

Deux décennies d'amélioration des techniques de recherche et de contrôle du Chlorobionte invasif *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh dans les eaux du Parc national de Port-Cros (Méditerranée, France)

Alain BARCELO^{1*}, Jean-Michel COTTALORDA^{2*}, Marion PEIRACHE¹,
Raynald JAUBERT¹, Hervé BERGERE¹, Gilles ESPOSITO¹,
Jean-Yves FORMENTIN³, Pascal GILLET¹, Thierry HOUARD⁴, Eric JULLIAN¹,
Claude LEFEBVRE⁴, Serge MOREAU¹, Eric PIRONNEAU⁵, Philippe ROBERT⁶,
Rose-Abèle VIVIANI¹, Charles F. BOUDOURESQUE⁷

¹Parc national de Port-Cros, Castel Sainte-Claire, 83418 Hyères Cedex, France

²Université Nice Sophia Antipolis, E.A. 4228 ECOMERS, Faculté des Sciences, 06108 Nice cedex 2, France

³Club de plongée IERO, Avenue du docteur Robin, Le port, 83400 Hyères, France

⁴Parc national de Guadeloupe, Montéran, 97120 Saint-Claude, Guadeloupe, France

⁵Télo Sub, 61 rue Frédéric Passy, 83100 Toulon, France

⁶Entreprise PHILMER, philmer83@gmail.com

⁷Aix-Marseille Université, Mediterranean Institute of Oceanography (MIO), UM 110, Campus universitaire de Luminy, 13288 Marseille cedex 9, France

*Contacts : alain.barcelo@portcros-parcnational.fr et jean-michel.cottalorda@unice.fr

Résumé. Une souche invasive de *Caulerpa taxifolia* a été introduite en Méditerranée de façon accidentelle en 1984. En application du principe de précaution, le Parc national de Port-Cros a tout de suite affiché l'objectif de maintenir les fonds marins dont il a la gestion, et pour lesquels il est garant de la biodiversité, exempts de cette Caulerpale. La première mission de recherche de ce Chlorobionte invasif dans les fonds marins de l'île de Port-Cros date de 1992, sa première découverte suivie d'une éradication de 1994. L'action du Parc national s'est ensuite étendue en 2004 aux fonds marins autour de Porquerolles où la colonisation par l'algue était importante. Depuis 1992, les stratégies de prospection annuelle, les mesures de prévention, de contrôle et de lutte ont été engagées et adaptées aux situations rencontrées. A Port-Cros, les boutures et colonies de *C. taxifolia* découvertes au cours des prospections annuelles sont soigneusement éradiquées dès leurs premiers stades de développement. Les eaux du Parc restent ainsi exemptes de *C. taxifolia* et sous contrôle, comme à Porquerolles dans les zones retenues pour demeurer hors colonisation. Les concertations effectuées après chacune des missions entre les plongeurs du Parc, les centres et clubs de plongée partenaires et les scientifiques accompagnant la démarche de l'Etablissement permettent d'améliorer notre perception de la dynamique d'invasion de l'espèce et d'adapter avec une grande réactivité nos méthodes de repérage et d'éradication. Des situations récentes, décrites dans cet article, nous donnent l'occasion de proposer un recadrage et un renforcement des procédures. L'expérience de terrain, régulièrement enrichie par les situations rencontrées au fil des années, confère au Parc national un statut de zone privilégiée et de référence internationale dans la gestion et la mise en œuvre de stratégies de contrôle d'espèces introduites invasives.

Mots-clés : espèce invasive, *Caulerpa taxifolia*, contrôle des espèces introduites, confinement, Port-Cros.

Abstract. Monitoring and control of invasive Chlorobionta *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh in the waters of Port-Cros National Park (Mediterranean Sea). Technical improvements over two decades. An invasive strain of *Caulerpa taxifolia* was introduced accidentally in the Mediterranean Sea in 1984. In accordance with the precautionary principle, Port-Cros National Park's (PCNP) clear objective as manager, has been primarily to keep its marine substrates and its biodiversity free of *C. taxifolia*. The first operation to detect this invasive Chlorobionta in the waters of Port-Cros was organised in 1992. A first discovery of the alga was immediately followed by its eradication in 1994. In 2004, the prospection work led by the PCNP was extended to the seabed around the island of Porquerolles where colonisation by the alga was significant. Since 1992, annual prospection programmes, preventive measures to control and fight the alga have been engaged and adapted on a case by case basis. In the waters of PCNP, shoots and colonies of *C. taxifolia* discovered during annual surveys are carefully eradicated at their earliest stage of development. The PCNP's waters thus remain under control and free from *C. taxifolia*, the same applies in selected spots around Porquerolles Island. A debriefing follows each mission; the Park's divers, the partner diving clubs and the scientists working together with the Institution can share observations, thus helping PCNP to better understand the species' dynamics of invasion and react with appropriate spotting and eradication methods. Recent cases described in this article, give the opportunity to suggest some adjustments and reinforcements of the procedures. This field experience, regularly enriched by situations encountered over the years, confers to the PCNP the status of leader and international reference with regards to the management and implementation of strategies to control invasive introduced species.

Keywords: invasive species, *Caulerpa taxifolia*, control of introduced species, containment, Port-Cros.

Introduction

Observée pour la première fois en 1984 en Méditerranée suite à une introduction accidentelle (Meinesz et Hesse, 1991 ; Meinesz *et al.*, 1993, 2001 ; Meinesz et Boudouresque, 1996 ; Cottalorda, 1997), *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh est un Chlorobionte appartenant au groupe des Caulerpales (Ulvophycées). Cette souche originaire de régions tempérées et subtropicales du sud-est australien (Jousson *et al.*, 1998, 2000 ; Olsen *et al.*, 1998 ; Meusnier *et al.*, 2001 ; Wiedenmann *et al.*, 2001 ; Fama *et al.*, 2002) présente la particularité d'être relativement résistante au froid et de pouvoir se développer rapidement au détriment de la biodiversité locale et en particulier de la flore et de la faune fixée ou peu mobile (Verlaque, 1994 ; Verlaque et Fritayre, 1994a, 1994b ; Villèle et Verlaque, 1994, 1995 ; Francour *et al.*, 1995 ; Bellan-Santini *et al.*, 1996 ; Boudouresque *et al.*, 1995, 1996, 1997 ; Komatsu *et al.*, 1997 ; Boudouresque et Verlaque, 2002, 2005 ; Harmelin-Vivien *et al.*, 1996, 1999, 2001 ; Molenaar *et al.*, 2009).

Depuis 2009, *Caulerpa taxifolia* est présente dans sept pays méditerranéens ; après Monaco en 1984, les premières observations de *C. taxifolia* devant les côtes françaises datent de 1990 ; l'Italie et l'Espagne ont suivi en 1992, la Croatie en 1994, la Tunisie en 2000 et la Turquie en 2006 (Meinesz et Hesse, 1991 ; Meinesz, 1992 ; Meinesz *et al.*, 2001 ; Relini et Torchia, 1992 ; Pou *et al.*, 1993 ; Langar *et al.*, 2000 ; Cevik *et al.*,

2007). La surface affectée s'élevait ainsi à plus de 17 000 hectares, dont plus de 8 610 ha sur les côtes françaises (Meinesz *et al.*, 2010). Au niveau mondial, cette souche invasive a également été découverte en Californie (où elle a été éradiquée), au Japon (rejet accidentel d'aquarium, qui a disparu avec les températures hivernales trop froides de la mer) et en Australie (Jousson *et al.*, 2000 ; Komatsu *et al.*, 2003 ; Williams et Schroeder, 2004 ; Wright, 2005). Sa dynamique de population la classe comme l'une des 100 espèces invasives les plus dommageables à l'environnement mondial selon l'*Invasive Species Specialist Group de l'IUCN (International Union for Conservation of Nature)* (IUCN, 2000).

À Port-Cros, la première recherche de *C. taxifolia* a été organisée en 1992, et maintenue annuellement depuis. Sa première découverte, suivie d'une éradication, date de 1994 (Cottalorda *et al.*, 1996). Appliquant le principe de précaution, le Parc national de Port-Cros (PNPC) a tout de suite affiché la volonté que les eaux de l'île ne soient jamais colonisées par *C. taxifolia*. C'est la stratégie dite du confinement : il n'est pas, ou plus, possible d'éradiquer l'espèce introduite d'une région, mais on dresse une sorte de barrière pour lui interdire d'accéder à une région voisine (Stokstad, 2003 ; Boudouresque, 2012). L'action de recherche menée par le Parc national s'est ensuite étendue en 2004 aux fonds marins autour de Porquerolles (site Natura 2000 depuis 1999 et cœur du Parc national à partir de 2012) où la colonisation par l'algue de certaines zones était déjà importante. Aussi, des stratégies de prospection, des mesures de prévention, de contrôle et de lutte ont-elles été proposées, engagées et adaptées aux situations rencontrées (Cottalorda *et al.*, 1996, 2010 ; Robert, 1996, 2002a, 2002b, 2005 ; Robert et Gravez, 1998 ; Gravez *et al.*, 1998, 2005 ; Lefebvre, 2005, 2006, 2007 ; Houard, 2006, 2008 ; Barcelo, 2008).

Matériel et méthodes

Cottalorda *et al.* (2010) ont détaillé les stratégies et les méthodes de repérage, de lutte et de contrôle utilisées contre *C. taxifolia* à Port-Cros, depuis deux décennies, puis dans certains secteurs de Porquerolles à partir de 2004. Le suivi dans le temps et la continuité d'action, la réactivité, l'intervention rapide sur les zones touchées ou à défaut le choix d'une stratégie adaptée aux niveaux de colonisation (Vaugelas *et al.*, 1999), la disponibilité de financements, le partenariat avec les usagers de la mer (et principalement avec les centres et clubs de plongée sous-marine), la présence d'une équipe d'agents rodés aux techniques d'éradication et disposant de moyens à la mer opérationnels, constituent autant de clés de succès pour la maîtrise de l'invasion. L'objet de cet article n'est donc pas de détailler à nouveau ces techniques et méthodes qui ont démontré

leur efficacité. Néanmoins, deux situations récentes ont attiré l'attention des auteurs et conduit, à l'issue des prospections menées à Port-Cros et Porquerolles en 2012, à proposer à nouveau de renforcer la vigilance et la rigueur dans les méthodes utilisées et les façons de les appliquer.

Résultats et discussion

Même si un net infléchissement de la progression et une réduction de la densité de colonisation ont été observés à partir de 2005 dans la majorité des sites méditerranéens directement concernés, *C. taxifolia* a rarement complètement disparu des zones qu'elle colonisait (Cottalorda *et al.*, 2008a, 2008b ; Meinesz *et al.*, 2010). En 2011 et 2012, la dynamique de l'algue semblait même de nouveau à la hausse dans certains secteurs (Alexandre Meinesz, comm. pers. ; Jean-Michel Cottalorda, observations inédites), comme au niveau du littoral des Maures (Casalta et Morin, 2012). Plusieurs hectares de petits fonds étaient ainsi colonisés au niveau d'une zone de mouillage très fréquentée par la plaisance au large de Ramatuelle, à une dizaine de kilomètres de distance sur la côte en face de Port-Cros.

La première des situations évoquées ci-dessus correspond donc à la multiplication de signalisations de recrudescence du développement de *C. taxifolia* en France et de par le monde. Ces observations pourraient correspondre à une période à nouveau optimale pour le développement de cette espèce. Comme d'autres algues du genre *Caulerpa* (*C. prolifera* en particulier), *C. taxifolia* pourrait présenter des cycles de développement plus ou moins importants selon les années (Alexandre Meinesz, comm. pers. Données inédites).

La seconde situation correspond à un retour sur expérience. La dernière zone de colonisation découverte dans la baie de Port-Man (Fig. 1) par 15 m de fond en octobre 2009 (Cottalorda *et al.*, 2010) avait apparemment été traitée avec succès grâce aux opérations d'élimination réalisées dans la foulée, puis en octobre 2010 sur quelques repousses (Cottalorda *et al.*, 2011). Les missions de contrôle de juin et octobre 2011 (Cottalorda *et al.*, 2012), puis de juin 2012, s'étaient toutes révélées négatives. Des recherches minutieuses avaient pourtant été menées par des plongeurs expérimentés et habitués du site, certains ayant participé à presque toutes les missions de prospection et d'éradication organisées à Port-Cros depuis deux décennies. Depuis la fin 2010, et pour la première fois depuis 1994, aucune présence de *C. taxifolia* n'était donc signalée dans les eaux de Port-Cros (Cottalorda *et al.*, 2012), même si les auteurs gardaient une grande prudence dans le commentaire associé. Deux ans après, la mission d'octobre 2012 a pourtant été l'occasion de repérer une dizaine de nouvelles repousses de quelques millimètres à quelques

centimètres de long (Fig. 2), sur le site précis où les éradications de 2009 et de 2010 semblaient avoir été couronnées de succès.

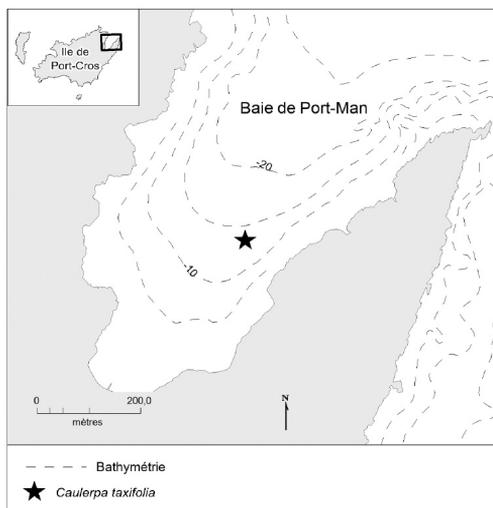


Figure 1. Localisation de la dizaine de petites colonies et thalles de *Caulerpa taxifolia* repérés dans la baie de Port-Man à Port-Cros en octobre 2009 et 2010.



Figure 2. Repousses de *Caulerpa taxifolia* découvertes dans la baie de Port-Man à Port-Cros en octobre 2012. La tâche principale ainsi que les repousses plus petites sont repérées par des piquets de jardiniers (voire d'autres objets comme une bouteille, un couteau de plongée, etc.). La colonisation du substrat par *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* et la présence de feuilles mortes de posidonie gênent le repérage. Le plongeur adopte une flottaison positive, qui le place tête en bas, pour éloigner ses palmes du fond et éviter la mise en suspension de vase néfaste au repérage de *C. taxifolia*. Il écarte ici précautionneusement des feuilles mortes de posidonie pour tenter de repérer de petits fragments fixés ou en épave (photo Jean-Michel Cottalorda).

Comme 3 ans auparavant, la zone colonisée en 2012 présentait des repousses alignées, pouvant correspondre à une dissémination de boutures par une ancre. La baie de Port-Man est en effet très fréquentée par les bateaux au mouillage (Boutifères Port-Cros, 2012).

Cette situation permet d'envisager différentes hypothèses. Celle d'un réensemencement de la zone par l'ancre d'un bateau à partir d'un autre site colonisé (Meinesz, 1992) paraît trop peu probable pour être retenue. Hormis une zone colonisée à quelques centaines de mètres de distance au niveau de l'île du Levant, en zone militaire interdite d'accès aux usagers de la mer, *C. taxifolia* n'est présente qu'à plus de 10 km sur le littoral continental. La probabilité pour qu'une recolonisation depuis une zone située aussi loin ait affecté exactement le site précis où *C. taxifolia* a été éradiquée en 2009 et 2010 est beaucoup trop faible. Notre réflexion se porte donc sur l'une des hypothèses qui n'implique pas l'apport de *C. taxifolia* depuis une autre zone : i) une éradication « incomplète » ou « défailante » ; ii) un repérage « insuffisant », « défailant » ou « impossible » ; iii) une croissance ralentie de fragments ; iv) une phase de dormance potentielle ; v) une conjonction de facteurs défavorables. Par la suite, nous tenterons de trancher entre les adjectifs « incomplète » et « défailante » pour l'éradication (i) et « incomplet », « insuffisant » ou « impossible » pour le repérage (ii).

En octobre 2009 et 2010, l'éradication (i) a de fait été « incomplète » ou « défailante », puisqu'au moins un fragment de *C. taxifolia* et probablement même plusieurs sont à l'origine de la dizaine de repousses repérées en octobre 2012. Les six plongeurs (co-signataires de cet article) présents lors de cette mission confirment néanmoins le plus grand soin apporté à l'opération, effectuée dans des conditions météorologiques optimales. Cette équipe expérimentée cumule des dizaines d'éliminations réussies de boutures et de colonies de *C. taxifolia* à Port-Cros, à Porquerolles ou dans d'autres sites. Si une manipulation « défailante » lors du découpage manuel ne peut jamais être complètement exclue malgré toutes les précautions prises, il est bien plus probable qu'elle a été simplement « incomplète ». Et plusieurs fragments, fixés, enfouis ou en épave, sont donc probablement restés sur site. La question du défaut de repérage (ii) de ces fragments impose de s'y attarder plus longuement.

La nature (fronde, pinnule, stolon, rhizoïde), la taille (centimétrique ou millimétrique, et donc respectivement visible ou très difficilement visible, sous l'eau, à l'œil nu) et l'emplacement (à vue - en pleine eau ou posé sur le fond, ou bien encore masqué ou enfoui dans le substrat) des fragments de *C. taxifolia* non repérés en octobre 2009 et 2010 ne peuvent être déterminés. Cette question est pourtant essentielle pour préciser

l'hypothèse du repérage (ii) : « insuffisant », « défailant » ou « impossible ». Là encore, les six plongeurs confirment un effort de vérification soigné et prolongé qui éliminerait le caractère « incomplet » ou « insuffisant ». Pour autant, même dans ces conditions, un petit fragment, non détectable visuellement, peut demeurer en place. La couleur « vert fluorescent » est le facteur principal de repérage, avant même la forme des frondes. Si le développement de *Caulerpa racemosa* (Forsskal) J. Agardh var. *cylindracea* (Sonder) Verlaque, Huisman et Boudouresque dans la même zone complique la recherche, elle ne la rend pas impossible, car les couleurs et forme de cette autre algue invasive diffèrent sensiblement pour des yeux aguerris. Si les morceaux de *C. taxifolia* sont des fragments de stolon ou de rhizoïde, ils peuvent par contre présenter une couleur et une forme différentes de celles recherchées et sont alors beaucoup plus difficiles à repérer. Cachés sur le substrat, notamment par des feuilles mortes de posidonies (*Posidonia oceanica*) très nombreuses en octobre, ou bien enfouis en profondeur dans le substrat, leur détection s'avère « impossible ».

Cette dernière hypothèse est sans doute la plus plausible au regard de notre connaissance du cycle de l'algue et de sa vitesse potentielle de développement (Komatsu *et al.*, 1994 et 1997 ; Sant *et al.*, 1994 ; Hill *et al.*, 1995, 1996, 2002 ; Meinesz *et al.*, 1995 ; Carvalho *et al.*, 1998 ; Hill *et al.*, 1998). Elle seule permet d'expliquer la durée (de 2 ou 3 ans) à l'issue de laquelle de nouvelles boutures ont été découvertes sur la zone. Enfouis profondément dans le substrat, des fragments de rhizoïdes se seraient ainsi développés jusqu'à la surface. Au cours des saisons estivale et automnale 2012 (période maximale de développement annuel de l'espèce), ils auraient ensuite formé les stolons et frondes de quelques millimètres à quelques centimètres de long repérés en octobre 2012. Cette hypothèse semble d'autant plus satisfaisante qu'en 2009, une couverture imprégnée de sulfate de cuivre (Gavach *et al.*, 1996) avait été utilisée sur la colonie la plus importante (< 0,5 m²). La caulerpe avait ensuite été physiquement éliminée avec son substrat (comme les boutures plus petites, isolées autour). Découpé sur une dizaine de centimètres de profondeur, le substrat avait été ramené à terre avec les restes de *C. taxifolia*. Cette double précaution (élimination chimique suivie d'une élimination physique) n'a pourtant pas été suffisante pour empêcher des repousses exactement au niveau de la zone traitée au cuivre. Ces repousses proviendraient ainsi de fragments de rhizoïdes enfouis trop profondément dans le substrat pour être atteints par le traitement au cuivre comme par le retrait et l'élimination à terre de la caulerpe et de son substrat.

Nous privilégions donc le fait que l'éradication (i) a été « incomplète » et le repérage (ii) de fragments restés en place « impossible » en octobre 2009 et 2010. Les hypothèses de croissance ralentie (iii) ou de dormance

(iv) de l'algue permettraient également d'expliquer les absences de repérage successives, en juin et octobre 2011, puis en juin 2012. Si les fragments étaient effectivement enfouis en octobre 2010, il est probable que leur croissance ait été rendue difficile. Leur stade de développement était alors probablement faible en 2011, ce qui n'a pas permis de les détecter avant octobre 2012 et privilégierait l'hypothèse de la conjonction de facteurs défavorables (v).

Ces situations particulières nous incitent à recommander encore plus fortement qu'auparavant des retours sur zones éradiquées durant une période d'au moins 2 à 4 ans. Afin de faciliter une vérification encore plus fine, surtout dans le cas d'une éradication de boutures et de petites colonies de seulement quelques centimètres de long, nous insistons également à nouveau pour laisser en place des marques de signalisation. Comme nous l'avons constaté à Port-Cros, les piquets de jardinier en plastique utilisés jusqu'alors ne résistent pas toujours aux tempêtes hivernales ou au passage d'ancre et de chaînes de mouillage. Des piquets métalliques plantés à quelques centimètres des boutures éradiquées seraient vraisemblablement mieux adaptés.

Comme indiqué par Cottalorda *et al.* (2010), le contrôle des invasions biologiques ne peut se concevoir sans prévention et sensibilisation (Cottalorda *et al.*, 1998 et 2001), ni sans gestion fine des zones de pêche et de mouillage (Gravez *et al.*, 1998 ; Francour *et al.*, 2006) en amont.

Conclusion

Le bilan de l'opération de contrôle, dont l'objectif est le confinement, réalisée à Port-Cros, est très largement positif. Il témoigne de la volonté du gestionnaire de mettre en œuvre tous les moyens disponibles, de s'adapter et d'innover, pour maintenir l'intégrité des milieux dont il a la gestion et l'implication d'équipes de plongeurs confirmés (professionnels, scientifiques ou amateurs volontaires).

Le suivi assidu depuis 1994 de ces opérations de repérage et d'éradication a permis de créer un lieu d'échange et des rendez-vous annuels pour mutualiser et confronter les expériences face à l'invasion des caulerpes (*C. taxifolia* et *C. racemosa* var. *cylindracea*). Il a aussi permis d'améliorer notre perception de la dynamique de ces espèces et de s'unir pour limiter au mieux la propagation de l'une d'entre elles. La mobilisation humaine étant assurée, reste à disposer de la logistique et des moyens financiers conditionnant le maintien durable et l'efficacité des campagnes, qui ne peuvent être menées que pour des surfaces inférieures à quelques centaines de mètres carrés.

La stratégie du Parc national reste ainsi de prévenir l'invasion et de limiter la propagation (confinement) via différents leviers : la prévention et la sensibilisation principalement mais aussi la gestion de zones de pêche et de mouillage. Elle est également de rechercher activement toute présence de *C. taxifolia* et d'intervenir dès ses premiers stades de développement. Elle est ensuite de procéder à des contrôles ultérieurs durant au moins 2 à 4 ans sur les sites où des boutures et colonies ont été éradiquées, afin d'éliminer d'éventuelles repousses.

Le maintien de retours réguliers sur zones éradiquées (localisées avec grande précision) et une veille annuelle, voire bisannuelle en phase ultime d'éradication, apparaissent de fait indispensables. Seule cette stratégie, maintenue durablement, permet de contrôler réellement la situation, en permettant d'intervenir dès la découverte de boutures ou de colonies dans leurs premiers stades de développement.

La maîtrise de l'invasion des eaux de Port-Cros par *C. taxifolia* a toujours été considérée comme une référence et un succès de gestion. Des échanges d'expériences sont régulièrement réalisés, en particulier avec des gestionnaires ou des scientifiques du Var, des Alpes-Maritimes, de la Corse, de Croatie, du Portugal (Açores), d'Espagne, de Malte, du Japon ou des Etats-Unis, concernés ou directement confrontés à ces problématiques. En Corse, une stratégie similaire à celle du PNPC, le confinement, a été mise en œuvre ; il s'agit de surveiller les points d'arrivée possible de *C. taxifolia* depuis le continent et de sensibiliser les usagers de la mer (plongeurs et pêcheurs), afin qu'ils signalent son éventuelle présence dans des secteurs non surveillés (Garrido-Maestracci, 2007). En mars 2013, le Parc national était invité à évoquer sa stratégie lors d'un workshop aux Açores, un archipel devant faire face au développement de *Caulerpa webbiana*, une autre Caulerpale invasive (Amat *et al.*, 2008). Les enseignements et les résultats tirés de cette expérience sont également régulièrement relayés et valorisés par les médias, les gestionnaires et les institutionnels (Région Provence-Alpes-Côte d'Azur, Agence de l'Eau Rhône Méditerranée et Corse, Ministères et Union européenne). Les prochaines prospections et leur maintien à long terme permettront d'encore mieux appréhender la dynamique de l'espèce, d'ajuster et d'optimiser les moyens pour une gestion toujours plus efficace.

Remerciements. Les auteurs tiennent à remercier l'ensemble des participants et partenaires de ces opérations : plongeurs bénévoles, structures de plongée (associatives et professionnelles) signataires de la *Charte de plongée dans les eaux du Parc*, agents du Parc national, Conseil scientifique du PNPC, Université Nice Sophia Antipolis (EA 4228 ECOMERS, *ex-Laboratoire Environnement Marin Littoral*), Dr Sophie Richier, Fondation Total et Natura 2000, DREAL PACA et DDTM. La carte a été produite par Ludovic Boitel. Le résumé a été traduit en anglais par Marie Jarin.

Références

- AMAT J.N., CARDIGOS F., SANTOS R.S., 2008. - The recent northern introduction of the seaweed *Caulerpa webbiana* (Caulerpales, Chlorophyta) in Faial, Azores Islands (North-Eastern Atlantic). *Aquatic Invasions*, 3 (4) : 417-422.
- BARCELO A., 2008. - *Application de la stratégie de lutte contre l'espèce Caulerpa taxifolia de 2005 à 2007 à Port-Cros et à Porquerolles*. Rapport Parc national de Port-Cros, Hyères : 1-19.
- BELLAN-SANTINI D., ARNAUD P.M., BELLAN G., VERLAQUE M., 1996. - The influence of the introduced tropical alga *Caulerpa taxifolia*, on the biodiversity of the Mediterranean marine biota. *J. mar. boil. Ass. U.K.*, 76 : 235-237.
- BOUDOURESQUE C.-F., MEINESZ A., RIBERA M.A., BALLESTEROS E. 1995. - Spread of the green alga *Caulerpa taxifolia* (Caulerpales, Chlorophyta) in the Mediterranean: consequences of a major ecological event. *Scientia Marina*, 59 : 21-29.
- BOUDOURESQUE C.-F., LEMÉE R., MARI X., MEINESZ A., 1996. - The invasive alga *Caulerpa taxifolia* is not a suitable diet for the sea urchin *Paracentrotus lividus*. *Aquatic Botany*, 53 : 245-250.
- BOUDOURESQUE C.-F., MEINESZ A., GRAVEZ V., 1997. - *Scientific documents dealing with the alga Caulerpa taxifolia introduced to the Mediterranean. Seventh edition*. GIS Posidonie publishers, Marseille : 1-47.
- BOUDOURESQUE C.-F., VERLAQUE M., 2002. - Biological pollution in the Mediterranean Sea : invasive versus introduced macrophytes. *Mar. Poll. Bull.*, 44 : 32-38.
- BOUDOURESQUE C.-F., VERLAQUE M., 2005. - Nature conservation, marine protected areas, sustainable development and the flow of invasive species to the Mediterranean Sea. *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 21 : 29-54.
- BOUDOURESQUE C.F., 2012. - *Les invasions et transferts biologiques, avec une attention spéciale au milieu marin*. GIS Posidonie publ., Marseille : 1-248.
- BOUNTILES PORT-CROS, 2010. *Récapitulatif du suivi de la fréquentation touristique en 2010*. www.documents.com.co/-2010+bountiles+port+cros. Consulté en mai 2013.
- CARVALHO N., LIDDLE L., CAYE G., MEINESZ A., 1998. - Current knowledge on the biological cycle of the genus *Caulerpa* and karyological studies on *Caulerpa taxifolia*. *Third International Workshop on Caulerpa taxifolia*, Boudouresque C.-F., Meinesz A., Gravez V. (édits.), GIS Posidonie Publ., Marseille : 127-132.
- CASALTA B., MORIN J.-P., 2012. - Résultats de la campagne de prospection 2011 de *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh, algue envahissante, le long du littoral des Maures (Var, France). *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 26 : 243-245.
- CEVIK C., YOKES M. B., CAVAS L., ERKOL L. I., DERICI O. B., VERLAQUE M., 2007. - First report of *Caulerpa taxifolia* (Bryopsidales, Chlorophyta) on the Levantine coast (Turkey, Eastern Mediterranean). *Estuar. Coastal Shelf Sci.*, 74 : 549-556.
- COTTALORDA J.-M., 1997. - Espansione di *Caulerpa taxifolia* nel Mediterraneo: situazione, prospettive e controllo. Atti del Convegno internazionale "Introduzione di nuove specie nel Mediterraneo e compatibilità con quelli presenti", Cagliari, 28 nov. 1996, Cossu A., Meloni M.M. (édits.), Poseidon publ., Sardinia : 21-33.
- COTTALORDA J.-M., ROBERT P., CHARBONNEL E., DIMEET J., MENAGER V., TILLMAN M., VAUGELAS J. de, VOLTO E., 1996. - Éradication de la colonie de *Caulerpa taxifolia* découverte en 1994 dans les eaux du Parc national de Port-Cros (Var, France). *Second International Workshop on Caulerpa taxifolia*. Ribera M.A., Ballesteros E., Boudouresque C.-F., Gomez A., Gravez V. (édits.). Publicacions Universitat Barcelona : 149-155.
- COTTALORDA J.-M., GRAVEZ V., ANTOLIC B., ARANDA A., BALLESTEROS E., BOUDOURESQUE C.-F., CASSAR N., CINELLI F., DARDER RIBOT J.-D., ORESTANO C., GRAU JOFRE A., JAKLIN A., MEINESZ A., RODRIGUEZ-PIETRO C., SPAN A., THIBAUT T., VAUGELAS J. de, ZAVODNIK N., ZULJEVIC A., 1998. - Second international campaign for public awareness of the *Caulerpa taxifolia* problem. An essential tool to collect cartographic data to slow down the spread of this alga. *Third International Workshop on Caulerpa taxifolia*. Boudouresque C.-F., Gravez V., Meinesz A., Palluy F. (édits.), GIS Posidonie publ., Marseille : 9-16.

- COTTALORDA J.-M., MEINESZ A, CHIAVERINI D., VAUGELAS J. de, 2001. - Campaigns for public awareness on the *Caulerpa taxifolia* problem. *Second International Conference on Marine Bioinvasions* (New-Orleans, USA, 9-11 avril 2001).
- COTTALORDA J.-M., GRATIOT J., MANNONI P.-A., VAUGELAS J. de, MEINESZ A., 2008a. - *Suivi de l'invasion des algues introduites Caulerpa taxifolia et Caulerpa racemosa en Méditerranée : situation devant les côtes françaises au 31 décembre 2007*. E.A. 4228 ECOMERS – Laboratoire Environnement Marin Littoral – Univ. Nice-Sophia Antipolis publ. : 1-42 (+ 96 pages d'annexes).
- COTTALORDA J.-M., GRATIOT J., MANNONI P.-A., VAUGELAS J. de, 2008b. - *Evaluation cartographique de l'expansion des Caulerpes envahissantes le long du littoral monégasque et de ses parages immédiats (Cap d'Ail - Cap Martin). Campagne 2006-2008*. Accord RAMOGE et Univ. Nice-Sophia Antipolis (E.A. 4228 ECOMERS) publ. : 1-46 (+ Carte au format A0, échelle 1/7 500).
- COTTALORDA J.-M., BARCELO A., BERGERE H., HOUARD T., LEFEBVRE Cl., ROBERT P., 2010. - Le Parc national de Port-Cros : une structure référence dans la mise en oeuvre de stratégies de contrôle de la Chlorobionte envahissante *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh. *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 24 : 105-126.
- COTTALORDA J.-M., BARCELO A., BARRAL M., BERGERE H., FORMENTIN J.-Y., PIRONNEAU E., HOUARD T., 2011. - Résultats de la campagne d'octobre 2010 de recherche et d'éradication de la Chlorobionte envahissante *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh dans les eaux du Parc national de Port-Cros. *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 25 : 199-202.
- COTTALORDA J.-M., HOUARD T., BARCELO A., BARRAL M., BERGERE H., FORMENTIN J.-Y., PIRONNEAU E., 2012. - Résultats de la campagne d'octobre 2011 de recherche et d'éradication de la Chlorobionte envahissante *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh dans les eaux du Parc national de Port-Cros. *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 26 : 247-250.
- FAMA P., JOUSSON O., ZANINETTI L., MEINESZ A., DINI F., DI GIUSEPPE G., MILLAR A.J.K., PAWLOWSKI J., 2002. - Genetic polymorphism in *Caulerpa taxifolia* (Ulvophyceae) chloroplast DNA revealed by a PCR-based assay of the invasive Mediterranean strain. *J. Evol. Biol.* 15 : 618-624.
- FRANCOUR P., HARMELIN-VIVIEN M., HARMELIN J.-G., DUCLERC J., 1995. - Impact of *Caulerpa taxifolia* colonization on the littoral ichthyofauna of North-Western Mediterranean Sea : preliminary results. *Hydrobiologia*, 300/301 : 345-354.
- FRANCOUR P., MAGREAU J.-F., MANNONI P.-A., COTTALORDA J.-M., GRATIOT J., 2006. - Management guide for Marine Protected Areas of the Mediterranean Sea. Permanent Ecological Moorings. Univ. Nice-Sophia Antipolis et Parc National de Port-Cros : 1-68.
- GARRIDO-MAESTRACCI M., 2007. - *Guide pratique concernant le suivi de la stratégie régionale durable contre l'invasion de Caulerpa taxifolia et Caulerpa racemosa en Corse*. Rapp. Office Environnement Corse – Réseau Caulerpes. Office de l'Environnement de la Corse publ., Ajaccio : 1-56.
- GAVACH Cl., SANDEAUX R., SANDEAUX J., SOUARD R., UCHIMURA M., ESCOUBET P., 1996. - Technique de destruction de *Caulerpa taxifolia* par émission d'ions cuivrique au moyen d'un panneau à membrane permselective. *Second International Workshop on Caulerpa taxifolia*. Ribera M.A., Ballesteros E., Boudouresque C.-F., Gomez A., Gravez V. (édits.). Publicacions Universitat Barcelona : 139-144.
- GRAVEZ V., BOUDOURESQUE C.-F., MEINESZ A., COTTALORDA J.-M., 1998. - *Eléments pour une stratégie de contrôle de l'expansion de Caulerpa taxifolia en région Provence-Alpes-Côte d'Azur*. GIS Posidonie et DIREN PACA publ., Marseille : 1-42.
- GRAVEZ V., BOUDOURESQUE C.-F., RUITTON S., 2005. - *Proposition d'une stratégie de contrôle des espèces envahissantes marines dans les eaux du Parc national de Port-Cros, illustrée par le cas de deux espèces de Caulerpa*. GIS Posidonie et Parc national de Port-Cros publ., Marseille : 1-68.

- HARME LIN-VIVIEN M., HARME LIN J.-G., FRANCOUR P., 1996. - A 3-year study of the littoral fish fauna of sites colonized by *Caulerpa taxifolia* in the N.W. Mediterranean (Menton, France). *Second International Workshop on Caulerpa taxifolia*. Ribera M.A., Ballesteros E., Boudouresque C.-F., Gomez A., Gravez V. (édits.), Univ. Barcelona Publ., Barcelona : 391-397.
- HARME LIN-VIVIEN M., FRANCOUR P., HARME LIN J.-G., 1999. - Impact of *Caulerpa taxifolia* on Mediterranean fish assemblages : a six year study. *Proceedings of the workshop on invasive Caulerpa species in the Mediterranean*, Heraklion, Crete, Greece, 18-20 March 1998, MTS N° 125, UNEP publ., Athens : 127-138.
- HARME LIN-VIVIEN M., FRANCOUR P., HARME LIN J.-G., LE DIREAC'H L., 2001. - Dynamics of fish assemblage alterations caused by the introduced *Caulerpa taxifolia* near Menton (France). *Proceedings of the Fourth International Workshop on Caulerpa taxifolia*, Lerici, Italy, 1-2 February 1999, Gravez V., Ruitton S., Boudouresque C.F., Le Direac'h L., Meinesz A., Scab-bia G., Verlaque M. (édit.), GIS Posidonie publ., Marseille : 236-245.
- HILL D., COQUILLARD P., VAUGELAS J. de, MEINESZ A., 1995. - Stochastic model with spatial constraints: simulation of *Caulerpa taxifolia* development in the north Mediterranean sea. *Eurosim'95*, Breitenecker, Husinsky (edit.), Elsevier Science B.V. : 999-1004.
- HILL D. R. C., COQUILLARD P., VAUGELAS J. de, MEINESZ A., 1996. - Simulation sur ordinateur de l'expansion de l'algue tropicale *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée. *Second International Workshop on Caulerpa taxifolia*. Ribera M.A., Ballesteros E., Boudouresque C.-F., Gomez A., Gravez V. (édit.), Univ. Barcelona Publ., Barcelona : 119-127.
- HILL D., COQUILLARD P., VAUGELAS J. de, MEINESZ A., 1998. - An algorithmic model for invasive species : application to *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh development in the North-Western Mediterranean Sea. *Ecol. Modell.*, 109 : 251-265.
- HILL D., THIBAUT T., COQUILLARD P., 2002. - Predicting invasive species expansion using GIS and simulation coupling. *Modeling & Simulation* 1(1): 30-35.
- HOUARD T., 2006. - *Mission de recherche de Caulerpa taxifolia à Port-Cros du 2 au 6 octobre 2006*. Rapport Parc nat. de Port-Cros, Hyères : 1-6.
- HOUARD T., 2008. - *Mission de recherche de Caulerpa taxifolia à Port-Cros du 1er au 5 octobre 2007*. Rapport Parc nat. de Port-Cros, Hyères : 1-8.
- IUCN, 2000. - 100 of the world's worst invasive species. A selection from the global invasive species database. *Aliens*, 12 (special lift-out) : 1-12.
- JOUSSON O., PAWLOWSKI J., ZANINETTI L., MEINESZ A., BOUDOURESQUE C.-F., 1998. - Molecular evidence for the aquarium origin of the green alga *Caulerpa taxifolia* introduced to the Mediterranean Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 172 : 275-280.
- JOUSSON O., PAWLOWSKI J., ZANINETTI L., ZECHMAN F.W., DINI F., DI GUISEPPE G., WOODFIELD R., MILLAR A., MEINESZ A., 2000. - Invasive alga reaches California. *Nature* 408 : 157-158.
- KOMATSU T., MOLENAAR H., BLACHIER J., BUCKLES D., LEMEE R., MEINESZ A., 1994. - Premières données sur la croissance des stolons de *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée. *First International Workshop on Caulerpa taxifolia*, Boudouresque C.-F., Meinesz A., Gravez V. (édits.), GIS Posidonie publ., Marseille : 279-283.
- KOMATSU T., MEINESZ A., BUCKLES D., 1997. - Temperature and light responses of alga *Caulerpa taxifolia* introduced into the Mediterranean Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 146 : 145-153.
- KOMATSU T., ISHIKAWA T., YAMAGUCHI N., HORI Y., OHBA H., 2003. - But next time ? Unsuccessful establishment of the Mediterranean strain of the green seaweed *Caulerpa taxifolia* in the Sea of Japan. *Biol. Invasions*, 5 : 275-277.
- LANGAR H., DJELLOULI A., BEN MUSTAPHA K., EL ABED A., 2000. - Première signalisation de *Caulerpa taxifolia* en Tunisie. *Bull. Inst. natl. Sci. Techn. Mer, Tunisie*, 27 : 1-8.
- LEFEBVRE C., 2005. - *Mission de recherche de Caulerpa taxifolia dans les eaux de l'île de Porquerolles, « Pointe du Langoustier »*. Rapport Parc national de Port-Cros, Hyères : 1-16.
- LEFEBVRE C., 2006. - *Mission de recherche de Caulerpa taxifolia dans les eaux de l'île de Porquerolles, « Le site du Langoustier »*. Rapport Parc national de Port-Cros, Hyères : 1-21.

- LEFEBVRE C., 2007. - Mission de recherche de l'algue *Caulerpa taxifolia* dans les eaux de l'île de Porquerolles, « Le site du Langoustier » et autres sites patrimoniaux. Rapport Parc national de Port-Cros, Hyères : 1-28.
- MEINESZ A., HESSE B., 1991. - Introduction et invasion de l'algue tropicale *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée nord-occidentale. *Oceanol. Acta*, 14 (4) : 415-426.
- MEINESZ A., 1992. - Modes de dissémination de l'algue *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée. *Rap. Comm. internation. Explor. sci. Médit.*, 33 (B) : 44
- MEINESZ A., VAUGELAS J. de, HESSE B., MARI X., 1993. - Spread of the introduced tropical green alga *Caulerpa taxifolia* in northern Mediterranean waters. *J. appl. Phycol.*, 5 : 141-147.
- MEINESZ A., BENICHOU L., BLACHIER J., KOMATSU T., LEMÉE R., MOLENAAR H., X. MARI, 1995. - Variations in the structure, morphology and biomass of *Caulerpa taxifolia* in the Mediterranean Sea. *Bot. mar.*, 38 : 499-508.
- MEINESZ A., BOUDOURESQUE C.-F., 1996. - Sur l'origine de *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée. *C.R. Acad. Sci., Life Sci.*, 319 : 603-613.
- MEINESZ A., BELSHER T., THIBAUT T., ANTOLIC B., BEN MUSTAPHA K., BOUDOURESQUE C.-F., CHIAVERINI D., CINELLI F., COTTALORDA J.-M., DJELLOULI A., EL ABED A., ORESTANO C., GRAU A. M., IVESA L., JAKLIN A., LANGAR H., MASSUTI-PASCUAL E., PEIRANO A., TUNESI L., VAUGELAS J. de, ZAVODNIK N., ZULJEVIC A., 2001. - The introduced green alga *Caulerpa taxifolia* continues to spread in the Mediterranean. *Biol. invasions* 3 : 201-210.
- MEINESZ A., CHANCOLLON O., COTTALORDA J.-M., 2010. - *Observatoire sur l'expansion de Caulerpa taxifolia et Caulerpa racemosa en Méditerranée ; campagne janvier 2008 - juin 2010*. Université Nice Sophia Antipolis, E.A. 4228 ECOMERS publ. : 1-50.
- MEUSNIER I., OLSEN J.L., STAM W.T., DESTOMBE C., VALERO M., 2001. - Phylogenetic analyses of *Caulerpa taxifolia* (Chlorophyta) and of its associated bacterial microflora provide clues to the origin of the Mediterranean introduction. *Mol. Ecol.*, 10 : 931-946.
- MOLENAAR H., MEINESZ A., THIBAUT T., 2009. - Alterations of the structure of *Posidonia oceanica* beds due to the introduced alga *Caulerpa taxifolia*. *Scientia Marina* 73 (2) : 329-335.
- OLSEN J.L., VALERO M., MEUSNIER I., BOELE-BOS S., STAM W.T., 1998. - Mediterranean *Caulerpa taxifolia* and *C. mexicana* (Chlorophyta) are not conspecific. *J. Phycol.*, 34 : 850-856.
- POU S., BALLESTEROS E., DELGADO O., GRAU A. M. , RIERA F., WEITZMANN B., 1993. - Sobre la presencia del alga *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh (Caulerpales, Chlorophyta) en aguas costeras de Mallorca. *Boll. Soc. Hist. nat. Balears*, 36 : 83-90.
- RELINI M., TORCHIA G., 1992. - Prima segnalazione di *Caulerpa taxifolia* in acque italiane. *Doriana*, 6 (279) : 1-4.
- ROBERT P., 1996. - Recherche de l'algue *Caulerpa taxifolia* dans les eaux du Parc national de Port-Cros. *Second International Workshop on Caulerpa taxifolia*. Ribera M.A., Ballesteros E., Boudouresque C.-F., Gomez A., Gravez V. (eds). Publicacions Universitat Barcelona, Barcelona : 99-100.
- ROBERT P., GRAVEZ V., 1998. - Contrôle de l'algue *Caulerpa taxifolia* dans le Parc national de Port-Cros (Var, France). *Third international workshop on Caulerpa taxifolia*. Boudouresque C.-F., Gravez V., Meinesz A., Palluy F. (édits.), GIS Posidonie publ., Marseille : 79-87.
- ROBERT P., 2002a. - *Contrôle de la progression de l'algue Caulerpa taxifolia dans les eaux du Parc national de Port-Cros*. Rapport Parc national de Port-Cros, Hyères : 1-7.
- ROBERT P., 2002b. - *Mission de recherche de l'algue Caulerpa taxifolia dans les eaux du Parc national de Port-Cros. Nécessité d'une nouvelle stratégie*. Rapport Parc national de Port-Cros , Hyères : 1-4.
- ROBERT Ph., 2005. - *Mission de recherche de Caulerpa taxifolia à Port-Cros du 3 au 7 octobre 2005*. Rapport Parc nat. de Port-Cros, Hyères : 1-5.

- SANT N., DELGADO O., RODRIGUEZ-PRIETO C., BALLESTEROS E., 1994. - The effects of desiccation on photosynthesis of *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh. *First International Workshop on Caulerpa taxifolia*. Boudouresque C.-F., Meinesz A., Gravez V. (édits.), GIS Posidonie Publ., Marseille : 315-319.
- STOKSTAD E., 2003. - Can well-timed jolts keep out unwanted exotic fish ? *Science*, 301 : 157-158.
- VAUGELAS J. de, MEINESZ A., ANTOLIC B., BALLESTEROS E., BELSHER T., CASSAR N., CECCHERELLI G., CINELLI F., COTTALORDA J.-M., FRADA ORESTANO C., GRAU A. G., JAKLIN A., MORUCCI C., RELINI M., SANDULLI R., SPAN A., TRIPALDI G., VAN KLAVEREN P., ZADOVNIK N., ZULJEVIC A., 1999. - Standardization proposal for the mapping of *Caulerpa taxifolia* expansion in the Mediterranean Sea. *Oceanol. Acta* 22 : 85-94.
- VERLAQUE M., 1994. - Le développement de l'algue *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée. Ecologie et incidence sur l'environnement et les activités humaines. *Entretiens de Ségur organisés à l'initiative du Ministère de l'Environnement français le 21 mars 1994*. GIS Posidonie et Laboratoire de Biologie marine et d'Ecologie du Benthos de Marseille publ., Marseille : 1-15.
- VERLAQUE M., FRITAYRE P., 1994a. - Incidence de l'algue introduite *Caulerpa taxifolia* sur le phytobenthos de Méditerranée occidentale : 2. Les peuplements d'algues photophiles de l'infralittoral. *First International Workshop on Caulerpa taxifolia*. Boudouresque C.-F., Meinesz A., Gravez V. (édits.), GIS Posidonie Publ., Marseille : 349-353.
- VERLAQUE M., FRITAYRE P., 1994b. - Modifications des communautés algales méditerranéennes en présence de l'algue envahissante *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh. *Oceanol. Acta*, 17 (6) : 659-672.
- VILLÈLE X. de, VERLAQUE M., 1994. - Incidence de l'algue introduite *Caulerpa taxifolia* sur le phytobenthos de la Méditerranée occidentale. 1. L'herbier de *Posidonia oceanica* (L.) Delile. *First International Workshop on Caulerpa taxifolia*. Boudouresque C.-F., Meinesz A., Gravez V. (édits.), GIS Posidonie Publ., Marseille : 343-347.
- VILLÈLE X. de, VERLAQUE M., 1995. - Changes and degradation in a *Posidonia oceanica* bed invaded by the introduced tropical alga *Caulerpa taxifolia* in the north western Mediterranean. *Bot. mar.*, 38 : 79-87.
- WIEDENMANN J., BAUMSTARK A., PILLEN T.L., MEINESZ A., VOGEL W., 2001. - DNA fingerprints of *Caulerpa taxifolia* provide evidence for the introduction of an aquarium strain into the Mediterranean Sea and its close relationship to an Australian population. *Mar. Biol.*, 138 : 229-2.
- WILLIAMS S.L., SCHROEDER S.L., 2004. - Eradication of the invasive seaweed *Caulerpa taxifolia* by chlorine bleach. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 272 : 69-76.
- WRIGHT J.T., 2005. Differences between native and invasive *Caulerpa taxifolia* : a link between asexual fragmentation and abundance in invasive populations. *Mar. Biol.*, 147 : 559-569.