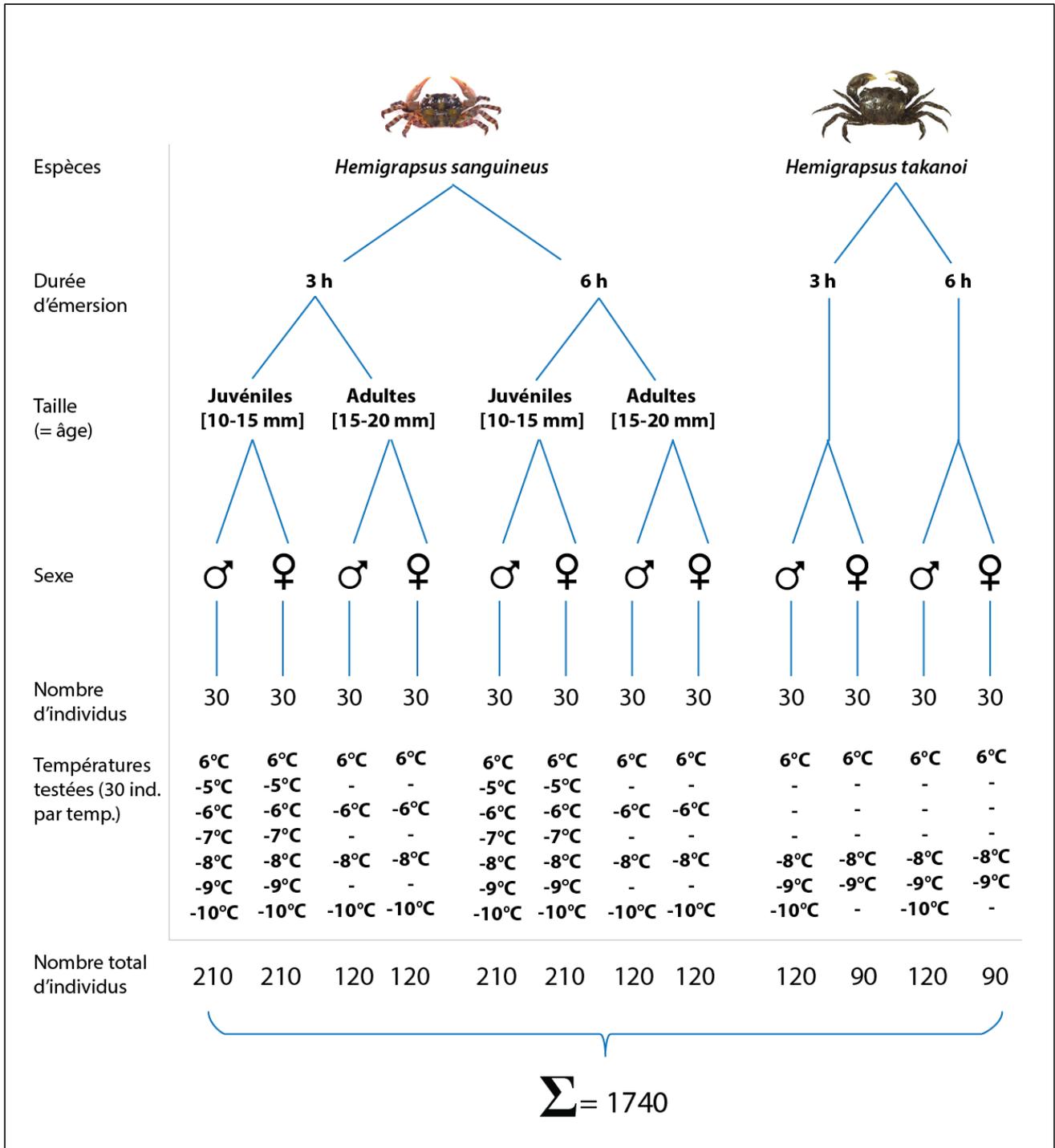


Figure 11 : Schéma récapitulatif des différentes expériences sur le froid avec le nombre d'individus correspondant.

Ensuite, les 30 spécimens sont replacés dans des bacs de 5L remplis d'eau de mer (renouvelée tous les jours), qui sont bullés en permanence. Le volume évite une surconcentration en urée qui aurait pour conséquence la mort des crabes et le bullage assure que la concentration en oxygène ne devienne pas limitante. Des moules sont ajoutées pour qu'ils ne manquent pas de nourriture.

Toute la partie de remise en stabulation se déroule dans la chambre froide « température de l'eau » maintenue à 6°C. Le lendemain, avant de recommencer les expériences pour un deuxième jour, la survie des individus est à nouveau testée.

Après la journée dans l'eau à 6°C, les décapodes ont eu le temps de sortir de leur état léthargique. Il est donc plus aisé de déterminer qu'un individu est réellement mort. De plus, ce deuxième test permet de montrer si un individu vivant lorsqu'il sort de la chambre (T air) résiste une journée après le stress dû au froid.

Pour l'ensemble de ces expériences qui a duré deux mois, il a donc fallu :

- 420 mâles et 420 femelles *H. sanguineus* juvéniles ([10-15[ mm),
- 240 mâles et 240 femelles *H. sanguineus* adultes ([15-20[ mm),
- 240 mâles et 180 femelles *H. takanoi* toutes tailles confondues

Soit un total de 1740 individus.

#### II.4.c. Analyses de la résistance au froid

Nous cherchons à expliquer la résistance au froid des deux espèces invasives d'*Hemigrapsus*. Pour cela, il faut savoir si une des températures est plus stressante que les autres pour tuer les crabes. Des facteurs pronostics, c'est-à-dire qui améliorent ou détériorent la survie des individus sont aussi cherchés. Ces facteurs sont l'âge (= taille), le sexe, l'espèce et la position sur l'estran. Les données sont non-paramétriques et la survie des individus est décroissante au cours du temps. A partir de ces résultats, les données sont transformées afin que chaque individu soit identifié mort ou vivant (soit 0 ou 1) afin d'utiliser un modèle de Kaplan-Meier. Ce modèle permet de réaliser des courbes de survie pour lesquelles chaque point représente la probabilité moyenne de survie selon un pas de temps défini (une journée). Ensuite, un test log-rank est appliqué. Il permet de comparer deux variables pour savoir s'il existe une différence entre les courbes de survie (Kleinbaum et Klein, 2005). Des modèles multi-variés de Cox ont aussi été appliqués. Ils ont été réalisés avec le logiciel IBM SPSS Statistics<sup>®</sup> version. Ils permettent de prendre en compte plusieurs variables en même temps et de voir en fonction de la température où se trouvent les différences de survie. Il y a six modèles à tester puisque toutes les températures n'ont pas pu être réalisées et que la distinction de taille n'a pas non plus été effectuée sur *H. takanoi* :

- 1) Espèce x heure

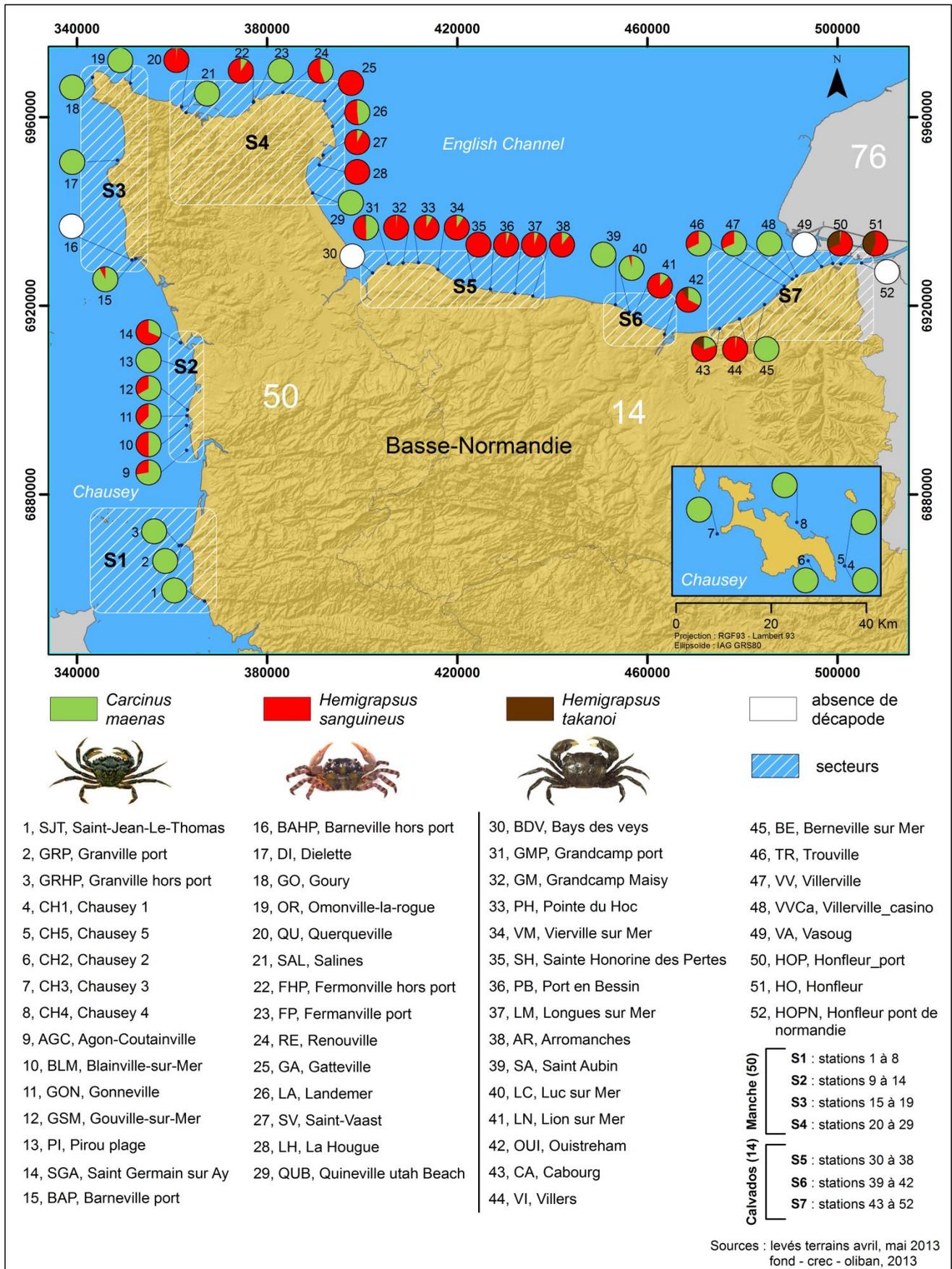


Figure 12 : Répartition qualitative de chaque décapode par station.

- 2) *Hemigrapsus sanguineus* x taille x heure
- 3) *Hemigrapsus takanoi* x heure x température
- 4) *H. sanguineus* petit x heure x température
- 5) *H. sanguineus* gros x heure x température
- 6) Espèce x heure x température commune (-8, -10°C)

Il est à préciser que les températures 6°C et -5°C n'apparaissent pas dans les modèles de Cox puisque aucun mort n'a été comptabilisé et que le sexe qui n'a pas montré de différence significative avec le log-rank, n'est pas non plus considéré.

Enfin, la température seuil de résistance a été déterminée pour *H. sanguineus* juvéniles, adultes et pour 3 h et 6 h. Cela n'a pas pu être déterminé chez *H. takanoi* puisqu'il n'y avait pas de survivant au bout des cinq jours pour les températures testées. La méthodologie utilisée pour détecter ce seuil de résistance, est celle de la courbe ROC (Receiver Operating Characteristics) ou plus explicitement la courbe des caractéristiques d'efficacité. La construction de la courbe se fait par étape en considérant successivement chaque valeur du test comme un seuil. A chaque valeur, parmi les morts et les survivants, est déterminé le nombre en dessous ou au dessus de ce seuil permettant d'avoir la sensibilité et la spécificité. L'objectif est de trouver la valeur seuil conduisant à avoir une sensibilité et une spécificité maximales (Feinstein, 1990).

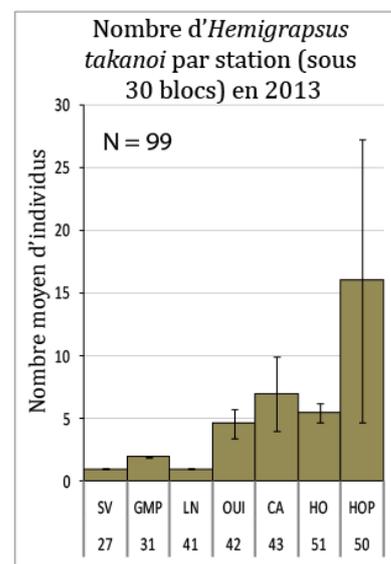
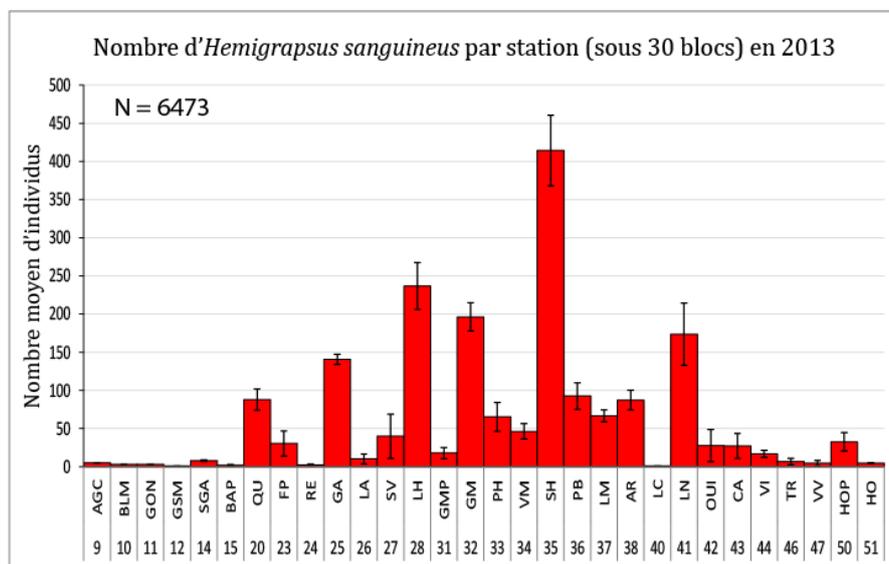
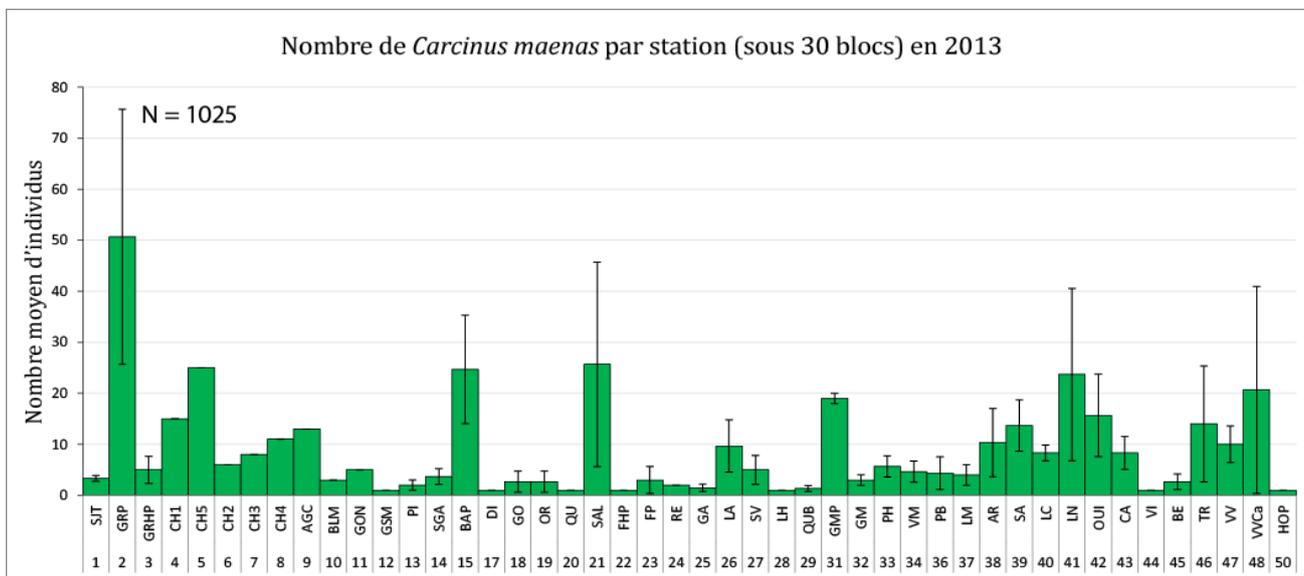
### III. RESULTATS

#### III. 1. Distribution des trois espèces de décapodes sur la côte bas-normande

##### III.1.a. Suivi d'abondances (3 x 30 pierres)

Un total de 6 680 crabes a été échantillonné avec cette méthode. La répartition de chacune des espèces est compilée sur une carte représentant chaque zone de prospection [Figure 12]. Il existe une variation importante de fréquences d'espèces selon le lieu d'échantillonnage, mais une tendance générale se dessine. Il y a plus de *Carcinus maenas* que d'*Hemigrapsus* sur la côte ouest du département Manche. Mais lorsqu'on dépasse la pointe du Hoc, à partir de l'est de Port-en-Bessin, le pourcentage d'*Hemigrapsus sanguineus* devient largement plus importante au détriment de celle du crabe autochtone et ce pour toute la côte jusqu'à Honfleur. *Hemigrapsus takanoi* n'est présent qu'à l'est du Calvados, en particulier à Honfleur.

Pour quantifier la répartition des décapodes, des histogrammes sur la moyenne du nombre d'individus par station sont réalisés [Figure 13]. Il en ressort une variation importante des effectifs et le test du Chi-2 révèle que la distribution des espèces de décapodes n'est pas homogène et dépend du



**Figure 13 :** Résultats de suivi de population des trois espèces de décapodes en Basse-Normandie, avril-mai 2013, selon la méthode des 3x30 blocs. Les histogrammes représentent la moyenne d'individus par station et les barres verticales, les écart-types.

site d'échantillonnage (p-value <0,001). Certains sites présentent des effectifs d'espèce de crabes importants, d'autres sont intermédiaires ou encore nulles :

- Dans le Calvados, à Sainte Honorine des Pertes, la population d'*H. sanguineus* est la plus importante (414 individus en moyenne sous 30 blocs) et dans la Manche, c'est à La Hougue (237 individus en moyenne sous 30 blocs). *A contrario*, certains sites ne recensent pas du tout d' *H. sanguineus* comme Chausey (Manche) ou Berneville-sur-mer (Calvados).

- Pour les *H. takanoi*, c'est Honfleur port (Calvados) qui est le plus colonisé (16 individus sous 30 blocs). Il est absent ou très éparse sur les autres stations.

- Le plus grand nombre de *Carcinus* dans le Calvados se trouve à Villerville casino (21 individus en moyenne sous 30 blocs) alors qu'en Manche, c'est à Granville port (51 individus en moyenne sous 30 blocs). Il faut préciser que les stations qui ont le plus de *Carcinus* sont celles pour lesquelles il n'a pas été trouvé d'*Hemigrapsus*.

De plus, il y a 18 stations où seule l'espèce *C. maenas* a été trouvée alors qu'il n'y en a que trois représentées uniquement par *H. sanguineus* et aucune pour laquelle l'espèce *H. takanoi* est l'unique espèce. Enfin, au moins un *C. maenas* a été recensé sur l'ensemble des stations prospectées pour lesquelles des décapodes ont été trouvés (soit 49 sur 53). Ce qui est très différent pour les deux espèces invasives puisque *H. sanguineus* a été observé sur 30 stations et *H. takanoi* sur seulement sept.

A partir de ces observations, selon la position des stations et selon les conditions du milieu (courants, granulométrie, salinité) sept régions ont été définies. Celles-ci permettent d'avoir une vision plus globale et limitent les grandes variations entre les 52 stations plus difficilement interprétables [Figure 14].

Ainsi, quatre zones réunissant 29 stations d'échantillonnage sont retenues en Manche :

- S1 = sud-ouest Manche (allant de Saint-Jean-Le-Thomas à l'île Chausey) : 8 stations
- S2 = ouest Manche (de Agon-Coutainville à Saint Germain sur Ay) : 6 stations
- S3 = nord-ouest Manche (de Barneville port à Ormonville-la-rogue) : 5 stations
- S4 = nord-est Manche (de Querqueville à Quineville Utah Beach) : 10 stations

Et trois zones réunissant 23 stations d'échantillonnage sont définies dans le Calvados :

- S5 = ouest Calvados (de la Baie des veys à Arromanches) : 9 stations
- S6 = centre Calvados (de Saint Aubin à Ouistreham) : 4 stations
- S7 = Est Calvados (de Cabourg à Honfleur pont de Normandie) : 10 stations

Il y a des différences inter-régions entre les effectifs totaux de crabes (p-value < 0,001). Le nombre d'individu le plus important se trouve dans la région S5, avec 3118 individus qui

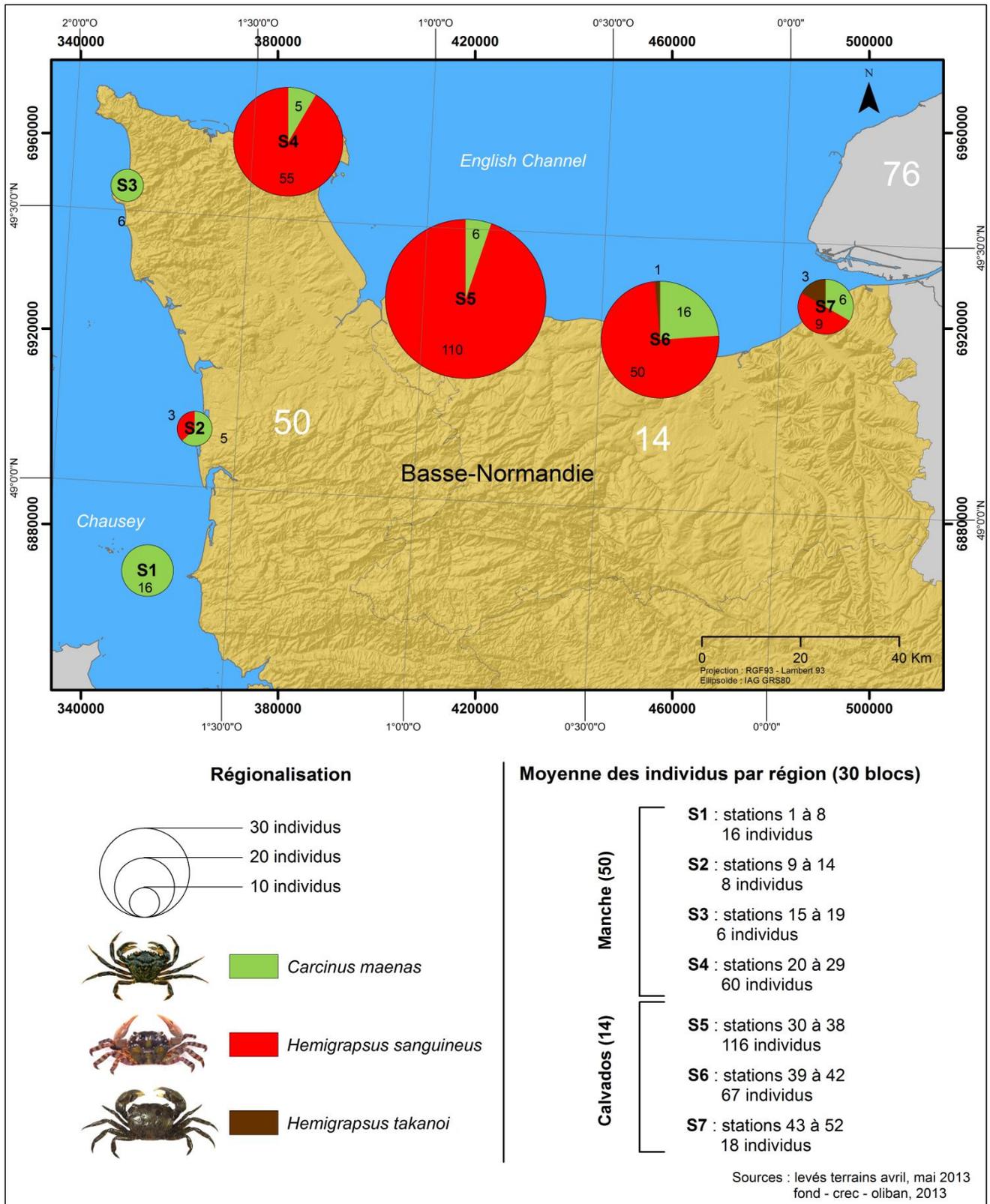


Figure 14 : Fréquence et abondance des espèces par région.

représentent 46,9 % des décapodes récoltés. Suit S4 et S6 avec respectivement 1 441 et 804 individus, soit 21,7 % et 12,1 % de la population. Enfin, les régions S7, S3, S1, S2 avec 528, 441, 242 et 76 individus ce qui correspond pour chacun à moins de 10 % des crabes échantillonnés (Annexe 1). Les valeurs présentées ne sont pas pondérées par le nombre de stations. Lorsque cette opération est effectuée [Figure 14], il est montré qu'il n'y a pas de différence significative entre les régions S4 et S6 ; S1 et S7 ; S2 et S3 (p-value > 0,05). Mais ces doubles stations identiques, sont toutes différentes entre-elles et avec S5 (p-value < 0,01).

La répartition de chaque espèce entre les régions montre elle aussi des différences (p-value < 0,001). La fréquence la plus importante de *C. maenas* se trouve dans la station S1 avec 24 % du total de *C. maenas*. Viennent ensuite les stations S6, S7=S3, S5 avec environ 16 % de la population totale de crabes vert. Enfin, S4 et S2 sont les moins nombreuses avec moins de 6 %. Le nombre le plus faible à S2 malgré la présence d'autant de *C. maenas* que d'*Hemigrapsus* montre bien que peu de décapodes ont été échantillonnés dans cette zone. Le maximum de la population d'*H. sanguineus* se trouve dans les régions S4 et S5 avec 20,7 % et 44,5 %. Pour *H. takanoi*, il s'agit des régions S6 et S7 avec 15 % et 80 %. Il y a donc de grandes différences entre les régions à la fois dans l'abondance totale de crabes et dans les abondances de chaque espèce.

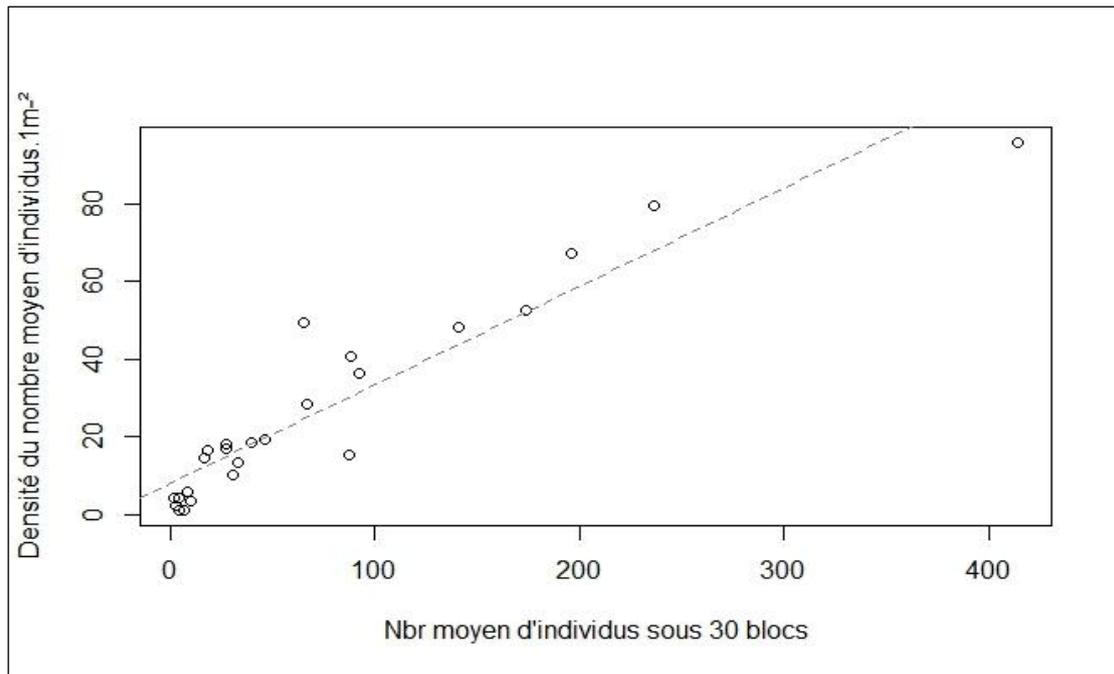
Pour ce qui en est des comparaisons intra-régions, le test du Chi-2 appliqué à l'ensemble des abondances montre que la fréquence des espèces est différente (p-value < 0,001) (Résultats détaillés en Annexe 1). Sur l'ensemble des régions, la proportion de *C. maenas*, est de 15,4 %, celle d'*H.s sanguineus* de 83,1 % et celle de *H. takanoi* de 1,5 %. Il y a une dominance d'*H. sanguineus*. Mais, l'observation de la répartition des espèces entre chaque région est différente.

- A S1, 100% de *C. maenas*. Les espèces invasives ne sont pas présentes.
- En S2 52,6 % de *C. maenas* et 47,4 % d'*H. sanguineus*. Soit la moitié en espèce autochtone et l'autre moitié en espèce invasive.
- *H. sanguineus* domine *C. maenas* à S3 avec 61,2 % contre 38,8 %.
- A S4 comme à S5, *H. sanguineus* est presque la seule espèce présente à 95 %.
- A S6 et S7, la proportion de *C. maenas* réaugmente à 23 % et 32 % à l'inverse d'*H. sanguineus* qui passe à 75 % et 53 %. Dans ces deux régions, des *H. takanoi* ont été trouvés à raison de 2 % et 15 %.

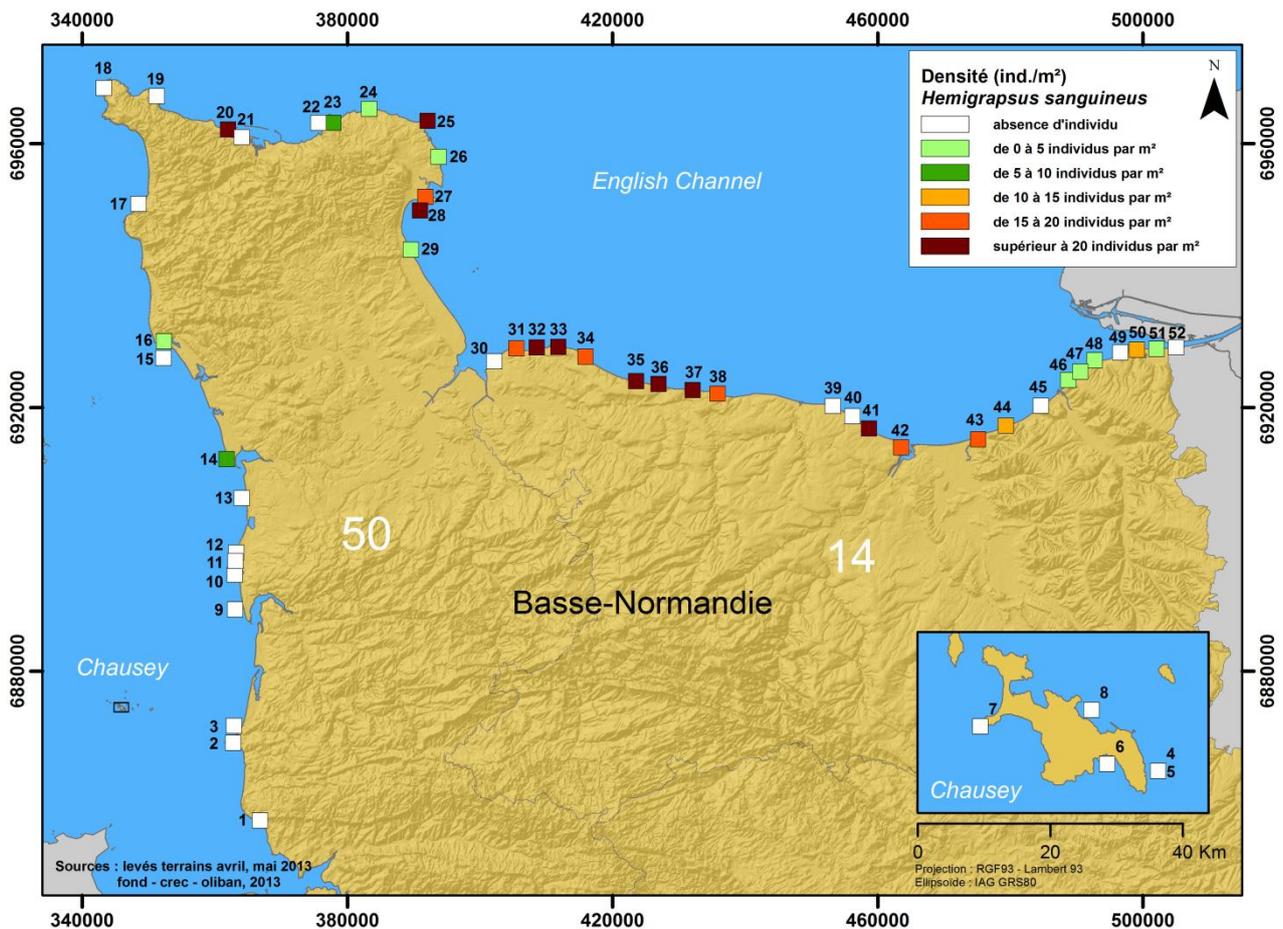
La proportion de chaque espèce a donc de grandes variations intra et inter-régionales.

### III.1.b. Estimation des densités (3 x 1m<sup>2</sup>)

Un total de 2 410 décapodes a pu être échantillonné avec ce protocole. Cette technique permet de comparer la densité des crabes entre les sites, mais n'autorise pas un échantillonnage



**Figure 15** : Rapport pour chaque station (cercles noirs) du nombre d'individus récoltés lors de l'échantillonnage des 30 blocs avec les densités, prospection de 2013 le long des côtes de la Basse-Normandie. Corrélation de Pearson très significative :  $R_{\text{Pearson}} = 0,94$  ;  $p\text{-value} < 0,01$ .



**Figure 16** : Densité de colonisation d'*Hemigrapsus sanguineus* en Basse-Normandie établi à partir des classes de densités des prospections printanières de 2013.

efficace des individus de grande taille qui se trouvent généralement sous les grosses pierres (comme il a été démontré dans l'encadré précédent). Par ailleurs, la mesure étalon (1m<sup>2</sup>) limite le nombre de pierres à soulever d'où la nécessité d'appliquer en complément la méthode des 3x30 pierres. Ainsi pour certaines stations, quelques crabes ont pu être échantillonnés alors que les densités sont nulles comme à Luc-sur-mer. Malgré cela, il existe une très forte corrélation entre l'échantillonnage des 30 blocs et celui des densités pour l'ensemble des stations d'études en 2013 (Corrélation de Pearson très significative  $R_{\text{Pearson}} = 0,94$  ;  $p\text{-value} < 0,01$ ) [Figure 15].

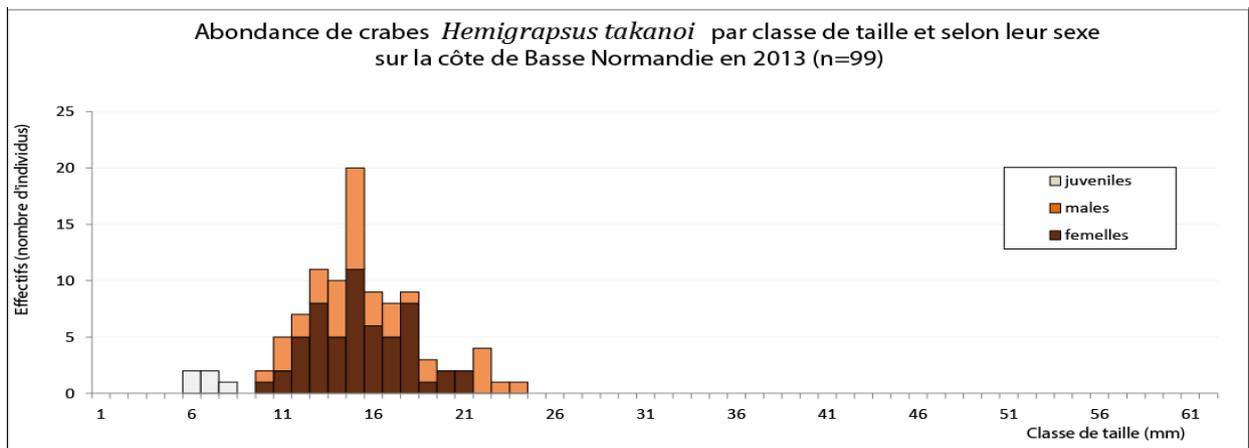
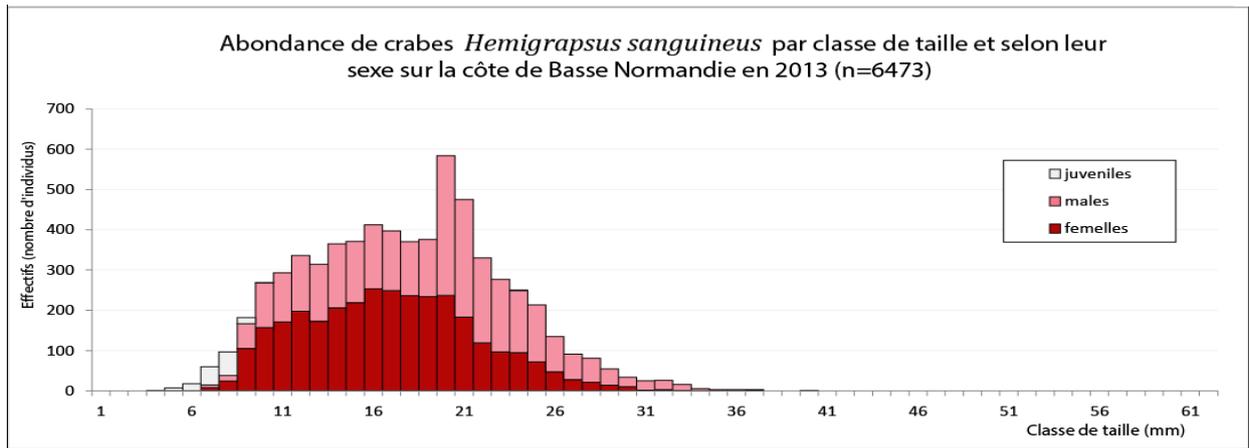
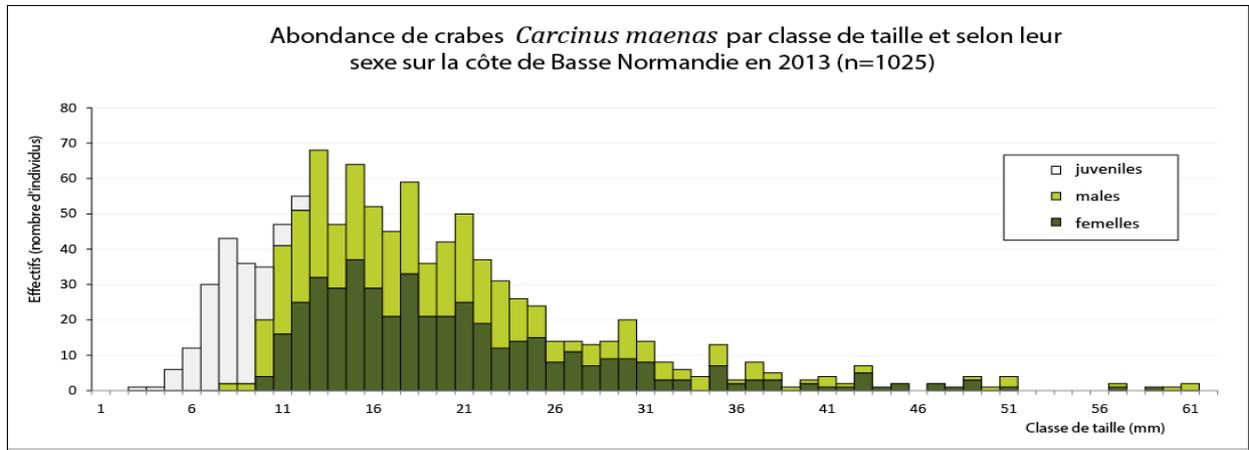
Cette technique d'échantillonnage permet d'établir six catégories de densité, qui sont représentés par la carte des classes de densités d'*Hemigrapsus sanguineus* [Figure 16] (et pour les trois espèces, Annexe 2). Sur cette carte, les sites colonisés sont les mêmes que ceux de la Figure 13, c'est-à-dire que les sites les plus colonisés ( $> 20 \text{ ind.m}^{-2}$ ) sont présents du nord-est du département Manche et au centre du département Calvados. En ce qui concerne l'est du Calvados, *H. sanguineus* présente des densités plus faibles. Le stade d'invasion de ces sites est à l'état de traces ( $< 10 \text{ ind.m}^{-2}$ ).

### III.1.c. Distribution de la taille et sex-ratio des différentes espèces

La structure de taille observée chez les décapodes est significativement différente (ANCOVA puis test post-hoc de Tuckey) entre les trois espèces ( $p\text{-value} < 0,001$ ), et entre les sexes ( $p\text{-value} < 0,001$ ). L'amplitude de taille de *Carcinus maenas* est plus importante que celle des *Hemigrapsus* [Figure 17]. Les tailles maximales observées sont respectivement de 61, 40, 24 mm chez *C. maenas*, *H. sanguineus* et *H. takanoi* et les minimales de 3 mm pour *Carcinus*, 4 mm pour *H. sanguineus* et 6 mm pour *H. takanoi*. Néanmoins, les tailles chez le *Carcinus* sont beaucoup plus étendues que pour les *Hemigrapsus*, certaines classes n'étant que faiblement, voire non représentées. La moyenne pour chaque espèce est de :

- *Carcinus maenas* =  $15,96 \pm 4,09$  mm
- *Hemigrapsus sanguineus* =  $13,96 \pm 2,49$  mm
- *Hemigrapsus takanoi* =  $12,6 \pm 1,58$  mm

Chez *H. sanguineus*, 64,29 % de la population est de taille supérieure à 15 mm, ils sont donc âgés de plus d'un an et sont tous matures sexuellement (Epifanio, 2013). Pour *H. takanoi*, la population supérieure à 15 mm représente 47,88 % de la population. Comme on peut le voir sur l'histogramme [Figure 17], il y a beaucoup moins d'individus indéterminés chez les *Hemigrapsus* que chez *Carcinus*. Ces individus indéterminés étaient trop petits pour déterminer les organes sexuels, même en soulevant l'abdomen. L'ANCOVA met aussi en évidence une différence significative entre les sexes, mais d'après le test post-hoc de Tuckey, celle-ci n'est significative que



**Figure 17 :** Histogramme de fréquences de largeur de la carapace pour chaque espèce et selon les sexes pour les échantillonnages totaux de 3x30 pierres le long de la côte de Basse-Normandie.

pour l'espèce *H. sanguineus* (p-value < 0,05). Ainsi, les femelles sont significativement plus petites que les mâles :  $17,05 \pm 4,71$  mm contre  $18,00 \pm 5,73$  mm.

La fréquence des sex-ratios, est le rapport du nombre de mâles sur celui du nombre de femelles transformé en pourcentage [Figure 18]. Pour ne pas fausser les résultats, seules les stations avec plus de 10 individus ont été prises en considération. Les femelles sont plus nombreuses que les mâles chez les *Hemigrapsus* puisque le nombre de femelles est supérieur à 50 %, le sex ratio des *H. sanguineus* est de 1,42 et celui des *H. takanoi* de 1,5. Pour *C. maenas*, il n'existe pas de déficit global en mâle puisque la fréquence du sex-ratio moyen est d'environ 50 %, soit 1,04. Il y a donc autant de femelles que de mâles malgré la grande variabilité entre les stations.

#### III.1.d. Suivi pluriannuel des densités de population des espèces invasives

Le suivi de densité de la population permet d'évaluer l'évolution de la colonisation des deux espèces invasives le long de la côte de Basse-Normandie. Les prospections ont commencé en 2008 dans le département Manche avec trois stations suivies annuellement jusqu'en 2013 : Querqueville, Gatteville et La Hougue. Dans le Calvados, les prospections ont débuté plus tard, en 2011 mais pour un nombre de sites plus importants : Grandcamp port, Pointe du Hoc, Vierville-sur-mer, Sainte Honorine des Pertes, Longues-sur-mer, Arromanches, Luc-sur-mer, Lion-sur-mer, Ouistreham, Trouville et Honfleur port (soit onze sites au total). En ce qui concerne *H. sanguineus* [Figure 19], sur les trois sites de la Manche, de 2008 à 2009, la densité d'individus a en moyenne doublé. Depuis 2010, ces sites sont considérés comme très colonisés, bien qu'en 2012, à Querqueville, les densités aient considérablement diminué (< 10 ind.m<sup>2</sup>). Ce fut le cas également dans le Calvados sur le site de la Pointe du Hoc alors qu'à l'Est du Calvados (Trouville et Honfleur), la colonisation par *H. sanguineus* augmente, passant à plus de 20 ind.m<sup>2</sup>.

En regardant maintenant le nombre exact d'individus par unité de surface [Figure 20], on constate qu'il est bien supérieur à 20 individus par mètre carré dans la plupart des stations. Ainsi, la côte de Basse-Normandie est considérée comme très colonisée par *H. sanguineus*. D'après le Chi-2, il y a des différences significatives de fréquence entre les années (p-value < 0,01) et entre les stations (p-value < 0,05). En effet, c'est en 2011 qu'il y a eu un maximum de colonisation en Manche : 75 ind.m<sup>2</sup> en moyenne. Depuis 2008, il y a eu une augmentation du nombre d'individus, qui s'interrompt en 2012 pour augmenter de nouveau en 2013 (sans atteindre les valeurs de 2011). Dans l'est Calvados, le maximum se situe en 2012 avec environ 43 ind.m<sup>2</sup> alors que pour l'ouest Calvados, il a lieu en 2013 avec en moyenne, 64 ind.m<sup>2</sup>.

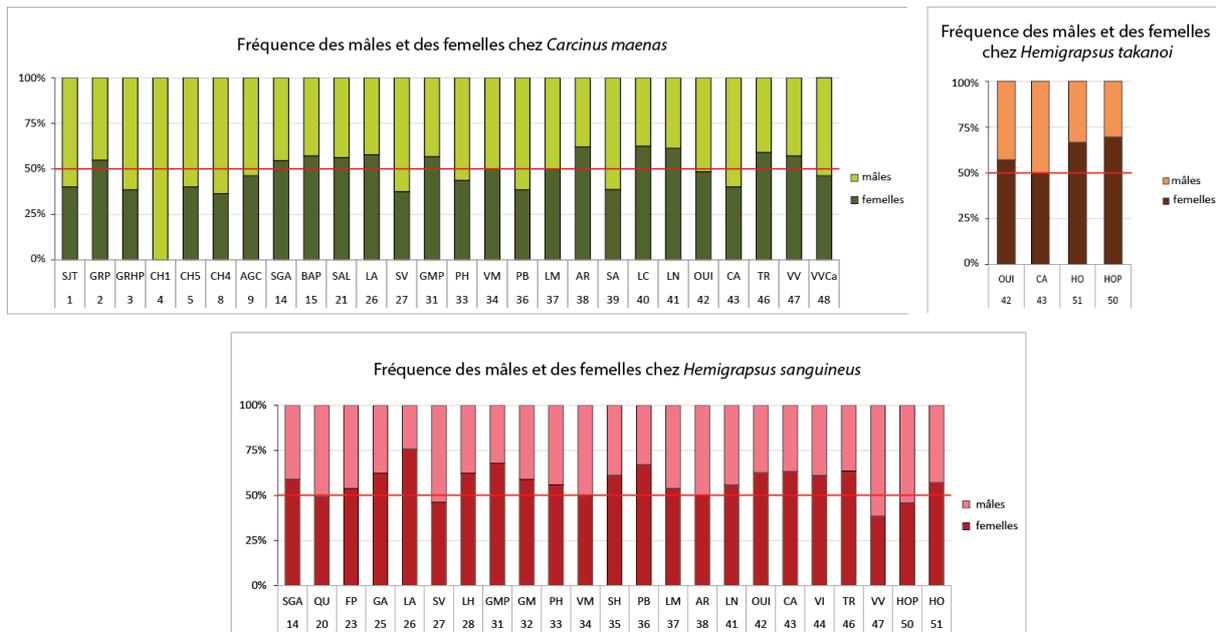


Figure 18 : Fréquence des sex-ratios des trois espèces selon les stations qui comprenaient plus de 10 individus.

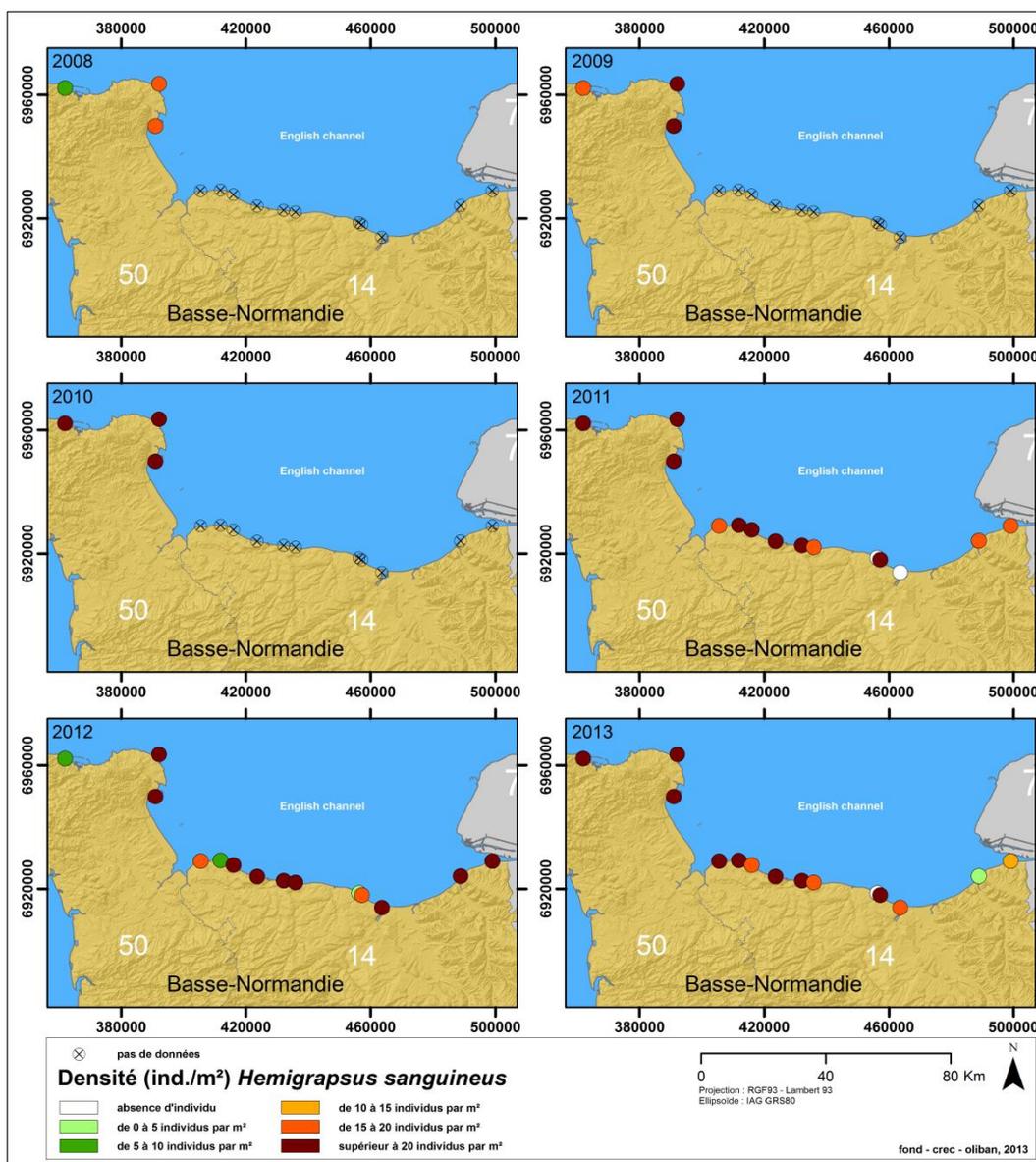


Figure 19 : Evolution pluriannuelle (de 2008 à 2013) des densités d'*Hemigrapsus sanguineus* en Basse-Normandie.

Pour *H. takanoi*, seul les sites de l'est Calvados sont colonisés [Figure 21]. Ces stations proches de l'embouchure de la Seine composées d'un substrat vaseux sont représentatives du milieu de vie d'*H. takanoi*. Un maximum de colonisation est constaté en 2011 dans les stations de Trouville et d'Honfleur alors qu'en 2012 cette colonisation a largement diminué pour être à l'état de trace [Figure 22]. En 2011, il y avait 27 ind.m<sup>-2</sup> dans la station de Honfleur, mais en 2012 cette densité est réduite à 3 ind.m<sup>-2</sup>. En 2013, cette espèce tente de se réimplanter puisqu'elle atteint 12 ind.m<sup>-2</sup>.

### III. 2. Résistance au froid des deux espèces d'*Hemigrapsus*

#### III.2.a. Impact global de la température et des facteurs pronostics sur la résistance des décapodes au froid

Les résultats du test log-rank sur les courbes de survie obtenues à partir du modèle Kaplan-Meier mettent en avant plusieurs différences de survie. Tout d'abord, il y a un effet de la température de l'air sur la résistance au froid des *Hemigrapsus* (p-value < 0,001) : plus elle est basse, moins les décapodes survivent (en terme de nombre d'individus et de durée dans le temps). En effet, à -5°C, les 30 individus sont vivants au bout des cinq jours d'expérience, alors qu'à -10°C, tous les individus sont morts dès le premier jour [Figure 23]. L'influence des facteurs pronostics au cours du temps est ensuite testée sur l'ensemble des individus déterminés morts ou vivants (0 ou 1).

Ainsi pour chaque variable, deux niveaux sont testés et les deux courbes correspondant sont comparées pour savoir s'il existe une différence significative. La première variable, pour laquelle des différences de résistance au froid sont testées, est le sexe : mâle/femelle. D'après le test, il n'y a pas de différence significative (p-value > 0,05), donc la résistance chez les mâles est identique à celle des femelles.

Concernant la durée d'exposition à des températures aériennes froides : 3 h ou 6 h, il y a une différence significative (p-value < 0,001). Les individus exposés durant 3 h résistent mieux au froid que les individus exposés durant 6 h [Figure 23]. En effet, pour une température de -8°C, les *H. sanguineus* juvéniles exposés 6 h ont un taux de mortalité de 100 % dès le premier jour alors que ceux exposés durant 3 h ont le même taux de mortalité, mais au bout du cinquième jour de l'expérience.

En ce qui concerne la différence de résistance entre les espèces *H. sanguineus* et *H. takanoi*, elle est significative (p-value < 0,001). Ainsi, *H. takanoi* est moins résistant à de faibles températures qu'*H. sanguineus*.

Face à ses résultats, la différence de résistance entre la taille et donc entre l'âge des individus a été cherchée. En la testant sur des *H. sanguineus*, une différence significative est mise en évidence

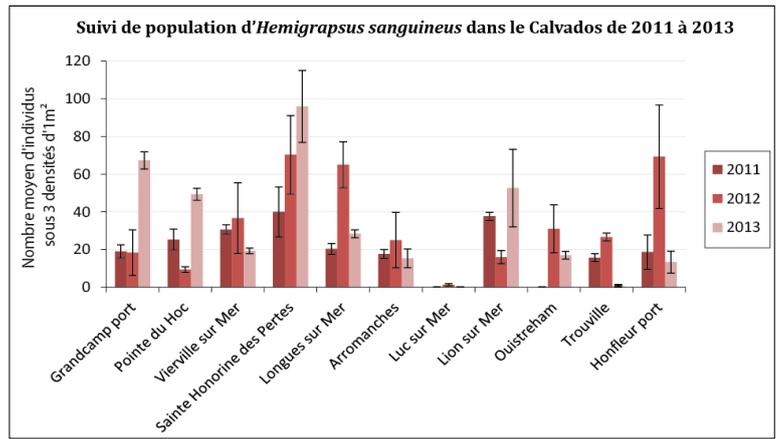
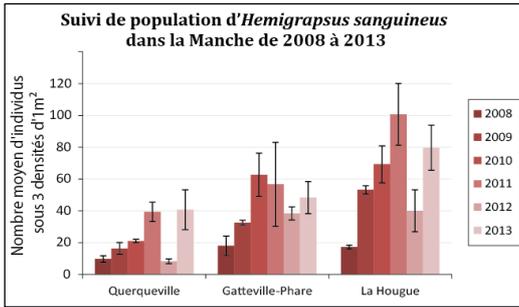


Figure 20 : Histogrammes des moyennes de densités d'*Hemigrapsus sanguineus* (individus.m<sup>-2</sup>) selon les stations suivies depuis 2008 (Manche) ou 2011 (Calvados). Les barres verticales représentent les écarts-types.

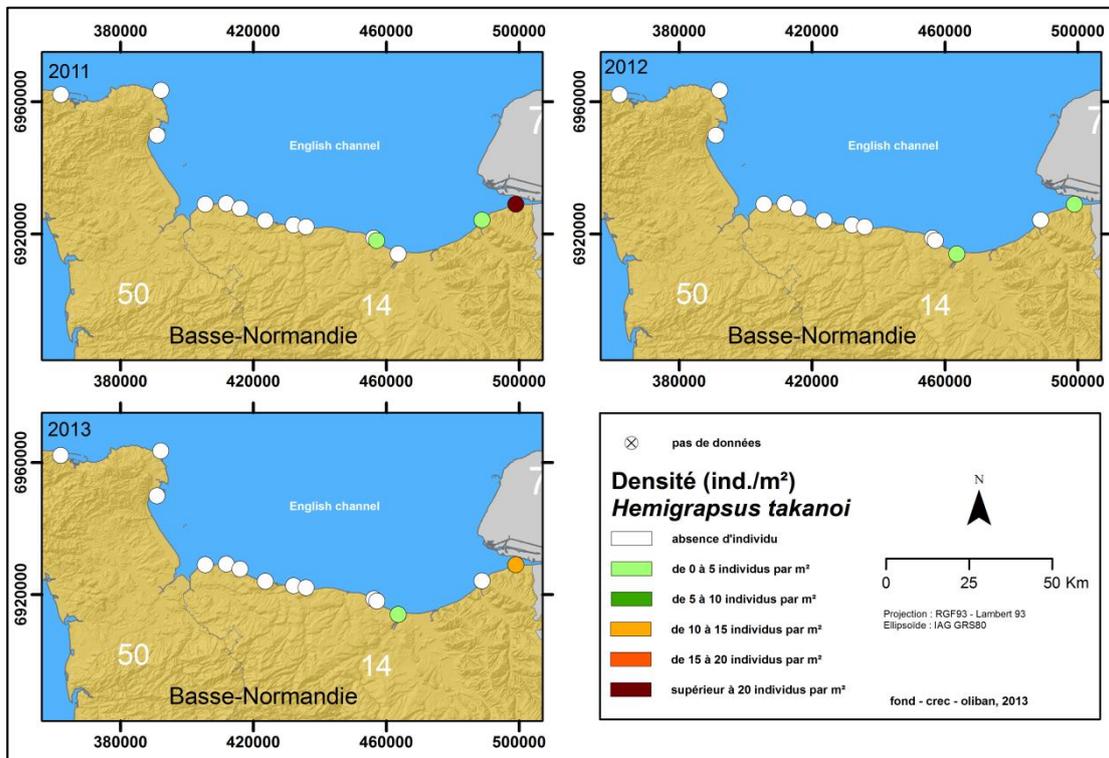


Figure 21 : Evolution pluriannuelle (de 2011 à 2013) des densités d'*Hemigrapsus takanoi* en Basse-Normandie.

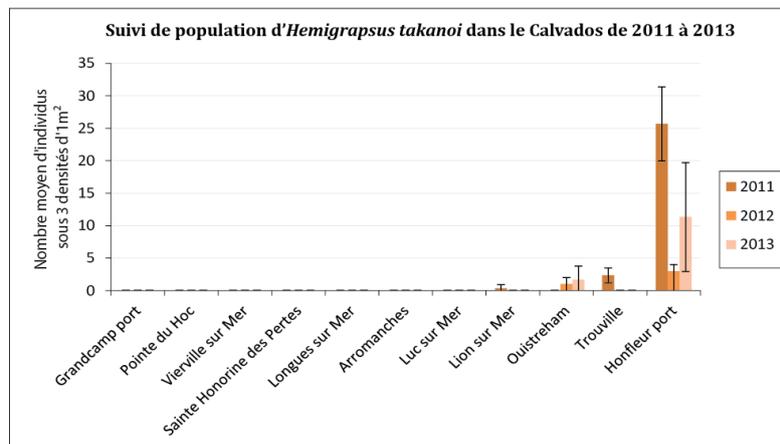


Figure 22 : Histogrammes des moyennes de densités d'*Hemigrapsus takanoi* (individus.m<sup>-2</sup>) selon les stations suivies depuis 2011. Les barres verticales correspondent à l'écart type.

(p-value < 0,001). Les petits individus, i.e. les juvéniles, sont moins résistants au froid que les grands individus. Les courbes de survie pour une température de -10°C et une durée d'émersion de 3 h, montrent que les juvéniles sont tous morts au bout du premier jour, alors que les adultes sont tous morts seulement au bout de quatre jours.

### III.2.b. Observation en détail de l'effet de la température

La température est la variable explicative de la résistance au froid. Contrairement aux autres critères étudiés, il n'y a pas deux niveaux mais sept niveaux à tester. Il faut alors relier les niveaux de température et les facteurs pronostics significatifs [Tableau 2]. Pour cela, des modèles multi-variés de Cox sont utilisés et les résultats sont synthétisés dans le Tableau 3. Les modèles permettent aussi de quantifier les différences observées avec les tests log-rank.

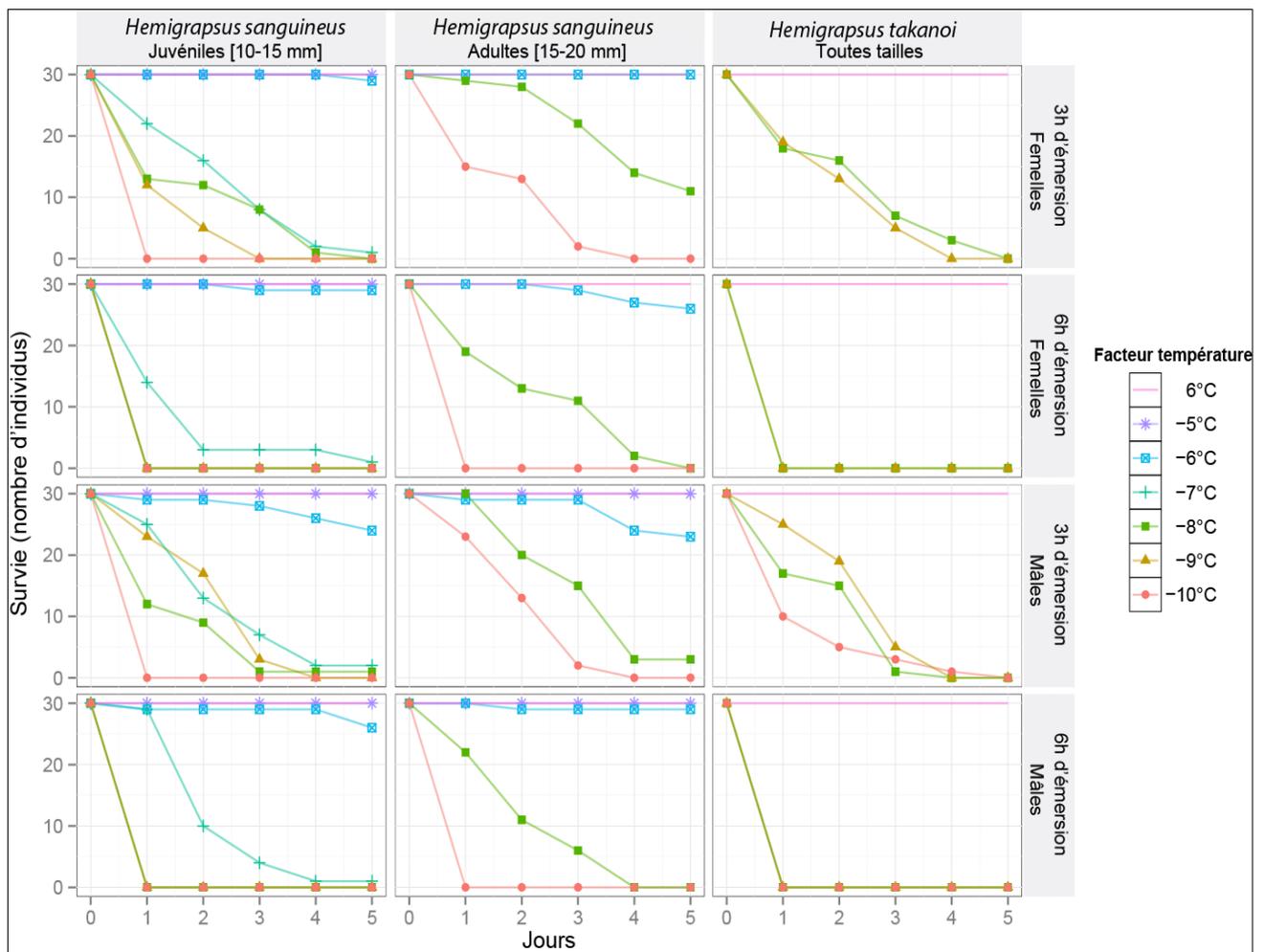
Les extrêmes de résistance sont -5°C et -10°C parce qu'au bout de cinq jours, à -5°C, 100 % des individus sont vivants alors qu'à -10°C, 100 % des individus sont morts dès le premier jour. La température -5°C ne sera pas prise en compte dans les modèles de Cox puisqu'aucune mort n'est observée.

Pour la comparaison **espèce x heure**, l'analyse révèle une différence significative pour les deux paramètres. Ainsi, les espèces laissées durant 6 h ont 1,16 fois plus de chance (= risque relatif) de mourir que les espèces laissées pendant 3 h. De la même manière, *H. takanoi* est 1,46 fois moins résistant que *H. sanguineus*.

Les paramètres **taille x heure** pour les *H. sanguineus* mettent en évidence que les juvéniles sont 1,28 fois plus sensibles au froid que les adultes, cependant, le facteur temps d'émersion ne va pas modifier cette sensibilité.

La troisième analyse de Cox qui associe l'**heure x températures** chez *H. takanoi* permet de montrer une différence de résistance par rapport à la durée d'émersion : ils sont 2,46 fois plus résistants pour une émersion de 3 h. Les températures testées : -8,-9,-10°C ne vont pas être différentes puisqu'au cinquième jour, les individus *H. takanoi* de chacune des expériences sont morts. Ils sont donc très sensibles aux basses températures.

Les deux autres analyses de Cox qui ont été réalisées confrontent l'**heure x température** dans un premier temps chez les juvéniles *H. sanguineus* et dans un deuxième temps chez les adultes *H. sanguineus*. L'heure est significative dans les deux cas et les individus exposés durant 6 h sont moins résistants aux différentes températures que pour une exposition de 3 h. Cependant, les adultes sont plus sensibles à cette différence de durée que les juvéniles puisqu'ils sont 2,44 fois plus sensibles à 6 h alors que les juvéniles ne le sont que 1,52 fois plus. La résistance aux différentes températures est décroissante à mesure de la diminution de la température. En effet, les individus juvéniles placés à -



**Figure 23 :** Courbes des données brutes de résistance au froid au cours du temps selon la température et les facteurs pronostiques que sont le sexe, l'espèce, l'âge, la durée d'émersion. Toutes les températures sont testées chez les juvéniles *Hemigrapsus sanguineus*, quatre chez les adultes (6 ou -5°C, -6°C, -8°C, -10°C) et quatre pour les *Hemigrapsus takanoi* (6°C, -8°C, -9°C, -10°C, cette dernière uniquement chez les mâles).

7°C sont 24,36 fois plus sensibles au froid que les individus placés à -6°C, mais ceux placés à -10°C le sont 58,22 fois plus que ceux à -6°C. Contrairement aux durées d'émersion, les juvéniles sont plus sensibles aux variations de températures que les adultes puisqu'à -10°C les juvéniles sont 58,22 fois moins résistants qu'à -6°C alors que les adultes sont 48,99 fois moins résistants. De plus, la sensibilité des juvéniles pour -8°C et -9°C est identique, c'est pourquoi une seule température (ici -8°C) a été testée chez les adultes.

Le dernier modèle relie les paramètres **espèce x heure x températures**. Les seules températures communes qui ont donc pu être testées sont -8°C et -10°C. Les trois facteurs sont significatifs, mais la sensibilité à la résistance va être différente : *H. takanoi* est 1,27 fois moins résistant que *H. sanguineus* ; ces deux espèces sont 1,63 fois moins résistantes à -10°C qu'à -8°C et enfin, pour une durée de 6 h, l'interaction espèce et température sera 1,71 fois moins résistante que pour 3 h.

En fonction du nombre et du type de paramètres qui vont interagir entre eux, les résistances seront différentes comme pour la résistance *H. takanoi* versus *H. sanguineus*. En effet, lorsque les deux espèces sont comparées uniquement à la durée d'émersion ou si elles sont confrontées à la durée d'émersion et aux températures, *H. takanoi* sera toujours moins résistant que *H. sanguineus*, mais dans le premier cas, il le sera 1,46 fois moins alors que dans le second cas, il le sera 1,27 fois.

Chez *H. sanguineus* juvéniles, à -6°C à la fin des cinq jours, des individus morts commencent à être comptabilisés alors qu'à -7°C au bout des cinq jours, on obtient 100 % de morts. La température seuil se trouve donc entre -6 et -7°C. Ces résultats sont confirmés avec les courbes de ROC qui ont permis d'obtenir les températures seuil, soit le meilleur rapport vivant/mort pour différents facteurs [Tableau 4]. Toutefois, comme aucun survivant n'est observé au bout des cinq jours chez *H. takanoi*, aucune courbe n'a pu être réalisée. Globalement, la température seuil des *H. sanguineus* est de -6,5°C d'après la courbe ROC [Figure 24] qui a une aire sous la courbe de 98%, c'est-à-dire que la spécificité et la sensibilité sont très élevées. Le même seuil est obtenu pour les *H. sanguineus* 3 h, *H. sanguineus* 6 h, les juvéniles *H. sanguineus* 3 h et juvéniles *H. sanguineus* 6 h. En revanche, en ce qui concerne les adultes *H. sanguineus* 3 h ou 6 h, le seuil est plus bas à -7°C, ce qui est en accord avec le modèle de Cox puisque les adultes sont plus résistants que les juvéniles.

#### IV. DISCUSSION

Les données présentées correspondent à une synthèse notamment cartographique des observations faites sur les sites prospectés entre 2008 et 2013 et apportent de nouveaux résultats

**Tableau 2 :** Tableau croisé obtenu à partir du modèle de Cox, **espèce x température x sexe x heure** des effectifs d'individus utilisés lors des expériences au froid.

Heure		Sexe		Température				
				-10	-9	-8	-7	-6
3h	Mâle	sp	<i>H sanguineus</i>	60	30	60	30	60
			<i>H takanoi</i>	30	30	30	0	0
			<b>Total</b>	<b>90</b>	<b>60</b>	<b>90</b>	<b>30</b>	<b>60</b>
	Femelle	sp	<i>H sanguineus</i>	60	30	60	30	60
			<i>H takanoi</i>	0	30	30	0	0
			<b>Total</b>	<b>60</b>	<b>60</b>	<b>90</b>	<b>30</b>	<b>60</b>
	Total	sp	<i>H sanguineus</i>	120	60	120	60	120
			<i>H takanoi</i>	30	60	60	0	0
			<b>Total</b>	<b>150</b>	<b>120</b>	<b>180</b>	<b>60</b>	<b>120</b>
6h	Mâle	sp	<i>H sanguineus</i>	60	30	60	30	60
			<i>H takanoi</i>	30	30	30	0	0
			<b>Total</b>	<b>90</b>	<b>60</b>	<b>90</b>	<b>30</b>	<b>60</b>
	Femelle	sp	<i>H sanguineus</i>	60	30	60	30	60
			<i>H takanoi</i>	0	30	30	0	0
			<b>Total</b>	<b>60</b>	<b>60</b>	<b>90</b>	<b>30</b>	<b>60</b>
	Total	sp	<i>H sanguineus</i>	120	60	120	60	120
			<i>H takanoi</i>	30	60	60	0	0
			<b>Total</b>	<b>150</b>	<b>120</b>	<b>180</b>	<b>60</b>	<b>120</b>
Total	Mâle	sp	<i>H sanguineus</i>	120	60	120	60	120
			<i>H takanoi</i>	60	60	60	0	0
			<b>Total</b>	<b>180</b>	<b>120</b>	<b>180</b>	<b>60</b>	<b>120</b>
	Femelle	sp	<i>H sanguineus</i>	120	60	120	60	120
			<i>H takanoi</i>	0	60	60	0	0
			<b>Total</b>	<b>120</b>	<b>120</b>	<b>180</b>	<b>60</b>	<b>120</b>
	Total	sp	<i>H sanguineus</i>	240	120	240	120	240
			<i>H takanoi</i>	60	120	120	0	0
			<b>Total</b>	<b>300</b>	<b>240</b>	<b>360</b>	<b>120</b>	<b>240</b>

(densité et abondance) sur les populations en 2013. La compréhension des variations de densité et de comportement a ensuite été liée de manière expérimentale à la température.

#### IV.1. Répartition des *Hemigrapsus* sur le littoral bas-normand et état de colonisation

La distribution des décapodes le long des côtes de Basse-Normandie en 2013 est très hétérogène comme les années précédentes, tant au niveau des espèces que des stations. Dans leur aire native, les deux espèces d'*Hemigrapsus* sont connues pour se trouver dans des niches écologiques différentes (Schubart, 2003). *H. takanoi* est connue pour être présente sur les sites protégés ou bien dans des zones sablo-vaseuses et les ports alors qu'*H. sanguineus* affectionne les côtes plus exposées avec des roches et des blocs (Schubart, 2003). Ces deux espèces, dont le vecteur commun serait les eaux de ballast, semblent bien s'acclimater et se développer sur les estrans rocheux bas-normands. Les récoltes d'avril à mai ont montré que les deux espèces possèdent bien une répartition particulière semblable à celle décrite par Schubart (2003).

##### IV.1.a. Cas du crabe sanguin

Ainsi, les stations à l'ouest du Calvados sont riches en particules grossières et faibles en particules fines ; ce substrat hétérogène et riche en gravier est particulièrement apprécié des *H. sanguineus* (O'Connor, 2007) ce qui correspond à la répartition des densités observées. Un substrat plus fin et une zone portuaire vaseuse (comme à Trouville ou à Honfleur) permet aussi à *H. sanguineus* d'être présent, mais à l'état de trace. C'est la présence de nombreux blocs sur ces stations qui permettent à *H. sanguineus* d'être présents parce qu'ils apportent des protections contre les éventuels prédateurs et contre les changements drastiques de température ou de salinité entre deux marées hautes. Par ailleurs, la forte présence au niveau de l'espace médiolittoral des communautés de *Mytilus edulis* leur fournit la nourriture nécessaire. C'est donc l'équilibre entre ces deux facteurs qui favorise l'installation d'*H. sanguineus*. Cependant, si un seul des deux paramètres est dominant, il suffit à son établissement : à Lion-sur-mer, l'abondance moyenne est de 173 individus alors que la zone est pauvre en blocs mais riche en moules ; à l'est du Calvados, il y a beaucoup de blocs, peu de moules et le substrat est plus vaseux comme à Honfleur port où un maximum d'abondance de 33 individus a été comptabilisé.

La répartition de la taille moyenne des *H. sanguineus*, est proche de 15 mm (individus âgés d'un an). Aussi, la moitié des individus est sexuellement mature et l'autre moitié est composée de juvéniles, ce qui suppose que la colonisation est en phase d'expansion. De plus, une femelle ovigère

Tableau 3 : Résultats des Modèles de Cox (en gras les paramètres significatifs) sur la résistance au froid selon différents facteurs.

Analyse de Cox	Paramètre	Risque Relatif (RR)	Intervalle de Confiance 95 % (IC)	p-value
Espèce x heure	Heure : 6 vs 3	<b>RR = 1,16</b>	<b>IC [1,03-1,31]</b>	<b>p = 0,018</b>
	Espèce : <i>H. takanoi</i> vs <i>H. sanguineus</i>	<b>RR = 1,46</b>	<b>IC [1,27-1,67]</b>	<b>p = 0,001</b>
<i>H. sanguineus</i> x taille x heure	Taille : Petit vs Grand	<b>RR = 1,28</b>	<b>IC [1,10-1,50]</b>	<b>p = 0,002</b>
	Heure : 6 vs 3	RR = 1,13	IC [0,98-1,51]	p = 0,088
<i>H. takanoi</i> x heure x température	Heure : 6 vs 3	<b>RR = 2,46</b>	<b>IC [1,83-3,31]</b>	<b>p = 0,001</b>
	Température : -8, -9, -10 (pas de survivants)	RR > 10 <sup>5</sup>	IC [0-10 <sup>28</sup> ]	p = 0,60
<i>H. sanguineus</i> petit x heure x température	Heure : 6 vs 3	<b>RR = 1,52</b>	<b>IC [1,25-1,84]</b>	<b>p = 0,001</b>
	Température :			
	-10 vs -6	<b>RR = 58,22</b>	<b>IC [30,66-110,54]</b>	<b>p = 0,001</b>
	-9 vs -6	<b>RR = 41,19</b>	<b>IC [21,93-77,36]</b>	<b>p = 0,001</b>
	-8 vs -6	<b>RR = 41,16</b>	<b>IC [21,99-77,01]</b>	<b>p = 0,001</b>
<i>H. sanguineus</i> gros x heure x température	-7 vs -6	<b>RR = 24,36</b>	<b>IC [13,18-45,00]</b>	<b>p = 0,001</b>
	Heure : 6 vs 3	<b>RR = 2,44</b>	<b>IC [1,84-3,24]</b>	<b>p = 0,001</b>
	Température :			
	-10 vs -6	<b>RR = 48,99</b>	<b>IC [26,84-89,43]</b>	<b>p = 0,001</b>
	-8 vs -6	<b>RR = 14,45</b>	<b>IC [8,28-25,20]</b>	<b>p = 0,001</b>
Espèce x heure x températures communes	Espèce : <i>H. Talanoi</i> vs <i>H. sanguineus</i>	<b>RR = 1,27</b>	<b>IC [1,06-1,51]</b>	<b>p = 0,008</b>
	Température : -10 vs -8	<b>RR = 1,63</b>	<b>IC [1,38-1,92]</b>	<b>p = 0,001</b>
	Heure : 6 vs 3	<b>RR = 1,71</b>	<b>IC [1,44-2,02]</b>	<b>p = 0,001</b>

a été récoltée lors de l'échantillonnage à la Hougue pour la relation « taille des pierres selon la taille et le nombre de crabes ». La période de reproduction en 2013 commence donc vers mi-mai et se terminera vers fin octobre. Cette longue période de reproduction et de développement larvaire permet à ces crabes de coloniser les côtes sur de grandes distances. Grâce à l'hydrodynamisme côtier, une grande dispersion larvaire vers l'ouest du Calvados et jusqu'au nord de la Manche, à partir de la zone d'introduction du Port du Havre est cohérente avec le modèle de Salomon et Breton (1991). D'ailleurs, les densités d'individus de cette zone tendent à augmenter depuis 2011.

A l'est du Calvados, il y a un gradient de salinité depuis l'embouchure de la Seine au nord de la Baie de Seine ; or la salinité est aussi très importante pour le développement larvaire (Epifanio, 1998). Elle doit être suffisamment élevée pour la transformation du stade mégalope au crabe, cette zone estuarienne pourrait alors la limiter. Toutefois, en 2012, dans l'est Calvados, l'abondance d'*H. sanguineus* a augmenté alors qu'elle a diminué ou stagné sur beaucoup d'autres sites. Ces zones à l'est ont une granulométrie plutôt fine ce qui convient à *H. sanguineus*, mais n'est pas son type de sédiment préférentiel. Il y a donc une autre explication à cette augmentation en 2012 qui va de nouveau diminuer significativement en 2013.

La partie ouest des côtes de la Manche, n'est pas encore fortement colonisée. Toutefois, quelques individus sont présents dans la région S2 alors qu'il n'y en a pas dans les secteurs S1 et S3. Il est donc suggéré que les individus ne proviennent pas du Calvados, mais d'un autre point qui a probablement subi un relargage d'eau de ballast apportant des larves, ou alors des adultes, liés au transfert d'huîtres comme de Saint Vaast la Hougue vers la côte ouest du Cotentin.

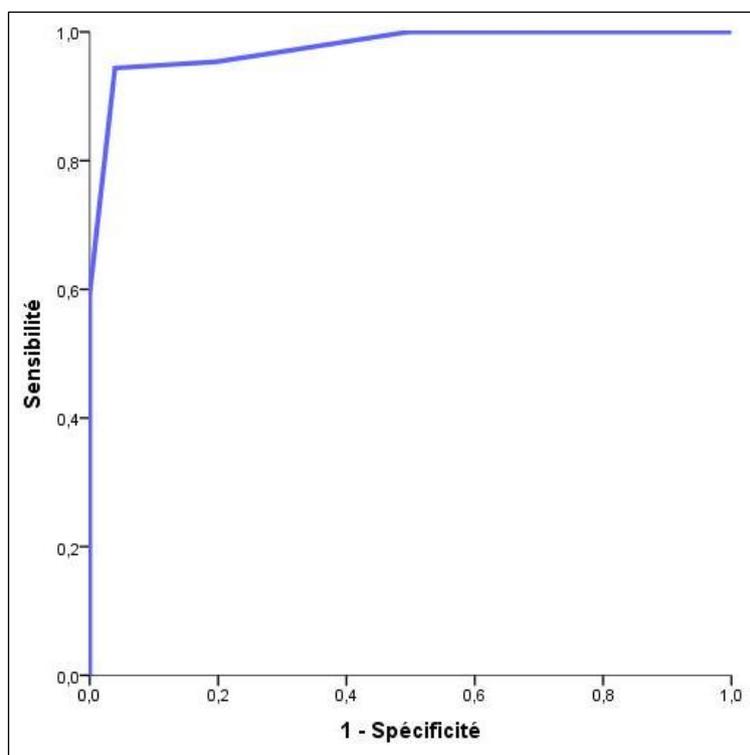
*H. sanguineus* s'est donc parfaitement adapté à nos latitudes et est capable de se développer et d'accroître sa population de manière autonome tout en colonisant de nouveaux lieux plutôt vers le nord de l'Europe. Cependant, il y a en moyenne 24,5 ind.m<sup>-2</sup> le long de la côte de Basse-Normandie avec un maximum de 96 ind.m<sup>-2</sup> à Sainte Honorine des Pertes. Ce qui est loin des valeurs obtenues au New Jersey qui voit son maximum à 320 ind.m<sup>-2</sup> (Mc Dermott, 1999 ; Delaney *et al.*, 2008). Au vu de l'augmentation et des densités, les populations d'*Hemigrapsus* du littoral Bas-Normand seraient donc dans une phase de colonisation et d'expansion. Toutefois, la dynamique de population sur les sites les plus colonisés laisse à penser que la phase d'équilibre de la colonisation a été atteinte (Gothland *et al.*, soumis 1).

#### IV.1.b. Cas du crabe à pinceaux

*Hemigrapsus takanoi* se cantonne à l'est du Calvados, au niveau des embouchures des ports (Ouistreham, Cabourg, Honfleur Port, Honfleur) qui sont les seules zones rocheuses ayant un support relativement vaseux de la région. Ce sédiment fin permet à *H. takanoi* de creuser des terriers pour se

**Tableau 4** : Résultats obtenus à partir des courbes ROC pour connaître la température seuil des *H. sanguineus* uniquement puisque les *H. takanoi* n'ont pas survécu les cinq jours.

Courbe de ROC	N valide	Aire Sous la Courbe (AUC) ± ET	Intervalle de confiance 95% (IC)	Seuil température (°C)	Sensibilité (Se) Spécificité (Sp)
<i>H. sanguineus</i>	Positif : <b>593</b> Négatif : <b>727</b>	<b>0,98</b> ± 0,003	IC [0,98-0,99]	<b>-6,5</b>	<b>Se = 96,6 %</b> <b>Sp = 96,3 %</b>
<i>H. sanguineus</i> x 3h	Positif : <b>303</b> Négatif : <b>357</b>	<b>0,98</b> ± 0,005	IC [0,97-0,99]	<b>-6,5</b>	<b>Se = 94,4 %</b> <b>Sp = 96,1 %</b>
<i>H. sanguineus</i> x 6h	Positif : <b>290</b> Négatif : <b>370</b>	<b>0,99</b> ± 0,002	IC [0,99-1,00]	<b>-6,5</b>	<b>Se = 99,0 %</b> <b>Sp = 96,5 %</b>
<i>H. sanguineus</i> Petit x 3h	Positif : <b>176</b> Négatif : <b>244</b>	<b>0,99</b> ± 0,003	IC [0,99-1,00]	<b>-6,5</b>	<b>Se = 98,3 %</b> <b>Sp = 97,1 %</b>
<i>H. sanguineus</i> Petit x 6h	Positif : <b>178</b> Négatif : <b>242</b>	<b>0,99</b> ± 0,002	IC [0,99-1,00]	<b>-6,5</b>	<b>Se = 98,3 %</b> <b>Sp = 97,9 %</b>
<i>H. sanguineus</i> Gros x 3h	Positif : <b>127</b> Négatif : <b>113</b>	<b>0,96</b> ± 0,011	IC [0,94-0,98]	<b>-7</b>	<b>Se = 89,0 %</b> <b>Sp = 93,8 %</b>
<i>H. sanguineus</i> Gros x 6h	Positif : <b>112</b> Négatif : <b>128</b>	<b>0,99</b> ± 0,006	IC [0,97-1,00]	<b>-7</b>	<b>Se = 100 %</b> <b>Sp = 93,7 %</b>



**Figure 24** : Courbe ROC de la spécificité et de la sensibilité d'*Hemigrapsus sanguineus* pour 3 h d'émersion. AUC = 0,98 ± 0,005 pour une température seuil de -6,5°C.

protéger. Contrairement à son aire native, *H. takanoi* vit en sympatrie avec *H. sanguineus*. Mais l'évolution des densités des sites sur lesquels les deux espèces vivent ensemble : Lion-sur-mer, Ouistreham, Trouville, Honfleur port est en sens inverse entre 2011 et 2013. En effet, en 2011 Honfleur était plus colonisé par *H. takanoi* que par *H. sanguineus* et inversement pour Lion-sur-mer et Trouville. En 2012, les *H. takanoi* ont presque disparu au profit du développement d'*H. sanguineus*. Enfin, en 2013, lorsque *H. takanoi* se réimplante de manière importante, notamment à Honfleur, le nombre d'*H. sanguineus* diminue de nouveau. Cela montre que les deux espèces peuvent vivre ensemble, mais que le milieu portuaire abrité est préférentiel à *H. takanoi* (même s'il ne domine jamais en nombre sur une station en 2012) et qu'*H. sanguineus* est opportuniste. D'après la taille moyenne des *H. takanoi*, la majorité de la population est constituée de juvéniles. Cela est probablement dû à la chute considérable des effectifs en 2012. Ainsi, les individus nouvellement trouvés en 2013 ont moins d'un an, ils forment une nouvelle génération. Contrairement à *H. sanguineus*, le crabe à pinceaux a plus de mal à s'implanter sur les côtes normandes. En revanche, son regain de densité en 2013 et malgré sa distribution discontinue sur les 700 km de côtes prospectées, cette espèce est maintenant considérée comme naturalisée en France (Gothland *et al.*, soumis 2). Il faut continuer de se préoccuper de cette espèce parce qu'une étude néerlandaise a montré que la zone estuarienne de l'Escaut oriental avait des proportions d'*H. takanoi* semblable à nos abondances d'*H. sanguineus* alors que les abondances d'*H. sanguineus* étaient semblable à nos abondances *H. takanoi* (Van den Brick *et al.*, 2012).

#### **IV.2. Impact des *Hemigrapsus* sur le crabe autochtone**

Le genre *Hemigrapsus* comporte une population plus nombreuse que le crabe vert autochtone. Les abondances diminuent entre 2011 et 2012 (Jobert, 2012) et le nombre moyen sous 30 blocs en 2013 est identique à celui de 2012. Ainsi, les stations colonisées par *H. sanguineus* semblent avoir un impact négatif sur *Carcinus maenas*, occupant la même niche écologique. Ils seraient de meilleurs compétiteurs parce qu'ils ont un comportement grégaire (Jensen *et al.*, 2002, Epifanio *et al.*, 2001)) exerçant une exclusion des *Carcinus*. De plus, le régime alimentaire des *Hemigrapsus* est identique à celui des juvéniles *Carcinus* qui sont eux-mêmes consommés par le crabe sanguin (Jensen *et al.*, 2002) qui est vorace (Brousseau *et al.*, 2001) et agressif (Delaney *et al.*, 2008).

Les *Hemigrapsus* pourraient affecter la population d'espèces autochtones en perturbant la chaîne alimentaire (Brousseau *et al.*, 2001) et en déplaçant la zone d'habitation des autres espèces afin de coloniser un maximum d'espace. Ainsi, la compétition pour l'espace et/ou pour la nourriture et la prédation pourrait avoir un impact sur les espèces natives comme c'est le cas sur les juvéniles de



*C. maenas*. C'est la grande densité d'individus qui impacte les proies (Bourdeau et O'Conner, 1999) puisque 60 individus consomment jusqu'à  $12,7 \pm 11,6$  moules par jour (Brousseau *et al.*, 2001). De plus la consommation d'espèces commerciales comme *Mytilus edulis* ou *Crassostrea gigas* menace aussi indirectement le commerce (Brousseau *et al.*, 2001).

Si l'expansion d'*Hemigrapsus* continue comme aux Etats-Unis, le schéma global risque d'être similaire avec un effet négatif sur les proies de ce crabe invasif et sur la population de *Carcinus* (Landshoff *et al.*, 2013). *H. takanoi* est en revanche une espèce qui colonise les biotopes à faible biodiversité, dans les zones portuaires comme Honfleur. Mais très peu d'études se sont focalisées sur cette espèce et les risques de l'impact d'*H. takanoi* sur les autres espèces sont mal connus.

### IV.3. Impact de la température sur l'abondance et sur la répartition des crabes

Les conditions climatiques sont des facteurs abiotiques qui ont des effets sur l'abondance, le développement, la reproduction et la distribution des ectothermes ainsi que sur les relations entre les espèces (Bale, 2002). Le facteur abiotique le plus important est la température. Elle affecte les performances des ectothermes (Huey et Kingslover, 1989). Ces performances augmentent progressivement du minimum thermique critique jusqu'à l'optimum, puis diminuent rapidement (i.e. température léthale). La gamme de températures tolérée par un individu correspond donc à la zone où les performances sont maintenues (Denlinger et Yocum, 1998).

On peut supposer que les variations de densités entre les années sont dues aux variations de température puisque c'est en 2012, qu'il y a eu une période de froid (trois jours) durant laquelle la température de l'air a atteint  $-6,6^{\circ}\text{C}$  et la température de l'eau  $4^{\circ}\text{C}$ . Aussi la température est un facteur abiotique primordial pour le développement larvaire (Kurata, 1968) et pour la survie des individus.

Les crabes sont des animaux ectothermes c'est-à-dire à sang froid et dont la température du corps varie selon la température extérieure. Leur comportement est adapté à des environnements de températures différentes afin d'augmenter leur survie. Ce qui est surtout nécessaire dans la zone intertidale où la plupart des ectothermes vivent proches voire au dessus de leur tolérance thermique. Chaperon *et al.*, (2011) ont montré que le corps des gastéropodes et la température du substrat sont corrélés positivement à chaque habitat mais aussi aux saisons. Il en est de même pour les décapodes. En effet, les *Hemigrapsus* migrent plus bas sur l'estran en hiver (Gerard *et al.*, 1999). L'expérience au froid va dans le sens de ces observations puisque les deux espèces invasives testées sont moins résistantes à des températures basses ( $< -7^{\circ}\text{C}$ ) pour une exposition de 6 h que pour une exposition de 3 h. Ainsi, il y aurait une adaptation comportementale durant l'hiver de façon à ce que les espèces



soient plus longtemps recouvertes par la mer, qui à cette période de l'année est toujours plus chaude que la température de l'air. Il y a donc un effet positif sur la résistance au froid d'un processus d'acclimatation avant l'exposition aux basses températures de l'hiver. Or, l'acclimatation correspond à deux types de processus : court terme et long terme (Bowler, 2005). La réponse des organismes au stress est considérée comme une acclimatation à long terme quand elle se fait sur une longue période avec des conditions de stress modérée, alors qu'elle sera considérée comme une acclimatation à court terme quand elle se fait sur une courte période avec des conditions de stress plus importantes.

La migration durant l'hiver s'apparenterait donc à une acclimatation comportementale à long terme. De plus, le froid provoque des lésions parfois irréversibles voire létales chez les individus selon la température atteinte. Comme il a pu être mis en évidence en laboratoire, pour une température seuil critique d'environ  $-6,5^{\circ}\text{C}$ . Or, l'alternance froid/chaud causée par les marées permettrait pour les individus exposés moins longtemps au froid de l'air, d'augmenter leur activité métabolique qui serait responsable de la diminution des dommages liés à une exposition au froid plus longue. Cette hypothèse pourrait expliquer pourquoi les individus exposés à  $-6,6^{\circ}\text{C}$  en février 2012 seraient morts en plus grande quantité. En effet, les conditions expérimentales ne permettaient pas de simuler une marée semi-diurne, ainsi, les organismes testés ont eu deux fois plus de temps pour récupérer de leurs blessures causées par le froid que dans le milieu naturel. Cette période de froid ponctuelle (trois jours) en 2012 nécessite une acclimatation à court terme des individus avec des conditions de stress plus importantes que lors des autres hivers. Cela expliquerait pourquoi il y a eu une baisse de la densité des individus en 2012 par rapport aux autres années.

L'acclimatation au froid entraîne des modifications morphologiques, physiologiques, écologiques et comportementales des organismes (Bowler, 2005). Par exemple, l'adaptation physiologique aboutit à la production de sucres, acides aminés et de lipides cryoprotecteurs qui protègent les cellules des organismes (Andreadis *et al.*, 2005). Cette production sera d'autant plus importante que l'individu sera de grande taille (et donc âgé). Les expériences en laboratoire ont mis en évidence que les grands individus étaient plus résistants aux faibles températures que les petits. Cela pourrait être dû à cette adaptation physiologique mais aussi à l'épaisseur du tégument qui joue le rôle de barrière contre le gel et qui est plus épais chez les adultes. Il est aussi suggéré que l'habitat en termes de protection va être primordial. Comme indiqué lors de l'expérience « taille des pierres en fonction de la taille des crabes », les grands individus se trouvent préférentiellement sous les gros blocs qui forment une barrière plus efficace contre le froid que les petites pierres. Ainsi, l'absence d'individus de taille inférieure à 4 mm dans la population d'*Hemigrapsus* peut s'expliquer de deux



manières : soit ils atteignent cette taille avant l'hiver (puisque à des températures froides, la croissance est stoppée : Epifanio, 2013), soit ils n'ont pas survécus.

L'adaptation comportementale pour résister au froid de l'hiver est spécifique pour chacune des espèces. En effet, *H. sanguineus* se cache sous les pierres alors qu'*H. takanoi* s'envase. Mais lorsqu'un événement de froid intense survient, ces deux espèces n'ont pas le même taux de mortalité, *H. takanoi* disparaissant presque entièrement au printemps 2012. Les expérimentations ont pu mettre en évidence que l'espèce *H. takanoi* était aussi moins résistante au froid qu'*H. sanguineus*, mais il serait concevable que la vase soit aussi une protection moins bonne que la pierre.

Une autre observation sur la population pourrait être liée au froid. Les *Hemigrapsus* ont globalement un déficit en mâle. L'augmentation de la proportion de femelles dans le sex-ratio de la descendance des individus de 2012 (c'est-à-dire pour les individus récoltés en 2013) peut s'expliquer par un hiver très froid. Cela avait été mis en évidence chez les insectes (Colinet *et al.*, 2006).

Il y a donc un réel impact de la température sur la résistance des décapodes au froid qui varie selon un seuil critique lui-même modifié selon les facteurs pronostics (âge, espèce, durée d'émersion). Toutefois, leur gamme de tolérance au froid sur cinq jours se trouve entre -5°C et -10°C. D'ailleurs, la durée d'une période de froid est aussi très importante. En effet, les lésions augmentent et s'accumulent au cours du temps puisqu'elles n'ont pas le temps de toutes être réparées. Ici les expériences ont été menées sur cinq jours, mais si elles avaient été réalisées sur une plus longue période de temps, une courbe de survie décroissante avec le temps aurait peut être été observée pour une température de -5°C.

La température serait une limite biogéographique à l'expansion des *Hemigrapsus* plus au nord. Ce qui peut laisser penser que le réchauffement climatique va modifier cette limite qui peut permettre aux espèces invasives de s'étendre et de coloniser encore de nouveaux milieux. Toute cette étude est donc en accord avec les observations de Stephenson (2009).

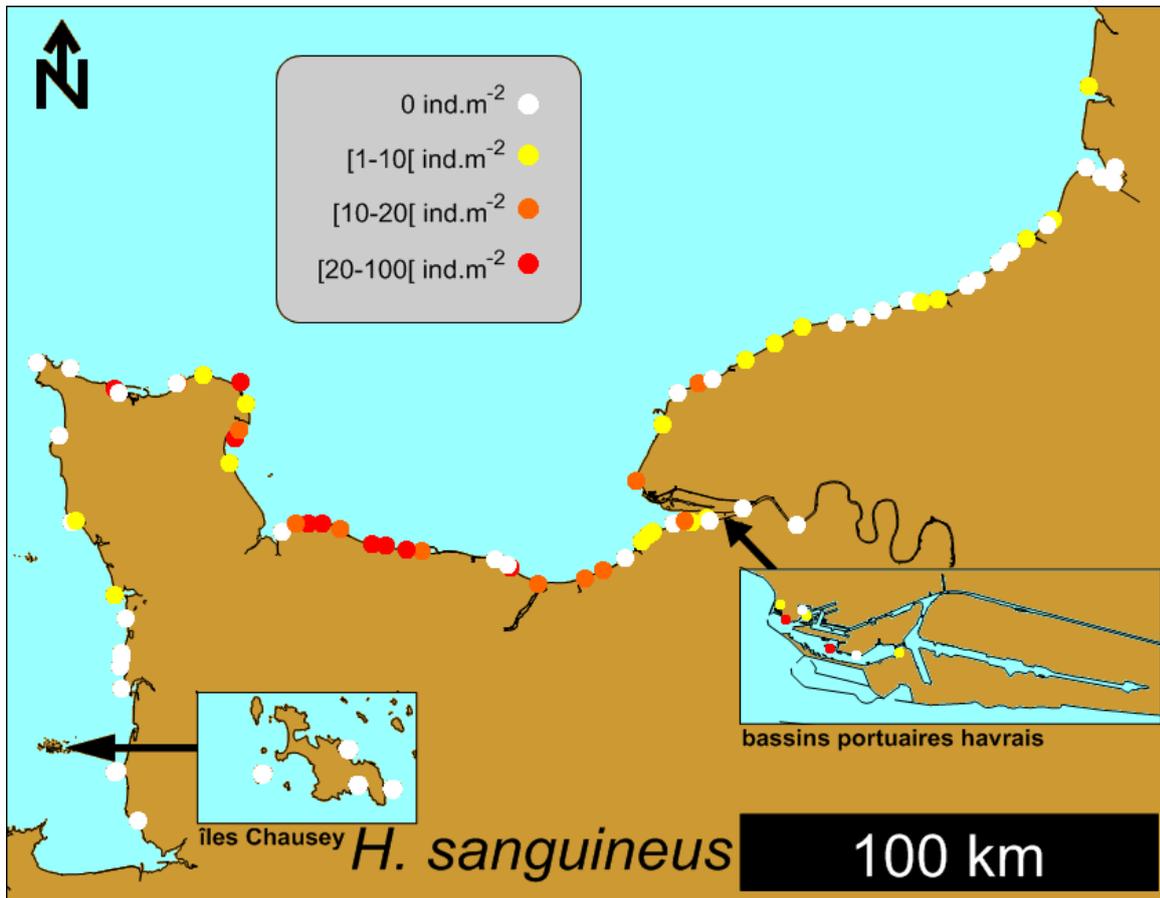


Figure 25 : Densité des *H. sanguineus* sur l'ensemble du littoral Normand-Picard lors des prospections d'avril-mai 2013.

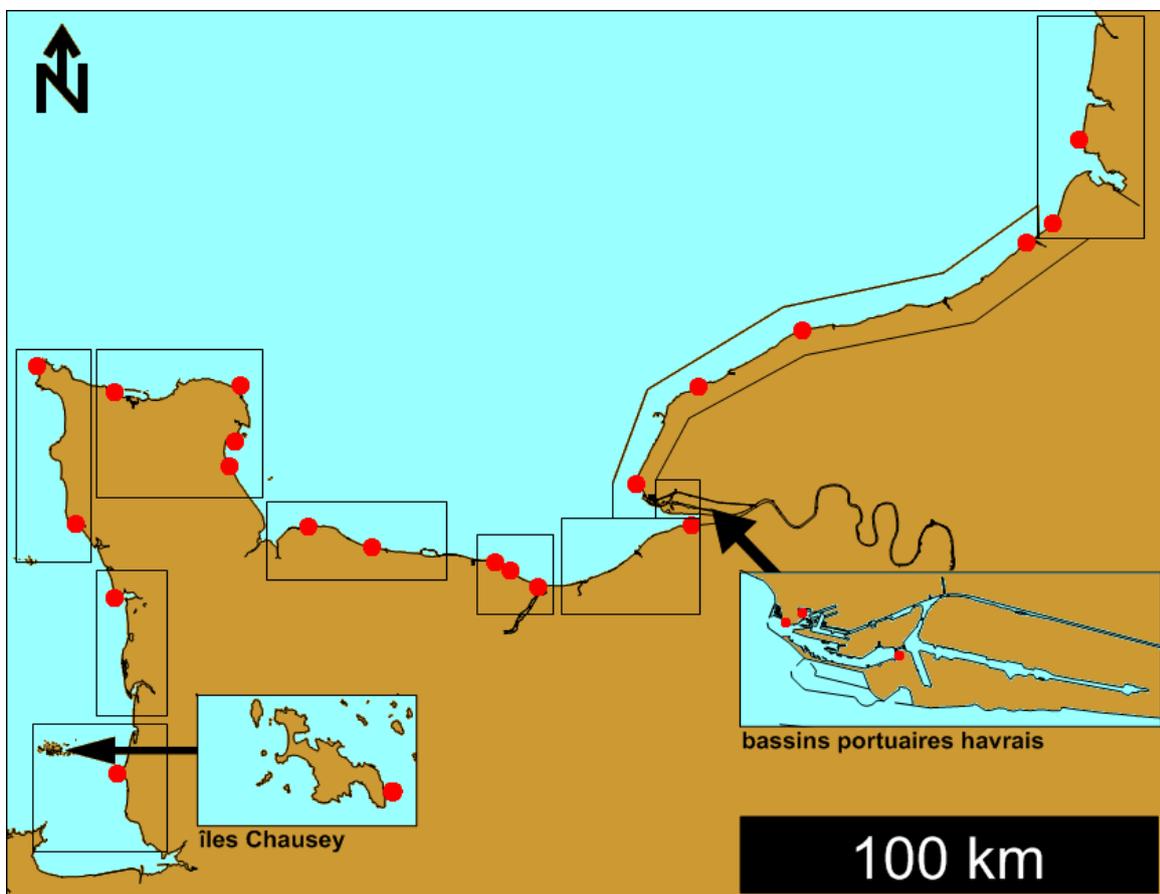


Figure 26 : Choix des 24 sites à prospector dans les années à venir sur le littoral Normand-Picard (répartition selon les secteurs).

## V. PERSPECTIVES

La gestion des espèces marines exotiques envahissantes est très difficile et leur éradication reste quasi impossible. Ainsi, pour limiter les risques d'introduction, il convient de passer par la prévention, le développement de la conscience environnementale et le contrôle des vecteurs de propagation comme les eaux de ballasts et la culture d'espèces non endémiques. Il est aussi nécessaire d'obtenir des informations sur l'évolution de la colonisation à grande échelle (Delaney, 2008) spatiale et temporelle.

C'est pourquoi le suivi du littoral de Basse Normandie a été intégré dans une démarche générale de suivi du littoral Normand-Picard. Grâce à cela, des cartes de densités [Figure 25] ont par exemple pu être réalisées, sur toute la côte, à raison d'une centaine de stations. Il apparaît que, l'expansion de ces deux espèces le long du littoral Normand-Picard est rapide et pérenne. Elle peut ainsi avoir de nombreux impacts négatifs nécessitant un suivi à long terme de stations spécifiques. La réflexion des trois partenaires (GEMEL Picardie, CSLN, M2C) a permis d'envisager un suivi pluriannuel de 24 stations réparti sur les onze secteurs définis par l'ensemble du littoral. Les stations sont définies selon l'importance des espèces invasives en 2013. Ainsi, des stations très colonisées vont permettre de suivre l'évolution des *Carcinus maenas* et des stations sur lesquelles aucun ou peu d'individu des espèces invasives ont été récoltés permettront de statuer sur l'expansion de la colonisation. Enfin, quelques zones d'installations commerciales (mytilicultures et ostréicultures) seront aussi suivies annuellement pour évaluer l'impact de ces deux espèces [Figure 26] sur le littoral moyen et supérieur sur *C. maenas* et sur les autres espèces. Grâce à ses futures études, les conséquences de l'introduction d'*Hemigrapsus* pourront être évaluées sur la structure et le fonctionnement des côtes touchées. Cette proposition a été acceptée par le ROLNP qui pourrait reconduire le projet assurant ainsi la pérennité du suivi.

Des conditions environnementales *ad hoc* sont nécessaires au développement des animaux. Elles peuvent donc agir en limitant ou en augmentant la biologie des espèces. Ici, la température froide a été testée, il serait donc nécessaire de voir la limite de résistance à des températures élevées (>30°C) correspondant aux températures estivales rencontrées pendant la canicule de 2003. De plus, les individus de taille inférieure à 10 mm n'ont pas été testés. Comme une différence de résistance au froid a été mise en évidence entre les juvéniles 10-15 mm et les adultes 15-20 mm, peut être que les individus encore plus petits résisteraient encore moins bien au froid.

Les phénomènes météorologiques extrêmes (périodes plus froides que les normales) sont susceptibles d'entraîner des modifications futures dans la distribution des espèces exotiques marines.



Des études complémentaires en laboratoire pourraient être envisagées pour étudier plus précisément la résistance au froid des décapodes dans leur environnement. En effet, la présence de pierres et autres micro-habitats confère des protections aux individus. Aussi, pour pouvoir envisager leur expansion vers le nord, il faut les considérer dans le modèle de réchauffement climatique. Il faut aussi prendre en compte la température du substrat et d'autres variables comme l'irradiance solaire puisqu'une unique variable climatique (température de l'air) n'est pas nécessairement corrélée avec la température individuelle du corps dans la nature (Chapperon, 2011).

Au-delà de ces aspects de suivis et de résistance, le travail pourrait se poursuivre dans un premier temps sur la phase benthique des décapodes invasifs, sur :

- Savoir si cette espèce est bivoltine (deux générations par an). Des tests en laboratoire permettraient de savoir s'il existe une température optimale qui pourrait favoriser le bivoltisme en augmentant le nombre de générations.
- Il faudrait aussi mieux connaître le phénomène de croissance de ces espèces invasives puisqu'il y a très peu de mues et aucun « crabe mou » n'a été trouvé. Il serait donc intéressant de voir la vitesse de calcification de la carapace après mue.

De plus, aucune étude *in situ* sur la phase planctonique du développement de ces décapodes n'a été menée en Europe, ni aux Etats-Unis. Celle-ci pourrait servir à connaître la connectivité entre la distribution de la population et la phase planctonique.

Le rôle des *Hemigrapsus* dans le réseau trophique est aussi mal connu. En effet, dans la partie Picarde du projet, des individus ont été trouvés associés aux bouchots. Il faudra donc voir si des décapodes peuvent aussi être associés aux poches ostréicoles et les impacts des grandes densités sur le commerce. A contrario, si le régime alimentaire de ces espèces invasives est connu, on ne sait pas quelle place il occupe ; i.e. le goëland s'en nourrit (observations personnelles). Il serait intéressant d'étudier les contenus stomachaux d'espèces qui fréquentent les estrans supérieurs à marée haute.

Face au manque d'informations et à l'importance des espèces invasives, quelques chercheurs des Etats-Unis (Delaney *et al.*, 2008) ont mis en œuvre la science participative. Celle-ci permet de faire des suivis à plus grande échelle et apporte des éléments de réponse au besoin d'expertises, d'appui aux politiques publiques de la mer et du littoral pour gérer au mieux ces introductions d'espèces. Mais la science participative associative a aussi pour but de sensibiliser les citoyens pour qu'ils prennent conscience des impacts que peuvent avoir les espèces introduites.



## BIBLIOGRAPHIE

- Andreadis, S.S., Milonas, P.G., Savopoulou-Soultani, M., 2005. Cold hardiness of diapausing and non-diapausing pupae of the European grapevine moth, *Lobesia botrana*. *Ento. Exp. Appl.* 117, 113-118.
- Angilletta, M. J., 2009. *Thermal Adaptation : A Theoretical and Empirical Synthesis*. Oxford University Press, Oxford.
- Ansart, A., Vernon, P., 2003. Cold hardiness in molluscs. *Acta Oecol.* 24, 95-102.
- Asakura, A., Watanabe, S., 2005. *Hemigrapsus takanoi*, new species, a sibling species of the common Japanese intertidal crab *H. penicillatus* (Decapoda: Brachyura: Grapsoidea). *J. Crust. Biol.* 25, 279-292
- Bale, J.S., 2002. Insects and low temperatures: from molecular biology to distributions and abundance. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 357, 849-862.
- Beisel, J.N., Lévêque, C., 2010. Introduction d'espèces dans les milieux aquatiques. Faut-il avoir peur des invasions biologiques? Editions Quae, Versailles.
- Boudouresque, C.F., 1999. Méditerranée : y a-t-il des espèces qui disparaissent ? Conférence "Comité du Vieux Marseille". GIS Posidonie publ., Marseille, Fr., 1-12.
- Bourdeau, P., O'Conner, N., 1999. Prey preferences of the recently introduced Western Pacific Shore Crab, *Hemigrapsus sanguineus*, feeding on molluscs and macroalgae in Southeastern Massachusetts. In *Abstracts: First National Conference on Marine Bioinvasions*, 24 -27.
- Bowler, K., 2005. Acclimation, heat shock and hardening. *J. Ther. Biol.* 30, 125-130.
- Breton, G., Faasse, M., Noël, P., Vincent, T., 2002. A new alien crab in Europe: *Hemigrapsus sanguineus* (decapode: brachyuran: grapsidae). *J. Crus. Biol.* 22, 184-189.
- Brousseau, D.J., Filipowicz, A., Baglivo, J.A., 2001. Laboratory investigations of the effects of predator sex and size on prey selection by the Asian crab, *Hemigrapsus sanguineus*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 262, 199-210.
- Chappon, C., Seuront, L., 2011. Space-time variability in environmental thermal properties and snail thermoregulatory behaviour. *Funct. Ecol.* 25, 1040-1050.
- Clout, M., 1998. And now, the Homogocene. *World Cons., Suisse* 3, 97-98.
- Colinet, H., Renault, D., Hance, T., Vernon, P., 2006. The impact of fluctuating thermal regimes on the survival of a cold exposed parasitic wasp, *Aphidius colemani*. *Physiological Entomology*, 31, 234-240.
- Dauvin, J.C., 2009a. Records of the Asian shore crab *Hemigrapsus sanguineus* (Crustacea: Brachyura: Grapsoidea) in the Cotentin, Normandy, English Channel. *Aqu. Inv.* 4, 467-472.
- Dauvin, J.C., 2009b. Asian Shore Crabs *Hemigrapsus spp.* (Crustacea: Brachyura: Grapsoidea) continue their invasion around the Cotentin Peninsula, Normandy, France: Status of the *Hemigrapsus* population in 2009. *Aqu. Inv.* 4, 605-611.
- Dauvin, J.C., Tous Rius, A., Ruellet, T., 2009. Recent expansion of two invasive crabs species *Hemigrapsus sanguineus* (De Haan 1853) and *H. takanoi* (Asakura and Watanabe 2005) in the Dover Strait (English Channel, north-eastern Atlantic). *Aqu. Inv.* 4, 451-465.
- Dauvin, J.C., Delhay, J.B., 2010. First record of *Hemigrapsus takanoi* (Crustacea: Decapoda: Grapsidae) on the western coast of the northern Cotentin, Normandy, western English Channel. *Mar. Biod. Rec.* 3, 1-3.



- Dauvin, J.C., Dufosse, F., 2011. *Hemigrapsus sanguineus* (De Haan, 1835) (Crustacea: Brachyura: Grapsoidea) a new invasive species in European waters: the case of the French English Channel coast (2008-2010). *Aqu. Inv.* 6, 429-438.
- De Haan, W., 1835. Crustacea. In : von Siebold P.F. (ed.) *Fauna Japonica sive Descriptio animalium, quae in itinere per Japoniam, jussu et auspiciis superiorum, qui summum in India Batava imperium tenant, suscepto, annis 1823-1830 collegit, notis, observationibus et adumbrationibus illustravit P.F. de Siebold. Coniunctis studiis C.J. Temmincket H. Schlegel pro Vertebratis atque W. de Haan pro Invertebratis elaborate Regis auspiciis edita.* Leiden, Lugundi-Batavorum. *DECAS* 2, 25-64, 17, C, D. (For dates see Sherborn & Jentink, 1895; Holthuis, 1953 and Holthuis & T. Sakai, 1970)
- Delaney, D., Sperling, C., Adams, C., Leung, B., 2008. Marine invasive species: validation of citizen science and implications for national monitoring networks. *Biol. Inv.* 10, 117-128.
- Denlinger, D.L., Yocum, G.D., 1998. Physiology of heat sensitivity in insects. In : *Temperature sensitivity in insects and application in integrated pest management.* Westview Press. Boulder, 7-57.
- Dewarumez, J.-M., Gevaert, F., Massé, C., Foveau, A., Grulois, D., 2011. Les espèces marines animales et végétales introduites dans le bassin Artois-Picardie. UMR CNRS 8187 LOG et Agence de l'Eau Artois-Picardie.
- Epifanio, C., Dittel, A.I., Park, S., Schwalm, S., Fouts, A., 1998. Early life history of *Hemigrapsus sanguineus*, a non-indigenous crab in the Middle Atlantic Bight (USA). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 170, 231-238.
- Epifanio, C., Kopin, C., Nelson, S., Stratton, M., 2001. Effects of chemical cues on metamorphosis of the Asian shore crab *Hemigrapsus sanguineus*, an invasive species on the Atlantic Coast of North America. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.* 265, 141-151.
- Epifanio, C.E., 2013. Invasion biology of the Asian shore crab *Hemigrapsus sanguineus*: A review. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 441, 33-49.
- Feinstein, A.R., 1990. The inadequacy of binary models for the clinical reality of three-zone diagnostic decisions. *J Clin Epidemiol.* 43, 109-113
- Gerard, V., Cerrato, R., Larson, A., 1999. Potential impacts of a western Pacific grapsid crab on intertidal communities of the northwestern Atlantic Ocean. *Biol. Invasions.* 1, 353-361.
- Gouletquer, P., Bachelet, G., Sauriau, P. G., Noel, P., 2002. Open Atlantic coast of Europe – A century of introduction species into French waters. In: Leppäkoski et al. (eds.) *Invasive Aquatic Species of Europe*, 276-290.
- Gothland, M., Dauvin, J.C., Denis, L., Jobert, S., Ovaert, J., Pezy, J.P., Spilmont, N., soumis1. Additional records and current distribution (2012) of *Hemigrapsus sanguineus* (De Haan, 1835) along the French Coast of the English Channel. *Biol. Invasions.*
- Gothland, M., Dauvin, J.C., Denis, L., Dufossé, F., Jobert, S., Ovaert, J., Pezy, J.P., TousRius, A., Spilmont, N., soumis2. Habitat preference and population characteristics explain the distribution and colonisation ability of the invasive shore crab *Hemigrapsus takanoi*. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*
- Holmstrup, M., Overgaard, J., Bayley, M., 2007. Small *Dendrobaena* earthworms survive freezing better than large worms. *Sci. Dir.* 54, 298-300.
- Huey, R.B., Kingsolver, J.G., 1989. Evolution of thermal sensitivity of ectotherm performance. *Trends Ecol. Evol. (Personal edition)* 4, 131-135.



- I.C.E.S., 1986. Fifth report on the benthos ecology working group I.C.E.S., Oostende, 12-15 may, CM, L., 27-33.
- I.U.C.N., 2000. Guidelines for the Prevention of Biodiversity Loss Caused by Alien Invasive Species. 51st Meeting of the IUCN Council, Gland Switzerland, February 2000.
- Jensen, G., McDonald, P., Armstrong, D., 2002. East meets west: competitive interactions between green crab *Carcinus maenas*, and native and introduced shore crab *Hemigrapsus spp.* Mar. Ecol. Prog. Ser. 225, 251-262.
- Jobert, S., 2012. Distribution 2012 des crustacés décapodes invasifs du genre *Hemigrapsus* le long des côtes du Calvados et compétition avec le crabe autochtone *Carcinus maenas*. Rapport de stage de Master 1, Université de Caen Basse-Normandie.
- Kleinbaum, D.G., Klein, M., 2005. Survival analysis. A self-learning text.
- Kolar, C.S., Lodge, D.M., 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. Trends Ecol. Evol. 16, 199-204.
- Kurata, H., 1968. Larvae of Decapoda Brachyura of Arasaki, Sagami Bay. II. *Hemigrapsus sanguineus* (De Haan) (Grapsidae). Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab. 56, 161-165 (In Japanese, with English summary).
- Landschoff, J., Lackschewitz, D., Keszy, K., Reise, K., 2013. Globalization pressure and habitat change: Pacific rocky shore crabs invade armored shorelines in the Atlantic Wadden Sea. Aqu. Inv. 8, 77-87.
- Leppäkoski, E., Olenin, S., 2000. Non-native species and rates of spread: lessons from the brackish Baltic Sea. Biol. Invasions 2, 151-165.
- Linnaeus, C., 1758. Tomus 1. Systema naturae per regna trianaturea, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Editio decimal, reformata. Holmiae. (LaurentiiSalvii): [1-4], 1-824.
- Maslak, S., 2006. Espèces invasives. Un fléau d'ampleur nationale. Sepanso Gironde. Sud-ouest. Nat. Rev. trimestrielle de la Sepanso, 1-2.
- Mc Dermott; J., 1999. The Westren Pacific brachyuran *Hemigrapsus sanguineus* (Grapsidae) in its new habitat along the Atlantic coast of the United States : Feeding, cheliped morphology and growth. In : Schram FR and von Vaupel Klein JC (ed) Crustaceans and the Biodiversity Crisis. Brill. Leiden The Netherlands. 425-444.
- Micu, D., Nită, V., Todorava, V., 2010. First record of the Japanese shore crab *Hemigrapsus sanguineus* (de Haan, 1835) (Brachyura: Grapsoidea: Varunidae) from the Black Sea. Aqu. Inv. 5.
- Morelissen, B., Harley, C.D.G., 2007. The effects of temperature on producers, consumers, and plant-herbivore interactions in an intertidal community. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 348, 162-173.
- Murphy, D.J., Johnson, L.C., 1980. Physical and temporal factors influencing the freezing tolerance of the marine snail *Littorina littorea* (L.). Biol. Bull. 158, 220-232.
- Noel, P., Tardy, E., D'udekem D'acoz, C., 1997. Will the crab *Hemigrapsus penicillatus* invade the coasts of Europe? C. R. Acad. Sci. Paris 320, 741-745.
- O' Connor, N.J., 2007. Stimulation of molting in megalopae of the Asian shore crab *Hemigrapsus sanguineus*: physical and chemical cues. Mar. Ecol. Prog. Ser. 352, 1-8.



- Occhipinti-Ambrogi, A., 2007. Global change and marine communities: Alien species and climate change. *Mar. Pollut. Bull.* 55, 342-352.
- Olenin, S., Didžiulis, V., Ovčarenko, I., Olenina, I., Nunn, A. D., Cowx, I. G., 2008. Review of introductions of aquatic species in Europe. IMPASSE, Report to EC.
- Pezy, J.P., 2011. Distribution des crustacés décapodes invasifs du genre *Hemigrapsus* le long des côtes du Calvados. Rapport de stage de Master 1, Université de Caen Basse-Normandie.
- Quemmerais-Amice, F., Blanchard, M., Miossec, L., 2012. Espèces non indigènes : vecteurs d'introduction et impacts / SRM MMN. Directive Cadre Stratégie pour le milieu Marin (DSCMM).
- Salomon, J.-C., Breton, M., 1991. Courants résiduels de marée dans la Manche. *Oceanol. Acta* 11, 47-53.
- Sakai, T. 1976. Crabs of Japan and the Adjacent Seas. Tokyo, Kodansha.
- Schubart, C., 2003. The East Asian Shore crab *Hemigrapsus sanguineus* (Brachyura: Verunidae) in the Mediterranean Sea: an independent human-mediated introduction. *Sci. Mar.* 67, 195-200.
- Stephenson, E., Steneck, R., Seeley, R., 2009. Possible temperature limits to range expansion of non-native Asian shore crabs in Maine. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 375, 21-31.
- Valery, L., Fritz, H., Lefeuvre, J.C., Simberloff, D., 2008. In search of a real definition of the biological invasion phenomenon itself. *Biol. Inv.* 10, 1345-1351.
- Van den Brink, A.M., Wijnhoven, S., McLay, C.L., 2012. Competition and niche segregation following the arrival of *Hemigrapsus takanoi* in the formerly *Carcinus maenas* dominated Dutch delta. *J. Sea Res.* 73, 126-136.
- Williams, A., McDermott, J., 1990. An eastern United States record for the western indopacific crab, *Hemigrapsus sanguineus* (Crustacea: Decapoda: Grapsidae). *P. Biol. Soc. Wash.* 103, 108-109.
- Williamson, M. H., 1996. Biological Invasions. Chapman & Hall, London.



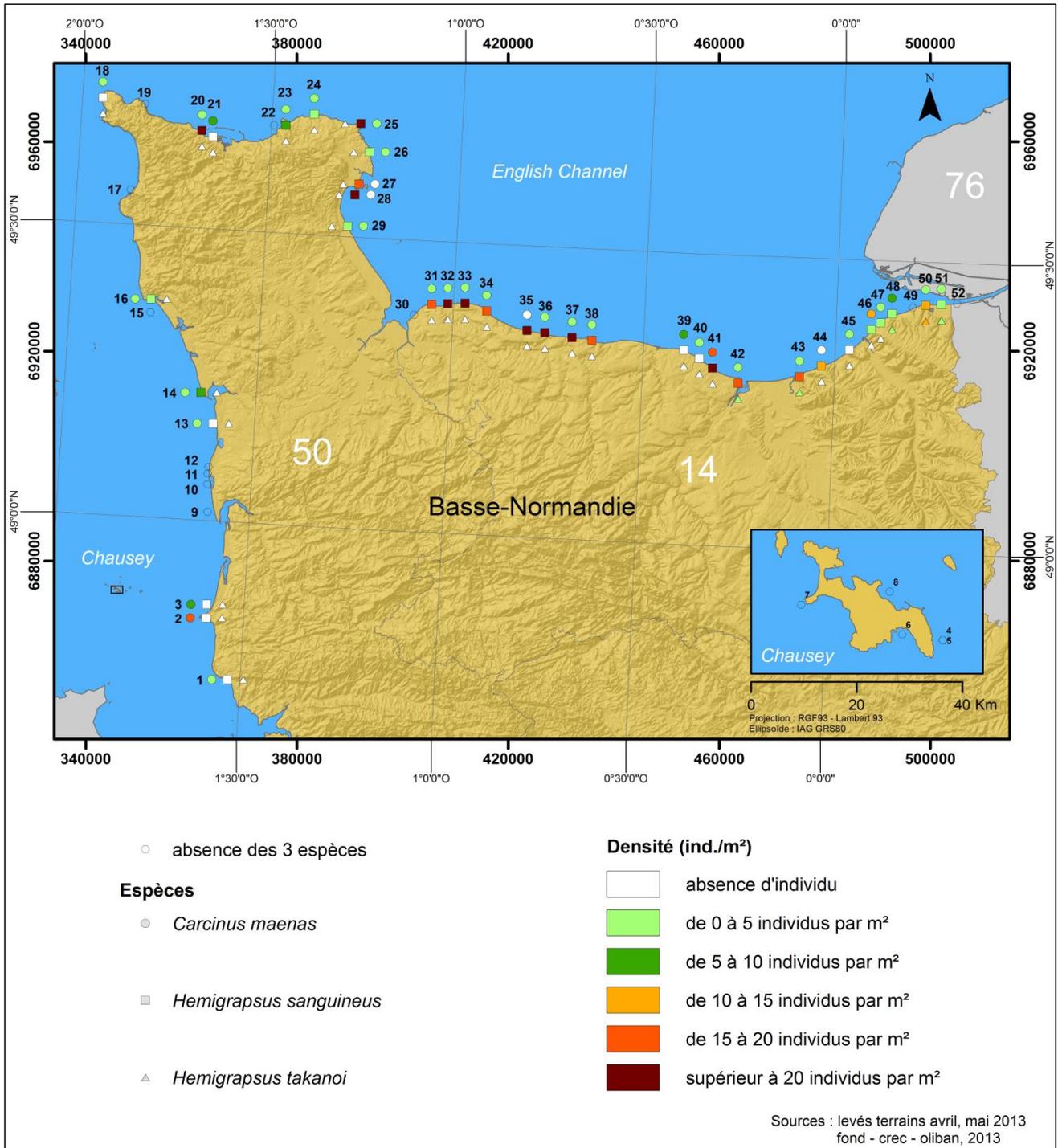
## ANNEXES :

**Annexe 1** : Résultats détaillés du test Chi-2 sur les variations intra et inter-régions avec les effectifs correspondants.

		Espèce			Total	
		<i>Carcinus maenas</i>	<i>Hemigrapsus sanguineus</i>	<i>Hemigrapsus takanoi</i>		
<b>Région</b>	<b>S1</b>	Effectif	242	0	0	242
		% compris dans région	100,0%	0,0%	0,0%	100,0%
		% compris dans espèce	23,7%	0,0%	0,0%	3,6%
		% du total	3,6%	0,0%	0,0%	3,6%
	<b>S2</b>	Effectif	40	36	0	76
		% compris dans région	52,6%	47,4%	0,0%	100,0%
		% compris dans espèce	3,9%	0,7%	0,0%	1,1%
		% du total	0,6%	0,5%	0,0%	1,1%
	<b>S3</b>	Effectif	171	270	0	441
		% compris dans région	38,8%	61,2%	0,0%	100,0%
		% compris dans espèce	16,7%	4,9%	0,0%	6,6%
		% du total	2,6%	4,1%	0,0%	6,6%
	<b>S4</b>	Effectif	61	1379	1	1441
		% compris dans région	4,2%	95,7%	0,1%	100,0%
		% compris dans espèce	6,0%	24,9%	1,0%	21,7%
		% du total	0,9%	20,7%	0,0%	21,7%
	<b>S5</b>	Effectif	153	2961	4	3118
		% compris dans région	4,9%	95,0%	0,1%	100,0%
		% compris dans espèce	15,0%	53,6%	4,0%	46,9%
		% du total	2,3%	44,5%	0,1%	46,9%
	<b>S6</b>	Effectif	184	605	15	804
% compris dans région		22,9%	75,2%	1,9%	100,0%	
% compris dans espèce		18,0%	10,9%	15,0%	12,1%	
% du total		2,8%	9,1%	0,2%	12,1%	
<b>S7</b>	Effectif	170	278	80	528	
	% compris dans région	32,2%	52,7%	15,2%	100,0%	
	% compris dans espèce	16,7%	5,0%	80,0%	7,9%	
	% du total	2,6%	4,2%	1,2%	7,9%	
<b>Total</b>	Effectif	1021	5529	100	6650	
	% compris dans région	15,4%	83,1%	1,5%	100,0%	
	% compris dans espèce	100,0%	100,0%	100,0%	100,0%	
	% du total	15,4%	83,1%	1,5%	100,0%	

	Valeur	ddl	Signification asymptotique (bilatérale)
Khi-deux de Pearson	2928,914	12	< 0,001
Rapport de vraisemblance	2159,716	12	< 0,001
Nombre d'observations valides	6650		





**Annexe 2 :** Cartographie des catégories de densités des trois espèces de décapodes le long des côtes de Basse-Normandie





## **Etat de la colonisation des crustacés décapodes du genre *Hemigrapsus* sur le littoral bas-normand et implication du facteur abiotique froid, dans l'évolution de leur invasion**

### **RESUME**

**Mots-Clés :** *Hemigrapsus*, invasion, littoral rocheux Bas-Normand, limitation biogéographique, *Carcinus maenas*

L'introduction d'une espèce devient irréversible dès lors qu'elle s'est installée dans son nouvel environnement. Ce phénomène désormais inévitable, en particulier dans le milieu marin, a permis à deux crustacés décapodes d'origine asiatique, *Hemigrapsus sanguineus* et *Hemigrapsus takanoi*, de coloniser les côtes françaises, via les eaux de ballast depuis les années 1990. Se pose alors le problème de l'effet positif ou négatif des espèces invasives sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes littoraux et côtiers. Notre étude de la distribution de ces deux espèces le long des côtes de Basse-Normandie montre qu'elles sont bien implantées dans la région sur les côtes rocheuses et les zones portuaires. Elles occupent le même habitat que le crabe vert autochtone *Carcinus maenas* qui serait menacé en termes de ressource alimentaire et de niche écologique lorsque la densité des deux espèces invasives est très importante. Mais nous supposons que l'expansion biogéographique pourrait être limitée par certains facteurs comme une très faible température. Un suivi annuel de cette invasion est mis en place pour les années à venir, afin de mieux comprendre les compétitions interspécifiques avec ces espèces pour la nourriture ou pour l'habitat, notamment dans les biocénoses portuaires caractérisées par une faible biodiversité. Une compréhension de la limite d'expansion des *Hemigrapsus* devrait être envisagée à partir de facteurs abiotiques à la fois sur leur développement et sur leur résistance pour modéliser une éventuelle colonisation au Nord.

### **ABSTRACT**

**Key-words:** *Hemigrapsus*, invasion, Bas-Normand rocky intertidal, biogeographic limitation, *Carcinus maenas*

The introduction of a species is irreversible once it colonizes a new environment. This inevitable phenomenon, especially in the marine environment, allowed two Asiatic decapod crustaceans, *Hemigrapsus sanguineus* and *Hemigrapsus takanoi*, to colonize the French coast, via ballast water since the 1990s. This raises the question of the positive or negative impacts of invasive species on biodiversity and functioning of coastal and nearshore ecosystems. Our study of the distribution of these species along the coast of Normandy shows that they are well established in rocky coasts and ports. We show that they occupy the same habitat as the native green crab *Carcinus maenas*, which may be threatened in terms of food resources and ecological niches where the density of the two invasive species is very important. However, we assume that the biogeographic expansion of these invasive species may be limited by factors such as very low temperatures. Annual monitoring of this invasion is set up for the coming years in order to better understand the interspecific competition between these species for food or habitat, particularly in low biodiversity biotic communities, developed within ports. An understanding of the limits of *Hemigrapsus* expansion may be considered from both abiotic factors on their development and their resistance to model a possible settlement in the North.