



HAL
open science

Protocole expérimental d'éradication de l'écrevisse de Californie (*Pacifastacus leniusculus*, Dana 1852) par stérilisation des mâles, expérimentations en bassins et in natura.

Théo Duperray

► To cite this version:

Théo Duperray. Protocole expérimental d'éradication de l'écrevisse de Californie (*Pacifastacus leniusculus*, Dana 1852) par stérilisation des mâles, expérimentations en bassins et in natura.. *Ecologie, Environnement*. 2016. hal-01473625

HAL Id: hal-01473625

<https://ephe.hal.science/hal-01473625>

Submitted on 22 Feb 2017

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

MINISTÈRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPERIEUR ET DE LA RECHERCHE

ÉCOLE PRATIQUE DES HAUTES ÉTUDES

Sciences de la Vie et de la Terre

MÉMOIRE

présenté

par

DUPERRAY Théo

pour l'obtention du Diplôme de l'École Pratique des Hautes Études

**Protocole expérimental d'éradication de l'écrevisse de Californie
(*Pacifastacus leniusculus*, Dana 1852) par stérilisation des mâles,
expérimentations en bassins et *in natura*.**

soutenu le 17 octobre 2016

devant le jury suivant :

Bruno DELESALLE

Président - EPHE

Pierre NOEL

Tuteur Scientifique - MNHN

Aurélien BESNARD

Tuteur Pédagogique - EPHE / UMR5175 CEFE

Frédéric GRANDJEAN

Rapporteur - Université de Poitiers

Nicolas POULET

Examineur - ONEMA

Mémoire préparé sous la direction de :

NOEL Pierre, Laboratoire : Département Milieux et Peuplements Aquatiques (DPMA) et Service du Patrimoine Naturel (SPN), Muséum national d'Histoire naturelle, 57 rue Cuvier, F-75231 Paris cedex 05

Directeur du DPMA : M. Guy Duhamel, Professeur MNHN et Directeur du SPN : M. Jean-Philippe Sibley.

et de

BESNARD Aurélien, Laboratoire de : Biogéographie et Ecologie Des Vertébrés,

UMR 5175 – Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CEFE)

1919 route de Mende – 34293 Montpellier Cedex 5

Directeur : MIAUD Claude, EPHE (Sciences de la Vie et de la Terre)

ÉCOLE PRATIQUE DES HAUTES ÉTUDES
SCIENCES DE LA VIE ET DE LA TERRE

**Protocole expérimental d'éradication de l'écrevisse de Californie
(*Pacifastacus leniusculus*, Dana 1852) par stérilisation des mâles,
expérimentations en bassins et *in natura*.**

DUPERRAY Théo

Soutenu le 17 octobre 2016

RÉSUMÉ

Les écrevisses d'origine américaine, de par leurs fortes capacités de reproduction, de dispersion et de prédation, sont parmi les espèces exotiques envahissantes ayant les impacts les plus forts sur les écosystèmes. Elles ont aussi un impact sur les écrevisses d'origine européenne en leur transmettant un pathogène dont elles sont couramment porteuses saines. L'écrevisse de Californie (*Pacifastacus leniusculus*) est l'espèce la plus menaçante pour les écrevisses européennes en raison de sa capacité à coloniser tous types de milieux mais plus particulièrement les têtes de bassins qui servent de zones refuges pour des populations déjà fragilisées. Malgré de nombreuses expérimentations, aucune méthode d'éradication des écrevisses exotiques ne semble vraiment efficace à ce jour. Cependant, l'efficacité de la stérilisation des mâles n'a pas été explorée chez les écrevisses alors que cette méthode a permis l'éradication de certaines espèces d'insectes.

L'objet de ce mémoire est de faire le bilan des tests de mise au point d'une méthode de stérilisation des mâles, via le cryo-traitement des pores génitaux, et de tester l'efficacité de cette méthode sur la reproduction de l'espèce en bassins et en milieu naturel. Les essais en bassins montrent que 82% des mâles stérilisés n'engendrent aucune descendance lorsqu'ils sont seuls avec 12 à 15 femelles alors que 100% des mâles témoins parviennent à se reproduire dans les mêmes conditions. Les mélanges de mâles stérilisés et non stérilisés dans le même bassin se sont, par contre, révélés peu concluants sur les effets de la stérilisation puisque les taux de reproduction semblent identiques à ceux des lots témoins. L'expérimentation en milieu naturel a été conduite pendant six années consécutives de 2009 à 2014 dans le Parc National des Cévennes. Les tailles de populations ont été évaluées tout au long de l'expérimentation par des techniques de Capture-Marquage-Recapture avec marquage individuel des écrevisses au moyen de puces RFID pour les *Pacifastacus leniusculus* et par des Numéros collés pour *Austropotamobius pallipes*. La mise en œuvre du protocole de stérilisation a commencé en septembre 2010 sur les 800m de ruisseau colonisés. Sur la totalité de la période 9750 écrevisses de Californie ont été détruites et 731 mâles ont été relâchés après stérilisation. Malgré cette pression de capture et de stérilisation importante, il n'a pas été observé d'effets forts sur les tailles de populations. Par contre, il a été observé une baisse des proportions de jeunes individus au sein de la population dès l'année qui a suivi la mise en œuvre du protocole de stérilisation (2010) avec une ré-augmentation de cette proportion en 2014.

Ces premières expérimentations montrent que la stérilisation est possible chez les mâles d'écrevisses. Cependant, l'efficacité de cette méthode repose sur le fait de stériliser une très forte proportion de mâles, ce qui nécessite des taux de capture importants difficiles à obtenir en milieu naturel.

MOTS-CLÉS : Stérilisation, *Pacifastacus leniusculus*, Eradication, Régulation, Ecrevisse, Captures-Marquage-Recapture, Invasive crayfish, Crayfish.

Remerciements

Par qui commencer ? Par ceux qui m'ont conçu ou par ceux qui ont permis l'accomplissement des expériences relatées dans ce mémoire ? Et si le facteur déclenchant avait été ailleurs ? Au bord d'un petit ruisseau où je courais pieds nus avant même de savoir lire et écrire ; un de ces multiples torrents ardéchois encore sauvage où j'allais perturber la tranquillité des truites et de toutes les petites bestioles que je pouvais y trouver. Parmi ces bestioles certaines m'ont un peu plus attiré que les autres, elles ont une carapace rigide, une paire d'antennes, dix pattes dont les deux premières sont pourvues de fortes pinces à leur extrémité et elles avalent un vers de terre comme on le fait avec des spaghettis... déjà à cette époque on parlait de la disparition de "nos écrevisses", quelle surprise d'en trouver à ma porte !

Effectivement ma passion est née ce jour de 1988 où j'ai observé pour la première fois des écrevisses à pattes blanches dans la rivière en bas de chez nous. Mais cette passion n'aurait pas pu se développer si on ne lui avait pas laissé libre cours et même un peu incitée à se développer : merci donc à mes parents, qui sont également mes instituteurs et mes professeurs, de m'avoir laissé choisir une bonne partie de mes stages très orientés dans le domaine de l'eau.

Merci également à un hydrobiologiste (Michel Bournaud) qui c'est retrouvé à donner des cours sur les trichoptères à fourreaux à un gosse de sept ans pour finalement lui offrir les ouvrages de détermination des macroinvertébrés qu'il a coécrit.

Merci à Christian Vallée qui m'a dégoté quelques ouvrages rares sur les écrevisses qui ont été usés sur une table de chevet, ils font partie de la littérature citée dans ce mémoire, à l'exception du livre admirable de Marc André que j'ai eu le malheur de prêter.

Merci à Roger Gonin pour son accueil au sein de son astaciculture (et de la famille) qui élevait de l'écrevisse à pattes blanches et rien d'autre (...) à part un rat musqué qui nous à donné bien du mal ...

Merci à toutes celles et à tous ceux que j'ai sollicités par téléphone, par écrit ou lors de visites dans les laboratoires pour glaner des renseignements sur ces bestioles à pinces (je me souviens plus particulièrement de F. Trocherie, A. Neveu, C. Roqueplo (grâce à Yorik Rejol), P. Noël, C. Souty-Grosset, F. Grandjean, M. Collas, N. Roset, ...).

L'aquarium de Touraine qui à l'époque ne consommait pas trop de chauffage pour ses poissons que j'ai pu "soigner" pendant trois mois de stages entrecoupés de parties de pêches avec Pierre Fromentin, mon maitre de stage qui a eu la gentillesse de m'héberger.

Merci à la bibliothèque du laboratoire Arago à Banyuls sur mer qui m'a permis de trouver la publication à la base des mes travaux sur l'écrevisse de Californie.

Merci à l'administration aveyronnaise pour les premières autorisations délivrées à temps pour pouvoir commencer avant la période de reproduction. Merci également aux services de l'Etat de la Haute-Loire (plus particulièrement R Vérot et JJ Valette) et de l'Ardèche pour le déménagement de mes bestioles lors de mon retour au pays. Cette synergie et cette confiance qui a su s'établir entre tous les intervenants de ces deux départements pour que les expérimentations continuent.

(Tout cela est très chronologique mais l'ordre du temps régit bien des choses et tout particulièrement le développement des écrevisses).

Et lors du projet d'expérimentation avec le Parc national des Cévennes, l'idée de "valoriser" la chose par un diplôme de l'EPHE, de me faire rencontrer un "biostatisticien" pour triturer mes données avec des outils barbares ... Passer d'un RDV de "choix méthodologiques" le 7 août à la soutenance du dossier devant le Conseil National de Protection de la Nature le 3 septembre (grâce à M. Echaubard et P. Ballon) et parvenir à marquer la première écrevisse sur le ruisseau de la Foux le 29 septembre de cette même année

2009 du fait de la réactivité des préfectures concernées (M. Siennat, M.C. Vioulac et E. Sabatier) ! MERCI à TOUS !

Mais plus particulièrement à Pierre-Antoine David pour ça coordination sans faille des opérations de terrain au sein du Parc National des Cévennes tout au long de cette aventure, à Franck Duguépéroux pour la partie plus administrative et pour la brillante idée de l'EPHE (merci Franck, c'est moi qui rédige et c'est toi qui passais manger la pâte de coing au bord de l'eau), à toutes celles et tous ceux qui ont bravé la nuit, la pluie, le froid, mon acharnement à vouloir en attraper toujours plus au cours de ces 56 passages sur le terrain. En espérant oublier aucune petite main : A. Castermant, A. Graillat, A. Johany, A. Lebel-Perron, A. Lehebel-Peron, A. Rouvére, B. Descaves, B. Tamagna, C. Arnaud, C. Evesque, C. Itty, C. Lallemand, C. Moulaye, C. Palisse, C. Valgalier, C. Voinson, D. Foubert, D. Girard, F. Cazin, F. Duguépéroux, F. Fuzeau, F. Laupies, F. Sarrazin, G. Anglio, G. Coste, G. Duha, G. Garnier, G. Grégoire, G. Karczewski, G. Susong, G. Suzen, G. Verdier, H. Picq, J. Marie, J. P. Bergeon, J. Séon, K. Tournemille, L. Rahut, M. Altounian, M. Brunel, M. Da. Costa, M. Nikodem, M. Robin, N. Bertrand, N. Bruce, P. A. David, P. Bailly, R. Descamp, R. Larchevêque, R. Martell, S. Descaves, S. Fernandes, S. Giraud, T. Dahier, T. Hallaux, V. Mandier, V. Mokry, V. Mombelli, V. Quillard, Y. Fouchet. Merci pour ces échanges pédagogiques et sociaux, culinaires et gustatifs, cette convivialité et ce partage. Un clin d'œil particulier à mon fils qui n'était qu'à son sixième mois de "gestation" quant il a accompagné sa mère qui s'est dévouée pour une recapture alors que plus personne n'était disponible au Parc. Mais rien de plus normal en raison d'une 5^{ème} annulation de session terrain pour cause d'intempéries ... à ce titre merci à toutes les structures qui ont "prêté" du personnel : L'ONEMA du Gard et de la Lozère, la communauté de commune de l'Aigoual, l'APPMA de la haute vallée de la Dourbie et les fédérations départementales de pêche et de protection du milieu aquatique du Gard, de la Lozère et de l'Aveyron. Ainsi qu'à Heide Coissieux, vétérinaire au Vigan qui à eu la gentillesse de nous prêter un lecteur de puces RFID.

Bien évidemment merci au directeur du Parc National des Cévennes (J. Merlin) et au président du Conseil Scientifique (J. Varet) ainsi qu'à la DREAL Languedoc-Roussillon (P. Seven, C. Crosnier, C. Leclercq et J. Regad) pour le soutien administratif et financier de ces deux structures. Mais également à M. Debussche et A. Besnard (Cefe-CNRS/EPHE), ce dernier étant le plus tolérant et le plus réactif de tous, le plus dévoué et pédagogue, celui qui répond à un mél au bout de 24h maximum, qui m'a fait peur avec des chiffres sur un écran, qui entraîne la recherche de la perfection (j'en suis bien loin) qui assume à 500% son rôle de tuteur pédagogique. Pour ce professeur qui devrait "déterreindre" sur beaucoup d'autres c'est plus qu'un merci, mais une profonde gratitude.

Merci à Pierre Noël d'avoir accepté le rôle de tuteur scientifique, que je n'ai pas assez mis à contribution, plus en raison de l'exécution de la rédaction en urgence que pour le laisser profiter d'une retraite méritée après tant d'années au service des bêtes à pinces.

Merci à Frédéric Grandjean d'assurer le rôle de rapporteur, au risque de rendre quelques analyses avec un eu plus retard qu'à l'habitude, mais j'assumerai s'il le faut !

Merci à Nicolas Poulet de prendre un peu de son temps pour faire partie de ce jury et à Bruno Delesalle de le présider.

Et enfin un immense merci à toute ma famille et aux amis qui m'ont supporté et encouragé durant ces études "tardives", tout particulièrement ma femme et mon fils qui ont souffert de mes enfermements dans mon bureau. Une pensée particulière pour ma mère qui serait fière que son fiston en arrive là sans jamais être allé à l'école. Mais c'est aussi et surtout grâce à elle !

Protocole expérimental d'éradication de l'écrevisse de Californie (*Pacifastacus leniusculus*, Dana 1852) par stérilisation des mâles, expérimentations en bassins et *in natura*.

Sans oublier le correcteur orthographique académique : Christian Bruyat ; l'assistant bibliographe : Sylvain Vrignaud pour le signalement de toute référence pouvant m'intéresser et Raphael Santos pour les cours sur "Mendeley", logiciel nécessaire à la gestion des références bibliographiques.

Et enfin une absence de merci aux Automobiles Peugeot pour les idées lumineuses de leurs ingénieurs qui jouent avec des composants électroniques pour que l'on puisse jouer à dépanner une "voiture-ordinateur" à 5h30 du matin quand tout le monde rêve de son lit douillet...

Le présent travail à été partiellement financé par la DREAL Languedoc-Roussillon et le Parc National des Cévennes pour la partie *in natura* (mise en œuvre et traitement des données).

SOMMAIRE

SOMMAIRE	6
1 Introduction	12
1.1 Les espèces exotiques envahissantes, un problème mondial	12
1.2 Les invasions d'écrevisses, un problème global	21
1.3 Ecrevisses exotiques : Impacts écologiques mais aussi économiques	25
1.4 Les méthodes de lutte utilisées, leurs limites et les pistes d'améliorations possibles ..	26
2 Expérimentation en bassins	33
2.1 Matériel et méthodes	33
2.1.1 Provenance des écrevisses	33
2.1.2 Marquage	34
2.1.3 Structure expérimentale	35
2.1.4 Plan d'expérimentation	39
2.1.5 Suivi de la reproduction et de la survie	40
2.1.6 Détermination du mode de déclenchement de la ponte chez les femelles de l'écrevisse de Californie	41
2.1.7 Méthode de stérilisation	43
2.1.8 Dispositifs expérimentaux selon les années	45
2.1.9 Analyses statistiques	48
2.2 Résultats	49
2.2.1 Résultats des tests préliminaires	49
2.2.2 Résultats des tests de validation (années 2008 à 2012)	51
2.3 Discussion	57
3 Expérimentation <i>in natura</i> : le ruisseau de la Foux, en zone cœur du Parc National des Cévennes	61
3.1 Matériel et méthodes	62
3.1.1 Site d'étude	62
3.1.2 Captures-Marquage-Recaptures (CMR)	64
3.1.3 Enchaînement temporel des opérations	68
3.1.4 Analyses statistiques	71
3.2 Résultats	76
3.2.1 Estimation des tailles de populations	76
3.2.2 Evolution de la répartition longitudinale des deux espèces	82
3.2.3 Répartition des captures au sein des classes d'âges	84
3.2.4 Proportions de jeunes de l'année (0+ ou "estivaux") au sein des captures	85
3.2.5 Bilan chiffré des captures de stérilisation	87
3.2.6 Utilisation des données des suivis pluriannuels	91
3.2.7 Observations générales sur le contexte	94
3.3 Discussion	95
4 Conclusion générale	98

5	Bibliographie.....	100
6	Annexes.....	112
6.1	Annexe 1 : Etudes écrevisses : Protocole de désinfection.....	112
6.2	Annexe 2 : avis du conseil scientifique du PNC.....	113
6.3	Annexe 3 : avis du CNPN du 3 septembre 2009.....	115
6.4	Annexe 4 : autorisation de capture marquage et de relâcher.....	116
6.5	Annexe 5 : description des sessions de captures sur le ruisseau de la Foux.....	117

Liste des figures

FIGURE 1 :	PRINCIPALES VOIES D'INTRODUCTION D'ESPÈCES EXOTIQUES EN EUROPE. SOURCE DAISIE, 2009 (DANS SARAT ET AL. 2015A).....	15
FIGURE 2 :	COUPE SCHÉMATIQUE DE LA STRUCTURE EXPÉRIMENTALE OÙ ONT ÉTÉ MENÉS LES ESSAIS DE STÉRILISATION DES MÂLES <i>P. LENIUSCULUS</i> DE 2007 À 2012.	37
FIGURE 3 :	PLAN SCHÉMATIQUE DE LA STRUCTURE EXPÉRIMENTALE OÙ ONT ÉTÉ MENÉS LES ESSAIS DE STÉRILISATION DES MÂLES <i>P. LENIUSCULUS</i> DE 2007 À 2012.	38
FIGURE 4 :	PROBABILITÉ D'ENGENDRER UNE PONTE VIABLE POUR UNE FEMELLE <i>P. LENIUSCULUS</i> EN PRÉSENCE D'UN SEUL MÂLE DE CHACUN DES TESTS RÉALISÉS ENTRE 2008 ET 2012 EN BOX (T1 = TÉMOIN, T8-1 = CRYO TRAITEMENT DES PORES GÉNITAUX UN PAR UN ET T8-2 = CRYO TRAITEMENT DES PORES GÉNITAUX DEUX PAR DEUX).	51
FIGURE 5 :	PROBABILITÉ D'ENGENDRER UNE PONTE VIABLE POUR CHAQUE FEMELLE <i>PACIFASTACUS LENIUSCULUS</i> MIS EN PRÉSENCE DE CHACUN DES MÂLES EN 2008, 2011 ET 2012 EN BOX. PRÉSENTATION DES TROIS TESTS T8-1, T8-2 ET T1, LES DONNÉES SONT CLASSÉES PAR ORDRE DÉCROISSANT ET LES ABSENCES DE VALEURS INDIQUENT DES PROBABILITÉS D'ENGENDRER UNE PONTE VIABLE DE 0 [0;0]. LE " * " DEVANT LE N° D'UN MÂLE SIGNIFIE QUE CELUI-CI FIGURE EN PHOTO DANS LE TABLEAU IX.	52
FIGURE 6 :	ESTIMATION DES MODÈLES POUR LA PROBABILITÉ D'ENGENDRER UNE PONTE VIABLE POUR UNE FEMELLE EN PRÉSENCE DE QUATRE MÂLES (DONT 0 À 4 STÉRILISÉS) ; TAUX DE MÂLES STÉRILISÉS EN EFFET LINÉAIRE ; ESSAIS DE 2009 EN BASSINS SUR <i>P. LENIUSCULUS</i>	54
FIGURE 7 :	ESTIMATION DES MODÈLES POUR LA PROBABILITÉ D'ENGENDRER UNE PONTE VIABLE POUR UNE FEMELLE EN PRÉSENCE DE QUATRE MÂLES (DONT 0 À 4 STÉRILISÉS) ; TAUX DE MÂLES STÉRILISÉS EN FACTEUR ; ESSAIS DE 2009 EN BASSINS SUR <i>P. LENIUSCULUS</i>	54
FIGURE 8 :	PROBABILITÉ D'ENGENDRER UNE PONTE VIABLE POUR UNE FEMELLE (<i>P. LENIUSCULUS</i>) PLACÉE EN EXPÉRIMENTATION DANS LES GRANDS BASSINS (DE 2009 À 2012) EN PRÉSENCE DE CERTAINS TAUX DE MÂLES STÉRILISÉS.	55
FIGURE 9 :	ESTIMATIONS DE LA SURVIE DES MÂLES (<i>P. LENIUSCULUS</i>) EN FONCTION DU TRAITEMENT APPLIQUÉ (STÉRILISATION OU NON) EN BASSINS DE 2008 À 2012.	56
FIGURE 10 :	INFLUENCE DU TEMPS DE SÉCHAGE SUR LE TAUX DE RÉTENTION DES MARQUES COLLÉES SUR DES <i>PACIFASTACUS LENIUSCULUS</i> DE 50 À 70 MM ; ESSAIS RÉALISÉS EN BASSINS.	66
FIGURE 11 :	INFLUENCE DU SERRAGE (PENDANT LE TEMPS DE SÉCHAGE) DE LA MARQUE COLLÉE SUR LE TAUX DE RÉTENTION DES MARQUES COLLÉES SUR DES <i>PACIFASTACUS LENIUSCULUS</i> DE 50 À 70 MM ; ESSAIS RÉALISÉS EN BASSINS.....	66
FIGURE 12 :	REPÉRAGE GRAPHIQUE DES CLASSES DE TAILLES CORRESPONDANT AUX TROIS PREMIERS ÂGES 0+, 1+ ET 2+ POUR LES ÉCREVISSSES DE CALIFORNIE SUR LE RUISSEAU DE LA FOUX ; DONNÉES DES CAPTURES DE 2009 À 2014 AGRÉGÉES.....	74
FIGURE 13 :	RÉSULTATS DES ESTIMATIONS DE TAILLES DE POPULATIONS D' <i>AUSTROPOTAMOBIOUS PALLIPES</i> DE PLUS DE 49MM, SUR LE RUISSEAU DE LA FOUX DE SEPTEMBRE 2009 À SEPTEMBRE 2014. LES INTERVALLES DE CONFIANCE À 95% SONT PRÉSENTÉS.	78
FIGURE 14 :	TAUX DE CAPTURE ESTIMÉS POUR <i>AUSTROPOTAMOBIOUS PALLIPES</i> (MÂLES ET FEMELLES SÉPARÉMENT OU SIMULTANÉMENT SELON LES ANNÉES ; INDIVIDUS DE PLUS DE 49MM) SUR LE RUISSEAU DE LA FOUX. LES INTERVALLES DE CONFIANCE À 95% SONT PRÉSENTÉS.	78
FIGURE 15 :	EFFECTIFS ESTIMÉS DE L'ÉCREVISSE DE CALIFORNIE LORS DES SAISONS DE SEPTEMBRE SUR LE RUISSEAU DE LA FOUX ; MÂLES ET FEMELLES (>69 MM) ESTIMÉS SÉPARÉMENT. LES INTERVALLES DE CONFIANCE À 95% SONT PRÉSENTÉS.....	80
FIGURE 16 :	ESTIMATIONS DES EFFECTIFS DE POPULATIONS DE L'ÉCREVISSE DE CALIFORNIE LORS DES SAISONS DE SEPTEMBRE 2010 À 2014 SUR LE RUISSEAU DE LA FOUX ; MÂLES ET FEMELLES (> 69 MM) ESTIMÉS SIMULTANÉMENT. LES INTERVALLES DE CONFIANCE À 95% SONT PRÉSENTÉS.	80
FIGURE 17 :	ESTIMATION DES TAUX DE CAPTURES LORS DU PASSAGE DE MARQUAGE ; ÉCREVISSSES DE CALIFORNIE > 69 MM ; MÂLES ET FEMELLES SÉPARÉMENT. LES INTERVALLES DE CONFIANCE À 95% SONT PRÉSENTÉS.	81
FIGURE 18 :	ESTIMATION DES TAUX DE CAPTURES LORS DE LA RECAPTURE DES INDIVIDUS POUR LA STÉRILISATION (SIX SESSIONS DE CAPTURES MANUELLES SAUF SEPTEMBRE 2009 À DEUX SESSIONS DE RECAPTURE) ; ÉCREVISSSES DE CALIFORNIE > 69 MM ; MÂLES ET FEMELLES SÉPARÉMENT. LES INTERVALLES DE CONFIANCE À 95% SONT PRÉSENTÉS.....	81
FIGURE 19 :	ESTIMATIONS DES TAUX DE CAPTURE INITIALE ET DE RECAPTURE POUR LES SAISONS DE SEPTEMBRE (2010 À 2014) ; DONNÉES MÂLES ET FEMELLES AGRÉGÉES ; LES INTERVALLES DE CONFIANCE À 95% SONT PRÉSENTÉS.	81

Protocole expérimental d'éradication de l'écrevisse de Californie (*Pacifastacus leniusculus*, Dana 1852) par stérilisation des mâles, expérimentations en bassins et *in natura*.

FIGURE 20 : ESTIMATIONS DES TAILLES DE POPULATION DES ÉCREVISSES DE CALIFORNIE LORS DES SAISONS DE PRINTEMPS DE 2010 À 2014 SUR LE RUISSEAU DE LA FOUX. LES INTERVALLES DE CONFIANCE À 95% SONT PRÉSENTÉS.....	82
FIGURE 21 : TAUX DE CAPTURE DES ÉCREVISSES DE CALIFORNIE (>69MM) SUR LE RUISSEAU DE LA FOUX LORS DES SAISONS DE PRINTEMPS.....	82
FIGURE 22 : RÉPARTITION LONGITUDINALE DES <i>P. LENIUSCULUS</i> ET DES <i>A. LE LONG</i> DE LA STATION EN SEPTEMBRE 2009 SUR LE RUISSEAU DE LA FOUX.....	83
FIGURE 23 : RÉPARTITION LONGITUDINALE DES <i>P. LENIUSCULUS</i> ET DES <i>A. PALLIPES</i> LE LONG DE LA STATION EN SEPTEMBRE 2010 SUR LE RUISSEAU DE LA FOUX.....	83
FIGURE 24 : RÉPARTITION LONGITUDINALE DES <i>P. LENIUSCULUS</i> ET DES <i>A. PALLIPES</i> LE LONG DE LA STATION EN SEPTEMBRE 2013 SUR LE RUISSEAU DE LA FOUX.....	83
FIGURE 25 : RÉPARTITION LONGITUDINALE DES <i>P. LENIUSCULUS</i> ET DES <i>A. PALLIPES</i> LE LONG DE LA STATION EN SEPTEMBRE 2014 SUR LE RUISSEAU DE LA FOUX.....	83
FIGURE 26 : REPRÉSENTATION GRAPHIQUE DES POURCENTAGES DE CHAQUE CLASSE D'AGE AU SEIN DES CAPTURES MANUELLES DE <i>P. LENIUSCULUS</i> DES MOIS DE SEPTEMBRE DE 2010 À 2014 SUR LE RUISSEAU DE LA FOUX.....	85
FIGURE 27 : PROPORTIONS D'ESTIVAUX DE <i>P. LENIUSCULUS</i> ATTENDUES AU SEIN DES CAPTURES MANUELLES DE 2010 À 2014 SUR L'AMONT ET L'AVAL DU RUISSEAU DE LA FOUX D'APRÈS LES MODÈLES. LES INTERVALLES DE CONFIANCE À 95% SONT REPRÉSENTÉS.....	86
FIGURE 28 : PROPORTION D'ESTIVAUX DE <i>P. LENIUSCULUS</i> ATTENDUE SUR L'AMONT ET L'AVAL DE LA STATION (RUISSEAU DE LA FOUX) D'APRÈS LES MODÈLES ET AVEC REGROUPEMENT DES ANNÉES 2011, 2012 ET 2013. LES INTERVALLES DE CONFIANCE À 95% SONT REPRÉSENTÉS.....	86
FIGURE 29 : TAUX DE MÂLES <i>P. LENIUSCULUS</i> DÉJÀ STÉRILISÉS AU SEIN DES CAPTURES SELON LES ANNÉES ET LE MODE DE CAPTURE SUR LE RUISSEAU DE LA FOUX ENTRE 2011 ET 2014.....	90
FIGURE 31 : ESTIMATION DES TAUX DE RECAPTURE DES MÂLES <i>P. LENIUSCULUS</i> POUR LES SAISONS D'AUTOMNE ET DE PRINTEMPS DE 2010 À 2014 SUR LE RUISSEAU DE LA FOUX AVEC LES MODÈLES EN "POPULATIONS OUVERTES". LES INTERVALLES DE CONFIANCE À 95% SONT PRÉSENTÉS.....	92
FIGURE 32 : EVOLUTION DU TAUX DE STÉRILISATION DES MÂLES <i>P. LENIUSCULUS</i> DÉJÀ MARQUÉS. RUISSEAU DE LA FOUX DE 2010 À 2014. LES INTERVALLES DE CONFIANCE À 95% SONT PRÉSENTÉS.....	92
FIGURE 30 : ESTIMATION DU TAUX DE RECAPTURE DES FEMELLES <i>P. LENIUSCULUS</i> À L'AUTOMNE ET AU PRINTEMPS À PARTIR DES MODÈLES EN "POPULATIONS OUVERTES" SUR LE RUISSEAU DE LA FOUX ENTRE 2010 ET 2014. LES INTERVALLES DE CONFIANCE À 95% SONT PRÉSENTÉS.....	92
FIGURE 33 : EFFECTIFS DE MÂLES <i>P. LENIUSCULUS</i> (STÉRILISÉS ET NON STÉRILISÉS) ESTIMÉS À PARTIR DES MODÈLES EN "POPULATIONS OUVERTES" DU PRINTEMPS 2011 (PTS. 2011) À SEPTEMBRE 2014 (SEPT. 2014) SUR LE RUISSEAU DE LA FOUX. EN BLEU : TOUS LES MÂLES, EN ROUGE : LES MÂLES STÉRILISÉS PRÉSENTS AVANT RELÂCHÉ ET EN VIOLET LES MÂLES STÉRILISÉS PRÉSENTS LORS DES ACCOUPLEMENTS. LES INTERVALLES DE CONFIANCE À 95% SONT PRÉSENTÉS.....	93
FIGURE 34 : EFFECTIFS DE MÂLES <i>P. LENIUSCULUS</i> STÉRILISÉS ESTIMÉS À PARTIR DES MODÈLES EN "POPULATIONS OUVERTES" DU PRINTEMPS 2011 (PTS. 2011) À SEPTEMBRE 2014 (SEPT. 2014) SUR LE RUISSEAU DE LA FOUX. EN ROUGE : LES MÂLES STÉRILISÉS PRÉSENTS AVANT RELÂCHÉ ET EN VIOLET LES MÂLES STÉRILISÉS PRÉSENTS LORS DES ACCOUPLEMENTS. LES INTERVALLES DE CONFIANCE À 95% SONT PRÉSENTÉS.....	93
FIGURE 35 : TAUX DE MÂLES <i>P. LENIUSCULUS</i> STÉRILISÉS THÉORIQUEMENT PRÉSENT DANS LE MILIEU À CHAQUE SAISON DE CAPTURE (EN ROUGE) ET POUR LES ACCOUPLEMENTS (EN VIOLET) SUR LE RUISSEAU DE LA FOUX ENTRE LE PRINTEMPS 2011 (PTS. 2011) ET SEPTEMBRE 2014 (SEPT. 2014).....	94

Liste des photographies

PHOTO 1 : EXEMPLE DE NUMÉROTATION D'ÉCREVISSE POUR LES EXPÉRIMENTATIONS DE STÉRILISATION EN BASSINS ENTRE 2006 ET 2012 : INDIVIDU FEMELLE DE <i>P. LENIUSCULUS</i> PORTANT LE N° 261.....	34
PHOTO 2 : EXEMPLE DE NUMÉROTATION D'ÉCREVISSE POUR LES EXPÉRIMENTATIONS DE STÉRILISATION EN BASSINS ENTRE 2006 ET 2012 : INDIVIDU MÂLE DE <i>P. LENIUSCULUS</i> PORTANT LE N° 916.....	34
PHOTO 3 : PREMIERS BASSINS UTILISÉS CONSTITUÉS DE DEUX DEMI-CUVES CLOISONNÉES DANS UNE CAISSE À COUVERCLE.....	35
PHOTO 4 : DÉTAIL DE DEUX CELLULES LORS DE LEUR MISE EN PLACE EN 2005, CACHES ET ÉCREVISSES (<i>P. LENIUSCULUS</i>) VISIBLES.....	35
PHOTO 5 : DÉTAIL D'UNE CACHE ALVÉOLAIRE, VUE "EN COUPE", UNE DES ALVÉOLES EST REMPLIE DE BÉTON POUR FAIRE OFFICE DE LEST.....	36
PHOTO 6 : BOX F1, VUE DE DESSUS MONTRANT LES TUILES SERVANT DE CACHES ET UNE CACHE ALVÉOLAIRE. UNE ÉCREVISSE (<i>P. LENIUSCULUS</i>) EST VISIBLE DANS LE COIN EN HAUT À GAUCHE.....	36
PHOTO 7 : VUE D'ENSEMBLE DE LA STRUCTURE EXPÉRIMENTALE OÙ ONT ÉTÉ MENÉS LES ESSAIS DE STÉRILISATION DES MÂLES <i>P. LENIUSCULUS</i> DE 2007 À 2012.....	39

Protocole expérimental d'éradication de l'écrevisse de Californie (*Pacifastacus leniusculus*, Dana 1852) par stérilisation des mâles, expérimentations en bassins et *in natura*.

PHOTO 8 : CREVETTE (<i>PROCESSA EDULIS</i>) ÉPÉDONCULÉE UNILATÉRALEMENT ; L'OVAIRE PLEIN EST DÉSIGNÉ PAR UNE FLÈCHE.	41
PHOTO 9 : ABLATION DES GONOPODES DE <i>P. LENIUSCULUS</i> AUX CISEAUX.	43
PHOTO 10 : OBTURATION DES PORES GÉNITAUX D'UN MÂLE <i>P. LENIUSCULUS</i> AU VERNIS À ONGLES.	43
PHOTO 11 : ECRAN CAOUTCHOUC EMPÊCHANT LE MASSAGE DES ORIFICES GÉNITAUX DE LA FEMELLE PAR LE MÂLE (<i>P. LENIUSCULUS</i>).	43
PHOTO 12 : DÉTAIL DES PORES GÉNITAUX MÂLES DE <i>P. LENIUSCULUS</i>	43
PHOTO 13 : THERMOS INOX CONTENANT L'AZOTE LIQUIDE DANS LAQUELLE TREMPÉ LES USTENSILES UTILISÉS POUR LA STÉRILISATION DES MÂLES <i>P. LENIUSCULUS</i>	43
PHOTO 14 : USTENSILES UTILISÉS POUR LA STÉRILISATION DES MÂLES <i>P. LENIUSCULUS</i> : BAQUETTES DE BRASURE ET PANNE EN LAITON	43
PHOTO 15 ; DÉTAIL DE LA PANNE EN LAITON UTILISÉ POUR CRYO-CAUTÉRISER LES PORES GÉNITAUX DES MÂLES <i>P. LENIUSCULUS</i>	43
PHOTO 16 : PRÉHENSION DU MÂLE ET APPROCHE DE LA PANNE EN LAITON POUR LE CRYO-TRAITEMENT DES PORES GÉNITAUX MÂLES (<i>P. LENIUSCULUS</i>) POUR PERMETTRE LA STÉRILISATION DES INDIVIDUS TRAITÉS.	44
PHOTO 17 : APPLICATION DE LA PANNE AU CONTACT DES PORES GÉNITAUX MÂLES (<i>P. LENIUSCULUS</i>) POUR PERMETTRE LA STÉRILISATION DES INDIVIDUS TRAITÉS.	44
PHOTO 18 : ASPECT NORMAL DES PORES GÉNITAUX MÂLES (<i>P. LENIUSCULUS</i>).	46
PHOTO 19 : PONTE DE LA FEMELLE <i>P. LENIUSCULUS</i> N° 55, LE MÂLE AYANT REÇU 20 IMPULSIONS DE POSTE DE CLÔTURE ; ESSAIS DE 2006.	50
PHOTO 20 : PONTE DE LA FEMELLE <i>P. LENIUSCULUS</i> N°68, LE MÂLE AYANT ÉTÉ TRAITÉ À L'ÉLECTRO-COAGULATEUR ; ESSAIS DE 2006.	50
PHOTO 21 : PONTE DE LA FEMELLE <i>P. LENIUSCULUS</i> N°42, LE MÂLE AYANT ÉTÉ TRAITÉ PAR CRYO-TRAITEMENT ; ESSAIS DE 2006. ...	50
PHOTO 22 : PONTE DE LA FEMELLE <i>P. LENIUSCULUS</i> N° 52, MÂLE TÉMOIN ; ESSAIS DE 2006.	50
PHOTO 23 : LE TRONÇON 33 VUE DE L'AVANT ; LE SEAU DU TRONÇON EST SIGNALÉ PAR UNE FLÈCHE. AU PREMIER PLAN LE N°32 QUI ANNONCE LA FIN DU TRONÇON 32.	66
PHOTO 25 : UTILISATION DU RÉGLÉ DE MESURE SUR UNE ÉCREVISSE DE CALIFORNIE, VUE DE DESSUS, INDIVIDU DE 87MM.	67
PHOTO 27 : MISE EN PLACE D'UNE PUCE RFID À L'AIDE D'UN TROCARD SUR UNE <i>P. LENIUSCULUS</i> MÂLE.	67
PHOTO 28 : PUCE RFID VISIBLE PAR TRANSPARENCE SUR UN MÂLE <i>P. LENIUSCULUS</i>	67
PHOTO 24 : UTILISATION DU RÉGLÉ DE MESURE SUR UNE ÉCREVISSE DE CALIFORNIE, VUE DE PROFIL.	67
PHOTO 26 : MOI MÊME À LA TABLE DE BIOMÉTRIE ET DE MARQUAGE LORS DES CAMPAGNES DE CMR SUR LE RUISSEAU DE LA FOUX.	67
PHOTO 29 : MARQUE COLLÉE (N° 624) SUR LA FACE VENTRALE DE LA PALETTE NATATOIRE D'UNE <i>A. PALLIPES</i>	68
PHOTO 30 : LE SEUIL DU MOULIN ÉQUIPÉ D'UNE CORNIÈRE EN TÔLE POUR ÉVITER QUE LES ÉCREVISSES NE MONTENT ; RUISSEAU DE LA FOUX, SEPTEMBRE 2013.	69
PHOTO 31 : LE PONT DE LA ROUTE DÉPARTEMENTALE AVEC LES TÔLES "ANTI-REMONTÉ" PLACÉES SUR LE RADIER ; RUISSEAU DE LA FOUX, SEPTEMBRE 2013.	69
PHOTO 32 : DÉTAIL, VUE DE PROFIL, DES TÔLES DU PONT DE LA ROUTE DÉPARTEMENTALE ; RUISSEAU DE LA FOUX, SEPTEMBRE 2013.	69
PHOTO 33 : NASSE EN SERVICE SUR LE TRONÇON 45 ; RUISSEAU DE LA FOUX, SEPTEMBRE 2013.	70
PHOTO 34 : UNE NASSE À GUIDAGE OLFACTIF (OUVERTE POUR LA PHOTO) SUR LE TRONÇON 32 ; VUE DE L'AMONT ; RUISSEAU DE LA FOUX EN SEPTEMBRE 2013.	70
PHOTO 35 : DÉTAIL DE L'ENTRÉE DE LA NASSE, VUE DE L'AVANT.	70
PHOTO 36 : VUE DE L'INTÉRIEUR DE LA NASSE ; UNE ÉCREVISSE CAPTURÉE SUR LE TRONÇON 45 ; RUISSEAU DE LA FOUX, SEPTEMBRE 2013.	70

Liste des tableaux

TABLEAU I : SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE DE WILLIAMS ET AL. (2010) SUR LES COÛTS ESTIMÉS DES ESPÈCES INVASIVES (ANIMALES ET/OU VÉGÉTALES) SUR DIFFÉRENTS CONTINENTS (AVEC CORRECTION DES MONTANTS SELON L'INFLATION).	17
TABLEAU II : DATES D'INTRODUCTIONS DES TROIS PRINCIPALES ESPÈCES D'ÉCREVISSES D'ORIGINE AMÉRICAINE EN EUROPE ET EN FRANCE, INDICATION DE LA COLONISATION EN 1995, 2001 ET 2006 (D'APRÈS : LAURENT, 1997; HOLDICH, 2002; CHANGEUX, 2004; COLLAS ET AL. 2007)	24
TABLEAU III : TEMPS APPROXIMATIFS (EN ANNÉES) NÉCESSAIRES POUR PERMETTRE L'ÉRADICATION D'UNE POPULATION D'ÉCREVISSES AVEC UN CERTAIN POURCENTAGE DE DESTRUCTION ANNUEL DES INDIVIDUS (TIRÉ DE STEBBING ET AL. 2012).	27
TABLEAU IV: EXEMPLES DE VOLUMES DE PONTES DE <i>P. LENIUSCULUS</i> AVEC LEUR CODES COULEUR ET LA VIABILITÉ ASSOCIÉE LORS DES EXPÉRIMENTATIONS DE STÉRILISATION EN BASSINS ET EN MILIEU NATUREL (CODES UTILISÉS POUR LE VOLUME DE LA PONTE : R=REMPLIS ; P=PLEIN ; M=MOYEN ; M- =MOYEN FAIBLE ; Q(18)=QUELQUES ŒUFS(18) ; V=VIDE. POUR LA COULEUR DE ŒUFS : M/T=MARRON ET TRANSLUCIDE ; O 1N=ORANGE, UN ŒUF NOIR ; O=ORANGE)	41

Protocole expérimental d'éradication de l'écrevisse de Californie (*Pacifastacus leniusculus*, Dana 1852) par stérilisation des mâles, expérimentations en bassins et *in natura*.

TABLEAU V: TABLEAU RÉCAPITULATIF DES COMPOSITIONS DE CHAQUE TEST DE STÉRILISATION DES MÂLES <i>P. LENIUSCULUS</i> EN FONCTION DES ANNÉES ET DES TYPES DE BASSINS UTILISÉS. LISTE DES ABRÉVIATIONS : "TX_STÉ" = TAUX DE MÂLES STÉRILISÉS TESTÉ (EN %) ; "BOX" = PETITS BASSINS DE 0,7 OU 1,2 M ² ; "R" = GRANDS BASSINS DE 6M ² (SÉRIE R) ; "T1", "T8" ET "T8-2" = TÉMOINS ET MÉTHODES DE STÉRILISATION TESTÉES (VOIR 2.1.7) ; LES EFFECTIFS MENTIONNÉS (MÂLES ET FEMELLES) SONT CEUX DE CHAQUE RÉPLICAT.....	47
TABLEAU VI : RÉSULTATS BRUT DES TESTS PRÉLIMINAIRES À LA STÉRILISATION DE <i>P. LENIUSCULUS</i> (ANNÉE 2006) : NOMBRE DE FEMELLES PAR TEST ET NOMBRE DE FEMELLES AYANT ENGENDRÉES UNE PONTE VIABLE.....	50
TABLEAU VII : TABLEAU DE SÉLECTION DES MODÈLES POUR L'ESTIMATION DE LA VIABILITÉ DES PONTES DES FEMELLES <i>P. LENIUSCULUS</i> ; EN BOX, UN MÂLE (STÉRILISÉ OU NON) POUR N FEMELLES. ANNÉES 2008, 2011 ET 2012.	51
TABLEAU VIII : TABLEAU DE SÉLECTION DES MODÈLES POUR ESTIMER INDIVIDUELLEMENT LES PROBABILITÉS D'ENGENDRER UNE PONTE VIABLE POUR UNE FEMELLE (<i>P. LENIUSCULUS</i>) EN PRÉSENCE DE CHAQUE MÂLE DE CHAQUE TEST EN 2008, 2011 ET 2012. ..	52
TABLEAU IX : PHOTOS DES MÂLES (<i>P. LENIUSCULUS</i>) STÉRILISÉS EN 2011 PAR LES MÉTHODES T8-1 ET T8-2 AFIN D'ILLUSTRER LES LÉSIONS OBSERVÉES SUR LES PORES GÉNITAUX ; LA PROBABILITÉ D'ENGENDRER UNE PONTE VIABLE POUR UNE FEMELLE MISE EN PRÉSENCE DE CHACUN DE CES MÂLES EST INDIQUÉE SOUS LE N° DU MÂLE. LES FLÈCHES ROUGES SIGNALENT DES PORES NON LÉSÉS.....	53
TABLEAU X : TABLEAU DE SÉLECTION DES MODÈLES POUR LA VIABILITÉ DES PONTES (EN BOX, 12 FEMELLES POUR QUATRE MÂLES, DONT ZÉRO À QUATRE STÉRILISÉS PAR BOX)	54
TABLEAU XI : TABLEAU DE SÉLECTION DE MODÈLES AJUSTÉS POUR ESTIMER LES PROBABILITÉS D'ENGENDRER UNE PONTE VIABLE POUR UNE FEMELLE (<i>P. LENIUSCULUS</i>) MISE EN EXPÉRIMENTATION DANS LES GRANDS BASSINS ENTRE 2009 ET 2012. LE MODÈLE UTILISÉ POUR LES ESTIMATIONS EST EN GRAS.	55
TABLEAU XII : TABLEAU DE SÉLECTION DE MODÈLES AJUSTÉS POUR ESTIMER LA SURVIE DES MÂLES (<i>P. LENIUSCULUS</i>) SIMULTANÉMENT EN BASSINS ET EN BOX AU TROISIÈME SUIVI.	56
TABLEAU XIII : TABLEAU DE SÉLECTION DE MODÈLES AJUSTÉS POUR ESTIMER LA SURVIE DES FEMELLES (<i>P. LENIUSCULUS</i>) SIMULTANÉMENT EN BASSINS ET EN BOX AU TROISIÈME SUIVI.	56
TABLEAU XIV : TABLEAU DE SÉLECTION DES MODÈLES POUR ESTIMER LE TAUX DE PERTE DES MARQUES COLLÉES SUR <i>P. LENIUSCULUS</i> ; RÉALISÉ EN EN BASSINS EN 2012 AVEC LES MÊMES MARQUES QUE SUR LE RUISSEAU DE LA FOUX.....	65
TABLEAU XV : ENCHAINEMENT TEMPOREL DES OPÉRATIONS DE CAPTURES D'ÉCREVISSES SUR LE RUISSEAU DE LA FOUX.	68
TABLEAU XVI : MATRICES DE TRANSITIONS UTILISÉES DANS E-SURGE POUR LES MODÉLISATIONS DES TAUX DE SURVIE, DE CAUSE DE MORTALITÉ, DE STÉRILISATION ET DE RECAPTURE DES <i>P. LENIUSCULUS</i> DE PLUS DE 69 MM MARQUÉES PAR PUCES RFID SUR LE RUISSEAU DE LA FOUX ENTRE 2009 ET 2014.	73
TABLEAU XVII : EFFECTIFS DE CHAQUE ESPÈCE D'ÉCREVISSES CAPTURÉES SUR LE RUISSEAU DE LA FOUX AU COURS DE LA PÉRIODE D'EXPÉRIMENTATION (SEPTEMBRE 2009 À SEPTEMBRE 2014) SAISON PAR SAISON ("NC" SIGNIFIE NON CALCULÉ) ; EN RAISON DE LA PLURALITÉ DES MÉTHODES D'ESTIMATION DES TAILLES DE POPULATIONS EN FONCTION DES SAISONS ET DES PROTOCOLES MIS EN ŒUVRE IL À ÉTÉ ÉTABLI LE CODE COULEUR SUIVANT : LES SAISONS NON ESTIMABLES SONT EN VIOLET ; LES SAISONS OÙ LES ESTIMATIONS SONT RÉALISÉES AVEC LE LOGICIEL MARK (WHITE ET AL. 1999) SONT EN VERT PALE ET CELLES OÙ EST UTILISÉE LA MÉTHODE DE LINCOLN-PETERSEN (WILLIAMS ET AL. 2002) EN ORANGÉ.	76
TABLEAU XVIII : SÉLECTION DES MODÈLES POUR LES ESTIMATIONS DE TAILLES DE POPULATIONS DES ÉCREVISSES À PATTES BLANCHES LORS DES MOIS DE SEPTEMBRE 2009 À 2014 SUR LE RUISSEAU DE LA FOUX. LES CODES UTILISÉS SONT LES SUIVANTS : {P(SEX) C(SEX) N} = PROBABILITÉ DE CAPTURE ET DE RECAPTURE DIFFÉRENTE ET EFFET DU SEXE SUR LES DEUX ; {P(SEX)=C(SEX) N} = PROBABILITÉ DE CAPTURE ET DE RECAPTURE ÉGALES ET EFFET DU SEXE SUR LES DEUX ; {P()}=C() N} = PROBABILITÉ DE CAPTURE ET RECAPTURE ÉGALES ET CONSTANTES ; NP = NOMBRE DE PARAMÈTRES.....	77
TABLEAU XIX : TABLEAU DES EFFECTIFS CAPTURÉS ET ESTIMÉS AVEC LA MÉTHODE DE LINCOLN-PETERSEN LORS DES CAPTURES DE SEPTEMBRE 2010 À 2014 SUR LE RUISSEAU DE LA FOUX POUR LES ÉCREVISSES DE CALIFORNIE. LES INTERVALLES DE CONFIANCE À 95% SONT EXPRIMÉS AVEC LES BORNES DES ESTIMATIONS.....	79
TABLEAU XX : SÉLECTION DES MODÈLES POUR LES ESTIMATIONS DE TAILLES DE POPULATIONS DES ÉCREVISSES DE CALIFORNIE LORS DES SAISONS 1 ET 10 (SEPTEMBRE 2009 ET PRINTEMPS 2014) SUR LE RUISSEAU DE LA FOUX ; NP = NOMBRE DE PARAMÈTRES. .	79
TABLEAU XXI : EFFECTIFS CAPTURÉS (<i>P. LENIUSCULUS</i>) À CHAQUE SAISON DE CAPTURE (SANS LES NASSES) SUR LE RUISSEAU DE LA FOUX DE SEPTEMBRE 2009 À SEPTEMBRE 2014. RÉPARTITION DES EFFECTIFS PAR CLASSES D'ÂGES POUR LES JEUNES ET PAR SEXE POUR LES ADULTES.....	84
TABLEAU XXII : POURCENTAGE DE CHAQUE CLASSE D'ÂGE OU DE SEXE AU SEIN DES CAPTURES (DE <i>P. LENIUSCULUS</i> , À LA MAIN UNIQUEMENT) POUR CHAQUE SAISON ; CHAQUE COULEUR CARACTÉRISE LES INDIVIDUS D'UNE COHORTE D'ANNÉE DE NAISSANCE (0+ ET 1+ NON REPRÉSENTATIFS SUR LA SAISON 1 ET SUR LES SAISONS DE PRINTEMPS (VOIR MÉTHODE), ILS NE SONT DONC PAS AFFICHÉS ET PAS PRIS EN COMPTE DANS LES CALCULS) ; RUISSEAU DE LA FOUX DE 2009 À 2014.	84
TABLEAU XXIII : TABLEAU DE SÉLECTION DES MODÈLES AJUSTÉS POUR L'ESTIMATION DES PROPORTIONS D'ESTIVAUX DE <i>P. LENIUSCULUS</i> POUR L'AMONT DE LA STATION, CHAQUE ANNÉE SÉPARÉMENT, DE 2010 À 2014 SUR LE RUISSEAU DE LA FOUX.	85
TABLEAU XXIV : TABLEAU DE SÉLECTION DES MODÈLES AJUSTÉS POUR L'ESTIMATION DES PROPORTIONS D'ESTIVAUX DE <i>P. LENIUSCULUS</i> POUR L'AVAL DE LA STATION, CHAQUE ANNÉE SÉPARÉMENT, DE 2010 À 2014 SUR LE RUISSEAU DE LA FOUX. ..	85

TABLEAU XXV : TABLEAU DE SÉLECTION DES MODÈLES AJUSTÉS POUR L'ESTIMATION DES PROPORTIONS D'ESTIVAUX DE <i>P. LENIUSCULUS</i> POUR L'AMONT DE LA STATION, SUR LE RUISSEAU DE LA FOUX AVEC REGROUPEMENT DES ANNÉES 2011, 2012 ET 2013 ET TRAITEMENT SÉPARÉ DES ANNÉES 2010 ET 2014.	86
TABLEAU XXVI : TABLEAU DE SÉLECTION DES MODÈLES AJUSTÉS POUR L'ESTIMATION DES PROPORTIONS D'ESTIVAUX DE <i>P. LENIUSCULUS</i> POUR L'AVANT DE LA STATION, SUR LE RUISSEAU DE LA FOUX AVEC REGROUPEMENT DES ANNÉES 2011, 2012 ET 2013 ET TRAITEMENT SÉPARÉ DES ANNÉES 2010 ET 2014.	86
TABLEAU XXVII : EFFECTIFS TOTAUX MANIPULÉS (TOUS MODES DE CAPTURE CONFONDUS) AU COURS DE L'EXPÉRIMENTATION DE STÉRILISATION DES MÂLES <i>P. LENIUSCULUS</i> SUR LE RUISSEAU DE LA FOUX DE 2009 À 2014. SOMME DES EFFECTIFS CAPTURÉS CHAQUE SOIR DE CHAQUE SAISON ET DIVISÉ EN TROIS CATÉGORIES.	87
TABLEAU XXVIII : EFFECTIFS TOTAUX CAPTURÉS LORS DES CAPTURES DE STÉRILISATION (À PARTIR DU SECOND SOIR DE CHAQUE SAISON DE SEPTEMBRE DE 2010 À 2014 SUR LE RUISSEAU DE LA FOUX) RÉPARTIS SELON LES CATÉGORIES DE CAPTURES ET DE DESTINATION. LA DIFFÉRENCE ENTRE LA CATÉGORIE "STÉRILISABLES" ET "RELÂCHÉS STÉRILISÉS" EST DUE AUX MORTALITÉS LORS DE LA STABILISATION.	88
TABLEAU XXIX : CONTRIBUTION DES NASSES À L'EFFORT DE CAPTURE DANS LE CADRE DU PROTOCOLE DE STÉRILISATION DES MÂLES <i>P. LENIUSCULUS</i> SUR LE RUISSEAU DE LA FOUX ; CINQ NUITS DE CAPTURE PAR NASSES EN 2013 ET NEUF EN 2014, CHIFFRES BRUTS ET POURCENTAGE DE L'EFFECTIF TOTAL CAPTURÉ.	88
TABLEAU XXX : EFFECTIFS D'INDIVIDUS UNIQUES CAPTURÉS LORS DES CAPTURES DE STÉRILISATION (À PARTIR DU SECOND SOIR DE CHAQUE SAISON DE SEPTEMBRE DE 2010 À 2014 SUR LE RUISSEAU DE LA FOUX) RÉPARTIS SELON LES CATÉGORIES DE CAPTURES ET DE DESTINATION. LA DIFFÉRENCE ENTRE LA CATÉGORIE "STÉRILISABLES" ET "RELÂCHÉS STÉRILISÉS" EST DUE AUX MORTALITÉS LORS DE LA STABILISATION.	89
TABLEAU XXXI : CONTRIBUTION DES NASSES À L'EFFORT DE CAPTURE DANS LE CADRE DU PROTOCOLE DE STÉRILISATION DES MÂLES <i>P. LENIUSCULUS</i> SUR LE RUISSEAU DE LA FOUX ; CINQ NUITS DE CAPTURE PAR NASSES EN 2013 ET NEUF EN 2014, CHIFFRES BRUTS ET POURCENTAGE DE L'EFFECTIF D'INDIVIDUS UNIQUES CAPTURÉS. LES CHIFFRES "RELÂCHÉS STÉRILISÉS" SONT CEUX SANS LES RECAPTURES DE MÂLES DÉJÀ STÉRILISÉS.	89
TABLEAU XXXII : SYNTHÈSE DES EFFECTIFS MARQUÉS PAR PUCES RFID AU COURS DE L'EXPÉRIMENTATION SUR LE RUISSEAU DE LA FOUX ENTRE 2009 ET 2014, TOUS MODES DE CAPTURES ET TOUTES SESSIONS CONFONDUS (LES ÉCARTS DE QUELQUES INDIVIDUS ENTRE LE TOTAL ET L'EFFECTIF DE MÂLES ET DE FEMELLES SONT DUS À DES DÉFAUTS DE SAISIE SUR LE SEXE). PTS. = PRINTEMPS ET SEPT. = SEPTEMBRE.	91

Liste des abréviations utilisées

- APP = *Austropotamobius pallipes* (Ecrevisse à pattes blanches ou à pieds blancs)
- CEFE = Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive
- CNRS = Centre National de la Recherche Scientifique
- DAISIE = Delivering Alien Invasive Species In Europe
- DREAL = Direction Régionale de l'Environnement de l'aménagement et du Logement
- EEE = Espèce Exotique Envahissante
- EPHE = Ecole Pratique des Hautes Etudes
- FDPPMA "xx" = Fédération Départementale de Pêche et de protection du Milieu Aquatique
 - Suivi du numéro du département concerné
- LEMA = loi n° 2006-1772 du 30 décembre 2006 sur l'eau et les milieux aquatiques
- LT = Longueur totale (d'une écrevisse) ; mesurée de la pointe du rostre à l'extrémité du telson
- OCL = *Orconectes limosus* (Ecrevisse américaine)
- ONEMA = Office National des Milieux Aquatiques, anciennement CSP (Conseil supérieur de la Pêche)
 - Eventuellement suivi du numéro du département concerné
- PCC = *Procambarus clarkii* (Ecrevisse de Louisiane)
- PFL = *Pacifastacus leniusculus* (Ecrevisse signal / écrevisse de Californie)
- PNC = Parc National des Cévennes
- RN TAF = Réserve Naturelle des Terres Australes Françaises
- RFID = Radio Frequency Identification
- TRF = Truite fario (*Salmo trutta fario*)

1 Introduction

1.1 Les espèces exotiques envahissantes, un problème mondial.

De nombreux écologues parlent d'une sixième crise de la biodiversité dont le principal responsable serait l'*Homo sapiens* de par ses actions prédatrices et son occupation relativement exclusive de l'espace (Sepkoski, 1986). Cette biodiversité est un équilibre relatif en perpétuel mouvement. Chaque espèce est apparue suite à un long processus d'évolution et disparaîtra un jour. Ainsi, selon les groupes zoologiques, David Raup (Sepkoski, 1986) estime entre un et dix millions d'années la durée de vie moyenne des espèces animales (Teyssède, 2004). De ce fait, les estimations des taux d'extinction "naturelle" théoriques par groupes zoologiques peuvent être estimés et comparés aux taux observés aujourd'hui : sur 270 000 plantes décrites, 270 se sont éteintes au cours du XX^e siècle, sur la même période ce sont 50 espèces de mammifères sur les 4500 connues qui ont disparu (Teyssède, 2004). Cette auteure indique que ce sont ainsi entre 50 et 560 fois plus d'extinctions que ce qu'il est attendu normalement sans la crise de la biodiversité actuelle.

Cette crise est induite par les émissions de polluants lors des traitements à grand renfort de pesticides de l'agriculture industrielle, par les pollutions accidentelles (marées noires et accidents industriels entre autres...), par la surexploitation des ressources naturelles (déforestation, surpêche, intensification de l'agriculture...), par les émissions de gaz à effet de serre induisant un réchauffement climatique global (Prevot & Dupuy, 2007), etc. Ainsi, c'est bien un ensemble concomitant d'actions anthropiques qui est considéré comme induisant cette 6^e crise d'extinction (Jacquemart et al. 2009; Wittmann & Flores-Ferrer, 2015).

L'introduction d'espèces exotiques envahissantes (EEE par la suite, voir aussi Encart I) en est aussi une cause majeure, la seconde après la perte et la destruction des habitats selon les scientifiques (Wilcove et al. 1998; Pimentel et al. 2000; Teyssède, 2004; Sarat et al. 2015a). Pour citer un exemple, aux Etats-Unis 42% des espèces menacées ou en danger d'extinction le sont principalement en raison des espèces exotiques envahissantes (Pimentel et al. 2000).

Encart I : Les Espèce Exotiques Envahissantes

La littérature définit bien ce terme d'espèce exotique envahissante ; en effet, ces dernières années, devant la très grande hétérogénéité des termes utilisés, il y a eu une certaine volonté pour préciser des définitions ; cette démarche a abouti à certains consensus, notamment pour le terme "espèces exotiques envahissantes". Il est communément admis qu'il désigne des espèces qui se sont établies, grâce à l'homme, en dehors de leurs aires de répartitions originelles ou de dispersion naturelle en y formant des populations viables qui occasionnent des perturbations "négatives" sur les activités humaines et/ou les écosystèmes (milieux et/ou espèces) (IUCN 2000; Genovesi & Shine, 2011; Règlement_(UE)_N°_1143/2014, 2014).

Pour faire preuve de rigueur, comme le rappellent Sarat et al. (2015a), on devrait parler de "populations d'espèces exotiques envahissantes" pour ne pas englober les populations d'origine dans le qualificatif "d'envahissant". Nous utiliserons dans ce mémoire le terme "espèces exotiques envahissantes" pour ne pas surcharger le texte mais en précisant bien que cela concerne les populations de ces espèces en dehors de leur aire de répartition originelle.

Gargominy et al. (1996), indiquent que la cause des premières introductions d'espèces était "à finalités utilitaires et économiques"¹, alors que les introductions récentes sont plus réalisées dans un "but de loisir" avec des espèces à vocations ornementales ou récréatives (plantes décoratives, animaux de compagnie, développement de nouveaux modes de pêche ou de chasse...). Ainsi, 83% des vertébrés introduits en Nouvelle-Calédonie depuis les années 1950 l'ont été dans un but "ludique", comme le Paon bleu (*Pavo cristatus*) lâché en 1975-1980 dans un objectif cynégétique (Gargominy et al. 1996).

La totalité de la planète est concernée par ces introductions d'espèces, qu'elles soient animales ou végétales (Teyssède, 2004). Cependant, les différentes zones géographiques subissent des invasions dans des proportions variables en fonction de la rigueur des milieux. Des conditions extrêmes ont tendance à limiter l'installation de nouvelles espèces. Un désert ou une région arctique n'aura donc pas le même risque d'être colonisé par des EEE que des écosystèmes marins côtiers ou des lacs et des rivières (Frésard, 2008). Les milieux d'eau douce sont au contraire particulièrement touchés par les invasions biologiques (Strayer, 2010) car, en raison de leur qualité d'écotone, ils offrent une diversité de biotopes particulièrement accueillants. Par ailleurs, les impacts sur les écosystèmes et/ou sur les activités humaines que ces invasions génèrent sont également variables dans le temps et dans leur force.

Les invasions biologiques résultent, en grande majorité, d'introductions humaines et peuvent être volontaires. Elles peuvent être induites par l'élevage, avec par exemple les écrevisses de Louisiane (Penn, 1954) au Japon qui deviennent une calamité agricole en 1948 alors qu'elles se sont échappées 18 ans plus tôt d'un élevage (cas particulier d'une importation volontaire mais d'une introduction involontaire dans le milieu naturel). La lutte biologique a aussi été responsable d'introductions comme c'est le cas par exemple de la coccinelle du Japon introduite en Europe et aux USA pour lutter contre les pucerons (Tayeh et al. 2015). En Belgique, les premières observations (à quelques endroits) en milieu naturel ont eu lieu en 2001 et les pullulations qui ont alerté la presse ont commencé en 2004 avec l'observation de l'espèce sur pratiquement 250 localités cette année-là, soit une progression fulgurante puisque en trois ans l'espèce a colonisé plus de la moitié du pays (San Martin et al. 2005). Enfin, des introductions pour générer de nouvelles activités sont fréquentes. C'est le cas de la Perche du Nil (*Lates niloticus* Linnaeus, 1758) qui a été introduite dans le Lac Victoria (69 000 km²) en 1954 et 1957 pour y développer une nouvelle ressource alimentaire et économique (Goldschmidt et al. 1993). Elle s'y est tellement développée que les captures de cette espèce s'élèvent à 333 000 tonnes par an (sur les 553 555 tonnes de poissons pêchés annuellement) à la fin des années 80 alors qu'elles représentaient 300 tonnes en 1975 (sur les 106 430 tonnes pêchées au total cette même année) (Greboval, 1990). Cette augmentation d'effectif s'est accompagnée de la régression drastique des effectifs et de la disparition de certaines espèces endémiques (Goudswaard et al. 2008).

Mais ces introductions peuvent aussi être involontaires. Par exemple, les eaux de ballast permettent aux navires, de transport principalement, de se charger lorsque leurs cales à marchandises sont vides. Ces navires remplissent donc des réservoirs spécifiques avec de l'eau prise dans le port de déchargement (avec tous les organismes vivant librement dans l'eau) et ils videront cette eau, avec ce qu'elle contient, dans le port de destination lors du chargement de la marchandise (Carlton, 1993). Ce serait ainsi plus de 8 milliards de tonnes d'eau transférées d'une masse d'eau à une autre tous les ans et 3000 à 4000 espèces présentes dans ces "aquariums géants" tous les jours (Sarat et al. 2015a). L'augmentation des

¹ C'est-à-dire pour nourrir les populations humaines ou pour générer une activité économique (les deux n'étant pas incompatibles).

déplacements internationaux contribuent très largement à amplifier le phénomène (Pascal et al. 2000; Jacquemart et al. 2009). Ainsi, le transport intercontinental de marchandises par voies maritimes et le "biofouling" associé ("biosalissures" des navires) seraient responsables de l'introduction de plus de 60% des espèces exotiques envahissantes en milieu marin (Molnar et al. 2008).

Le transport de denrées alimentaires peut aussi véhiculer toute une foule d'espèces, soit directement lors du transport à l'état vivant de végétaux (graines ou fragments susceptibles de constituer un plant) ou d'animaux (risque d'évasions), soit indirectement avec des hôtes, des parasites, des maladies, des graines d'autres espèces que celles transportées. Par exemple la Réserve Naturelle des Terres Australes Françaises a mis en place une série de mesures de biosécurité (interdiction de certaines espèces, décontamination, inspection minutieuse...) pour l'approvisionnement des bases en denrées alimentaires, notamment suite à la découverte d'un possible parasite (*Plutella xylostella*) des "choux de Kerguelen" (com. pers. Lise Chambrin, RN TAF).

Enfin, les animaux et les plantes d'agrément sont fréquemment des espèces exotiques qui attirent les usagers par leurs couleurs ou leurs formes "exotiques", justement. En théorie, ces espèces sont destinées à la captivité mais les propriétaires peuvent les laisser s'échapper ou s'en débarrasser en les libérant dans la nature (Gargominy et al. 1996). Les cas sont nombreux : tortue de floride (*Trachemys scripta elegans* Wied, 1839) introduite comme animal de compagnie (Delmas, 2006), la grenouille taureau (*Lithobates catesbeianus* Shaw, 1802) introduite pour l'élevage et l'ornementation (Stumpel, 1992. et Touratier, 1992. dans : Neveu, 1997), la perche soleil (*Lepomis gibbosus* Linnaeus, 1758) introduite pour l'aquariophilie (Sarat et al. 2015a).

Le programme européen DAISIE (pour "Delivering Alien Invasive Species In Europe") vise à mettre en commun les expériences sur la gestion des espèces exotiques envahissantes et à synthétiser les informations disponibles pour sensibiliser le grand public aux risques d'invasions biologiques, notamment par l'inventaire des EEE. Dans le cadre de ce programme les causes d'introduction (entre autres) des EEE ont été analysées et il apparaît très clairement que l'ornementation et l'horticulture sont en pole position en terme de nombre d'introduction d'EEE (Figure 1).

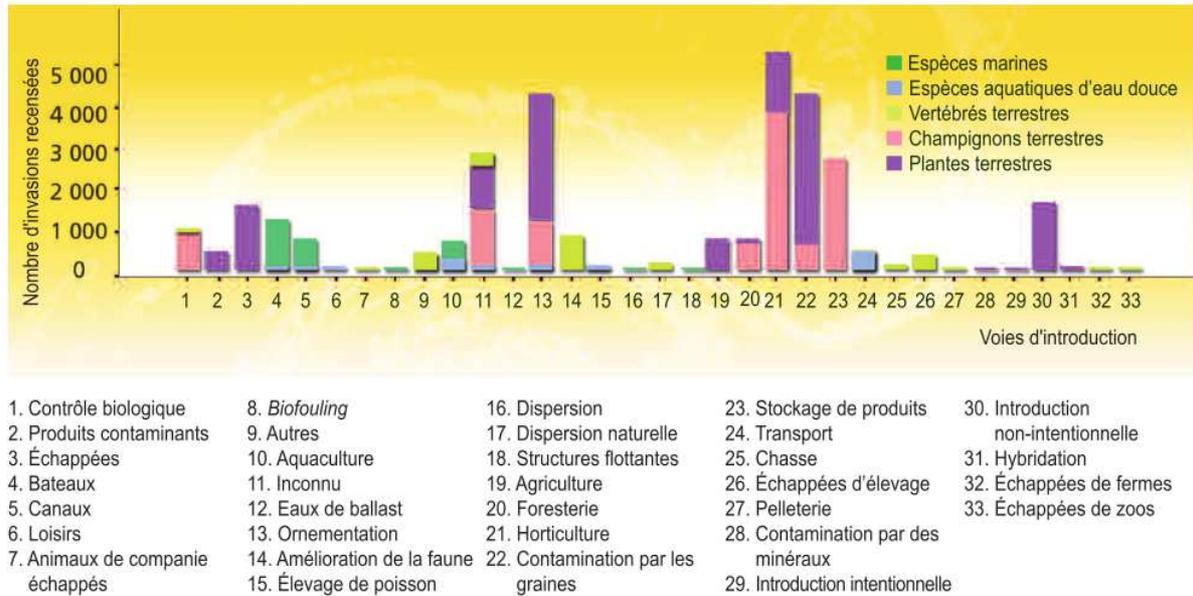


Figure 1 : Principales voies d'introduction d'espèces exotiques en Europe. Source DAISIE, 2009 (dans Sarat et al. 2015a).

En ce qui concerne l'Europe, les EEE ne représentent que 10 à 15 % des espèces introduites, soit tout de même environ 1500 EEE sur ce territoire d'après les analyses qui ont motivé la mise en place du règlement (UE) N°1143/2014 du parlement européen et du conseil de l'Europe. L'étude française sur l'estimation des coûts liés aux EEE en prévision de la mise en place de ce règlement indique que près de 600 espèces² sont considérées comme exotiques envahissantes en France, 1/3 en métropole et 2/3 en outre-mer (Wittmann & Flores-Ferrer, 2015).

Ces introductions ont des impacts très divers sur les faunes et les flores natives (Sarat et al. 2015a). Les espèces introduites peuvent par exemple être les prédateurs de certaines espèces natives. C'est le cas du vison d'Amérique (*Mustela vison* Schreber, 1777) en Ecosse qui exerce une pression sur le vison d'Europe (*Mustela lutreola* Linnaeus, 1761) mais également sur les oiseaux et les élevages de poissons (Jones & Eldridge, 2008). Elles peuvent aussi entrer en compétition pour l'alimentation, la reproduction ou l'habitat avec des espèces natives comme c'est le cas des écureuils gris (*Sciurus carolinensis* Gmelin, 1788) en Grande-Bretagne qui ont visiblement trop concurrencé les écureuils roux (*Sciurus vulgaris* Linnaeus, 1758) pour qu'ils puissent continuer à se reproduire. Chez les écureuils c'est la quantité de nourriture disponible qui régule la reproduction, si tout est consommé par l'espèce introduite qui a une dépense énergétique quotidienne significativement plus importante (Bryce et al. 2001) alors l'espèce autochtone se trouve sous-alimentée et ne se reproduit plus ou trop peu (MNH, 2015).

De manière moins visible, les espèces introduites peuvent introduire avec elles des maladies du fait de l'apport de pathogènes auxquels les faunes et flores locales ne sont pas résistantes (virus, bactéries, champignons...) (Blanc, 1997). C'est le cas, de la chytridiomycose, maladie des amphibiens qui est causée par le chytride *Batrachochytrium dendrobatidis* (Longcore et al. 1999) et qui touche les amphibiens autochtones dans de nombreuses régions du monde (Europe, Australie, Amérique ...) (Berger et al. 1999; Garner et al. 2006). Ce champignon est

² Comme le précise les auteurs, cette étude est plus une estimation minimale qu'un travail exhaustif en raison du nombre d'organismes assez restreint qui a répondu à leur enquête.

présent avec une forte prévalence dans les populations de grenouilles taureau (*Lithobates catesbeianus* Shaw, 1802), espèce exotique envahissante, dans sept des huit pays testés dans le monde; seul le Japon et deux populations originelles de l'Ontario sont négatives (Garner et al. 2006).

Tous ces impacts peuvent avoir des conséquences en cascade à travers la chaîne trophique (disparition de proies pour certaines espèces entraînant la disparition des prédateurs, modification des habitats...) et perturber fortement les écosystèmes (Veitch & Clout, 2002) pouvant conduire alors à des extinctions locales indirectes comme c'est le cas des cerfs introduits pour la chasse sur les îles de Haida Gwaii (Colombie Britannique, Canada) qui impactent fortement les communautés végétales qui servent à la nidification des oiseaux. L'analyse de données collectées à 20 ans d'intervalle (sur 57 îles) montre que l'appauvrissement de la végétation basse (buissons – sous bois) suite à l'abrutissement par les cerfs entraîne une baisse d'effectifs des oiseaux chanteurs inféodés à ces milieux puis à une baisse de la richesse spécifique (Chollet et al. 2015).

A noter que ces impacts sont généralement plus importants dans les milieux insulaires. Les îles ont la particularité d'avoir un fort taux d'endémisme mais une richesse spécifique plutôt faible (Kier et al. 2009). Les espèces qui se sont adaptées à ces milieux insulaires au cours de leur évolution ne sont pas forcément préparées à l'arrivée de prédateurs terrestres ou d'herbivores par exemple (Santin-Janin, 2013). Le chat domestique (*Felis catus* Linnaeus, 1758) est un prédateur fréquemment introduit sur les îles par les navigateurs pour contrôler les populations de rongeurs qu'ils avaient apportées avec eux involontairement. Quelles que soient la taille de l'île et la latitude, on retrouve des chats dans beaucoup d'écosystèmes insulaires car cette espèce a un régime alimentaire extrêmement modulable (Bonnaud, 2004). Cette caractéristique lui permet de suivre les variations d'abondance saisonnières de ses proies de manière à optimiser ses apports énergétiques. Le cas de la Grande Terre de l'archipel des Kerguelen est un bon exemple : l'introduction de rats (*Rattus rattus* Linnaeus, 1758), de souris (*Mus musculus* Linnaeus, 1758), de chats domestiques (*Felis catus*) et de lapins (*Oryctolagus cuniculus* Linnaeus, 1758) a profondément bouleversé les communautés végétales en place (Santin-Janin, 2013), de plus, les chats sont les prédateurs de quantités importantes d'oiseaux endémiques (Pascal, 1994). L'association entre la perturbation des structures végétales (par les lapins) et la prédation (par les chats) a conduit à des extinctions locales de certains oiseaux marins (Santin-Janin, 2013). Sur l'île de Socorro (archipel de Revillagigedo au Mexique) ce sont les moutons introduits (*Ovis aries* Linnaeus, 1758) qui détruisent la végétation naturelle et facilitent la prédation d'un lézard endémique (*Urosaurus auriculatus* Cope 1871) par les chats. Ces lézards représentant 1/3 à 2/3 de l'alimentation des chats selon la période (Arnaud et al. 1993).

Certaines formations végétales d'espèces introduites peuvent recouvrir d'immenses étendues qui deviennent impénétrables et inhospitalières pour un grand nombre d'espèces natives (Sarat et al. 2015a). C'est le cas des jussies introduites en France au début du XIX^e siècle dans le Lez à Montpellier et qui, aujourd'hui, sont présentes sur la quasi-totalité du pays (Dutartre et al. 1997; Dandelot, 2004), elles posent des problèmes de fermeture des milieux associés à une importante minéralisation de la matière organique et à une désoxygénation de l'eau (Sarat et al. 2015b). Ces espèces peuvent aussi limiter fortement la lumière qui pénètre dans l'eau lorsque le développement a lieu en surface d'une étendue d'eau et induire des extinctions de plantes immergées ou plus généralement d'organismes ayant besoin de lumière. C'est aussi le cas de la jacinthe d'eau (*Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms 1883) sur le lac Ravelobe à Madagascar qui occupe pratiquement la moitié du pourtour de ce lac (colonisé en moins de quinze ans) entraînant localement la disparition des végétaux autochtones qui sont la base de l'alimentation d'une tortue endémique (*Erymnochelys madagascariensis* Grandidier, 1867). Ces herbiers importants représentent une biomasse de 100 à 263 tonnes par hectare et

entravent l'accès aux berges par la faune locale (les oiseaux piscivores ne peuvent plus se nourrir sur les zones envahies). La dévalaison de plants de jacinthe dans les rizières situées à l'aval du lac (second grenier à riz du pays) a déjà condamné certaines zones de cultures (Ranarijaona et al. 2013).

Ainsi, une part non négligeable d'EEE impactent sensiblement l'économie mais l'évaluation des coûts liés à ces espèces est un exercice difficile et complexe qui n'est pas toujours abordé de la même manière selon les auteurs puisque les coûts "non-économiques" ne sont pas toujours pris en compte et que certaines études prennent en compte la globalité des EEE (F. Williams et al. 2010) alors que d'autres ne prendront qu'un groupe d'espèces ou une seule espèce (Long & Bean, 2015). Les espèces introduites aux Etats-Unis offrent près de 98% des ressources alimentaires du pays, soit une valeur d'environ 800 milliards de dollars par an, mais certaines espèces introduites sont devenues envahissantes et causent chaque année 138 milliards de dollars de pertes économiques et de dommages environnementaux (Pimentel et al. 2000). Une enquête du Service de l'Économie, de l'Évaluation et de l'Intégration du Développement Durable (SEEIDD du Commissariat Général au Développement Durable (CGDD) réalisée en France en 2014 et publiée en septembre 2015 (Wittmann & Flores-Ferrer, 2015) mène une analyse économique des coûts des EEE en France sur la période 2009-2013. Cette étude rappelle que le coût des EEE au sein de la CEE est estimé à 12 milliards d'euros par an et elle estime le chiffre de 38 millions d'euros par an pour la France (outre-mer compris). La moitié de ce montant est imputée aux actions de lutte et l'autre moitié concerne les impacts résiduels et les dommages. Il est à souligner que beaucoup de personnes sollicitées par cette enquête ont indiqué qu'elles ne pouvaient pas chiffrer la perte de biodiversité.

Une synthèse des études globales à l'échelle de grands territoires a été réalisée par Williams et al. (2010) et nous citerons ci-dessous leur tableau récapitulatif, à titre d'information, sur les montants que peuvent représenter les coûts des EEE (Tableau I).

Tableau I: Synthèse bibliographique de Williams et al. (2010) sur les coûts estimés des espèces invasives (animales et/ou végétales) sur différent continents (avec correction des montants selon l'inflation).

Country	Cost/Year	Year	2008 £ million avg.	km ²	GDP in study year (2008 £ billion)*	Organism groups	Non-market costs	Reference
Australia	AUS\$3,554-4,532M	2002	2701	7617930	295	Weeds	Y	Sinden <i>et al.</i> 2004
Australia	AUS\$719.7M	2004	454	7617930	445	Animals (economic and environmental impact)	N	McLeod 2004
Canada	CDN\$13300-34500M	2006	14903	9984670	896	Plants and animals	Y	Colautti <i>et al.</i> 2006
China	Yuan30.9Bn	2005	3033	9640821	1,604	Forest insects and pathogens	Y	Li & Xu 2005
China	US\$14,450M	2006	9391	9640821	1,855	Microorganisms, plants and animals	Y	Xu <i>et al.</i> 2006
Germany	€109-263M	2003	199	357021	1,476	Plants and animals	N	Reinhardt <i>et al.</i> 2003
India	Rs. 1.68Bn	2002	24	3287240	399	Fungal, bacterial, viral & nematode pathogens	N	Singh & Kaur 2005
New Zealand	NZ\$270M	2002	141	268680	40	Vertebrates	N	Clout 2002
New Zealand	NZ\$200M	2002	105	268680	40	Weeds	N	Williams & Timmins 2002
New Zealand	NZ\$3,424M	2009	1479	268680	84	Plants and animals	N	Giera & Bell 2009
Sweden	SEK1600-5000M	2009	286	450295	310	Animals, plants, HIV	Y	Gren <i>et al.</i> 2009
UK	US\$239M	2002	175	219000	1,162	Vertebrates	N	White & Harris 2002
UK	UK£200-300M	2002	372	219000	1,162	Plants	N	Williamson 2002
UK	US\$5000M	2002	3658	219000	1,162	Arthropods and pathogens	Y	Pimentel 2002
UK	UK£19.3-29.2M	2009	24	219000	1,728	Freshwater organisms, control cost only	N	Oreska 2009
USA	US\$134000M	2001	99575	9826675	8,116	Plants, animals and microbes	Y	Pimentel <i>et al.</i> 2001

* GDP figures from World Bank and International Monetary Fund

Du fait de ces impacts forts sur les faunes et les flores natives et sur certaines activités économiques, de nombreuses actions sont mises en œuvre pour limiter les introductions ou en réduire les impacts. La meilleure solution est la prévention des introductions (Règlement_(UE)_N°_1143/2014, 2014; Sarat et al. 2015a). Ceci peut passer par la mise en place de réglementations spécifiques qui doivent être accompagnées de la communication nécessaire pour justifier ces mesures et doivent aussi être suivie de contrôles. Les animaux de compagnie et les plantes ornementales sont parmi les voies d'introductions les plus

importantes en Europe (Fig 1). C'est donc sur cette base que l'Europe a adopté en 2014 un règlement sur la gestion des EEE au sens large (Règlement_(UE)_N°_1143/2014, 2014). Ce règlement a pour ambitions d'aider à une meilleure coordination entre les états membres et à rendre plus efficace la lutte contre les EEE. Il prévoit notamment, après transposition dans le droit de chaque état membre, de fixer une liste d'espèces "interdites" au niveau de l'union avec des possibilités d'affiner cette liste au niveau de chaque état pour prendre en compte des spécificités locales, climatiques ou insulaires par exemple. Cela peut aussi s'appliquer à des particularités régionales comme la mode pour certains "nouveaux animaux de compagnie" qui peut varier d'un pays à l'autre. Pour la France la liste est encore en cours de discussion car cette liste est plafonnée à 50 espèces.

Afin de gérer les flux d'EEE potentielles, on soulignera que la gestion des entrées est facilitée par les frontières (naturelles et administratives) encore contrôlées à conditions que les pays en question mettent en œuvre des contrôles spécifiques. C'est le cas par exemple de l'Islande qui impose une quarantaine pour tous les animaux, des restrictions pour les végétaux et une désinfection obligatoire du matériel de pêche et d'équitation, avec possibilité d'effectuer cette désinfection à l'aéroport si elle n'a pas été réalisée avant par un professionnel et prouvée par une attestation³.

Cependant, une fois que l'espèce est présente sur un territoire donné et que son statut d'envahissante est avéré, des actions de lutte sont parfois engagées en fonction des enjeux de conservation d'espèces locales ou de protection des intérêts humains, du niveau de colonisation et de l'efficacité espérée des actions en prenant en compte le coût à long terme de l'inaction (Pascal & Chapuis, 2000; Veitch & Clout, 2002). De manière assez générale, l'éradication ne doit pas être tentée si l'espèce cible constitue un maillon essentiel de la chaîne trophique, par substitution ou non, permettant de réguler, ou étant régulée par d'autres espèces introduites ou lorsque l'EEE permet par son/ses impact(s) le maintien de communautés spécifiques à caractère patrimonial (Pascal & Chapuis, 2000). La Nouvelle-Zélande est un des pays ayant déclenché le plus d'actions d'éradication d'espèces introduites avec 134 opérations entre 1960 et 1995 et 27 avant 1960, les plus anciennes l'ont été pour des raisons principalement économiques alors que les plus récentes avaient un but environnemental pur (Pascal & Chapuis, 2000; Veitch & Clout, 2002) comme c'est le cas dans l'exemple, développé plus loin dans ce mémoire, des chats sur l'île Hermite.

Dans le cadre des éradications d'espèces animales, Cromarty et al. (dans Veitch & Clout, 2002) mentionnent des conditions biologiques et politico-financières permettant le succès des opérations et Pascal & Chapuis, (2000) abordent la problématique pour le cas des mammifères par une succession de questions de base auxquelles il est nécessaire de répondre pour savoir s'il est judicieux de tenter l'éradication ou non d'une espèce donnée sur un certain territoire. Une généralisation de ces deux approches combinées pourrait se présenter sous la forme de questions et de postulats :

Pourquoi et comment cette espèce s'est-elle retrouvée sur notre terrain d'étude ? Quels sont les facteurs ayant permis son installation et sa prolifération ? Quel est le risque de "réintroduction" ? Comment ont évolué les effectifs de populations autochtones ou des autres allochtones (au sens large) avant, pendant et après la phase d'introduction ? et cela en prenant en considération les possibles perturbations que le milieu est susceptible d'avoir subi physiquement et biologiquement. Ensuite, il faut bien définir l'entité géographique du travail afin que tous les individus de l'espèce ciblée puissent être atteints et qu'il n'y ait pas de risque d'immigration. Le choix de la période d'intervention doit prendre en compte le cycle biologique de l'espèce cible afin de maximiser l'impact (par exemple l'empoisonnement des

³ Information des douanes Islandaises : <http://www.iceland.is/iceland-abroad/ca/francais/informations-touristiques/documents-et-formalites/formalites-douanieres-pour-touristes> (site consulté le 03/10/2015)

lapins en période de neige lorsqu'ils n'ont que très peu de ressources alimentaires disponibles naturellement (Pascal & Chapuis, 2000) et également limiter au maximum les risques de dommages collatéraux en évitant, par exemple, le dérangement d'oiseaux (autochtones) au moment de la nidification. Ensuite, il faut se questionner sur la nécessité d'utiliser une seule technique de lutte ou une combinaison de méthodes ? Sur une courte période ou sur le long terme ? Le choix de ces techniques devra aussi prendre en considération les risques de dommages aux espèces non cibles et garantir un taux de destruction supérieur au taux de croissance de la population de l'EEE (en effectif).

Lorsque toutes les conditions en faveur de l'éradication sont remplies, il est nécessaire de maximiser les chances de succès. Cela passe par une acceptation de la démarche par le public et le recours à des intervenants spécialisés⁴ constituant une équipe stable et engagée (Veitch & Clout, 2002). La supervision des opérations d'éradication par des personnes expérimentées dans le domaine permet d'avoir du recul sur les modes opératoires et leurs effets (Veitch & Clout, 2002).

Un suivi, à la fois de contrôle de réapparition de l'espèce cible et de l'évolution des communautés animales ou végétales en place, doit être effectué sur le long terme pour bien mesurer les effets de l'éradication ou de la non-éradication en cas d'échec. Chaque opération est une expérience scientifique en soi et quel que soit le résultat, il est important de le partager pour permettre de comprendre les mécanismes de succès et d'échecs. Hélas, on déplore le manque de publications sur les échecs qui sont pourtant très instructifs (Pascal & Chapuis, 2000).

Nous pouvons citer quelques cas ayant entraîné une action d'éradication. Le premier concerne une île à l'est de la Papouasie Nouvelle-Guinée, la République du Nauru, où les populations humaines ne parvenaient plus à se nourrir avec leur production de fruits en raison de la présence de ravageurs introduits (quatre espèces de mouches des fruits). Les campagnes d'éradications ont eu lieu en 1998-2000 et ont permis l'éradication de trois des quatre espèces (Veitch & Clout, 2002). Le second cas est celui de l'opossum, un marsupial Australien, qui a été introduit en 1893 sur l'île Kapiti (au sud ouest de la Nouvelle-Zélande), qui est une réserve naturelle. Ces animaux perturbent les écosystèmes forestiers, d'où le lancement d'une campagne d'éradication réussie en 1985-1986 (Veitch & Clout, 2002).

Lorsqu'il est décidé de limiter, voire d'éradiquer, une espèce exotique envahissante, et en fonction de l'espèce (animale ou végétale, aquatique ou terrestre, facile ou pas à détecter...), les méthodes de lutte sont très diverses. Pour les espèces animales, il peut s'agir d'une élimination physique directe par tir, c'est le cas, par exemple, des espèces comme les grenouilles taureau, la plupart des grands mammifères (cervidés, chèvres, élans...) mais aussi pour les lapins, les chats et les tortues de Floride dans des situations spécifiques (Veron et al. 2014). Le piégeage est également couramment utilisé (vison d'Amérique, rongeurs, poissons, amphibiens, insectes, tortues de Floride...) (Sarat et al. 2015a). Dans la lutte contre les rongeurs, c'est la lutte chimique (qui comprend l'empoisonnement) qui est souvent utilisée (Pascal & Chapuis, 2000; Veitch & Clout, 2002) mais cette technique peut aussi être étendue à d'autres groupes comme les poissons, les amphibiens ou les invertébrés (Sarat et al. 2015a). Lorsque ce sont des espèces aquatiques, comme des poissons ou des écrevisses, il est possible de procéder à la mise en assec du milieu lorsque cela est possible comme pour certains plans d'eau (Collas, 2014).

⁴ Une des solutions pour former les intervenants consiste à les faire participer à des opérations similaires déjà engagées sur un autre territoire.

Pour les espèces végétales, il est fréquemment procédé à la destruction des parties aériennes par diverses méthodes ; coupe, faucardage ou abattage. Les "produits de coupes" sont ensuite éliminés par broyage (pour les espèces non capables de rejeter), compostage ou enfouissement (Sarat et al. 2015a, 2015b). La destruction des parties aériennes peut s'accompagner de multiples actions comme l'arrachage ou le bâchage temporaire de la zone afin d'empêcher la repousse (Sarat et al. 2015b). Comme pour les animaux, il y a également recours à la lutte chimique. La replantation d'espèces natives est souvent utilisée pour limiter les risques de reprise de l'espèce éliminée par une mise en concurrence directe (Sarat et al. 2015b), mais également pour ne pas laisser un milieu vierge potentiellement plus sensible à de nouvelles colonisations d'EEE (Boudouresque, 2012).

Parmi les techniques utilisables pour les végétaux et les animaux, la lutte biologique est aussi possible et peut prendre de multiples formes comme la mise en concurrence avec d'autres espèces (pâturage - prédation) (Sarat et al. 2015b) et l'introduction de pathogènes ou de parasites. Comme l'utilisation de produits chimiques, la lutte biologique est à prendre avec prudence car cela peut représenter tout autant de risques que l'espèce cible.

Mais ces tentatives d'éradication des espèces exotiques envahissantes ne sont pas toujours réussies. Le ministère de l'alimentation et de l'agriculture de Californie a procédé à l'analyse des tentatives d'éradication pour 18 espèces végétales sur 53 lieux colonisés par des EEE sur la période 1972-2000. Cette analyse montre que les invasions de moins d'un hectare sont généralement éradiquées avec succès. Alors que seulement 1/3 des invasions de 1 à 100 ha et 1/4 des invasions de 101 à 1000 ha ont été éradiquées (Veitch & Clout, 2002). Cela montre que les chances de réussite d'une éradication sont inversement proportionnelles à l'ampleur de la colonisation de l'espèce considérée. Les coûts, quant à eux, sont proportionnels à la surface colonisée.

Parfois les effets de l'éradication ne sont pas tout à fait ceux escomptés : sur Round Island (petite île de 169 ha au nord de l'île Maurice) qui sert de conservatoire pour certaines espèces endémiques de reptiles et de plantes, l'éradication des chèvres en 1978 par le tir (Veitch & Clout, 2002) a effectivement produit une augmentation de la biomasse végétale mais principalement des espèces introduites (qui représente la moitié des espèces de plantes vasculaires sur l'île) et une seule des trois espèces de reptile visées a présenté une hausse d'effectifs à la suite de ces opérations (Veitch & Clout, 2002).

Dans le cas de la tentative d'éradication de la Mangrove rouge (*Rhizophora mangle* Linnaeus, 1753) et du "Pickleweed" (*Batis maritima* Linnaeus, 1759) dans les étangs de Nu'upia à Hawaï, c'est la conservation de l'échasse à cou noir (*Himantopus mexicanus knudseni* Stejneger, 1887) et d'au moins 16 espèces de poissons indigènes qui a motivé les actions sur les 195 ha de ce vaste vivier. En 20 ans d'efforts, ce sont 20 acres (environ 8 ha) de mangrove qui ont été éliminés avec des milliers d'heures de bénévolat et plus de 2.5 millions de dollars de main-d'œuvre. L'éradication est quasi totale dans les étangs mais des propagules arrivent de l'extérieur, les actions s'orientent donc sur une gestion plus large et plus lourde (pelle mécanique en mutualisation avec les différents acteurs territoriaux) avec en complément une filtration des propagules dans les canaux qui amènent l'eau (Veitch & Clout, 2002).

Pour finir avec un exemple réussi : l'île Hermite dans l'archipel Montebello en Australie. Sur cette île de 1020 ha, les chats étaient responsables de la disparition du bandicoot doré (*Isoodon auratus* Ramsay, 1887) (Montague, 1914) et du wallaby-lièvre à lunettes (*Lagorchestes conspicillatus* Gould, 1841). Suite à la volonté de réintroduction de ces espèces (Christensen & Burrows, 1994) dans un but de conservation de la biodiversité, il a été décidé l'éradication des chats en couplant deux méthodes : la pose d'appâts empoisonnés et le piégeage des individus restant. En raison de la complexité d'accès, les appâts ont été largués

par hélicoptère suite à un repérage des zones d'activités ; la pose des pièges a, quant à elle, été réalisée à pied par cinq personnes totalisant 1544 pièges-nuits en utilisant des attractants olfactifs et sonores ainsi que de la pose "sur passage". Les quatre chats restant suite à la campagne d'empoisonnement ont été capturés par les pièges (deux par technique de pose). La confirmation de l'éradication ayant été réalisée l'année suivante par inspection des zones de passages et de crottières (Veitch & Clout, 2002).

1.2 Les invasions d'écrevisses, un problème global

Parmi les espèces exotiques envahissantes, certains groupes posent des problèmes plus marqués que d'autres. Dans les milieux insulaires, entre autres, les mammifères et les végétaux sont régulièrement cités (Veitch & Clout, 2002). Dans les milieux continentaux ces deux groupes ne sont pas en reste mais les plus grands invertébrés d'eau douce, que sont les écrevisses font également des dégâts importants (Gherardi, 2006; Holdich et al. 2009; Peay et al. 2009; Gherardi et al. 2011; Lodge et al. 2012). En effet, pratiquement tous les continents (à l'exception notable de l'Australie) sont touchés par les invasions d'écrevisses résultant des déplacements intracontinentaux et intercontinentaux d'espèces, effectués sciemment par les humains et cela principalement dans un but d'aquaculture et d'ornement (Lodge et al. 2012). On constate un brassage international des espèces d'écrevisses avec des espèces d'origine Australienne qui se retrouvent sur les cinq continents et des espèces américaines déplacées au sein du continent et exportées dans le monde entier à l'exception de l'Australie (Lodge et al. 2012). Au sein d'une même région biogéographique, des déplacements d'espèces peuvent aussi entraîner des invasions comme c'est le cas en Ontario au Canada où l'écrevisse américaine *Orconectes rusticus* (Girard, 1852) a profondément perturbé les écosystèmes (Reid, 2015). On notera que les zones éthiopienne et orientale qui sont dépourvues d'écrevisses autochtones ont également été colonisées par des espèces d'origine australienne (familles des Parastacidae) et une espèce américaine (*Procambarus clarkii*) (Lodge et al. 2012). Quant aux Astacidés européens, ils n'ont pas été introduits en dehors de leur zone biogéographique d'origine, mais il y a eu un certain brassage :

- L'écrevisse turque (*Astacus leptodactylus*), originaire des bassins de la mer noire et de la mer Caspienne, est actuellement présente dans pratiquement toute l'Europe à l'exception de l'Espagne, du Portugal, de l'Irlande et des pays "nordiques" comme la Suède, la Norvège et la Finlande. (Holdich et al. 2009)
- Une population d'écrevisses des torrents (*Austropotamobius torrentium*) trouvée en Haute-Savoie (France), se trouve provenir d'une population de Bulgarie (com. pers. F. Grandjean, 2014), ce qui est à plus de 1000 km de sa population d'origine. Alors que son aire de répartition originelle s'étend de l'extrême Est de la France, sur les frontières de la Suisse et de l'Allemagne, à la chaîne des Balkans (Holdich, 2002; Holdich et al. 2009), elle aurait donc pu venir de bien moins loin.
- L'écrevisse à pattes rouges (*Astacus astacus*), était initialement présente du quart nord-est de la France à la Grèce en remontant le long de la mer noire pour éviter l'Ukraine et s'étendre sur l'extrême ouest de la Russie et une bonne partie de la Scandinavie. Mais en raison de ses grandes qualités gastronomiques, elle a également été introduite en dehors de son aire de répartition originelle. On la retrouve actuellement en Ukraine, en Angleterre et dans une douzaine de départements français où elle n'est pas autochtone (Collas et al. 2007; Holdich et al. 2009) mais elle y forme généralement de petites populations.
- Pour l'écrevisse à pattes blanches (en parlant du complexe *Austropotamobius pallipes* sans faire de distinction entre *A. pallipes* et *A. italicus* comme le font Kouba et al. (2014) dans le dernier atlas européen de répartition des écrevisses), son aire de

répartition originelle s'étend de la péninsule ibérique aux îles britanniques en limite ouest et de la chaîne des Balkans à l'Italie pour la limite nord-est. Tous les auteurs ne la considèrent pas comme autochtone en Espagne et dans les îles britanniques (Holdich et al. 2009; Holdich, 2002; Kouba et al. 2014). Elle a, par contre, été introduite en Ecosse (deux populations), en Angleterre et en Corse où il ne reste qu'une population relictuelle (Cagnant, 2014). Elle a également été introduite en Irlande où elle fait l'objet d'une certaine attention de préservation en raison des enjeux de conservation importants (Anon, 1983; Reynolds, 1988; Reynolds & Demers, 2006) puisque aucune espèce d'origine américaine n'est recensée en Irlande (Reynolds, 1988; Holdich et al. 2009; Kouba et al. 2014).

Ces déplacements d'Astacidés intra-européens ne posent pas de problèmes majeurs ou ne sont pas relatés comme "perturbant les écosystèmes" (Holdich, 2002; Collas et al. 2007; Holdich et al. 2009). Par contre, l'Europe est particulièrement concernée par les invasions d'écrevisses d'origine américaine avec sept espèces établies dont quatre particulièrement bien implantées (Lodge et al. 2012). Les trois principales espèces d'écrevisses exotiques envahissantes notées en Europe sont *Pacifastacus leniusculus*, *Procambarus clarkii* et *Orconectes limosus*. Les deux premières sont régulièrement citées parmi les espèces ayant les impacts les plus forts sur les milieux aquatiques et les espèces indigènes (Savini et al. 2010). Ces trois espèces ont été introduites initialement en Europe pour l'élevage, respectivement en 1960, 1973 et 1890 (Holdich, 2002). Leurs introductions en France remontent à, respectivement, 1972, 1975 et 1911 (Holdich, 2002) et leur progression a été très rapide (cf. tableau II). En parallèle, les espèces natives ont été en constante régression (Vigneux et al. 1993; Holdich, 2002; Changeux, 2004; Collas et al. 2007). Par exemple, la moitié des populations d'écrevisses à pattes blanches connues en Bourgogne a disparu en 30 ans (Lerat et al. 2006). Même si l'introduction de ces trois espèces d'origine américaine avait pour motif commun l'élevage, elles n'ont pas suivi les mêmes chemins : la première espèce d'écrevisse introduite en Europe fut l'écrevisse américaine⁵ (*Orconectes limosus*) en Allemagne en 1890 par un pisciculteur (Max Von Dem Borne) sur un affluent de l'Oder (De Drouin de Bouville, 1910; André, 1937). Elle est également la première arrivée en France en 1896 dans la station aquicole du Nid de Verdier près de Fécamp, visiblement sans "succès" (André, 1937). Un amateur les aurait ensuite introduites en France dans des étangs de Saint Florent sur Cher en 1911-1913 à partir de l'Allemagne (*Wildlife Study Design*, 2001). Cette espèce s'est alors implantée peu à peu sur le bassin du Cher, en 1924 le professeur L. Léger la signalant en forte quantité sur ce cours d'eau au niveau de Vierzon⁶. Elle s'est probablement déplacée lors des transferts de poissons d'un étang à un autre (Laurent, 1997). Mais une théorie récente suggère une autre voie de propagation par l'aval du bassin de la Loire, donc à partir d'une autre introduction mais non documentée. Selon cette théorie, qui se fonde sur les données de prélèvements d'invertébrés en cours d'eau entre 1977 et 2013, les écrevisses américaines banales seraient remontées naturellement dans les grands cours d'eau de la région (Hesse & Mangot, 2015). A noter que cette analyse ne prend en compte que les données des cours d'eau avec une méthode de collecte des échantillons qui n'est pas spécifique à l'écrevisse. Cette région comporte de nombreux étangs gérés en pisciculture, donc avec des transferts de poissons réguliers, les écrevisses ont donc pu profiter de ces transferts pour passer d'un étang à l'autre, puis passer

⁵ Cette écrevisse a acquis le nom vernaculaire d' "écrevisse américaine" puisque c'est la première espèce de ce continent à avoir été importée en Europe. Cela crée de la confusion avec le terme générique "les écrevisses américaines" qui rassemble toutes les espèces originaires d'Amérique. Afin de limiter cette confusion elle est désormais fréquemment appelée "écrevisse américaine banale" en raison de sa forte présence en France. (par exemple : <http://www.fedepêche37.fr/5/les-ecrevisses> ; consulté le 28/10/15)

⁶ Comptes rendus de l'Académie des Sciences, Paris, séance du 24 Novembre 1924, in André, (1937)

dans les cours d'eau au gré des vidanges d'étangs et d'éventuelles évasions volontaires. Suite à des analyses génétiques, les populations européennes de cette espèce semblent toutes provenir du même lot de 90 individus introduits initialement sur le bassins de l'Oder en Allemagne en 1890 (Filipová, 2012).

Suite aux premières introductions réussies (en 1959) de l'écrevisse de Californie (*Pacifastacus leniusculus*), la Suède a commencé à mettre en place une éclosérie en 1969 à partir de stocks contrôlés comme indemne de "peste"⁷ (Lowery & Holdich 1988. cité par Laurent, 1997). A cette époque, cette éclosérie a exporté dans toute l'Europe des individus pour l'introduction en milieu naturel et en élevage. C'est dans ce contexte que la première introduction officielle a eu lieu en France en 1973 dans le lac de Divonne les Bains (département de l'Ain) pour "réguler la végétation". L'introduction a eu lieu en deux temps à partir de 1500 juvéniles importés de Suède en 1973 et 1000 autres de même provenance trois ans plus tard (Laurent & Vey, 1986). Les prises annuelles étaient estimées à plus de 100 000 individus en 1984, soit 10 ans après l'introduction (Laurent & Vey, 1986). Cela a probablement incité d'autres importations sans garanties sanitaires (Laurent, 1997). L'écrevisse de Californie a donc été importée en France à de multiples reprises avec des effectifs de plusieurs centaines d'individus (Filipová, 2012; Laurent, 1997). De plus, cette dernière espèce est beaucoup plus disséminée intentionnellement que l'écrevisse américaine en raison de sa forte taille et de sa meilleure qualité gastronomique (Laurent, 1997). Elle est aussi beaucoup plus exploitée par la pêche professionnelle : plus de 50 tonnes annuelles dans le lac Léman, contre guère plus d'une tonne dans le Rhin pour l'écrevisse américaine (Collas et al. 2007). En France, le décret du 8 novembre 1985⁸ a fixé la liste des espèces "susceptibles de provoquer des déséquilibres biologiques", soit, pour les écrevisses, toutes les espèces sauf les quatre européennes citées plus haut. A cette époque, et avant qu'il ne soit abrogé par la LEMA⁹ en 2006, l'article L432-11 du Code de l'Environnement interdisait le transport à l'état vivant de ces espèces "susceptibles de provoquer des déséquilibres biologiques". Malgré cela, en plus des déplacements d'écrevisses réalisés illicitement par des particuliers, des élevages en ont vendu, plus ou moins légalement selon les périodes, et ont ainsi contribué à cette dissémination. En voici quelques exemples : une astaciculture située dans l'Aveyron, au dessus du cirque de Navacelle, élève et commercialise de l'écrevisse de Californie au moins jusqu'en 1992 (com. pers. M. Nebois). Etrange coïncidence, les départements voisins sont parmi les premiers envahis par l'espèce entre 1990 et 1995 (Changeux, 2004; Collas et al. 2007). Tous les inventaires "écrevisses" réalisés par Saules et Eaux¹⁰, à proximité de piscicultures qui ont commercialisé des écrevisses vivantes entre 1990 et 2000, ont révélé la présence de l'écrevisse de Californie (observations personnelles, non publiées). Il faut aussi noter qu'à cette époque des *P. leniusculus* entraient en France pour la revente au détail dans des colis étiquetés "*Astacus astacus*" (constat personnel et d'agents du Conseil Supérieur de la Pêche). Pour finir sur ces exemples, un élevage nommé "La cité des écrevisses" a élevé et commercialisé des écrevisses de Californie jusqu'en 2014 (com. pers. F Masseboeuf) en faisant des visites guidées vantant les mérites de ces "astacus à pattes rouges"¹¹.

Ces introductions répétées en de multiples points et à partir de souches très différentes (Filipová, 2012) ont permis à l'écrevisse de Californie d'avoir pratiquement la même aire de

⁷ Maladie fongique létale à 100% pour les espèces d'écrevisses européennes – ces aspects sanitaires sont développés plus loin dans le mémoire

⁸ Qui permet l'application de la Loi pêche de 1984

⁹ LOI n° 2006-1772 du 30 décembre 2006 sur l'eau et les milieux aquatiques (LEMA)

¹⁰ Bureau d'études spécialisé dans les inventaires écrevisses

¹¹ https://www.youtube.com/watch?v=x-yt-ts=1422579428&v=sKvbWUF2maE&x-yt-cl=85114404&feature=player_embedded - (site consulté le 12/10/2015)

répartition en France que l'écrevisse américaine en 60 ans de moins¹². Le tableau II résume les dates des introductions de chacune des trois principales espèces d'écrevisses d'origine américaine en Europe et en France. Ce tableau indique également le nombre de départements français où chacune de ces espèces est signalée lors des enquêtes nationales de 1995, 2001 et 2006 (réalisées par le CSP puis l'ONEMA¹³) afin d'illustrer la progression rapide de ces espèces.

Tableau II : Dates d'introductions des trois principales espèces d'écrevisses d'origine américaine en Europe et en France, indication de la colonisation en 1995, 2001 et 2006 (d'après : Laurent, 1997; Holdich, 2002; CHANGEUX, 2004; Collas et al. 2007)

Espèce	Première introduction en Europe	Première introduction en France	Introduction unique (1) ou multiple (xx)	Nombre de départements colonisés ¹⁴ en		
				1995	2001	2006
<i>Pacifastacus leniusculus</i>	1959 en Suède (Abrahamsson, 1973)	1973, lac de Divonne les bains (01) ¹⁵	xx	38	61	74 (~1000)
<i>Procambarus clarkii</i>	1973 en Espagne (Habsburgo-Lorena, 1979)	1975-1980 dans le Gard et le Gers au début	xx	36	49	61 (~1000)
<i>Orconectes limosus</i>	1890 en Allemagne	1911, bassin du Cher (18)	1	87	95	95

¹² En nombre de départements colonisés : les deux espèces n'ont pas les mêmes exigences biologiques.

¹³ Conseil Supérieur de la Pêche devenu Office National de l'Eau et des Milieux Aquatiques en 2006-2007 avec la LEMA

¹⁴ Ayant au moins une population en milieu naturel recensée lors des enquêtes nationales (~1000)=environ 1000 populations connues

¹⁵ Introduction en provenance de Suède, (Laurent et Vey, 1986)

1.3 Ecrevisses exotiques : Impacts écologiques mais aussi économiques

De par leur régime alimentaire opportuniste et omnivore les écrevisses exotiques envahissantes ont un impact très fort sur les écosystèmes aquatiques (Cruz et al. 2006; Lodge et al. 2012).

Plus précisément, et en fonction des espèces d'écrevisses introduites, on soulignera :

- Les impacts de *Procambarus clarkii* qui ont été démontrés sur les larves d'amphibiens (Cruz et al. 2006; Francesco et al. 2012), et sur la végétation aquatique (Paillisson et al. 2011) ce qui entraîne une turbidité importante des eaux et des modifications du substrat (Rodríguez et al. 2003). Cette espèce est probablement responsable de la quasi-disparition de certains taxons. Par exemple, on ne voit que très peu d'insectes et d'amphibiens lors des promenades en barque dans les marais de Brière (Loire Atlantique – France) au printemps. C'est environ trois tonnes de *Procambarus clarkii* qui y sont capturées chaque année (Najean et al. 2009). Ces mêmes auteurs mentionnent que cette espèce a mis moins de 10 ans à coloniser les 200 km² de marais du bassin du Brivet (Brière) et en a fait disparaître 99% de la végétation aquatique, 71% des genres de macro-invertébrés, 83% des espèces d'amphibiens et 52% du gibier d'eau. La colonisation de gravières dans l'Aube a, là aussi, entraîné l'absence d'observations d'amphibiens dans les zones colonisées alors qu'il y en a une multitude dans les gravières non colonisées par l'écrevisse de Louisiane (com. pers. C. Najean, 2009).
- L'impact de l'écrevisse de Californie sur certains poissons mais aussi sur les écrevisses autochtones a été démontré dans de multiples pays, notamment au Royaume-Uni (Guan & Wiles, 1997; Griffiths et al. 2004; Bubb et al. 2005; Peay et al. 2009; Gladman, 2012), en France (Collas et al. 2008), et plus généralement en Europe (Holdich et al. 2009). Cette espèce est également capable de modifier significativement le transport solide sur les cours d'eau graveleux et donc de modifier fortement les milieux qu'elle occupe (Johnson et al. 2011).

En 2013, Twardochleb et al. ont réalisé une analyse globale des publications scientifiques sur les effets écologiques des invasions d'écrevisses et notent une certaine constance des effets de ces espèces. Leurs principaux effets directs portent sur les macrophytes et les invertébrés, ce qui a pour conséquence la réduction de la croissance et de l'abondance des poissons et des amphibiens.

Au-delà de ces impacts directs sur les milieux et les espèces, les écrevisses d'origine américaine sont fréquemment porteuses saines d'une maladie létale à 100% pour les écrevisses indigènes (Reynolds, 1988): la peste de l'écrevisse ou aphanomycose, maladie causée par un Oomycète *Aphanomyces astaci* Schikora, 1906 (Reynolds, 1988; Phillips et al. 2008; Holdich et al. 2009; Filipová, 2012; Lodge et al. 2012). Ce pathogène est classé par le programme européen DAISIE¹⁶ et l'UICN dans le top 100 des organismes exotiques envahissant les plus dangereux pour la diversité biologique (Lowe et al. 2000). Cette "peste" a ainsi réduit la production (commerciale) des deux espèces européennes les plus exploitées, *Astacus astacus* et *Astacus leptodactylus*, de 90% dans toute l'Europe (Holdich et al. 2009). En l'absence de contamination des espèces exotiques par la peste de l'écrevisse, la supplantation des écrevisses autochtones (à l'échelle d'un site) peut mettre de quelques années (Holdich, 2003; Bubb et al. 2005) à près d'un quart de siècle (Westman et al. , 2002). Avec l'aphanomycose l'extinction d'une population ne prend que quelques semaines (Reynolds, 1988; Duperray, 2013) et bien souvent cette extinction est tellement rapide que personne n'a

¹⁶ <http://www.europe-aliens.org/speciesTheWorst.do> (site consulté le 25/09/2015)

le temps d'observer des cadavres et seule la "disparition de la population" est citée lors des enquêtes de terrain (Collas et al. 2007). Il est utile de préciser qu'il n'y a pas besoin de contact direct entre autochtones et allochtones pour qu'il y ait contamination par l'Aphanomyose. En effet, un certain nombre de mortalités par aphanomyose est constaté en l'absence de contacts directs entre une espèce européenne et une espèce d'origine américaine, notamment en France (com.pers. Marc Collas et observations personnelles non publiées ; Duperray, 2013). Cependant en raison de l'omniprésence des espèces allochtones, il est pratiquement impossible de garantir l'absence de contact direct. Un cas de peste dans les Vosges en 2001 semble aussi être indirect (Collas & Salek, 2002). Enfin, un exemple de transmission par contact indirect a eu lieu en Irlande en 1985-1987 (Reynolds, 1988) : les mortalités totales enregistrées ont, pour partie, été attribuées à la peste sans que la moindre écrevisse allochtone ne soit mentionnée dans ce pays à l'époque et encore de nos jours (Kouba et al. 2014).

Malgré le fait que la "perte de biodiversité" ne soit pas souvent estimée ou estimable d'un point de vue financier (Wittmann & Flores-Ferrer, 2015) c'est la protection de la biodiversité qui a motivé les actions sur les écrevisses qui ont coûté 707 K€ pour *Procambarus clarkii* et 189 K€ pour l'écrevisse de Californie selon l'enquête du CGDD (Wittmann & Flores-Ferrer, 2015) portant sur les années 2009 à 2013, soit sur 5 ans. Toujours dans cette étude du CGDD, il est mentionné que les dépenses (lutte et impacts résiduels) en métropole concernent pour 68% de leur montant des espèces qui ont été introduites volontairement (comme les écrevisses). En Ecosse, dans la région de Dumfries et Galloway, la présence de populations de l'écrevisse de Californie non contrôlées depuis 20 ans a engendré la perte de 130 emplois et 1 200 000 £ de chiffre d'affaires par an en raison de la baisse du tourisme halieutique selon les professionnels de cette corporation (Long & Bean, 2015). Cette baisse est directement liée aux impacts de cette écrevisse sur les populations de poissons (Peay et al. 2009). Une estimation totale du coût annuel de la présence de cette espèce (prenant en compte la destruction des écosystèmes) en Ecosse est de 325 000 £ (Long & Bean, 2015).

Afin de souligner que les EEE limitent certaines activités économiques, la "Federal Environmental Agency" en Allemagne estime qu'un élevage d'écrevisses à pieds rouges (*Astacus astacus*) pourrait rapporter 12000 €/an/ha au bout de trois ans, mais que cette activité s'avère trop incertaine en raison de la présence d'écrevisses introduites porteuses de la peste de l'écrevisse qui pourrait détruire très rapidement les élevages (Reinhardt et al. 2003).

1.4 Les méthodes de lutte utilisées, leurs limites et les pistes d'améliorations possibles

Depuis une petite trentaine d'années les gestionnaires ont commencé à prendre conscience de l'impact négatif des écrevisses exotiques sur les écosystèmes et ont commencé à engager des actions de lutte dans le but de réduire ou d'annuler ces impacts. Or, le coût des opérations de gestion est assez vite prohibitif. Par exemple, il est estimé pour *P. leniusculus* en Grande Bretagne, entre 27 et 47 millions de livres (£) selon que le contrôle est géré sur une partie des sites ou sur tous les sites (Oreska & Aldridge, 2011).

Les premières méthodes testées furent les captures physiques par pièges actifs ou passifs et manuellement (Stebbing et al. 2012). Hélas, la prolificité de ces espèces étant très forte, les populations ne sont que faiblement impactées par ces techniques et les effectifs explosent dès l'arrêt des actions par des phénomènes de densité-dépendance (Olsson & Nystrom, 2009; Stebbing et al. 2012). Selon Stebbing et al. (2012), le retour à l'équilibre suite à la destruction de 80% de la population se fait en trois ans sur certaines populations. De plus, l'enlèvement des gros individus abaisse la taille de la maturité sexuelle ce qui annihile partiellement l'effet des prélèvements (Stebbing et al. 2012). D'après les mêmes auteurs, il est

ainsi nécessaire de détruire au minimum 97% de la population pendant cinq années consécutives pour permettre l'éradication d'une population (Tab III).

Tableau III : Temps approximatifs (en années) nécessaires pour permettre l'éradication d'une population d'écrevisses avec un certain pourcentage de destruction annuel des individus (tiré de STEBBING et al. 2012).

Percentage killed	Every 10 years	Every 5 years	Every 2 years	Every year	Every 6 months	Every 3 months
50%	Never	Never	Never	Never	Never	Never
60%	Never	Never	Never	Never	Never	4
70%	Never	Never	Never	Never	Never	2
80%	Never	Never	Never	Never	9	1
90%	Never	Never	Never	Never	1.5	1
95%	Never	Never	Never	Never	1	1
96%	Never	Never	Never	4	1	1
97%	Never	Never	Never	2	1	1
99%	Never	Never	Never	1	1	1

Les captures manuelles dites aussi "à vue" (à la main, avec ou sans filets et/ou épuisettes) permettent de capturer des individus de toutes les tailles présentes dans la population sous réserve d'avoir accès aux habitats auxquelles elles sont inféodées (Reyjol & Roqueplo, 2002). Cette technique est utile pour caractériser la population, mais le taux de prélèvement n'est pas suffisant pour l'éradiquer puisque cette technique a un rendement faible (Stebbing et al. 2012). On entend ici par "rendement faible" un faible pourcentage d'individus capturés par rapport à ceux réellement présents, même si les effectifs capturés peuvent être importants (par exemple, j'ai personnellement obtenu des records à 180 écrevisses/heure à une personne).

En ce qui concerne les captures à l'aide de pièges (nasses, verveux, fagots, pièges-abris...), les engins et les usages sont très variés, comme l'efficacité qui résultent de leurs usages. Globalement, les pièges attrapent plus de mâles que de femelles (Policar & Kozák, 2005) et la taille des mailles conditionne la taille des individus capturés (Johnsen et al. 2014). Les premiers engins de capture mis au point l'ont été par les pêcheurs professionnels (ou par des fabricants qui les fournissait) dans le but de capturer des écrevisses autochtones en vue de leur exploitation commerciale (nombreux brevets d'inventions déposés). Ces pièges ont donc généralement des mailles assez grosses de manière à ne capturer que les gros individus plus intéressants en termes de pêche. De plus, il n'est pas question d'épuiser la ressource donc les dispositifs permettant à l'écrevisse de ne pas ressortir du piège ne sont pas toujours étudiés. Cela peut conduire à un très fort taux d'échappement puisque certains engins laissent sortir 90% des écrevisses capturées (Stebbing et al. 2012). Les intervenants désireux de faire de la régulation ou des échantillonnages spécifiques au moyen de pièges sont donc contraints de développer leurs propres engins comme c'est le cas dans le PNR de Brière (Paillisson, 2011) ou de Brenne (com. pers. A. Coignet) respectivement pour de l'inventaire et des captures de régulation. Nous citerons également les pièges-abris qui sont des bouts de tubes ou des briques, dont une extrémité est bouchée, qui servent de cache à l'écrevisse et qui sont relevés lorsque l'écrevisse se trouve dedans (Stebbing et al. 2012; Sarat et al. 2015b). Globalement, l'usage de pièges demande beaucoup de temps et il est nécessaire de bien choisir le type d'engin en fonction de l'objectif visé (contrôles de population ou simples sondages) sans oublier de vérifier les impacts sur les espèces non-cible comme les loutres ou certains poissons (Paillisson et al. 2011). Pour le moment, aucune éradication d'écrevisses au moyen de pièges n'est rapportée par la littérature ; par contre une certaine régulation semble être possible. Par exemple, sur la rivière Clyde (Ecosse) où les captures ont lieu depuis plus de 10

ans, les effectifs capturés ont progressivement baissé sans modification de l'effort de capture (Freeman et al. 2010).

Le complexe "piégeage – intensification de la prédation" en limitant la pêche des poissons semble parfois donner de bons résultats sur la régulation d'*Orconectes rusticus*, comme c'est le cas dans un lac du Wisconsin (Hein et al. 2006). Il est important de souligner que cette mesure de gestion se base sur l'augmentation des effectifs d'espèces de poissons présentes initialement et ne se risque pas à l'introduction de nouvelles espèces qui pourrait créer une nouvelle invasion biologique (Freeman et al. 2010; Stebbing et al. 2012). Cependant, il semble difficile de coupler les deux méthodes systématiquement puisque l'impact des poissons peut se répercuter sur d'autres espèces et donc s'avérer néfaste pour certains écosystèmes.

La dernière décennie a vu apparaître des techniques plus innovantes et censées être plus performantes que les pêches manuelles : l'utilisation de fortes décharges électriques (Peay et al. 2014), de biocides (Peay et al. 2006), ainsi que la stérilisation des mâles (Aquiloni et al. 2009). Mais ces techniques présentent des limites.

L'efficacité de la pêche électrique "classique" est limitée par la présence de caches profondes et la turbidité de l'eau car il est nécessaire de voir les individus lorsque l'on veut les capturer et que le champ électrique n'est pas assez puissant pour extraire une écrevisse d'une cache trop profonde (Poulet, 2014), comme l'indiquent tous les pratiquants de cette méthode de capture destinée au poisson. Pour pallier les limites de cette méthode, l'utilisation de chocs électriques de haute intensité (96 kW, 1600 V en courant continu, 57,8 A à 7 Hz) a été testée dans le but de tuer directement les individus sans les capturer. Cette technique permet de détruire jusqu'à 77% de la population et les petits individus (< 30mm de longueur de carapace) sont plus affectés que les adultes (Peay et al. 2014). Lors des essais en milieu naturel, les auteurs ont pu montrer que l'augmentation du temps d'exposition aux décharges électriques augmente la mortalité (75% de mortalité à moins de 50 cm de l'électrode au bout de 30 mn). Cette démonstration s'est faite en maintenant des individus dans des cages (Peay et al, 2014). La sensibilité des écrevisses (comme celle de tous les animaux) à l'électricité est très variable selon les individus et la conductivité de l'eau joue un rôle prépondérant dans la propagation des décharges électriques. L'expérience en question aurait probablement plus d'effets (et serait donc encore moins sélective) sur des cours d'eau calcaire en raison d'une conductivité deux à quatre fois plus importante. Par contre, cette technique, en l'état actuel du développement, ne peut se révéler efficace que pour des sites localisés de faible étendue et sur lesquels il est pratiqué une "pêche" de sauvetage pour ne pas détruire toute la biocénose en place.

L'expérience menée en Ecosse dans des plans d'eau de 5000 à 9000 m³ (Peay et al. 2006) a montré que le Pyblast (insecticide végétal) à une concentration de 0.2mg.l⁻¹ était létal à 100 % sur des écrevisses en cage au bout de cinq jours dans de l'eau à 4°C. Cependant à une concentration inférieure à 0.1mg.l⁻¹ avec une désoxygénation préalable au sulfate de sodium, un individu vivant a été vu cinq jours plus tard (eau à 13°C). Le protocole utilisé consiste à traiter les berges au Pyblast pour éviter que les écrevisses ne fuient et ensuite à répandre le produit par bateau dans la masse d'eau. Le suivi sur cinq ans a montré que l'éradication des écrevisses de Californie n'avait pas été obtenue avec ces dosages. Par contre, cette éradication semble possible avec du pyrèthre de synthèse (com. pers. Peay). Cependant, l'utilisation de ces produits comporte de grands risques pour l'environnement car la plupart des organismes aquatiques y sont sensibles, l'application en plan d'eau est donc faisable si on effectue des pêches de sauvetage et que l'on peut éviter les rejets dans le milieu à l'extérieur du plan d'eau. Ceci signifie que cette méthode n'est pas utilisable à large échelle ou à moindre coût. Néanmoins des amphibiens ont été observés dans l'une des zones traitée expérimentalement

au Pyblast. Certains auteurs indiquent donc que la présence d'amphibiens ne devrait pas arrêter les opérations d'éradication des écrevisses exotiques avec ces méthodes (O'Brien et al. 2013). En partant du principe que l'on peut accepter cette méthode d'un point de vue déontologique et en faisant fi du principe de précaution quant aux impacts à long terme de l'usage de produits biocides, on peut émettre une critique sur le fait d'utiliser le Pyblast également comme "barrière anti-fuite" autour des plans d'eau traités, condamnant ainsi toute la petite faune des berges alors qu'une barrière physique en plastique ou en tôle fonctionne très bien (Sarat et al. 2015b) et ne sera pas sensible à la pluie (risque de lessivage). De plus, aucun biocide, si puissant soit-il, ne remontera jamais le courant de l'eau. S'il y a des arrivées d'eau sous la surface, il est possible que les écrevisses s'y réfugient et échappent ainsi au traitement. Les premiers essais publiés semblent indiquer un taux de destruction de l'espèce proche de 100% (com. pers. sur le suivi à long terme de Peay et al. 2006). Or, il est admis que quelques dizaines d'individus sont capables de (re)constituer une population fonctionnelle (De Drouin de Bouville, 1910; Stebbing et al. 2012). Il existe donc le risque de détruire totalement un écosystème, avec des coûts et des impacts élevés, pour un effet nul à long terme sur les écrevisses exotiques envahissantes.

L'existence d'une phéromone sexuelle libérée par les femelles en période de reproduction a été démontrée (Stebbing et al. 2003). L'utilisation de cette phéromone pourrait permettre d'attirer les mâles à cette période très précise, or cela est un peu restrictif en termes d'efficacité temporelle. Quel pourrait être l'intérêt de n'attraper que les mâles et seulement en période de reproduction ? Cela impliquerait de disposer de méthodes complémentaires s'insérant avec une certaine synergie dans le cycle biologique des écrevisses pour augmenter les effets de la régulation ou même parvenir à une éradication.

Dans certaines conditions, la "peste" peut tuer les espèces nord-américaines comme par exemple en cas de stress important ou en cas d'infection par d'autres pathogènes spécifiques aux écrevisses (Laurent, 1997). La réflexion est engagée sur le fait de pouvoir utiliser plusieurs pathogènes simultanément pour parvenir à une éradication de populations (Freeman et al. 2010) mais pour le moment aucun pathogène ne semble assez puissant pour parvenir à une éradication totale des populations. Par ailleurs, les risques de propagation aux populations restantes d'écrevisses autochtones sont considérables et les questions éthiques sont donc non-négligeables pour cette approche.

Ainsi, pour le moment, les tentatives d'éradication des écrevisses ne peuvent reposer que sur quelques techniques imparfaites qui sont soit chronophages et peu efficaces mais sélectives envers les écrevisses uniquement (captures manuelles ou à l'aide de pièges), soit très efficaces (décharges électriques, biocides) mais non sélectives en termes d'espèces et donc qui posent des problèmes éthiques (voire législatifs quand des espèces protégées peuvent être impactées) importants.

Toutes les méthodes connues actuellement ont aussi des limites en terme de pression de captures et/ou de sélectivité (petits-gros / femelles-mâles) et ce en fonction de la période de réalisation (Johnsen et al. 2014). L'optimisation temporelle et technique pourrait donc renforcer l'efficacité des méthodes de capture. L'évaluation de l'efficacité du couplage de différentes méthodes (deux types de nasses appâtées, les pièges abris (deux types), Kick sampling (que l'on peut traduire par "capture directe" et la pêche électrique) pour optimiser leur efficacité est d'ailleurs en cours dans le cadre d'une thèse menée à l'université d'Aberdeen (com. pers. : Rupert James Houghton et Xavier Lambin).

Enfin une dernière technique pourrait combiner des méthodes sélectives et ciblées. En effet, Stebbing et al. (2012) ont évoqué la possibilité de coupler du piégeage intensif avec des opérations de stérilisation pour impacter négativement la reproduction des individus restants. Deux obstacles majeurs s'érigent cependant contre cette possibilité : la maîtrise de la stérilisation et le temps nécessaire aux captures. La stérilisation des mâles est connue dans le monde de la lutte contre les insectes (Van der Vloedt & Butt, 1990) (ravageurs, prédateurs ou vecteurs de pathogènes) depuis le succès de Knippling dans les années 1960 sur la lucilie bouchère (*Cochliomyia hominivorax*) aux Etats Unis et au Mexique (Knippling, 1960) : un grand nombre de mâles stérilisés sont lâchés dans l'environnement dans le but de supplanter les mâles présents et ainsi d'annuler les chances de reproduction des femelles (Knippling, 1960). Cette idée de stériliser les mâles chez les écrevisses a été testé par Aquiloni et al. (2009). Pour ce faire, ils ont expérimenté sur *Procambarus clarkii*, l'écrevisse rouge des marais de Louisiane, l'utilisation des rayons X comme pour les insectes. En irradiant les mâles 5 mn à une dose de 4Gy/min, ils sont parvenus à avoir une baisse de 57% de reproduction (sur le nombre de juvéniles produits) entre les lots témoins et les lots traités. En conditions expérimentales, l'utilisation de cette technique n'engendre pas de différences significatives sur le comportement des mâles, la quantité et la taille des œufs pondus par les femelles, la durée de ponte et d'incubation. Ces résultats sont intéressants quant au fait de pouvoir effectivement stériliser des mâles et donc de faire baisser la fécondité. Cependant, ces espèces étant très prolifiques (jusqu'à 700 œufs / mère et par ponte), la réduction du nombre de juvéniles de 57 % ne peut probablement pas entraîner l'éradication de l'espèce sauf si l'opération est répétée très fréquemment. De plus, cette méthode impose non seulement de capturer un grand nombre d'individus, mais aussi de les transporter dans un centre "d'irradiation" et de les exposer à des rayons X. Ce qui n'est pas du tout anodin et peu réaliste en conditions de terrain.

C'est dans ce contexte de lutte biologique que nous avons conduit les travaux de ce diplôme EPHE visant à tester l'efficacité d'une méthode de stérilisation des écrevisses à la fois en conditions expérimentales et *in natura*.

En France, c'est l'écrevisse de Californie ou écrevisse Signal (PFL par la suite) qui menace le plus directement les espèces autochtones et plus particulièrement l'écrevisse à pattes blanches (Holdich, 2003; Lerat et al. 2006). C'est pourquoi nos travaux portent sur cette espèce qui a la particularité de faire partie de la même famille que les écrevisses européennes à savoir les Astacidés (Vigneux et al. 1993; Tachet et al. 2000). Cette famille se caractérise, entre autre, par le fait qu'il n'y ait qu'une seule reproduction possible dans l'année et une période d'accouplement très précise (début d'automne – voir encart II) qui s'étale sur seulement quelques semaines (Cukerzis, 1984). Cette espèce faisant partie de la famille des Astacidés, la fécondation est externe et c'est l'accouplement qui déclenche la ponte (Cukerzis, 1984). Or une femelle Astacidé qui s'est accouplée se retranche dans sa cache en attendant la ponte et en refusant (autant que possible) tout autre accouplement (Arrignon, 1996). Cependant, il y a deux modes de déclenchement de la ponte chez les crustacés décapodes : le massage des orifices génitaux par les stylets copulateurs du mâle lors de l'accouplement ou par réaction enzymatique lors de la dépose des spermatophores sur la cuticule de la femelle au niveau des orifices génitaux (Payen, 1974).

En l'absence d'indications sur le mode de déclenchement de la ponte chez la femelle de l'écrevisse de Californie dans la littérature, j'ai dans un tout premier temps entrepris de tester les deux hypothèses possibles en 2005. J'ai donc empêché l'émission de sperme chez certains mâles (à l'électro-coagulateur, par cryo-cautérisation et obstruction mécanique), coupé les stylets copulateurs chez d'autres et posé des "écrans" devant les pores génitaux de certaines femelles. Par hasard, une des techniques d'obturation des pores génitaux n'a pas fonctionné

mais les œufs issus de ces couples se sont révélés non-fécondés¹⁷. S'ensuivit donc une série de tests pour valider l'efficacité du cryo-traitement des pores génitaux mâles dans les 15 jours précédents l'accouplement. Les années 2007-2008 furent consacrées à démontrer l'efficacité de la technique et les années suivantes (2009 à 2012) à améliorer son efficacité et à analyser statistiquement ses effets.

Devant les résultats encourageants des expérimentations en bassins, trois essais en milieu naturel ont été entrepris en parallèle de la poursuite des expérimentations en bassins :

- 2008 à 2012 en partenariat avec la Fédération Départementale de Pêche et de Protection du Milieu Aquatique de l'Ardèche (FDPPMA 07) sur la Dunière.
- 2010 à 2012 avec le Parc Naturel Régional Normandie-Maine sur le Sarthon et le Rouperroux dans l'Orne (Sarat et al. 2015b).
- 2009-2010 à 2014 en collaboration entre la Parc National des Cévennes (PnC), la DREAL Languedoc-Roussillon, le CEFÉ-CNRS – EPHE et la SARL Saules et Eaux, sur le ruisseau de la Foux, un affluent du Trevezel situé sur la commune de Lanuejols (département du Gard) en zone cœur du PnC (Parc national des Cévennes).

Le présent mémoire présente les résultats des expérimentations menées en bassins expérimentaux entre 2008 et 2012 ainsi que ceux des essais en milieux naturels menés sur le ruisseau de la Foux¹⁸. Il a été fait le choix de ne présenter ici que les travaux menés sur ce site car c'est le seul qui a bénéficié de lourdes opérations d'évaluations scientifiques. C'est aussi le seul site qui présente une population d'écrevisses à pattes blanches au contact direct des écrevisses de Californie.

Les essais en bassins permettent de valider les techniques utilisées pour la stérilisation et d'avoir des mises en situation de reproduction avec des pourcentages de mâles stérilisés et des sex-ratios contrôlés. La mise en application dans un milieu naturel nous permet d'estimer les évolutions des tailles de populations, les taux de capture et de survie des individus et l'impact sur la population d'écrevisses à pattes blanches ; soit l'efficacité potentielle de la méthode dans son ensemble.

¹⁷ La description de ces expériences préalables fait l'objet d'un chapitre page 41.

¹⁸ Les comptes-rendus des autres sites sont disponibles à : <http://www.sauleseteaux.fr/docs/CR Stérilisation/>

Encart II : Le cycle biologique des Astacidés (à partir de Cukerzis, 1984; Fenouil, 1987; Arrignon, 1996;)

Les Astacidés sont des arthropodes faisant partie du sous-embranchement des crustacés ; ils possèdent donc un exosquelette chitineux qu'ils sont obligés de changer pour pouvoir grandir : c'est la mue.

Au cours d'une année les phases de mues et donc de croissance régissent l'accomplissement du cycle biologique de façon très rigoureuse. Les accouplements ayant lieu à l'automne, les femelles pondent dans les jours qui suivent et maternent les œufs qui restent accrochés à leur abdomen pendant toute la durée de l'incubation, c'est-à-dire tout l'hiver. Au printemps lorsque l'eau commence à se réchauffer les mâles commencent à s'alimenter avant les femelles qui continuent de s'occuper de leurs œufs. Les mâles vont ensuite muer et les œufs vont éclore ; les femelles s'occuperont des petits pendant encore une quinzaine de jours jusqu'à leur émancipation totale. Ensuite elles s'alimenteront pour pouvoir reprendre des forces et effectuer leur mue avant la reproduction à l'automne. Certains individus auront le temps de faire une ou deux autre(s) mue(s) avant l'automne. Les petits vont effectuer un maximum de mues entre leur émancipation et l'entrée de l'hiver afin de passer ce moment difficile le plus "gros" possible. Le nombre de mues effectuées la première année est variable en fonction de la température et de l'espèce : environ cinq pour l'écrevisse à pattes blanches et huit à dix pour l'écrevisse de Californie.

Plus un individu est âgé et moins il fait de mues chaque années ; les gros individus peuvent n'effectuer qu'une mue tous les deux ans. Du fait du groupement des éclosions des cohortes (de taille et de sexe) entières muent dans un laps de temps très court de l'ordre d'une semaine. Etant donnée le fait que la fécondation est externe et que les œufs (puis les petits) restent accrochés à la mère il est impossible pour elle d'effectuer une mue sur cette période sinon sa progéniture serait perdue. Sur ce même principe un mâle à besoin d'avoir sa carapace complètement solidifiée pour espérer s'accoupler le moment venu.

2 Expérimentation en bassins

2.1 Matériel et méthodes

Tout essai en milieu naturel doit être précédé de tests en milieu contrôlé pour limiter les risques d'erreurs et évaluer les effets dans des conditions plus standardisées et plus facilement appréhendables qu'en milieu naturel. Les premiers essais de stérilisation que j'ai pu réaliser ont permis de découvrir fortuitement des méthodes qui réduisaient de façon notable la proportion de femelles ayant des pontes viables lorsqu'elles s'accouplaient avec des mâles traités par ces méthodes. Ces expérimentations préalables ont eu lieu en 2005-2006 à Millau (Département de l'Aveyron - France) et portaient sur le mode de déclenchement de la ponte chez les femelles d'écrevisse de Californie. Elles ont permis de montrer que c'est la pose des spermatophores qui déclenche la ponte. L'exposition des mâles à un champ électrique et l'application d'une source de froid intense (à l'aide d'azote liquide) sur les pores génitaux semblaient, à l'issue de ces essais, réduire leurs potentialités de reproduction.

Dans un premier temps (2005-2006), avant toute expérience à grande échelle, il a été nécessaire d'éclaircir la question du mode de déclenchement de la ponte chez la femelle de l'écrevisse de Californie puisque nous n'avions pas trouvé la moindre information dans la littérature sur ce sujet pour cette espèce.

Nous avons donc testé les deux modes de déclenchement de la ponte possibles chez les crustacés décapodes : le massage des orifices génitaux par les stylets copulateurs du mâle lors de l'accouplement ou par réaction enzymatique lors de la dépose des spermatophores sur la cuticule de la femelle (au niveau des orifices génitaux) (Payen, 1974). L'expérience consistait à empêcher l'un ou l'autre des mécanismes de déclenchement sur des couples d'écrevisses maintenus en captivité.

Durant toutes les opérations (terrain et bassins) un protocole de désinfection très strict est appliqué pour éviter la propagation de l'Aphanomycose (protocole détaillé en annexe 1).

2.1.1 Provenance des écrevisses

Les premières expériences ont eu lieu en 2005 et 2006, à Millau (département de l'Aveyron) et les écrevisses qui ont servies aux tests provenaient de la Dourbie (affluent rive gauche du Tarn). Elles y ont été capturées en fonction des besoins en plongée apnée (Palmas Masque Tuba) sur autorisation administrative.

A partir de 2007, suite à un déménagement en Ardèche, les individus servant aux expérimentations ont été capturés à 20 km du site d'expérimentation, en Haute-Loire, au plan d'eau de Fay sur Lignon au moyen de pinces spéciales et de nasses. Ce site avait l'avantage¹⁹ d'offrir une importante population d'écrevisses de Californie (noté PFL par la suite) (introduite par une pisciculture "par évaison") qui s'est étendue à la fois dans le ruisseau et dans un plan d'eau, ce qui permettait de choisir l'un ou l'autre des milieux en fonction de l'activité des écrevisses les soirs de capture. La densité en individus y était telle que deux à trois soirs de captures à deux personnes permettaient de collecter suffisamment d'individus pour une expérimentation annuelle soit entre 500 et 1000 écrevisses. En fonction de l'activité et de la turbidité, nous avons ainsi pu y réaliser des records de captures à 180 écrevisses à l'heure et par personne.

¹⁹ Il est important de souligner que cet "avantage" n'en est un exclusivement en ce qui concerne l'approvisionnement de la structure expérimentale en PFL. Cette population a progressé vers l'amont et elle est très probablement responsable de la disparition de l'écrevisse à pattes blanches sur cette rivière.

En 2008, quelques femelles en provenance du premier site d'expérimentation en milieu naturel (la Dunière, 07) ont été réutilisées pour les essais en bassins. A partir de 2010, ce sont des femelles du ruisseau de la Foux (30, Lanuejols) qui ont été réutilisées (voir le chapitre 3).

La capture et la détention des individus fait l'objet, chaque année, d'autorisations préfectorales.

2.1.2 Marquage



Photo 1 : Exemple de numérotation d'écrevisse pour les expérimentations de stérilisation en bassins entre 2006 et 2012 : Individu femelle de *P. leniusculus* portant le N° 261.



Photo 2 : Exemple de numérotation d'écrevisse pour les expérimentations de stérilisation en bassins entre 2006 et 2012 : Individu mâle de *P. leniusculus* portant le N° 916

Tous les individus mis en expérimentation ont été sexés et mesurés, au mm près de 2005 à 2009 et par classes de 5mm à partir de 2010. Les mesures de longueur ont été effectuées sur la longueur totale (LT) de l'écrevisse, soit de la pointe du rostre à l'extrémité du telson. Ensuite, chaque individu s'est vu attribuer un N° (qui est unique pour chaque année d'expérimentation) qui lui est collé dessus au moyen d'une colle bâtiment : le Sikaflex® 11FC pro (voir photo 1 et 2). Cette numérotation permet un suivi individuel et le contrôle du bon déroulement des expérimentations en s'assurant qu'aucune écrevisse n'est passée dans la cage du voisin au risque de fausser les expérimentations.

2.1.3 Structure expérimentale



Photo 3 : Premiers bassins utilisés constitués de deux demi-cuves cloisonnées dans une caisse à couvercle.

Les premiers bassins de test ont été installés en 2005 dans les environs de Millau (département de l'Aveyron) sur une petite source au fond d'un jardin avec une recirculation de l'eau assurée par des petites pompes d'aquarium (RENA® C40). La "structure" était composée de deux caisses à couvercle (grillagées et cadenassées) dans lesquelles étaient placées deux demi-cuves de 1000L, chacune cloisonnée par des grilles surmontées de tôles afin de constituer six cellules par demi-cuve, soit environ 60L utile et 0.2 m² par cellule, ce qui permet de placer un maximum de quatre écrevisses par cellule (voir photos 3 et 4). Les installations ont été disposées en extérieur afin de ne pas perturber la photopériode perçue par les écrevisses.



Photo 4 : Détail de deux cellules lors de leur mise en place en 2005, caches et écrevisses (*P. leniusculus*) visibles.

A partir de 2007, une structure expérimentale (cf. photo 7) plus importante que l'installation provisoire de l'Aveyron (photos 3 et 4) a été construite en Ardèche : 41 bassins (19 de 70 Litres, 19 de 400 Litres et 3 de 6m² (profondeur de 35 à 80 cm) pour un total de 25 m³ d'eau circulant sur 50 m² en eau. Le tout a été aménagé dans un parc de 150m² clôturé par une tôle surmonté de grillage et attendant à un petit laboratoire de 16m². L'alimentation en eau est assurée par une source et renforcée par une pompe de recirculation avec ozonation de l'eau en sortie (trop plein et eaux vannes) pour éviter la fuite de pathogènes. Les figures 2 et 3, présentent schématiquement l'organisation de la structure expérimentale en plan et en coupe. Tous les bassins (à l'exclusion de ceux de 6 m²) sont alimentés individuellement par l'eau de la cuve de distribution qui est équipée en sortie d'un filtre UV permettant de limiter la surcontamination de la structure par la peste des écrevisses.

En fonctionnement normal, les trop-pleins des bassins des séries A et B (cf. figures 2 et 3) alimentent par gravitation les bassins des séries C et D (cf. figures 2 et 3) qui sont situés dessous. Les trop-pleins des séries C et D sont à hauteurs variables ce qui permet de régler la hauteur d'eau dans chaque bassin. Tous les trop-pleins (séries A-B-C-D-E-F) sont regroupés pour alimenter les bassins de la série R (cf. figures 2 et 3). Cette conception permet d'avoir un débit plus important dans les bassins les plus grands afin d'avoir sensiblement le même renouvellement en eau dans tous les bassins sans avoir besoin d'utiliser une pompe avec un débit important ou une grande quantité d'eau. La pompe de recirculation s'enclenche automatiquement lorsque la cuve de distribution baisse et que la cuve de recyclage est pleine, ce qui permet de régler les débits individuels très librement dans la limite du débit maximal de la pompe (3 m³/h). Les séries C, D, E et F sont munies d'un trop plein par le fond (croquis sur figure 2) qui permettent de réaliser des chasses d'eau afin de nettoyer partiellement le fond sans vider le bassin. Les bassins ont un fond en gravier de 10 à 20 mm qui est parsemé de tuiles et/ou de caches alvéolaires en plastique (lestés de béton). Ces tuiles et caches (photos 5 et 6) sont au nombre minimum de une par écrevisse placée dans les bassins.

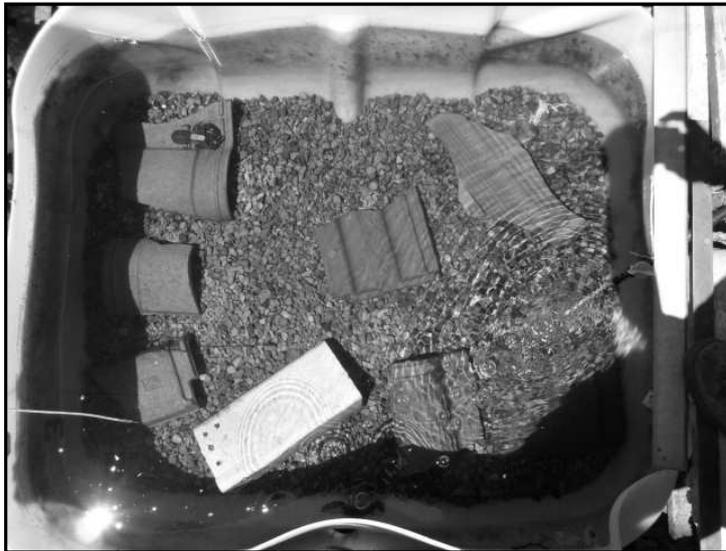


Photo 6 : Box F1, vue de dessus montrant les tuiles servant de caches et une cache alvéolaire. Une écrevisse (*P. leniusculus*) est visible dans le coin en haut à gauche.



Photo 5 : Détail d'une cache alvéolaire, vue "en coupe", une des alvéoles est remplie de béton pour faire office de lest.

Protocole expérimental d'éradication de l'écrevisse de Californie (*Pacifastacus leniusculus*, Dana 1852) par stérilisation des mâles, expérimentations en bassins et *in natura*.

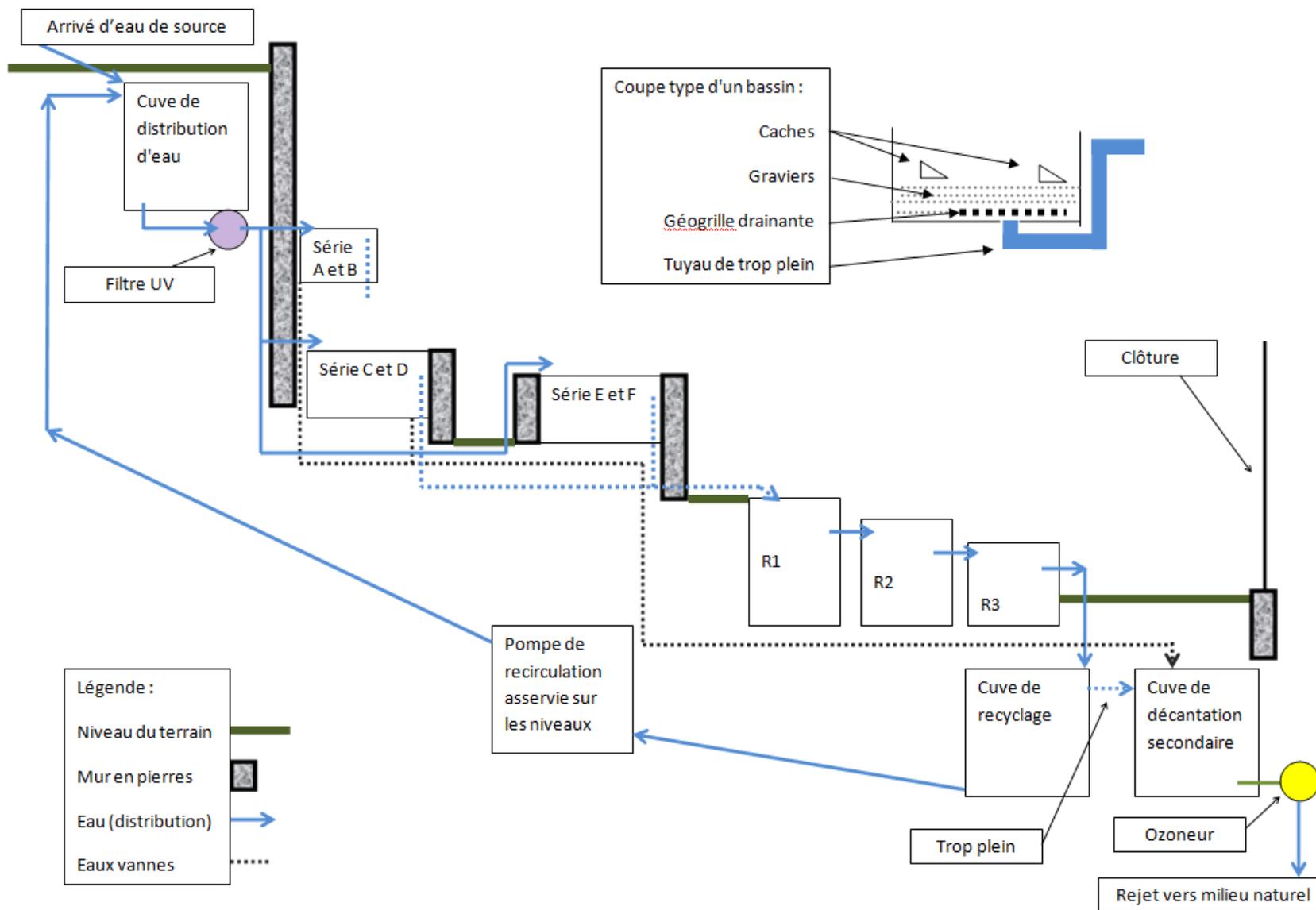


Figure 2 : Coupe schématique de la structure expérimentale où ont été menés les essais de stérilisation des mâles *P. leniusculus* de 2007 à 2012.

Protocole expérimental d'éradication de l'écrevisse de Californie (*Pacifastacus leniusculus*, Dana 1852) par stérilisation des mâles, expérimentations en bassins et *in natura*.

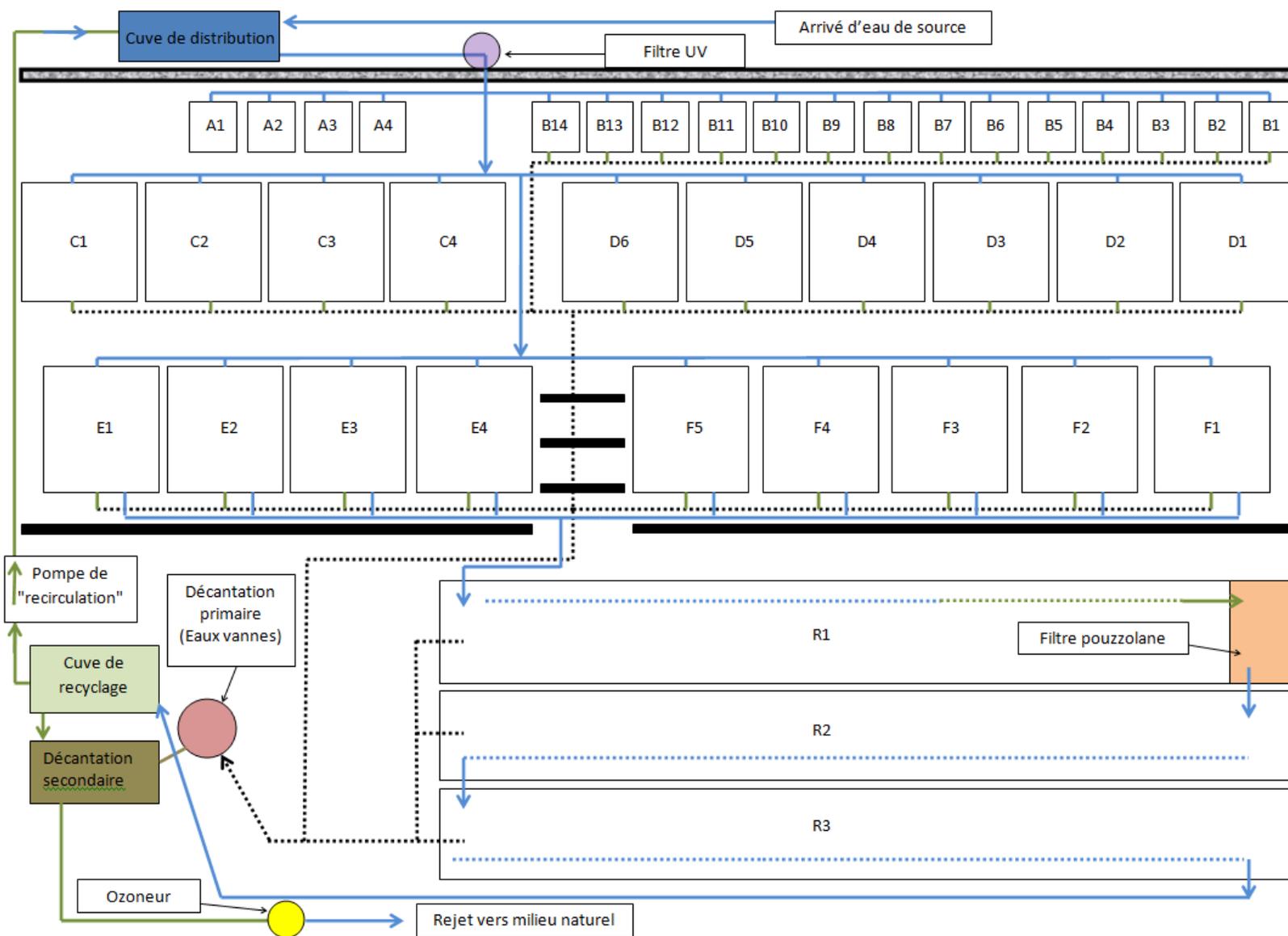


Figure 3 : Plan schématique de la structure expérimentale où ont été menés les essais de stérilisation des mâles *P. leniusculus* de 2007 à 2012.



Photo 7 : Vue d'ensemble de la structure expérimentale où ont été menés les essais de stérilisation des mâles *P. leniusculus* de 2007 à 2012.

2.1.4 Plan d'expérimentation

Pour les expériences préalables de 2005 et 2006, deux ou trois couples ont été traités de chaque manière pour chaque test. Il y a également eu des couples témoins pour s'assurer de ne pas avoir des effets induits par les conditions d'expérimentation et non par le protocole. Dans chaque box, un "couple" a été isolé dans l'une des 24 cellules disponibles.

A partir de 2007, les expérimentations comportent toujours un minimum de trois réplicats de chaque test pour lequel on place dans une cellule (division d'un bassin) ou un box (petit bassin de 0.3 à 1.2 m²) un lot d'écrevisses constitué d'un mâle pour N femelles (deux à quatre pour les tests préliminaires²⁰ et huit à 15 pour les tests de validation²¹). Il est aussi indispensable de trier les individus capturés pour standardiser les lots en termes de taille des individus mis en expérimentation, ce qui engendre une perte de 15 à 35 % environ sur le total capturé. Cette standardisation de la taille est nécessaire car des disparités trop grandes de taille entre mâles et femelles lors de l'accouplement peuvent engendrer la mort des femelles (Cukerzis, 1984; Arrignon, 1996) dans des proportions variables d'un bassin à un autre et donc rendre complexe les analyses, voire biaiser les résultats.

Les grands bassins (série R) sont utilisés pour décrire des comportements et des réactions à la stérilisation ou au piégeage dans des conditions plus proches du milieu naturel du fait de leur grande taille (6m²). Cette surface importante leur permet d'héberger des lots de 50 écrevisses de toutes tailles.

²⁰ On entend par test préliminaire un test exploratoire qui permet d'orienter les tests de validation de l'année suivante par le choix de protocoles qui semblent avoir de l'effet ou non

²¹ Le test de validation est un test présentant suffisamment de réplicats (minimum trois) et de femelles par mâle (minimum huit) pour que l'on puisse tester les effets avec au moins autant de lots témoins

2.1.5 Suivi de la reproduction et de la survie

Des suivis "complets" sont pratiqués régulièrement dans les bassins : ils consistent à retourner toutes les caches présentes dans les bassins pour sortir toutes les écrevisses et voir lesquelles sont en vie, se sont accouplées et ont pondu, quelle quantité d'œufs elles ont et la qualité de ces œufs (fécondés ou non). Ces suivis "complets" sont effectués tous les 3 à 7 jours (selon la finesse voulue des expériences) en période de reproduction (du 15/09 au 31/10 environ) puis tous les deux mois jusqu'au mois d'avril. Les premiers suivis des pontes permettent de voir l'évolution de celles-ci et ainsi de savoir si une femelle qui n'a plus d'œufs lors du dernier suivi a pondu ou non.

Dans les quatre à six semaines précédant l'éclosion (soit environ cinq mois après la ponte), on aperçoit nettement les yeux des embryons au travers de la membrane de l'œuf. C'est donc la viabilité au 5^e mois (mars-avril) qui est prise en compte pour les analyses de viabilité. Les mortalités des mâles et des femelles sont notées au fur et à mesure lors de la surveillance générale et du nourrissage.

Le suivi des pontes, pour en estimer leur viabilité, est effectué à l'œil nu selon deux critères :

- (i) Le volume relatif d'œufs présent sous la femelle en fonction de la taille de la femelle car il serait trop chronophage de procéder à un comptage précis (qui pourrait endommager les œufs de surcroît) sur plus de 200 femelles. La codification pour ce volume d'œufs est la suivante :
 - R = "grappe d'œufs remplissant totalement l'espace disponible"
 - P = "grappe d'œuf dépassant à peine des somites abdominaux"
 - M = "grappe d'importance moyenne"
 - Q = "quelques œufs" le nombre est alors mentionné entre parenthèses
 - V = "vide – aucun œuf"
- (ii) La couleur des œufs, révélatrice de leur état mais variable selon la période et donc de la durée d'incubation (Cukerzis, 1984; Fenouil, 1987), est, elle aussi, codée par des lettres :
 - J = "jaune" → œuf non fécondé plus de cinq semaines après la ponte
 - O = "orange" → œuf non fécondé commençant à se dégrader
 - R = "rouge" → œuf non fécondé en putréfaction
 - N = "noir" → œuf généralement fécondé sauf au delà de cinq mois après la ponte car au delà de ce délai on aperçoit l'embryon et le vitellus au travers de la membrane de l'œuf dans le cas d'un développement normal. Cette couleur est donc notée "viable" sauf lors du dernier suivi.
 - M = "marron" → œuf généralement fécondé sauf au bout de cinq mois (comme pour la couleur "noire")
 - M/T = "marron et translucide" → phase où l'on aperçoit l'embryon et le vitellus (au travers de la membrane de l'œuf) dans les semaines qui précèdent l'éclosion, soit généralement environ cinq mois après la ponte ; ce stade n'est observable qu'en fin d'incubation (mars-avril) si l'œuf a bien été fécondé et qu'il se développe normalement.

Il n'a été réalisé aucune mesure du diamètre des œufs, il n'est donc pas possible de savoir si celui-ci évolue au cours de l'incubation.

Six exemples de volumes de pontes et de couleurs d'œufs sont présentés avec leur viabilité associée dans le tableau IV (page suivante).

L'installation utilisée en 2005 n'étant pas faite pour résister au gel, le suivi de la reproduction a été effectué les 9, 14, 22 et 30 octobre ainsi que le 3 novembre 2005. Ce suivi s'est terminé par un bilan final de la qualité et de la viabilité des pontes qui a été effectué le 18/12/2005 et tous les individus ont été détruits.

Tableau IV: Exemples de volumes de pontes de *P. leniusculus* avec leur codes couleur et la viabilité associée lors des expérimentations de stérilisation en bassins et en milieu naturel (codes utilisés pour le volume de la ponte : R=remplis ; P=plein ; M=moyen ; M- =moyen faible ; Q(18)=quelques œufs(18) ; V=vide. Pour la couleur de œufs : m/t=marron et translucide ; o 1n=orange, un œuf noir ; o=orange)

Photo			
Volume	R	P	M
Couleur	m/t	m/t	m/t
Viable ?	Oui	Oui	Oui
Photo			
Volume	M-	Q(18)	V
Couleur	o 1n	o	
Viable ?	Non	Non	Non

2.1.6 Détermination du mode de déclenchement de la ponte chez les femelles de l'écrevisse de Californie

Comme précisé précédemment, il existe au moins deux modes de déclenchement de la ponte chez les crustacés décapodes (Payen, 1974), cela forme nos deux hypothèses de départ que l'on nommera :

A1 : c'est la pose des spermatophores par le mâle qui déclenche la ponte.

A2 : c'est le massage des orifices génitaux femelles par les gonopodes qui déclenche la ponte.

A3 : éventuelle autre cause de déclenchement.

Chez des crevettes épédonculées unilatéralement (*Processa edulis*), en absence d'accouplement, l'ovaire ne se vide que du côté épédonculé. Cette observation n'a pas reçu d'explication. Action directe du système nerveux sur le processus de ponte ? (Noël, non publié).

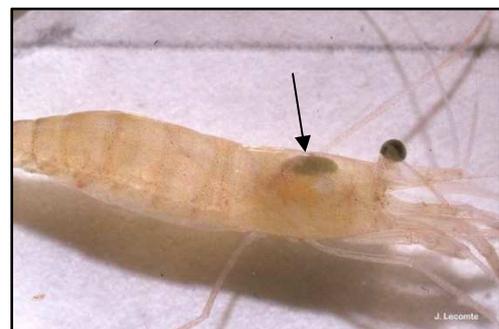


Photo 8 : Crevette (*Processa edulis*) épédonculée unilatéralement ; l'ovaire plein est désigné par une flèche.

Pour chacune de ces deux premières hypothèses, nous avons cherché des méthodes permettant de n'avoir que l'action supposée être le facteur déclenchant la ponte et pas l'autre action. Ce qui entraîne quatre tests pour la première hypothèse et six pour la seconde lors de l'expérimentation de 2005. Pour l'hypothèse A1, j'ai mis en expérimentation trois mâles avec deux femelles chacun pour les quatre modulations. Cela donne des résultats analysables sur six femelles par modulation.

- A1-1 : pose d'un écran en chambre à air devant les orifices génitaux des femelles pour éviter tout contact entre ceux-ci et les organes copulateurs des mâles. On découpe une bague (de chambre à air de vélo) d'un diamètre à peu près équivalent à celui de la femelle au niveau de la troisième paire de pattes thoraciques et de 6 à 8 mm de large. On pratique deux ouvertures dans la bague pour y laisser passer la troisième paire de pattes de l'écrevisse. On retend au besoin en ligaturant le dessus (photo 11).
- A1-2 : ablation des organes copulateurs des mâles (gonopodes). Les gonopodes sont coupés à la base à l'aide de ciseaux fins (photo 9).
- A1-3 : absence de mâle et massage manuel des orifices génitaux des femelles. J'ai tenté de masser les orifices génitaux des femelles à l'aide d'un gonopode.
- A1-4 : "couples" témoins : aucune intervention n'a été réalisée si ce n'est la détention dans les mêmes conditions que les autres couples.

Pour l'hypothèse A2, il a été mis en expérimentation deux lots de un mâle pour deux femelles.

- A2-1 : section des canaux déférents des mâles par passage avec une lame de scalpel courbe sous le premier article de chaque cinquième patte thoracique.
- A2-2 : obturation des pores génitaux des mâles par une couche de vernis à ongles (photo 10).
- A2-3 : cryocautérisation des pores génitaux des mâles. On trempe une tige de métal (brasure à l'argent) dans de l'azote liquide jusqu'à refroidissement complet (10") et on en applique l'extrémité sur le pore génital jusqu'au blanchiment de celui-ci.
- A2-4 : électrocoagulation des pores génitaux des mâles. L'écrevisse est placée sur le dos sur la plaque de l'électrocoagulateur qui fait masse et l'on applique l'aiguille sur le pore génital tout en actionnant l'appareil.
- A2-5 : les pores génitaux des mâles sont obturés par une bille de verre (d'un diamètre très légèrement supérieur à celui du pore) qui est introduite dans le pore génital.
- A2-6 : "couples" témoins, aucune intervention n'a été réalisée si ce n'est la détention dans les mêmes conditions que les autres couples

Ces idées de tests émanent de divers échanges avec quelques vétérinaires et chercheurs / scientifiques ainsi qu'avec un vendeur en animalerie et un peu d'imagination.

En 2006, l'expérience a été renouvelée pratiquement à l'identique mais avec plus de femelles par mâle (trois) et nous avons essayé un poste de clôture électrique en vue de remplacer l'électrocoagulateur car il est plus aisé de se faire prêter ce matériel. Les écrevisses ont été gardées plus longtemps en expérimentation puisque l'on a attendu l'éclosion des œufs pour être certain du diagnostic de viabilité des pontes.



Photo 9 : Ablation des gonopodes de *P. leniusculus* aux ciseaux.



Photo 10 : Obturation des pores génitaux d'un mâle *P. leniusculus* au vernis à ongles.



Photo 11 : Ecran caoutchouc empêchant le massage des orifices génitaux de la femelle par le mâle (*P. leniusculus*).

2.1.7 Méthode de stérilisation

A l'issue des tests sur le mode de déclenchement de la ponte (cf. résultats) il est apparu que la cryo-cautérisation des pores génitaux avait un certain effet négatif sur la viabilité des pontes. Cette méthode a donc été testée en tant que technique de stérilisation à partir de 2007.



Photo 12 : Détail des pores génitaux mâles de *P. leniusculus*

Des tiges de métal (brasure à l'argent de plomberie – cf. photos 13 et 14) sont maintenues dans un minimum de 10 cm d'azote liquide (dans une petite cuve type thermos inox – cf. photo 13). Le mâle à stériliser est maintenu fermement d'une main face ventrale vers l'opérateur, la jointure entre le céphalothorax et l'abdomen sur le majeur, l'index immobilisant les pattes et le pouce plaquant l'abdomen contre les autres doigts. Une tige de métal est sortie de l'azote liquide et positionnée sur l'un des pores génitaux pendant 20 secondes, puis il est appliqué une seconde tige de métal refroidie sur le second pore pendant 20 seconde également.



Photo 13 : Thermos inox contenant l'azote liquide dans laquelle trempe les ustensiles utilisés pour la stérilisation des mâles *P. leniusculus*.



Photo 14 : Ustensiles utilisés pour la stérilisation des mâles *P. leniusculus* : baquettes de brasure et pane en laiton



Photo 15 ; Détail de la panne en laiton utilisé pour cryo-cautériser les pores génitaux des mâles *P. leniusculus*.

Une amélioration du matériel, testée à partir de 2011 consiste à utiliser une panne en laiton (cf. photos 14 et 15) capable de toucher les deux pores génitaux simultanément, ce qui permet de doubler la vitesse de stérilisation. Ce test sera codé T8-2 par opposition à l'ancien qui est codé T8 ou T8-1 alors que le témoin utilise le code T1.

Cette technique de stérilisation ne peut être mise en œuvre que dans les deux à trois semaines qui précèdent les accouplements sinon il y a cautérisation des pores génitaux des mâles et donc impossibilité pour le mâle d'éjecter ses spermatozoïdes²². Dans ces conditions et puisque c'est la pose des spermatophores qui déclenche la ponte chez les femelles, la stérilisation n'apporte aucun bénéfice en termes de baisse de la viabilité des femelles qui vont de fait s'accoupler avec d'autres mâles non-stériles. L'objectif de la stérilisation testée ici est bien de faire pondre la femelle, donc que la ponte soit déclenchée mais pas fécondée.

La Photo 12 présente l'aspect normal des pores génitaux (désignés par les flèches) d'un mâle avant la stérilisation. La photo 14 montre les ustensiles utilisés pour la stérilisation pour les deux méthodes ; T8-1 à gauche et T8-2 à droite et détail photo 15. La photo 13 montre les mêmes ustensiles en train de tremper dans un thermos d'azote liquide.

La stérilisation en elle-même est illustrée par les photos 16 et 17 où l'on voit la panne en laiton appliquée sur les pores génitaux après avoir été trempée dans l'azote liquide. Il est précisé que ces photos ont été réalisées sans tremper la panne dans l'azote liquide pour éviter la présence importante de givre du fait de la température de la panne (-140 à -80 °C lors de son application) en présence d'humidité.



Photo 16 : Préhension du mâle et approche de la panne en laiton pour le cryo-traitement des pores génitaux mâles (*P. leniusculus*) pour permettre la stérilisation des individus traités.



Photo 17 : Application de la panne au contact des pores génitaux mâles (*P. leniusculus*) pour permettre la stérilisation des individus traités.

²² Observations réalisées sur dix mâles "cryocautérisés" en juillet 2006 : un seul est parvenu à éjecter ses spermatozoïdes au moment des accouplements.

2.1.8 Dispositifs expérimentaux selon les années

Au fur et à mesure des années et des résultats des expérimentations précédentes, les expérimentations se sont affinées et ont permis de tester les nouvelles hypothèses qui se dégageaient. Il est rappelé que l'écrevisse de Californie ne se reproduit qu'une seule fois par an et que les accouplements ont lieu entre le 15 septembre et le 15 octobre (selon les années et la latitude). La ponte intervient dans les 5 à 15 jours suivant l'accouplement (observations personnelles et Arrignon, 1996). L'incubation des œufs dure tout l'hiver et l'éclosion a lieu au printemps (entre fin avril et fin juin selon la température). Il est donc impossible de réaliser plusieurs essais décalés dans le temps au cours d'une même année sans dérégler complètement le cycle biologique de l'espèce (Fenouil, 1987). Ce dérèglement n'est pas conseillé si l'on veut avoir des résultats fiables et transposables aux milieux naturels mais sont aussi très complexes à mettre en œuvre (et pas réalisables avec la structure expérimentale à disposition ici).

Années 2005-2006 : Ces deux années ont été consacrées à des tests préliminaires pour déterminer le mode de déclenchement de la ponte chez les femelles de l'écrevisse de Californie. Le mode de déclenchement de la ponte a été testé par, d'un côté l'obturation des pores génitaux des mâles pour les empêcher d'émettre du sperme (trois méthodes différentes testées) et de l'autre par l'impossibilité de la part du mâle d'accéder aux pores génitaux de la femelle (pose de "préservatif" sur mesure en caoutchouc). Les méthodes utilisées sont décrites et illustrées au paragraphe 2.1.6. Ces tests préliminaires ont permis de trouver fortuitement des méthodes de stérilisation.

Années 2007 et 2008 : en 2007, dans les grands bassins, 60 individus de toutes tailles et formant une population représentative de ce que l'on peut avoir en milieu naturel (lots constitués par capture des 60 premiers individus observés sur le site de capture) avec un sex-ratio de 1.6 ♂ par ♀²³ ont été installés. Sur ces lots, une fois acclimatés en bassins, il a été procédé à des captures comme il est envisagé de le faire pour une application du protocole en milieu naturel : deux passages nocturnes et poses de nasses sur deux nuits. Lors de ces captures, les femelles et les petits mâles sont détruits et les gros mâles remis dans le bassin après stérilisation.

En 2008, seule la méthode T8 (cryo-traitement des pores génitaux) a été testée, dans les box avec huit femelles par mâle sur cinq réplicats et autant de témoins ayant les mêmes compositions en individus (sexes et tailles) dans les mêmes types de bassins. Le suivi de la reproduction a été effectué tous les trois jours. Les grands bassins ont été utilisés pour tester l'effet de la même méthode de stérilisation (T8) mais avec des taux de mâles stérilisés variables d'un bassin à l'autre, les données ne sont donc pas exploitables statistiquement (pas de réplicats et pas de témoins).

En 2009 : les expériences de cette année visaient à tester l'impact du mélange mâles stérilisés – mâles témoins sur la viabilité des pontes. Les grands bassins ont été coupés en deux pour permettre trois réplicats de chaque combinaison :

- trois lots comportant 2.6 ♂/♀ dont 50% des ♂ pubères sont stérilisés (21 ♂ et 8 ♀ par ½ bassin) – sex-ratio obtenu suite aux essais de captures en bassins en 2007
- trois lots "naturel (témoins)" à 1 ♂ par ♀ (14 ♂ et 15 ♀ par ½ bassin) – sex-ratio proche de ce qui est observé généralement en milieu naturel (Cukerzis, 1984).

²³ Ce sex-ratio a été mis en place parce que l'échantillon constitué des 60 premiers individus capturés ce soir-là avait ce sex-ratio. Avec le recul, il semble que l'échantillonnage ait été légèrement biaisé par la période de capture et que la plupart des populations ont un sex-ratio sensiblement équilibré (Cukerzis, 1984).

Les 19 bacs (de 1.2 m², non cloisonnés) ont hébergé 12 ♀ pour 4 ♂ (dont 0 à 4 ♂ stérilisés), selon une répartition aléatoire au sein de la structure avec un minimum de trois réplicats de chaque composition.

En 2010, il a été testé si la stérilisation perdure d'une année sur l'autre à partir de mâles qui ont été stérilisés en 2009. Quatre tests avec mâles témoins de 2009 et cinq mâles stérilisés en 2009, chacun dans un box avec 9 femelles. Les résultats ne sont pas exploitables statistiquement en raison de la perte de données lors de la mort de trois mâles.

Dans les grands bassins, il y a eu réitération de l'expérience de 2009 mais en remplaçant le lot témoin par un lot à 70% de mâles stérilisés afin de comparer deux proportions possibles de mâles stérilisés au sein d'une population.

En 2011 : en grands bassins, il a été testé exactement le même mélange qu'en 2010 avec les mêmes tests (70% et 50 % de mâles stérilisés) afin de confirmer ou d'infirmer les résultats surprenants obtenus en 2010 : il semblait qu'il y avait une meilleure probabilité d'engendrer une ponte viable pour les femelles situées dans les bassins où il y avait 70% de mâles stérilisés que dans ceux où il y en avait 50%. La seule modification apportée par rapport à 2010 est que les mâles de 110mm ont été remplacés par des mâles de 115 mm (du fait d'un manque de mâles de 110mm dans les captures en milieu naturel).

Dans les petits bassins, à partir de septembre 2011 (en période de reproduction), nous avons cherché à améliorer la technique de stérilisation au niveau de la vitesse d'exécution, notamment à multiplier par deux cette vitesse d'exécution et son efficacité. Pour tester ces hypothèses, deux méthodes de stérilisations ont été utilisées et cinq lots de chaque test ont été mis en place dans les petits bassins avec une répartition aléatoire des tests au sein de la structure. Il y avait donc trois types de test : T8-1 (= classique), T8-2 (deux fois plus rapide) et les témoins (T1).

Cette année 2011, en plus des données de viabilité des pontes obtenues à partir de leur observation sur les femelles, nous avons réalisé des photos des pores génitaux de tous les mâles stérilisés qui ont survécu à l'hiver. Ceci nous permet de vérifier si les lésions des pores génitaux sont effectives sur ces mâles et donc si elles indiquent que le mâle a été correctement stérilisé ou non. La photo 18, illustre les pores génitaux d'un mâle non stérilisé.



Photo 18 : Aspect normal des pores génitaux mâles (*P. leniusculus*).

En 2012 : dans les grands bassins, il a été pratiqué un autre test du mélange de mâles stérilisés – mâles témoins mais avec un sex-ratio équilibré (un ♂ par ♀ soit 14 ♂ et 15 ♀ par ½ bassin), soit trois lots où 50% des ♂ pubères sont stérilisés et trois lots témoins.

En raison de la disponibilité des petits bassins, il a été re-testé l'amélioration de la technique de stérilisation en augmentant le nombre de femelles par mâle (12 à 14 au lieu de 11) et toujours 5 lots de chaque test (T8-1 / T8-2 / T1) et une répartition aléatoire des tests au sein de la structure.

Au cours de l'été 2012, dans les petits bassins, il a été testé l'impact de l'implantation de puces RFID (Radio Frequency Identification) sur la survie des écrevisses pour évaluer l'écart de survie entre les individus marqués et non marqués lors des expérimentations en milieu naturel (voir chapitre 3, page 54). Pour ces mêmes expérimentations en milieu naturel, il a

également été estimé le taux de "pertes de marques" avec les N° collés sur des petits individus (50 à 70 mm) et avec les puces RFID sur les individus de 70 à 110 mm. L'expérience à été réalisée avec 80 écrevisses "pucées" (tailles comprises entre 75 et 100mm) et 71 "non pucées" (tailles comprises entre 75 et 110mm) dont chaque catégorie est répartie dans six box. Les puces ont été implantées le 21 avril et la vidange des bassins pour effectuer le bilan des individus en vie à été réalisée le 3 juillet. Pour le test de perte de marque, 91 individus de 35 à 80 mm ont été placé dans le même box suite à leur marquage le 16 avril. Le marquage à été réalisé avec la même colle que pour les individus des expérimentations de stérilisation mais avec des plaques numérotées d'un demi cm² en aluminium placé sur la face ventrale de la palette natatoire (ou nageoire caudale). Le lot d'écrevisses à été divisé en trois pour appliquer trois temps de séchage différents (1, 2 et 3 h) et ce avec un séchage libre et un dispositif de serrage (pince à linge miniature). La tenue des marques à été constatée à trois dates de ré-observation : 19 avril, 21 avril et 25 avril.

Le tableau V, ci-dessous, récapitule la composition (effectif de femelles et de mâles stérilisés ou non) au sein de chaque test en fonction de l'année et des types de bassins utilisés ; il est également mentionné le sex-ratio et le nombre de réplicats de chaque test.

Tableau V: Tableau récapitulatif des compositions de chaque test de stérilisation des mâles *P. leniusculus* en fonction des années et des types de bassins utilisés. Liste des abréviations : "tx_sté" = taux de mâles stérilisés testé (en %) ; "box" = petits bassins de 0,7 ou 1,2 m² ; "R" = grands bassins de 6m² (série R) ; "T1", "T8" et "T8-2" = témoins et méthodes de stérilisation testées (voir 2.1.7) ; les effectifs mentionnés (mâles et femelles) sont ceux de chaque réplicat.

tx_sté	année	type_bassin	n_femelles	n_males	SR	n_réplicats	test
0/100	2008	box	13 à 15	1	0.07	4xT1 + 3xT8	T1/T8
70/0/50	2008	R	9	32	3.56	1 de chaque	T1/T8
0/25/50/75/100	2009	box	12	4	0.33	4 de chaque	T1/T8
0/50	2009	R	15	14	0.93	3 de chaque	T1/T8
70	2010	R	7	19	2.71	3 de chaque	T1/T8
30	2010	R	14	20	1.43	3 de chaque	T1/T8
0/100	2011	box	11	1	0.09	5 de chaque	T8/ T1 et T8-2
70	2011	R	7	19	2.71	3 de chaque	T1/T8
30	2011	R	15	19	1.27	3 de chaque	T1/T8
0/100	2012	box	12 à 14	1	0.08	5 de chaque	T8/ T1 et T8-2
50	2012	R	15	18	1.20	3 de chaque	T1/T8
0	2012	R	15	14	0.93	3 de chaque	T1/T8

2.1.9 Analyses statistiques

Les analyses statistiques portent sur la totalité des écrevisses mises en expérimentation entre 2008 et 2012 en traitant séparément les expérimentations en box (séries C, D, E et F) et celles réalisées en grands bassins (série R).

Tests sur la viabilité des pontes

L'analyse de viabilité des pontes a été réalisée à l'aide de Modèles Linéaires Généralisés à effet aléatoire, dits aussi à effet Mixtes (GLMM par la suite). La variable modélisée, à savoir ponte viable/pas viable, suit une distribution binomiale. Un effet aléatoire "bassin" ou "box" a été inclus dans les modèles pour gérer le fait que les femelles provenant du même bassin ou box ne sont pas indépendantes (notamment parce qu'elles partagent les mêmes conditions). Quelques analyses préliminaires ont été effectuées sur des données d'une seule année, notamment pour 2008 dans la perspective des essais en milieux naturels et pour orienter les tests suivant. Les résultats présentés ici sont issus des analyses réalisées simultanément sur les données issues des expérimentations de 2008, 2011 et 2012 pour les box (un mâle pour N femelles). Les données de l'expérimentation de 2009 en box (quatre mâles pour 12 femelles, de zéro à quatre mâles stérilisés) ont été traitées séparément en raison de leur composition particulière. Les données des grands bassins ont également été traitées séparément de celles des box. Ce traitement a porté sur la globalité des essais en grand bassins des années 2009 à 2012. Le type de traitement ("méthode de stérilisation" *versus* "témoin" pour les box et le "taux de mâles stérile" pour les grands bassins et les box en 2009) est inclus dans le modèle comme variable explicative. Bien que le taux de stérilisation puisse être considéré comme une variable continue, nous l'avons aussi testé comme une variable qualitative pour tester l'hypothèse d'un lien linéaire ou non entre la viabilité des pontes et ce taux.

Nous avons aussi estimé la viabilité des pontes des femelles de chaque box à l'aide d'un effet fixe "box" (ce qui est équivalent à un effet fixe "N° du mâle") dans un Modèle Linéaire Généralisé avec distribution binomiale des données selon le même principe que les analyses précédentes. Cette analyse avait pour but d'évaluer si l'effet mitigé de la stérilisation (voir résultats) était induit par une viabilité moyenne dans tous les box ou par un mélange de box avec des degrés de viabilité des pontes très différents. Cela revient à tester l'efficacité de la stérilisation sur chaque mâle puisque cette analyse n'a été effectuée que sur les données des box des expérimentations de 2008, 2011 et 2012 où il n'y a qu'un seul mâle pour N femelles. En raison de l'estimation de viabilité réalisée "par mâle" les tests statistiques ne peuvent être comparés que par leur AIC respectif et non pas par leur significativité.

Probabilité de survie

La survie des individus a été relevée à trois dates de suivis "complets" lors de vidanges. Cette survie est une variable binomiale ("vivant" ou "mort") que l'on cherche à expliquer par le traitement individuel pour les mâles (stérilisé ou non stérilisé) et par le type de test pour les femelles (en présence de mâles témoins ou de mâles stérilisés). La probabilité de survie des individus a donc été modélisée à l'aide de Modèles Linéaires Généralisés à effets mixtes comme pour la viabilité des pontes. En raison de la possible variabilité annuelle des conditions climatiques et de conditions potentiellement différentes entre les bassins (renouvellement de l'eau), et donc pour gérer la non-indépendance des individus des différents box/bassins, il a été ajouté un effet aléatoire "bassin-année" dans les modèles. Pour la probabilité de survie des femelles, il a également été utilisé leur taille comme variable explicative en définissant deux catégories : "gros" (LT > 80mm) et "petits" (LT < 81 mm). Cette variable est utilisée en interaction avec le traitement.

Toutes ces analyses ont été réalisées sous l'environnement R 3.0.1 (R Core team, 2014) et notamment le package "lme4" (Bates et al. 2014a et b). Le test de significativité des variables explicatives se base sur des analyses de déviance (anODEV). Les modèles ont aussi été comparés par leur AIC (Burnham et Anderson, 2002).

Toutes les estimations sont présentées avec leur intervalle de confiance à 95%.

2.2 Résultats

Afin d'éclairer la démarche et les orientations de recherches des années 2008 à 2012 nous présenterons tout d'abord les résultats des expériences préalables de 2005 et 2006 (voir encart III). Les expérimentations de l'année 2007 ne seront pas traitées ici en raison de leur multiplicité et de leur faible nombre de réplicats.

2.2.1 Résultats des tests préliminaires

Encart III – Synthèse des résultats des tests préliminaires

Lors des tests préliminaires de 2005, il a été observé qu'avec la pose d'un écran (A1-1), toutes les femelles (N=6) s'étaient accouplées et avaient pondu sauf deux (de cellules différentes), une n'était pas apte à se reproduire (ovaires vides) et l'autre s'était accouplée mais le délai entre les deux observations suivantes n'a pas permis de dire si elle avait pondu ou non. Toutes les femelles en présence de mâles sur lesquels on avait enlevé les gonopodes (A1-2) se sont accouplées (N=6) et ont pondu. Aucune des femelles (N=6) qui avaient été massées manuellement avec un gonopode (A1-3) et qui n'avaient pas de mâles n'a effectué de ponte. Cinq des six femelles des trois lots témoin (A1-4) ont pondu normalement.

Dans le test de l'hypothèse où le massage des orifices génitaux femelles par les gonopodes qui déclençait la ponte (A2), aucune des techniques d'obturation des pores génitaux n'a fonctionné correctement. De ce fait, aucune femelle (quatre par modulation) n'a eu les orifices génitaux massés (par les gonopodes du mâle) sans avoir de spermatophores déposés sur la cuticule. Par contre, les pontes de certains tests se sont avérées mal fécondées puisqu'elles se sont mises à jaunir puis à pourrir au bout de trois à cinq semaines. Il est difficile de dégager une orientation nette mais les œufs des femelles "témoins" qui étaient dans les mêmes bassins se sont développés normalement. On a tout de même noté une tendance plus importante à la dégradation des pontes sur les essais de cryo-cautérisation (A2-3) et d'électrocoagulation (A2-4) des pores génitaux des mâles.

Pour mieux comprendre ce qui se passait, les tests les plus prometteurs (électrocoagulateur et cryotraitement des pores génitaux) et les lots témoin ont été refaits en 2006 ainsi que d'autres tests visant à explorer d'autres possibilités de stérilisation. Les résultats bruts sont présentés dans le tableau VI. Les résultats ont suivi la même tendance que sur les essais de 2005 à la différence que les pontes qui dépérissaient ne pourrissaient pas aussi vite et ne contaminaient pas les pontes saines. Ce sont les femelles accouplées avec les mâles traités par cryo-cautérisation qui ont eu le moins de pontes viables (0 sur 13 femelles ; cf. tableau VI). Cette fois, toutes les pontes ont été prises en photo pour garder une trace de l'évolution des pontes. Les photos suivantes présentent quelques exemples de pontes au 5 janvier 2007 avec le traitement associé.



Photo 19: Ponte de la femelle *P. leniusculus* N° 55, le mâle ayant reçu 20 impulsions de poste de clôture ; essais de 2006.



Photo 20: Ponte de la femelle *P. leniusculus* N°68, le mâle ayant été traité à l'électrocoagulateur ; essais de 2006.



Photo 21: Ponte de la femelle *P. leniusculus* N°42, le mâle ayant été traité par cryo-traitement ; essais de 2006.



Photo 22: Ponte de la femelle *P. leniusculus* N° 52, mâle témoin ; essais de 2006.

Tableau VI : Résultats brut des tests préliminaires à la stérilisation de *P. leniusculus* (année 2006) : nombre de femelles par test et nombre de femelles ayant engendrées une ponte viable

Méthode	test	Nombre de femelles	Nombre de pontes viables	% de pontes viables
cryo-traitement	T8	13	0	0%
électrocoagulateur	electro	8	1	13%
poste à souder à l'arc / en bain / mâles ayant les canaux déférents clairs	arcC	9	2	22%
poste à souder à l'arc / en bain / mâles ayant les canaux déférents blancs	arcB	12	6	50%
poste clôture 8 impulsions	PC20	12	7	58%
poste clôture 20 impulsions	PC8	20	12	60%
témoins	T1	20	14	70%

2.2.2 Résultats des tests de validation (années 2008 à 2012)

2.2.2.1 Viabilité des pontes

En box, un mâle pour N femelles

Le traitement simultané des données obtenues en petits bassins (box) sur les essais comportant un mâle pour N femelles (soit entre huit et quinze) de 2008, 2011 et 2012 ayant pour modulations les trois principaux tests (T8-1, T8-2 et T1) nous permet d'estimer des probabilités de viabilité globales pour chaque méthode.

Le tableau VII montre que le meilleur modèle en termes d'AIC inclus un effet du traitement. L'analyse de déviance sur ce modèle confirme que l'effet du traitement est très significatif sur la viabilité des pontes ($\text{Chi}^2 = 23,22$, $\text{Dl} = 2$, $p < 0,001$)

La figure 4 ci-contre, illustre les estimations de ces probabilités d'engendrer une ponte viable pour une femelle mise en expérimentation avec un seul mâle en fonction de chaque test mis en œuvre sur le mâle. L'effet de la stérilisation est donc très fort sur la viabilité des pontes ($z = -3,43$, $p < 0,001$, pour le test T8-1 en comparaison avec le Témoin et $z = -4,11$, $p < 0,001$, pour le test T8-2 en comparaison avec le Témoin).

Tableau VII : Tableau de sélection des modèles pour l'estimation de la viabilité des pontes des femelles *P. leniusculus* ; en box, un mâle (stérilisé ou non) pour N femelles. Années 2008, 2011 et 2012.

Modèle	AIC	DeltaAIC
test	407,4	
test+taille	409,4	2
test*taille	413,4	6
constant	426,6	19,2

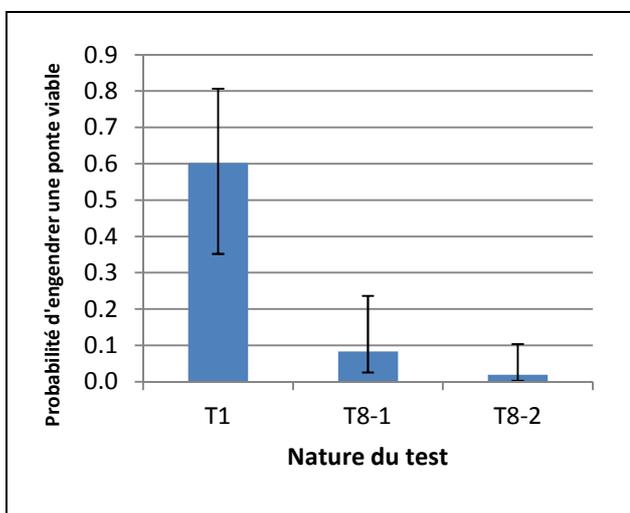


Figure 4 : Probabilité d'engendrer une ponte viable pour une femelle *P. leniusculus* en présence d'un seul mâle de chacun des tests réalisés entre 2008 et 2012 en box (T1 = témoin, T8-1 = cryo traitement des pores génitaux un par un et T8-2 = cryo traitement des pores génitaux deux par deux).

Cependant, sur la totalité des essais de stérilisation (26 réplicats dont 15 du test T8-1 et 11 du test T8-2), la viabilité des pontes n'est pas totalement nulle en présence de mâles stérilisés puisque sept mâles sur quinze, avec le test T8-1, et deux mâles sur onze, avec le test T8-2, ont engendré des pontes viables. L'observation des lésions des pores génitaux des mâles stérilisés à partir des photos prises en 2011 semble indiquer que les mâles parvenant à engendrer des pontes viables n'ont pas de lésions visibles. Afin d'illustrer ces observations les photos des mâles stérilisés en 2011 sont présentées sous forme de vignettes dans le Tableau IX.

L'analyse des probabilités d'engendrer une ponte viable de chaque mâle des différents box confirme en fait que la stérilisation a un effet en "tout ou rien". Pour cette analyse, le meilleur modèle en termes d'AIC est celui prenant le box (ce qui équivaut à prendre le mâle) comme variable explicative de la probabilité d'engendrer une ponte viable pour chaque femelle de chaque box, donc de chaque mâle (tableau VIII). Les estimations de ces probabilités individuelles de viabilité des pontes des femelles sont représentées sur la figure 5 pour chacun des tests et pour chaque mâle. Les mâles de 2011 figurant en photo dans le tableau IX sont signalés par un "*" sur la figure 5. Le tableau IX indique également la probabilité d'engendrer une ponte viable pour une femelle mise en présence de chacun de ces mâles et le numéro du mâle pour pouvoir visualiser sa position sur le graphique de la figure 5. On constate une très grande disparité entre les individus pour ce qui est de la viabilité des pontes au sein des traitements et en particulier pour les mâles stérilisés. En effet, une majorité de mâles stérilisés (principalement avec la méthode T8-2) n'engendre pas la moindre ponte viable, alors que quelques-uns vont engendrer un nombre conséquent de pontes tout à fait normales et viables. L'examen des photos des lésions, même si elles sont peu nombreuses, confirment que ces mâles parvenant à engendrer des pontes viables sont en fait des individus qui ont été mal stérilisés et qui présentent, de ce fait, au moins un des pores génitaux non-lésé.

Tableau VIII : Tableau de sélection des modèles pour estimer individuellement les probabilités d'engendrer une ponte viable pour une femelle (*P. leniusculus*) en présence de chaque mâle de chaque test en 2008, 2011 et 2012.

Modèle	AIC	DeltaAIC
box (= mâle)	386,37	
box+taille	388,37	2,00
box*taille	426,35	39,98
constant	561,58	175,21

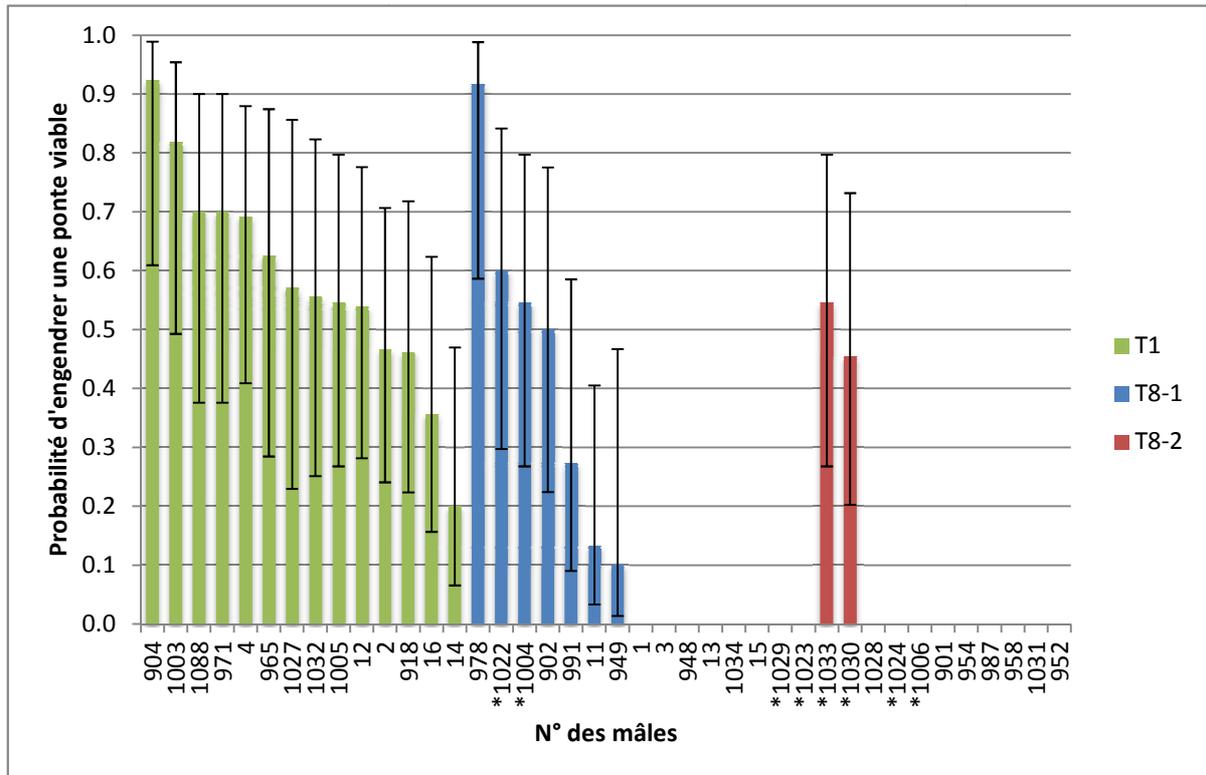


Figure 5 : Probabilité d'engendrer une ponte viable pour chaque femelle *Pacifastacus leniusculus* mis en présence de chacun des mâles en 2008, 2011 et 2012 en box. Présentation des trois tests T8-1, T8-2 et T1, les données sont classées par ordre décroissant et les absences de valeurs indiquent des probabilités d'engendrer une ponte viable de 0 [0;0]. Le "*" devant le N° d'un mâle signifie que celui-ci figure en photo dans le Tableau IX.

Ces résultats montrent que les proportions de mâles parvenant à se reproduire dans chaque test sont les suivantes : 14/14 soit 100% pour les témoins, 7/15 soit 46,66% pour les T8-1 et 2/11 soit 18,2% pour les T8-2 (cf. figure 5).

Tableau IX : Photos des mâles (*P. leniusculus*) stérilisés en 2011 par les méthodes T8-1 et T8-2 afin d'illustrer les lésions observées sur les pores génitaux ; la probabilité d'engendrer une ponte viable pour une femelle mise en présence de chacun de ces mâles est indiquée sous le N° du mâle. Les flèches rouges signalent des pores non lésés.

Méthode T8-2			
			
N°1033 viab = 0,54 - [0,27;0,80]	N°1024 viab = 0 - [0;0]	N°1030 viab = 0,45 - [0,45;0,73]	N°1006 viab = 0 - [0;0]
Méthode T8-1			
			
N°1023 viab = 0 - [0;0]	N°1004 viab = 0,55 - [0,27;0,80]	N°1022 viab = 0,60 - [0,30;0,84]	N°1029 viab = 0 - [0;0]

Sur les photos du Tableau IX les flèches rouges signalent les pores génitaux non lésés. Un pore génital lésé se reconnaît de deux façons, il peut soit présenter un amas blanc interne visible par transparence comme c'est le cas du mâle N°1023 (pore gauche, à droite sur la photo) ou du N°1024 (pore droit), soit une nécrose plus ou moins importante. Le pore gauche du mâle n°1022 présente une légère nécrose alors que le mâle N°1006 a perdu sa cinquième paire de pattes.

Seuls les mâles présentant des lésions sur les deux pores génitaux ont une probabilité de reproduction nulle et ce avec 11 à 15 femelles (par mâle) alors que les mâles présentant au moins un pore génital non endommagé ont une probabilité d'engendrer une ponte viable, chez chaque femelle du box considéré, comprise entre 0,27 et 0,84. Ce qui est très proche des témoins.

Il est précisé que nous ne connaissons pas les effets physiologiques engendrés par le cryo-traitement des pores génitaux mâles utilisé dans le cadre de ce travail. L'analyse de ces effets demanderait une collaboration avec des physiologistes spécialisés dans le domaine. Quelques travaux récents ont été publiés par des chercheurs tchèques sur la structure des spermatophores des Ascaïdés (entre autres : Niksirat et al. 2013) ; il peut être envisagé de les contacter pour une éventuelle collaboration.

En box, quatre mâles (dont zéro à quatre stérilisés) pour 12 femelles

L'évaluation de l'influence de la proportion de mâles stérilisés sur la viabilité des pontes au sein d'un effectif standardisé de quatre mâles par box a été réalisée en 2009. L'analyse des données révèle une probabilité de reproduction très proche entre les différentes proportions de mâles stérilisés. Les figures 6 et 7 présentent les estimations des modèles pour lesquels les taux de mâles stérilisés sont inclus soit en effet linéaire dans le GLMM soit en facteur. Aucun test ne s'est avéré significatif (tableau X) sur les données de cette expérience ($\text{Chi}^2 = 0,044$,

Tableau X : Tableau de sélection des modèles pour la viabilité des pontes (en box, 12 femelles pour quatre mâles, dont zéro à quatre stérilisés par box)

Modèle	AIC	DeltaAIC
test+facteur(taille)	223	-
constant	223	0
Tx_sté en linéaire	225	2
Tx_sté en facteur	229	6

$dl=1$, $p = 0,83$ en linéaire ; $\text{Chi}^2 = 1,97$, $dl=4$, $p = 0,74$ en facteur). Les figures 6 et 7 représentant les estimations des modèles avec l'effet stérilisation permettent d'illustrer l'absence d'effet : toutes les valeurs sont proches et les intervalles de confiance se chevauchent très largement. Cette absence d'effet significatif ne relève donc pas d'un problème de puissance statistique.

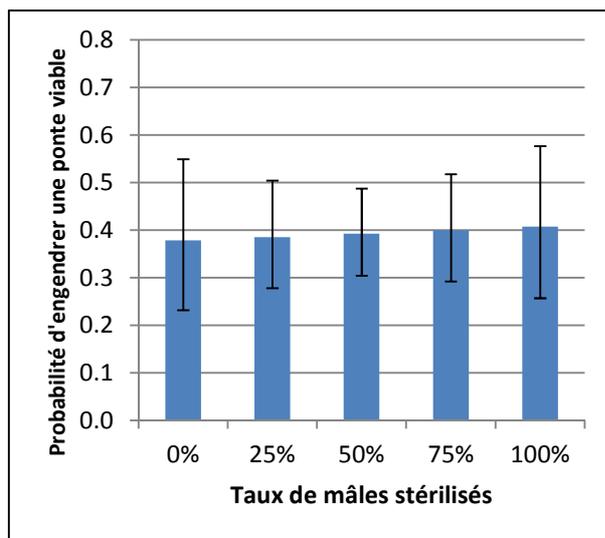


Figure 6 : Estimation des modèles pour la probabilité d'engendrer une ponte viable pour une femelle en présence de quatre mâles (dont 0 à 4 stérilisés) ; taux de mâles stérilisés en effet linéaire ; essais de 2009 en bassins sur *P. leniusculus*.

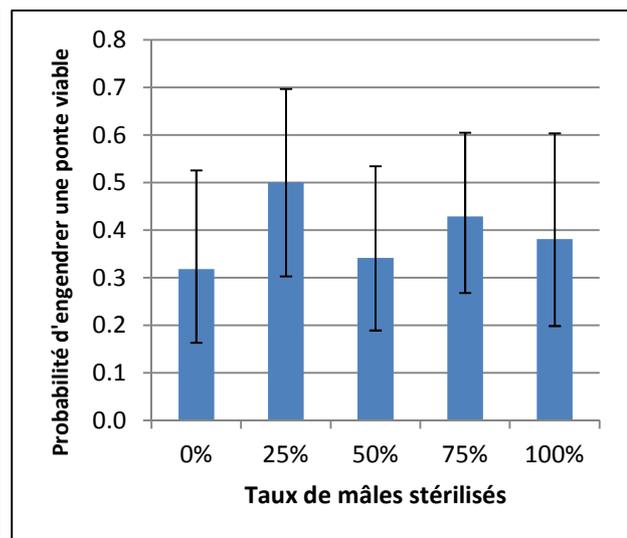


Figure 7 : Estimation des modèles pour la probabilité d'engendrer une ponte viable pour une femelle en présence de quatre mâles (dont 0 à 4 stérilisés) ; taux de mâles stérilisés en facteur ; essais de 2009 en bassins sur *P. leniusculus*.

En grands bassins, mélange de mâles (stérilisés ou non) et de femelles en proportions variables

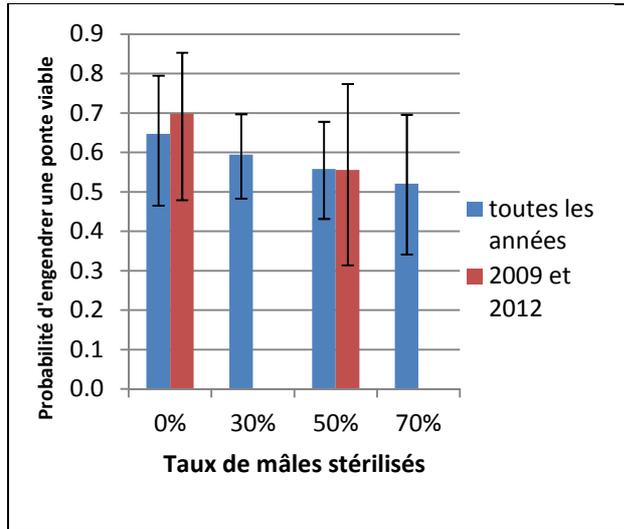


Figure 8 : Probabilité d'engendrer une ponte viable pour une femelle (*P. leniusculus*) placée en expérimentation dans les grands bassins (de 2009 à 2012) en présence de certains taux de mâles stérilisés.

Les données issues des expérimentations des années 2009, 2010, 2011 et 2012 dans les grands bassins ont été traitées de manière agrégée. Dans la comparaison des modèles (cf. tableau XI) avec le modèle constant, le seul significatif est celui avec l'effet "taille" en facteur (deltaAIC avec le modèle constant = 26 et $\text{Chi}^2 = 29,119$, $dl=1$, $p < 0.001$), mais cette significativité n'est pas liée au test de stérilisation mais au fait que les petites femelles ne sont pas en âge de se reproduire et qu'elles n'engendrent donc pas de pontes (donc pas de pontes viables). Le GLMM ne prenant que l'effet du taux de stérilisation comme variable explicative de la viabilité des pontes des femelles n'est pas significatif (deltaAIC avec le modèle constant = 1,2, $\text{Chi}^2 = 0,76$, $dl=1$, $p = 0,392$). Ces résultats en grands bassins (figure 8, ci-dessus) suivent exactement la même tendance que les essais

en box avec quatre mâles, dont zéro à quatre stérilisés, soit 0, 25, 50, 75 ou 100% de stérilisés. Dans les grands bassins ce sont des taux de mâles stérilisés de 0, 30, 50 et 70 % mais avec des sex-ratios et des effectifs variables selon les années. Toutes les valeurs des estimations du GLMM sont proches avec des intervalles de confiance se chevauchant (figure 8).

Les essais en grands bassins de 2009 et 2012 sont pratiquement les mêmes en termes de composition (0 et 50 % de mâles stérilisés avec un sex-ratio de 1/1). Leurs données ont donc été traitées séparément afin de voir si le manque de significativité des tests prenant l'ensemble des données des grands bassins est lié à l'hétérogénéité des données et pas seulement au fait qu'il y a relativement peu de réplicats (maximum deux années à trois réplicats du même test). A nouveau les GLMM utilisant la taille en interaction ou en aditif avec le taux de mâles stérilisés ne sont pas significatifs (respectivement $p = 0,44$ et $p = 0,27$). Il en est de même de l'anodev sur l'interaction entre la taille et le taux de stérilisation ($p = 0,44$). Par contre l'anodev sur l'interaction entre le taux de mâles stérilisés et la taille des femelles est significative ($p < 0,001$). L'anodev sur la taille des femelles pour variable explicative de la viabilité des pontes n'est pas significative ($p = 0,26$). Tout ceci suggère à nouveau un effet de la taille des femelles sur la viabilité des pontes mais aucun effet de la stérilisation. Les prédictions du modèle qui explique la viabilité des pontes en fonction du taux de mâles stérilisés sont présentées dans la figure 8. On constate que les valeurs sont sensiblement les mêmes pour les deux niveaux de stérilisation (0,70 au

Tableau XI : Tableau de sélection de modèles ajustés pour estimer les probabilités d'engendrer une ponte viable pour une femelle (*P. leniusculus*) mise en expérimentation dans les grands bassins entre 2009 et 2012. Le modèle utilisé pour les estimations est en gras.

Modèle	AIC	DeltaAIC
Scale(tx_sté)+factor (taille)	297,00	
Scale(tx_sté)*factor (taille)	299,00	2,00
Constant	323,00	26,00
Scale(tx_sté)	324,20	27,20

lieu de 0,65 pour les témoins et 0,5 au lieu de 0,56 pour 50% de mâles stérilisés), l'absence de significativité des effets ne relève donc pas d'un problème de puissance statistique.

2.2.2.2 Survie des individus mis en expérimentation

Ne seront présentés ici que les résultats des estimations de survie à la troisième date de suivi qui varie entre fin février et fin avril selon les années. Ces estimations sont réalisées sur un jeu de données agrégées des box et des bassins afin d'illustrer les tendances.

Tableau XII : Tableau de sélection de modèles ajustés pour estimer la survie des mâles (*P. leniusculus*) simultanément en bassins et en box au troisième suivi.

Modèle	AIC	DeltaAIC
~traitement	477,7	
constant	552,5	74,8

Tableau XIII : Tableau de sélection de modèles ajustés pour estimer la survie des femelles (*P. leniusculus*) simultanément en bassins et en box au troisième suivi.

Modèle	AIC	DeltaAIC
test+facteur(taille)	840,88	
test	847,88	7,00
constant	848,33	7,45

Le GLMM ayant pour variable explicative le traitement (stérilisé ou non) de chaque mâle dont on évalue la survie est significatif ($\text{Chi}^2 = 16,21$, $\text{dl}=1$, $p < 0,001$ et deltaAIC par rapport au modèle constant = 74,8, cf. tableau XII). Ces estimations indiquent un écart de survie entre les mâles stérilisés et non stérilisés avec des intervalles de confiance non chevauchant (figure 9).

Le GLMM utilisé pour l'estimation de la survie des femelles est celui ayant pour variable explicative le traitement du ou des mâles du bassin ou du box où se situe les femelles dont on évalue la survie. L'effet du traitement du ou des mâles du bassin est non significatif ($p=0,45$) mais l'anodev du modèle intégrant l'interaction entre le test et la taille des femelles avec le modèle constant est significative ($\text{Chi}^2 = 13,48$, $\text{dl}=7$, $p < 0,019$ et deltaAIC par rapport au modèle constant = 0,45, cf. tableau XIII). Ceci suggère un possible effet taille sur la survie. Les estimations du modèle expliquant la survie des femelles par la nature du test réalisé sont présentées dans la figure 10. Les valeurs sont proches et les intervalles de confiance se chevauchent il n'y a donc pas d'effet majeur de la stérilisation sur la survie des femelles.

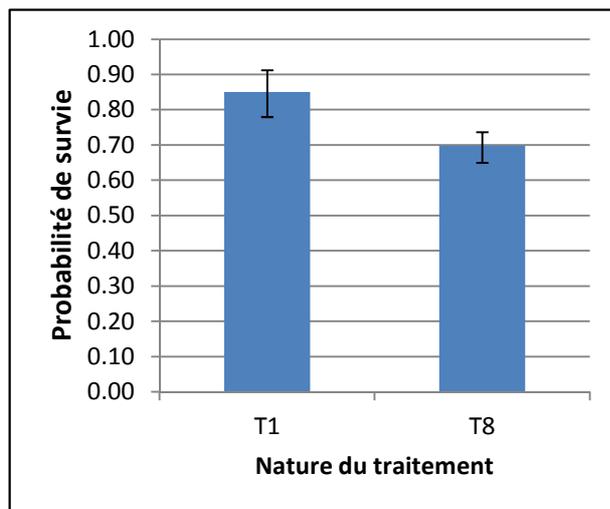


Figure 9 : Estimations de la survie des mâles (*P. leniusculus*) en fonction du traitement appliqué (stérilisation ou non) en bassins de 2008 à 2012.

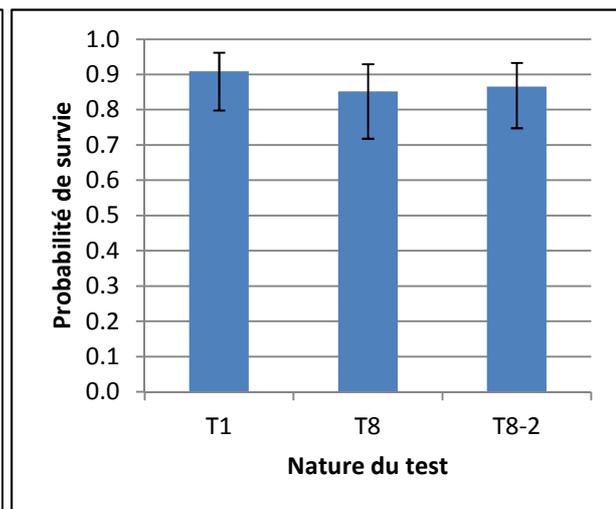


Figure 10 : Estimations de la survie des femelles (*P. leniusculus*) en fonction du test appliqué (stérilisation ou non des mâles du bassin) ; expérimentations de 2008 à 2012.

2.3 Discussion

Malgré le nombre assez restreint d'individus (six femelles par test) mis en expérimentation en 2005, il semble tout à fait clair que c'est la pose des spermatophores qui déclenche la ponte. En effet, toutes les femelles qui ont eu des spermatophores déposés sur la cuticule ont pondu même si elles n'ont pas eu de "massage" des orifices génitaux par les gonopodes (cf. : A1-1 et A1-2). Au contraire, les femelles qui n'avaient pas de possibilité d'accouplement avec un mâle, donc pas de spermatophores posés sur la cuticule, n'ont pas pondu du tout. Lors de cette expérimentation préliminaire, qui visait à déterminer le mode de déclenchement de la ponte, il a été constaté que les œufs de certaines femelles, qui avaient pondu normalement, se dégradèrent au bout de quelques semaines alors que les œufs des femelles placées avec des mâles témoins se développaient normalement. Ce phénomène de pourrissement a pu être amplifié par la concentration de tant d'écrevisses femelles (12/m²) avec des œufs dans un même bassin. C'est pourquoi l'expérience a été reconduite en 2006 avec un meilleur renouvellement de l'eau. Les résultats furent identiques puisque les femelles (au nombre de 13) en présence de mâles qui ont eu les pores génitaux traités par cryo-traitement n'ont pas engendré la moindre ponte viable alors que celles en présence de mâles témoins ont été 14 sur 20 (70%) à engendrer une ponte viable.

Cette expérimentation a donc conduit à découvrir fortuitement une méthode potentielle de stérilisation des mâles écrevisses de Californie. Les expérimentations qui ont été conduites en bassins à partir de 2008 se sont donc employées à analyser l'efficacité de cette méthode avec des femelles à la fois en présence exclusive de mâles stérilisés et en présence de mélanges de mâles stérilisés et non stérilisés.

L'efficacité individuelle, en mettant un mâle pour N femelles dans un bassin, a été testée en exprimant la probabilité d'engendrer une ponte viable pour une femelle en présence d'un seul mâle, stérilisé ou non. Cette probabilité est de 0,60 [0,35 ; 0,81] pour les témoins (T1) et 0,083 [0,026 ; 0,237] pour les femelles mis en présence exclusive d'un mâle stérilisé selon la méthode utilisée au départ (nommée T8 ou T8-1), c'est-à-dire l'application pendant 20 secondes sur chaque pore génital d'une source de froid intense à l'aide d'une tige de métal trempée dans de l'azote liquide. La stérilisation est donc effective même si imparfaite avec une réduction d'un facteur 7 de la viabilité de pontes. L'amélioration de la technique par l'usage d'une panne en laiton qui se place au contact des deux pores génitaux simultanément (nommée T8-2) et qui présente l'avantage de diviser par deux le temps de travail nécessaire augmente sensiblement l'efficacité de la stérilisation puisque la probabilité d'engendrer une ponte viable passe à **0,019 [0,003 ; 0,105]**, soit une réduction d'un facteur 30 de la viabilité des pontes. La méthode de stérilisation, et en particulier la méthode T8-2, est donc extrêmement efficace.

Malgré cette très forte efficacité, la probabilité d'engendrer une ponte viable n'est nulle pour aucune des deux méthodes de stérilisation. Cependant, l'examen détaillé des résultats en box et des photos des lésions des mâles, suggère que les pontes viables sont produites par quelques mâles mal stérilisés (deux sur 11 dans le cas du test T8-2) et non pas d'une faible viabilité pour l'ensemble des mâles. La prise de notes et de photos des lésions des pores génitaux montre qu'il est possible de constater *a posteriori* l'échec de la stérilisation. La méthode de stérilisation est donc efficace à 100% lorsque les lésions sont bien réalisées mais la stérilisation peut être ratée avec les méthodes utilisées.

L'analyse des données des expérimentations en box a en effet révélé un taux d'échec de la stérilisation de 46,66% avec la méthode T8 et de 18,20% avec la méthode T8-2 (on entend par taux d'échec une stérilisation qui n'a pas été effective par absence de lésions et observations

de pontes viables). Or tous les essais en grands bassins et le mélange de quatre mâles dans les box en 2009 ont été réalisés avec des mâles stérilisés par la méthode T8 qui présente pratiquement 50% d'échecs lors de la stérilisation des individus (la méthode T8-2 n'ayant été validée qu'après ces expérimentations). Un tel taux conduit directement à une division par deux du taux de mâles stériles dans les bassins par rapport au taux attendu de l'expérimentation mise en place. Ainsi le plus fort taux réellement testé s'avère être de 50% en box (pour un objectif de 100%, en 2009) et 35% en grands bassins (pour un objectif de 70%). Ceci pourrait expliquer l'absence de significativité des modèles testés mais aussi et surtout l'absence d'effet des mélanges de mâles stérilisés et non stérilisés sur la viabilité des pontes. En effet, les valeurs des tests avec 70% de mâles stérilisés théorique (35% en réalité) ont une probabilité d'engendrer une ponte viable de 0,52 [0,34 ; 0,70] alors quelle est de 0.65 [0.47 ; 0.79] pour les lots témoins. Malgré tout, même avec 50% de mâles stériles (valeur réelle obtenue) dans les box, la viabilité globale des pontes semble peu affectée. Il est possible qu'il suffise d'un mâle non-stérile pour féconder toutes les femelles. Il est aussi possible que cet effet de mâle "leader" soit amplifié, voire généré, par un déséquilibre des tailles des mâles, stérilisés ou non, présent dans un même bassin (par exemple un mâle dominant non-stérile fécondant plusieurs femelles même en présence de mâles stérilisés). Enfin, les comportements des mâles stériles en interaction avec des mâles non-stériles pourraient aussi expliquer de tels résultats par exemple dans l'éventualité où les mâles stériles seraient moins agressifs. Dans tous les cas, les expériences en mélange montrent qu'une stérilisation non-exhaustive des mâles conduit à une viabilité des pontes proche de celles des lots sans mâles stérilisés.

La survie des mâles est significativement affectée par la stérilisation puisque la probabilité de survivre à l'hiver est de 0.85 [0.78 ; 0.91] pour les mâles témoins et de 0.70 [0.65 ; 0.74] pour les mâles stérilisés, soit 0,15 point d'écart. Au contraire, la survie des femelles n'est que très peu modifiée (de 5% mais les intervalles de confiance se chevauchent largement) par le fait d'être en présence ou non de mâles stérilisés dans leur bassin. Ces estimations de survie peuvent être détaillées en fonction des taux de mâles stérilisés, de la taille des bassins et de leur concentration en écrevisses. Il serait également intéressant de vérifier l'influence de la taille (donc de l'âge) sur cette survie, à la fois en analysant séparément les individus matures et non matures pour les données des grands bassins mais également en définissant des classes de taille. Dans l'optique d'une application du protocole en milieu naturel cette survie légèrement plus faible pour les mâles stérilisés limite l'impact du relâché des mâles en terme d'effectif de population mais permet également de laisser de la place aux mâles non stérilisés pour croître et féconder les femelles à la saison suivante.

Ces expérimentations ont donc montré que l'on peut stériliser avec un taux d'efficacité de 100% (0% de probabilité de reproduction) en bassins lors de mise en présence exclusive de femelles avec un seul mâle stérilisé. Il demeure pour le moment 18,2 % de mâles stérilisés qui ne le sont pas d'un point de vue effectif du fait de la difficulté de réussir les lésions systématiquement. Le traitement des données d'enregistrements thermiques (sur la panne en laiton) lors des stérilisations de 2011 devrait permettre de détecter les erreurs de mise en œuvre qui conduisent à ces échecs afin d'y remédier. A la suite de cela, il pourrait être intéressant de conduire une estimation de ce taux d'échec à plus large échelle pour permettre de le calculer avec plus de fiabilité. Pour cela, il serait nécessaire de mettre en expérimentation au minimum une centaine de mâles pour avoir une taille d'échantillon suffisante pour estimer précisément ce taux. Dans une telle situation trois à cinq femelles par mâle suffiraient à détecter si le mâle est bien stérilisé ou non. Afin de permettre la standardisation de la méthode, il est primordial d'effectuer un suivi thermique de la panne en laiton lors de la stérilisation.

Une fois cette standardisation de la méthode réalisée, le taux d'échec devrait être proche de zéro et connu précisément. Il sera alors possible de reconduire des expérimentations en bassins avec des effectifs très standardisés en termes de taille et de capacités physiques pour évaluer précisément les effets de la stérilisation lors de la présence d'un mélange de stérilisés et non stérilisés. Malgré tout, les essais en mélange, même avec un taux de mâles stérilisés effectifs de 50% sont assez peu concluants et les mécanismes comportementaux expliquant ces résultats seraient intéressants à étudier (préemption des femelles par les mâles non-stériles, baisse de l'agressivité des mâles stériles...).

Cette méthode de stérilisation a été développée avant tout pour une application en milieu naturel afin de permettre l'éradication de cette espèce sur des sites à forts enjeux patrimoniaux. D'un point de vue déontologique et sanitaire, il n'est pas souhaitable de procéder comme pour les insectes à un élevage de masse suivi d'une libération dans le milieu naturel des individus produits et stérilisés. Le concept est plus orienté sur des captures intensives d'individus sur un site isolé et à forts enjeux avec une probabilité de réintroduction²⁴ faible. Lors de ces captures, les femelles seraient détruites²⁵ ainsi que les petits individus car il ne semble pas possible de stériliser des mâles qui ne sont pas pubères (risque d'obturation définitive des pores génitaux). Les mâles seraient, quant à eux, conservés en captivité à proximité du site le temps des captures pour ensuite être stérilisés et remis à l'eau. Cela impose de pouvoir réaliser les captures sur le site (cf. introduction de ce mémoire pour les techniques possibles) avec toutes les contraintes que cela comporte.

Quant à la faisabilité de la stérilisation, les ustensiles utilisés ne s'usent pas, le consommable que constitue l'azote liquide est assez facile à trouver et ne coûte pas cher (~3€/L au détail). Par contre la méthode demande du temps et de la patience. En effet, l'utilisation de la méthode T8-2 permet d'aller plus vite qu'avec la T8 : il est désormais possible de stériliser environ deux mâles à la minute, soit 100 à 120 par heure. Ce qui permet d'appliquer cette technique à des lots de quelques centaines à un millier d'individus à stériliser à condition de faire quelques pauses. Cette technique est donc réaliste en pratique contrairement à celle proposée par Aquiloni et al (2009) qui nécessite de traiter les mâles capturés dans un centre d'irradiation.

Comme le suggèrent Stebbing et al (2012) la stérilisation et tout particulièrement par la technique développée ici (cryo-traitement des pores génitaux mâles) serait utilisable en complément avec des moyens de capture adaptés pour permettre la régulation ou l'éradication de populations d'écrevisses introduites. Il semble néanmoins qu'il soit nécessaire de relâcher une très forte proportion de mâles stérilisés dans le milieu pour parvenir à affecter la reproduction des femelles n'ayant pas été capturées. Par ailleurs, le fait que la survie des mâles stérilisés soit moindre que celle des mâles témoins limite les impacts du relâché de mâles stériles puisqu'une partie d'entre eux vont mourir avant la saison suivante. A contrario, il serait souhaitable que ces mâles survivent mieux que les autres afin de les supplanter et d'occuper le milieu pour limiter le développement des individus restant (mâles non stérilisés et femelles). Il est à noter que ces estimations de survie ont eu lieu en bassins, or les conditions du milieu naturel peuvent limiter les risques d'infection et augmenter les risques de prédation ... il est donc difficile de dire si le même écart de survie sera observé en milieu naturel.

²⁴ On entend ici par "réintroduction" le fait que quelqu'un puisse lâcher à nouveau cette espèce sur le site ou que des populations voisines le recolonise naturellement

²⁵ Il est bien évident que c'est la meilleure façon d'empêcher un individu de se reproduire !

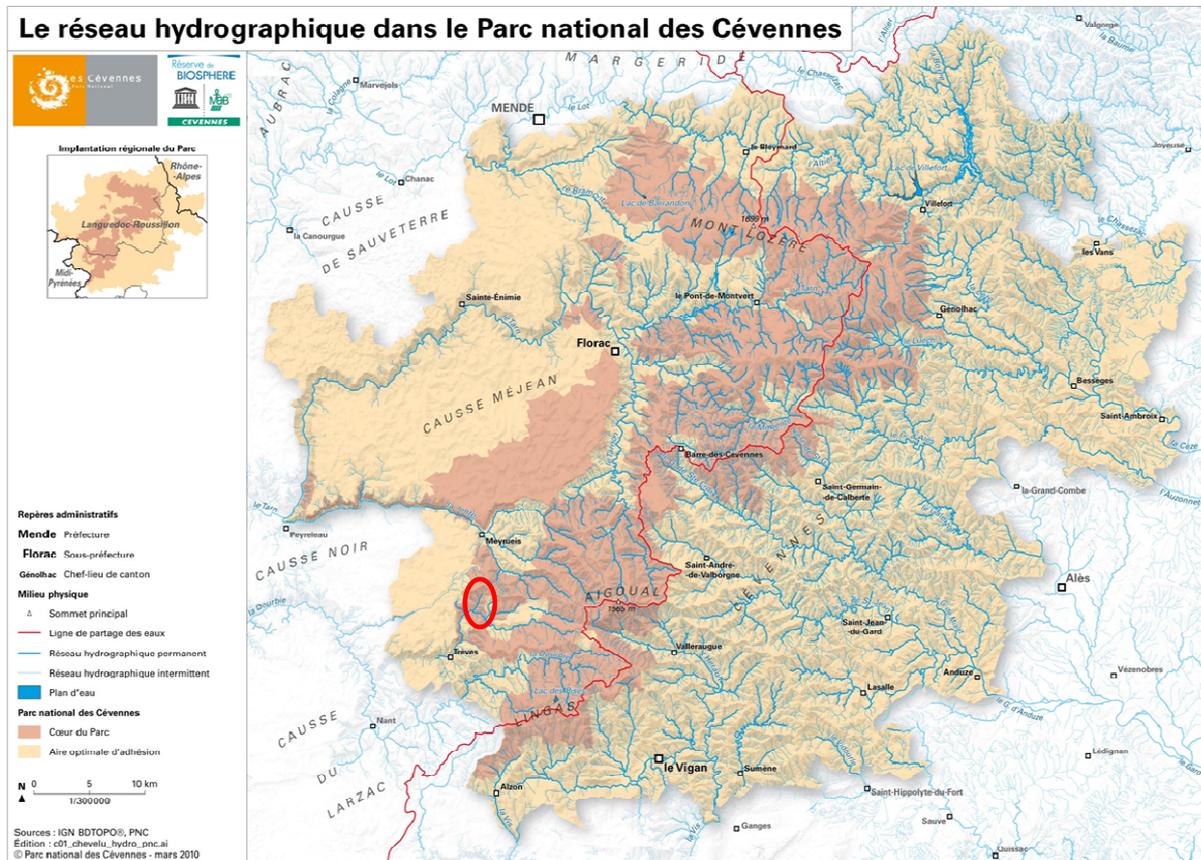
Pour le moment le cryo-traitement des pores génitaux n'a été testé que chez l'écrevisse de Californie mais il est tout à fait possible que ce soit transposable à d'autres espèces d'écrevisses.

Une tentative d'essais à été réalisée en 2008 sur l'écrevisse de Louisiane mais les données ne sont pas exploitables car je n'ai pas tenu compte de la possibilité que les femelles soient fécondées avant la capture, en raison de la présence d'un réceptacle séminal chez la femelle (Vigneux et al. 1993) et je ne m'en suis rendu compte que lorsque j'ai constaté que des femelles qui n'avaient pas de mâles ont engendrées des pontes viables. L'expérimentation de la stérilisation chez les écrevisses n'en est donc qu'à ses débuts.

3 Expérimentation *in natura* : le ruisseau de la Foux, en zone cœur du Parc National des Cévennes

L'expérimentation en bassins a pour vocation de transposer les méthodes de stérilisation testées en captivité à une application en milieu naturel. Or les conditions d'un milieu naturel sont infiniment plus complexes à maîtriser que celles d'un vase clos expérimental. C'est pourquoi il est nécessaire que les premières applications en conditions réelles soient évaluées le plus scientifiquement possible. Si la stérilisation est évoquée (Stebbing et al. 2012) ou testée expérimentalement (Aquiloni et al. 2009) depuis peu, il n'y a pas eu d'essais en milieu naturel publiés. La méthode expérimentée ici combine des captures manuelles à la stérilisation des mâles par le cryo-traitement des pores génitaux.

Cette technique, très efficace en bassins (cf chapitre précédent), a l'avantage de demander peu de matériel et peut être mise en œuvre à proximité immédiate du site de capture contrairement à la stérilisation aux rayons X (Aquiloni et al. 2009).



Carte 1 : Carte de localisation du ruisseau de la Foux au sein du réseau hydrographique du Parc National des Cévennes et zonage de celui-ci.

Dans sa déclinaison appliquée au milieu naturel, le protocole de stérilisation consiste à capturer un maximum d'individus (PFL), à détruire toutes les femelles et les mâles non pubères qui ont été capturés, puis à relâcher les gros mâles après stérilisation. Le but d'une telle opération est de limiter la reproduction des femelles qui n'ont pas été capturées en saturant le milieu avec des mâles stérilisés mais également de déséquilibrer la population en augmentant l'écart de taille entre les mâles et les femelles (en conservant les mâles et en enlevant le plus possible de femelles) afin d'augmenter les mutilations, voire les morts, de femelles lors des accouplements (Arrignon, 1996; Cukerzis, 1984). Ces captures se déroulent

au mois de septembre (dans les cinq à vingt jours précédant les accouplements) en deux passages par nuit sur trois nuits consécutives. L'ensemble des individus mâles capturés est stabulé dans des bacs en plastiques munis de bulleurs. Les mâles sont stérilisés selon la méthodologie décrite au 2.1.7, puis remis à l'eau le lendemain du dernier soir de capture.

Le fait de détruire tous les petits individus capturés ainsi que les femelles et de ne remettre à l'eau que les mâles pubères devrait impacter significativement la distribution des tailles au sein de la population. L'évolution de cet équilibre sera non-impacté par nos actions entre septembre 2009 et septembre 2010, alors qu'il est censé l'être ensuite puisque la stérilisation n'a commencée qu'en septembre 2010.

Afin d'évaluer les effets de ce protocole de stérilisation sur la dynamique de la population de PFL mais aussi l'efficacité des captures et le taux de stérilisation, un protocole de suivi individuel par Capture-Marquage-Recapture a été mis en place. Ce protocole a été conçu pour permettre d'estimer les effectifs à chaque saison, le taux de capture et le taux de survie des individus entre deux saisons de capture (automne et printemps), la probabilité de reproduction ainsi que les déplacements des individus des deux espèces d'écrevisses présentes au sein de la station.

Durant toutes les opérations (terrain et bassins) un protocole de désinfection très strict est appliqué pour éviter la propagation de l'Aphanomycose (protocole détaillé en annexe 1).

3.1 Matériel et méthodes

3.1.1 Site d'étude

Le ruisseau de la Foux est un petit affluent du Trévezel, situé sur la commune de Lanuéjols dans le Gard en zone cœur du Parc National des Cévennes (Carte 1). Le Trévezel est lui-même un affluent de la Dourbie qui conflue avec le Tarn à Millau (département de l'Aveyron - France), il se situe donc sur le bassin Atlantique.

Ce ruisseau est de petit gabarit : il fait en moyenne 2,15 m de large avec quelques extrêmes à 4,6 et 4,9 m, la profondeur moyenne est de 15-20 cm avec quelques mouilles de 30 à 70 cm de profondeur et quelques fosses qui passent le mètre : une fosse de 1,5 m à 240m de la confluence et deux autres de 1-1.2m au niveau de cascades. La présence de l'écrevisse à pattes blanches (*Austropotamobius pallipes* – APP par la suite) est connue sur ce ruisseau depuis 1989 officiellement²⁶ et une prospection en 2000 avait révélé uniquement la présence de cette espèce²⁶. Or les prospections de 2003 ont mis en évidence une population d'écrevisses de Californie²⁶. Cette population résulte très probablement d'une introduction volontaire puisque aucune autre population de cette espèce n'est connue à moins de 17 km sur le réseau hydrographique et sept kilomètres à vol d'oiseau sur le bassin de la Jonte. Cette population de PFL menace par compétition l'écrevisse à pattes blanches, espèce autochtone et protégée car en régression généralisée et donc classée "vulnérable" par l'UICN²⁷. Les tentatives d'éradication par pêches d'épuisement de 2004-2005 par les agents du Parc national des Cévennes (PnC par la suite) et du Conseil Supérieur de la Pêche (aujourd'hui ONEMA) n'ont pas été concluantes (comptes rendu internes PnC et CSP²⁶) puisqu'elles n'ont permis la capture que de 21 PFL en deux passages le 20 juillet et le 11 août 2004, avec observation en

²⁶ Bilan 2004 de l'opération de capture de l'écrevisse signal *Pacifastacus leniusculus* sur le territoire du Parc national des Cévennes dans le département du Gard (rédigé le 01/12/2004 par Marion Digier).

²⁷ Source : IUCN. 2008. The IUCN Red List of Threatened Species. <http://www.iucnredlist.org>

parallèle de six et huit APP). En 2005 se sont quelques dizaines d'individus qui ont été capturés (com. pers. PA David).

La population de PFL progresse chaque année vers l'amont en repoussant celle d'écrevisses à pattes blanches (com. pers. PA David), risquant, à terme, de l'éradiquer comme cela c'est produit sur le ruisseau de Chardonnet, un affluent du Lot à Auxillac (48) (com. pers. M Borel-ONEMA SD48). Devant cette problématique, le PnC et la Direction Régionale de l'Environnement de l'Aménagement et du Logement Languedoc-Roussillon (DREAL-LR par la suite) ont décidé de s'impliquer, avec un encadrement scientifique de l'EPHE, dans l'expérimentation *in natura* de la méthode d'éradication de PFL par stérilisation mécanique des mâles développée dans le chapitre précédent.

Encart IV : A la recherche d'un site témoin

Il était initialement prévu de travailler sur deux ruisseaux, l'un servant à l'expérimentation et l'autre de "témoin". Pour ce faire, nous avons enquêté auprès des fédérations de pêche et des services départementaux de l'ONEMA du Gard, de la Lozère et de l'Aveyron, des techniciens rivière du secteur (BV Tarn Amont et Hérault) et des agents du Parc National des Cévennes pour identifier un site témoin potentiel.

Cependant, sur les populations d'APP connues en 2005-2006 sur les affluents rive gauche de la Dourbie à proximité de la confluence avec le Trevezel (ruisseau du Viala et ruisseau des Crozes, com. pers. M Guilemet FDPPMA 12), il n'a pas été possible de ré-observer des APP en 2009-2010 (com. pers. M Guilemet FDPPMA 12 et observations personnelles). Par contre sur le ruisseau de St Gleys, il y avait présence de PFL jusqu'aux sources (prospections PnC 2010) et aucune APP n'avait été observée. De même sur un affluent direct du Tarn, le ruisseau de Trébans à Boyne (12), des PFL ont été observées sur la zone normalement occupée par APP trois ans plus tôt (prospections personnelles suite au signalement de la FDPPMA 12). Lors de ces prospections, il n'a été observé aucune APP, à la fois sur la zone colonisée récemment par PFL et sur l'amont.

Deux affluents de l'Hérault semblaient pouvoir convenir, mais en affinant les recherches, il est apparu que le premier présentait au minimum plusieurs centaines de mètres entre les deux populations des deux espèces et le second ne comportait vraisemblablement plus que quelques APP (com. pers. ONEMA 30).

Enfin, le site le plus prometteur était un affluent de la Brèze au dessus de Meyrueis (48), le ruisseau de Cabanals. Cependant la population de PFL remontait dans la Brèze mais pas tout à fait jusqu'à la confluence. De ce fait, le ruisseau de Cabanals ne présentait pas suffisamment de caractéristiques communes avec le ruisseau de la Foux : il n'y avait pas chevauchement de la répartition des deux espèces. Par ailleurs, le ruisseau de Cabanals est busé, la confrontation entre les deux espèces ne pouvait donc pas avoir lieu "naturellement" durant l'étude (Prospection de 2009 avec les agents du Parc). En effet, un busage engendre une rupture de la continuité écologique sur ce ruisseau. Malgré les fortes capacités de franchissement des PFL, il était fort probable qu'elles ne parviennent pas à remonter toutes seules sur le ruisseau de Cabanals. Cela a d'ailleurs été confirmé par les prospections de 2013 et 2014 réalisées par la FDPPMA 48 (com. pers. D. Meyrueis) qui ont permis la ré-observation de l'APP dans le ruisseau de Cabanals et des PFL dans la Brèze sans évolutions notables.

L'idée de travailler sur un site témoin a donc dû être abandonnée mais ne porte pas préjudice à l'interprétation des résultats présentés ici, même si un tel suivi aurait pu fournir des informations complémentaires.

3.1.2 Captures-Marquage-Recaptures (CMR)

La stérilisation n'ayant jamais été testée en milieu naturel, il était impossible de prévoir la réaction démographique des populations (APP et PFL) aux captures intensives de PFL et aux relâchés de mâles stérilisés. Il a donc été décidé de suivre les paramètres démographiques sur la durée de l'expérimentation par la technique des Captures-Marquage-Recapture (CMR) avec un marquage individuel des individus des deux espèces et un suivi pluriannuel sur PFL avec un marquage pérenne par puces RFID sur cette espèce uniquement. La première année d'expérimentation (2009) a été consacrée à faire un état des lieux par CMR sans appliquer de protocole de stérilisation notamment dans le but d'estimer les tailles des deux populations.

Suite à l'obtention des autorisations nécessaires à la manipulation de ces espèces (Arrêtés préfectoraux du 25/09/2009, cf. annexe), les premières expérimentations ont eu lieu fin septembre 2009.

La stérilisation est censée réduire la fécondité de la population en faisant échouer la fécondation lors des accouplements. Il est donc probable que la réussite de l'opération dépende directement du taux de mâles que nous serons parvenus à stériliser. Nous devons donc caractériser principalement la population d'individus pubères, et si possible la cohorte qui précède la puberté. Il a été fait le choix de définir le seuil de 50 mm comme taille minimum des individus à marquer pour des raisons pratiques (surface disponible pour le marquage) et scientifiques car cette taille correspond souvent à la classe "pré-pubères" chez l'APP (Neveu, 2000).

Les écrevisses ayant une croissance par mues successives, aucun marquage externe ne peut résister à la mue²⁸. Il est par contre possible d'implanter dans l'abdomen des marques colorées en élastomère (Visible Implant Elastomer Tags²⁹). Cependant cette solution présente le désavantage de nécessiter une vision totale de la marque lors de la recapture, ce qui est peu probable du fait des mouvements violents de l'abdomen qui risquent de la faire bouger. Nous ne disposons donc pas de solution de marquage pérenne et individuelle (au sens pluriannuel) pour les écrevisses à part les systèmes de puces électroniques (RFID) implantées dans l'abdomen. En effet, une marque présente à l'intérieur du corps ne sera qu'exceptionnellement rejetée lors de la mue (com. pers. P. Cordier et E. Lewden). Cette option est cependant impossible à mettre en œuvre sur des individus de petite taille (50-60 mm) pour ne pas risquer d'augmenter la mortalité. Cette technique de marquage est assez onéreuse (tarif d'une puce : 1.6€ pour des puces de 2.12x8mm et 6€ pour des puces 1x7mm). De plus, à la date de l'élaboration du protocole (août 2009) nous n'avions pas de retours d'expérience sur l'emploi de ce type de marque sur APP. Ainsi, pour ne pas risquer de porter préjudice à cette espèce en déclin (que nous souhaitons protéger) nous avons choisi de la marquer uniquement avec des N° collés sur les carapaces (exosquelette constitué de Chitine). Ces N° sont de petits morceaux de plaque d'imprimerie "Offset" en aluminium. Ils sont collés avec du SIKAFLEX® 11FC. Ces N° sont posés en face ventrale afin de ne pas influencer la probabilité de re-capture des individus marqués lors d'une session de CMR suivante (la plaque pourrait en effet augmenter la visibilité des individus dans l'eau en se comportant comme un miroir). Cette méthode de marquage ne résiste donc pas à la mue, elle ne permet que des analyses à l'échelle d'une période courte pendant laquelle il y a peu de mues (début du printemps ou fin d'été) ou sur la période hivernale (pas de mues en hiver) (Arrignon, 1996; Cukerzis, 1984; Fenouil, 1987). Il était donc indispensable de mettre en œuvre une campagne de marquage en

²⁸ A part les méthodes utilisant un codage de mutilations par des trous dans la palette natatoire (Neveu, 2000) ou l'ablation de pattes ; nous n'utilisons aucune de ces méthodes pour ne pas mutiler les individus (ce qui risque également d'induire des mortalités).

²⁹ <http://www.nmt.us/products/vie/vie.shtml> (consulté le 27/10/2015)

septembre après les mues et des recaptures au printemps avant les mues de l'année suivante (début mai). Pour les PFLs, les premiers essais en bassins ont montré que l'on pouvait marquer à partir de 70 mm avec des puces de 8x2mm. Il n'a pas été constaté de mortalités significatives sur cette classe de taille alors qu'il y a eu quelques cas de mortalité sur les individus de 60 mm (cinq puces ont été implantées le 26/08/2009 : deux à des écrevisses de 60mm et trois à des individus de 70 à 80 mm ; un seul individu de 60 mm est mort mi septembre 2009). Pour cette espèce ; les individus de 50 à 70 mm ont donc été marqués comme pour les APP au moyen de N° collés. Les PFLs de plus de 70 mm ont, quant à elles, été marquées au moyen de puces RFID de 2x8mm.

Afin de s'assurer que les protocoles de marquage garantissent une absence de mortalité induite et un taux de perte de marques acceptable, il a été effectué des tests de validation en bassins (cf. encart V).

Encart V – Survie et pertes de marques en bassins

L'expérience a été menée en 2012 dans les petits bassins (box) : aucune perte de marque n'a été constatée sur les individus pucés pendant la durée de l'expérience (1,5 mois, N=80). Le traitement statistique des survies individuelles de chaque écrevisse (pucée ou non pucée) au moyen d'un GLM en prenant la variable "pucé/ non-pucé" comme variable explicative de la survie (vivant/mort, variable binomiale) est non significatif ($\text{Chi}^2=1,09$, $\text{dl}=149$, $p=0,29$). Les prédictions de ce modèle indiquent même une tendance à une meilleure probabilité de survie pour les individus pucés 0,55 [0,44 ; 0,66] que pour les non pucés 0,46 [0,35 ; 0,58].

Le test de perte de marques collées a été arrêté (pour le traitement des données) à la seconde observation (21 avril) car 17 mues ont été observées le 25 avril, il était donc inutile de continuer l'expérience en raison de la perte de marques naturelle par les mues. Différents GLM ont été testés en prenant la tenue des marques collées comme variable expliquée (maintien *versus* perte, variable binomiale) et le temps de séchage ou le serrage éventuel comme variables explicatives. Tous les modèles testés ont des AIC trop proches pour être sélectionnés sur ce critère (cf. tableau XIV). L'effet du temps de séchage (variable qualitative puisque regroupé en classes) comme variable explicative de la tenue des marques collées n'est pas significatif ($\text{Chi}^2= 1,07$, $\text{dl}=89$ et $p=0,30$) et les valeurs prédites par ce modèle sont très proches les unes des autres pour les différents niveaux du traitement (cf. figure 10). L'effet du serrage de la marque par une pince (variable binomiale) comme variable explicative du maintien des marques collées n'est pas significatif non plus ($\text{Chi}^2= 1,36$, $\text{dl}=89$ et $p=0,24$) et les valeurs prédites sont également très proches (cf. figure 11).

Tableau XIV : Tableau de sélection des modèles pour estimer le taux de perte des marques collées sur *P. leniusculus* ; réalisé en bassins en 2012 avec les mêmes marques que sur le ruisseau de la Foux.

Modèle	AIC	DeltaAIC
constant	51,36	-
serrage	51,99	0,33
temps_sechage	52,29	0,93
serrage+temps_sechage	52,85	1,49
serrage*temps_sechage	53,35	1,99

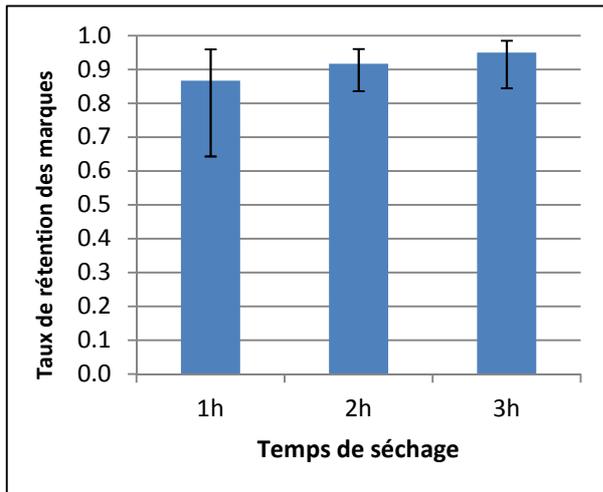


Figure 10 : Influence du temps de séchage sur le taux de rétention des marques collées sur des *Pacifastacus leniusculus* de 50 à 70 mm ; essais réalisés en bassins.

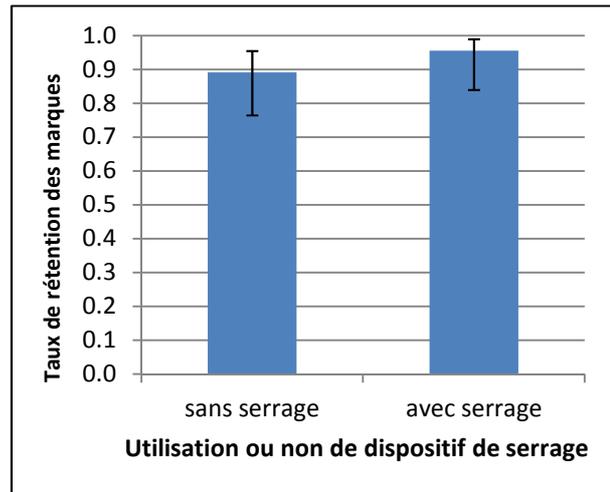


Figure 11 : Influence du serrage (pendant le temps de séchage) de la marque collée sur le taux de rétention des marques collées sur des *Pacifastacus leniusculus* de 50 à 70 mm ; essais réalisés en bassins.

La zone d'étude a été découpée en tronçons de 10 m de long en partant de la confluence avec le Trévezel et sur 830m (totalité de la zone colonisée par APP et PFL additionnée de 50 m pour suivre s'il y avait une colonisation des populations vers l'amont). Le découpage en tronçon de 10 m permet de remettre les écrevisses après le marquage au plus près de la zone de capture afin de limiter le stress et d'induire le moins possible de déplacements qui perturberaient l'espèce et risqueraient de biaiser les résultats (risque de fuite si le relâché a lieu sur une zone non connue par l'écrevisse). Suivant cette perspective, nous disposions au préalable, dans le ruisseau et sur chaque fin de tronçon, 83 seaux numérotés qui correspondaient à chaque tronçon (photo 23). Les seaux étaient ensuite ramenés à un poste de marque central où les individus étaient mesurés, pesés, sexés et marqués.

Les mesures de longueur totale des individus étaient effectuées au moyen d'un réglet inox modifié, (cf. photo 24) pour permettre un accrochage sur la pointe du rostre. L'écrevisse est ensuite "développée" sur le réglet ; la lecture de la longueur s'effectue visuellement grâce aux graduations au millimètre (cf. photo 25).

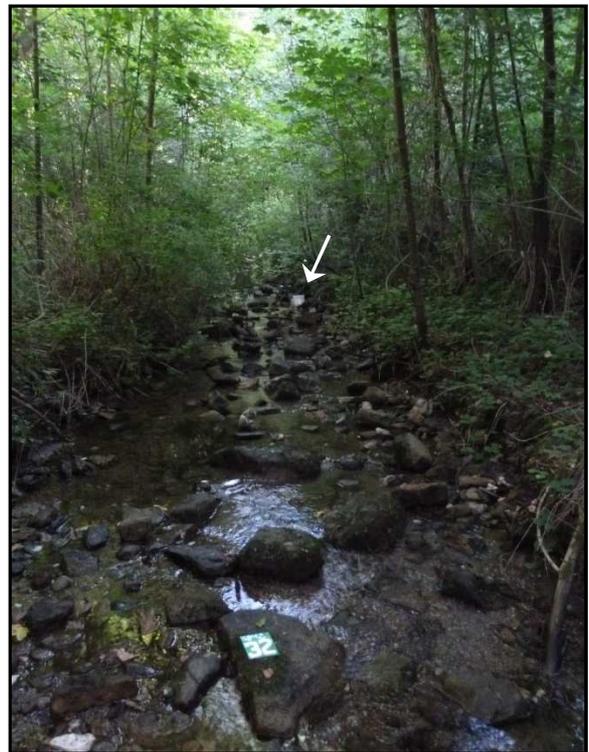


Photo 23 : Le tronçon 33 vue de l'aval ; le seau du tronçon est signalé par une flèche. Au premier plan le N°32 qui annonce la fin du tronçon 32.



Photo 24 : Utilisation du réglelet de mesure sur une écrevisse de Californie, vue de profil.



Photo 25 : Utilisation du réglelet de mesure sur une écrevisse de Californie, vue de dessus, individu de 87mm.

Les pesées sont effectuées sur une balance de laboratoire de marque Adam Equipement d'une capacité de 300 grammes avec une précision de 0,01g mais la mesure est arrondie à une précision de 0,1 g puisque la moindre goutte d'eau peut fausser la mesure et il n'est pas nécessaire d'avoir une mesure au centième de gramme. Le sexage est effectué visuellement sur les individus de plus de 30 mm en raison de la présence certaine des gonopodes chez les mâles (Arrignon, 1996; Fenouil, 1987). Pour gagner du temps les petits individus ne sont pas sexés car cette tâche nécessite de regarder la position des orifices génitaux à la loupe (Arrignon, 1996; Cukerzis, 1984; Fenouil, 1987). La saisie informatique de ces paramètres est réalisée en direct dans un tableur par un autre opérateur que celui assigné à la biométrie.

Le marquage est effectué au fur et à mesure de la biométrie (cf. photo 26), les puces RFID sont implantées sur les PFL de plus de 70mm (cf. photo 27 et 28) et les N° collés sur les PFL de 50 à 70 mm et sur toutes les APP de plus de 50 mm (cf. photo 29). Afin de ne pas stresser les APP et risquer des pertes sur les juvéniles les individus de moins de 40-45 mm ne sont pas ramenés au poste de marque ni mesurés.



Photo 26 : Moi même à la table de biométrie et de marquage lors des campagnes de CMR sur le ruisseau de la Foux.



Photo 27 : Mise en place d'une puce RFID à l'aide d'un trocard sur une *P. leniusculus* mâle.



Photo 28 : Puce RFID visible par transparence sur un mâle *P. leniusculus*.



Photo 29 : Marque collée (N° 624) sur la face ventrale de la palette natatoire d'une *A. pallipes*.

Autant que possible, les captures sont réalisées par les mêmes personnes pour limiter les biais sur le taux de capture des individus. L'ordre des tronçons prospectés est tiré aléatoirement chaque soir par ensemble de 10 tronçons. Les captures sont effectuées principalement à la main mais aussi à la pince et à l'épuisette, par un binôme constitué d'un "captureur" et d'un "teneur de seaux" qui assure également la prise de notes (remarques, heures de passages par tronçon). Le captureur avance en tête à la recherche de la moindre écrevisse visible. Lorsqu'il en capture une, il la pose dans le "seau de capture" tenu par le teneur de seaux.

Arrivé à la fin du tronçon, le teneur de seaux vide le seau de capture dans le seau portant le N° du tronçon et disposé à l'avance à cet endroit. Il note l'heure de fin de prospection du tronçon et fait suivre les seaux contenant des écrevisses jusqu'à la fin de l'ensemble de 10 tronçons qui lui est assigné. Le binôme ramène ensuite les seaux contenant des écrevisses au poste de marque.

Le nombre de binôme de capture varie en fonction des effectifs capturés et donc de la période : un à deux binôme(s) lors des captures de printemps et trois lors des captures de septembre (sauf la dernière nuit où deux binômes suffisent généralement). Cela représente environ 200 nuits/hommes pour les agents du PnC, ONEMA, bénévoles et FDPMA 30 et plus de 90 jours de terrain (nuit ou journées de préparation, installation, désinfections...) pour moi-même.

3.1.3 Enchaînement temporel des opérations

Une "session de terrain" est un passage de capture ou de recapture sur la totalité de la station, c'est-à-dire que lors des nuits de captures pour la stérilisation où il y a deux passages par nuit, nous considérons deux sessions distinctes (par exemple les sessions 9 et 10 dans le tableau XV ci-dessous), la totalité des sessions et leurs différentes spécificités sont présentées en annexe. Les sessions sont regroupées en "saisons" de printemps ou de septembre. Par exemple les sessions une à quatre font partie de la 1^e saison de capture qui correspond à septembre 2009.

Tableau XV : Enchaînement temporel des opérations de captures d'écrevisses sur le ruisseau de la Foux.

Session	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
Saison	1				2				3				4				5								
Période	septembre 2009				printemps 2010				septembre 2010				printemps 2011				septembre 2011								
Protocole	CMR				CMR				CMR				CMR				CMR								
	stérilisation								stérilisation																

Les opérations de CMR et de stérilisation se succèdent depuis septembre 2009 avec la première opération de type CMR "d'état des lieux", suivi de la campagne de printemps puis de deux passages de CMR en septembre 2010 durant lesquels les captures de stérilisations ont débuté le second soir. Lors de ce second soir, les PFL ne sont pas relâchées : les femelles et petits mâles sont détruits et les gros mâles stockés pour être stérilisés et relâchés après le 4^{ème} soir. A partir de ce second soir, des saisons de septembre et à partir de septembre 2010, il y a eu deux passages par nuit sur le secteur colonisé par PFL (tronçons 1 à 62) et si le temps le permettait sur la totalité de la station. Les APP sont capturées et marquées depuis les sessions de septembre 2009 puis lors des campagnes de printemps et de septembre. Par contre, lors de ces campagnes de septembre, les APP ne sont capturées et marquées qu'à l'occasion du premier passage des premiers, seconds et quatrièmes soirs de capture (sessions 8, 9 et 13 de la saison 3 par exemple, tableau XV). Afin de laisser le temps aux écrevisses de se remettre de la

capture, les passages de captures pour les CMR (C'est-à-dire pour toutes les sessions de printemps et pour les deux premières sessions de chaque saison de septembre) sont effectués à 48h d'intervalle. Les captures de stérilisation, quant à elles, ne laissent pas de répit aux PFL et ont été mises en œuvre trois soirs consécutifs sur les saisons de septembre à partir de 2010. Les opérations se sont déroulées de la même manière de 2010 à 2014 avec utilisation de nasses en complément en 2013 et 2014.



Photo 31 : Le pont de la route départementale avec les tôles "anti-remonté" placées sur le radier ; ruisseau de la Foux, septembre 2013.

A partir de 2013, nous avons modifié le protocole afin d'augmenter l'effectif de mâles stériles sur l'amont de la station. Dans ce but la station a été scindée en deux parties à la limite entre les tronçons 30 et 31: les captures (comme les années précédentes) ont été menées sur la totalité de la station mais les relâchés des mâles stériles ont été réalisés uniquement sur l'amont. La limite entre les deux parties de la zone d'étude étant déjà matérialisée par un pont (photo 31) et un seuil de moulin (photo 30).

Ces deux obstacles ont été légèrement aménagés (par la pose de tôles créant un surplomb infranchissable) pour éviter que des mâles de l'aval ne parviennent à rejoindre l'amont (cf. photos 30, 31 et 32).



Photo 30 : Le seuil du moulin équipé d'une cornière en tôle pour éviter que les écrevisses ne montent ; ruisseau de la Foux, septembre 2013.

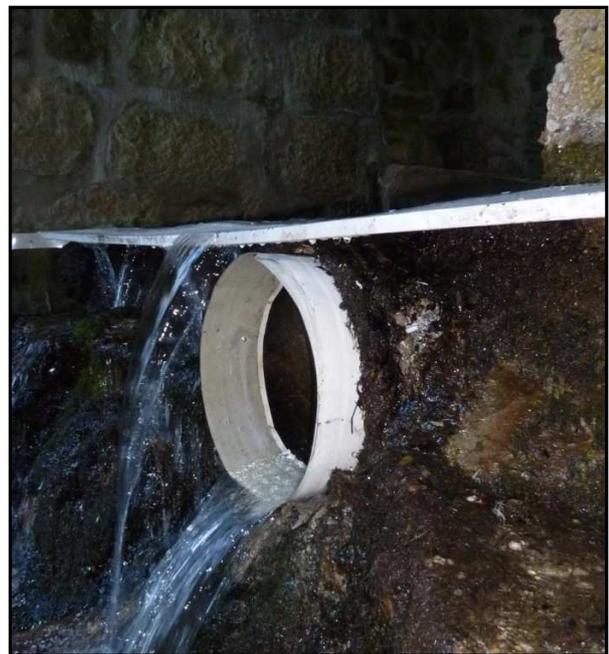


Photo 32 : Détail, vue de profil, des tôles du pont de la route départementale ; ruisseau de la Foux, septembre 2013.



Photo 34 : Une nasse à guidage olfactif (ouverte pour la photo) sur le tronçon 32 ; vue de l'amont ; ruisseau de la Foux en septembre 2013.



Photo 35 : Détail de l'entrée de la nasse, vue de l'aval



Photo 36 : Vue de l'intérieur de la nasse ; une écrevisse capturée sur le tronçon 45 ; ruisseau de la Foux, septembre 2013.

A partir de septembre 2013, nous avons aussi fait usage de 20 nasses à "guidage olfactif" pour diversifier les méthodes de captures et ainsi augmenter l'effort de capture (Freeman et al. 2010; STEBBING et al. 2012). Comme indiqué en introduction de ce mémoire, il n'y a pas de nasses parfaites pour des opérations de régulation sévères dans le commerce. La plupart des dispositifs de captures sont conçus en "grillage", c'est-à-dire que l'odeur de l'appât se répand tout autour du piège pouvant créer de la confusion dans l'orientation des écrevisses. Nous avons donc créé des nasses pratiquement étanches à l'exclusion du cône d'entrée afin de guider olfactivement les écrevisses vers l'entrée, d'où le nom de "nasses à guidage olfactif". Ces dispositifs ont permis des records de captures à 26 écrevisses/nasse en deux heures de pose en Normandie (observations personnelles).



Photo 33 : Nasse en service sur le tronçon 45 ; ruisseau de la Foux, septembre 2013.

Sauf mention contraire les calculs de sex-ratios et de répartition des tailles ne prennent pas en compte les captures par nasses puisqu'elles n'ont été effectuées qu'en septembre 2013 et 2014 et elles ont une forte tendance à biaiser l'échantillonnage.

3.1.4 Analyses statistiques

3.1.4.1 Estimation des tailles de populations, avec des modèles en "populations fermées"

En fonction des périodes et des espèces, nous disposons de trois types de données qui ne peuvent être analysées de la même façon. Les écrevisses à pattes blanches étant marquées individuellement mais avec des marques ne résistant pas à la mue, la durée de vie de ces marques correspond à la saison hivernale. Ces données permettent donc une estimation de taille de population par des méthodes d'analyse de données de type Capture-Marquage-Recapture basées sur les données de trois passages successifs (espacés de quelques jours) au mois de septembre au moyen de modèles dit en "populations fermées" (Otis et al. 1978). Ces méthodes posent l'hypothèse qu'entre les différentes sessions de capture, il n'y a ni mortalité, ni natalité. Ces deux hypothèses sont *a priori* vérifiées avec des sessions de capture espacées au maximum de huit jours comme c'est le cas dans ces expérimentations. Ces méthodes permettent donc d'estimer les effectifs totaux présents sur un site en acceptant l'hypothèse que le taux de capture des individus est inférieur à 1 et donc que certains individus peuvent avoir été systématiquement ratés lors des sessions de capture. Ces méthodes permettent de tester différents effets sur les taux de capture et de recapture. Par exemple, elles permettent de tester d'éventuelles différences de ces paramètres entre sexes, ou des différences entre le taux de capture et celui de recapture (probabilité de recapter un individu déjà marqué). La même méthode est utilisée pour les PFL sur les saisons de printemps et la CMR d'état des lieux de septembre 2009 puisque nous disposons, comme pour les APP, de trois passages successifs sans stérilisation ni destruction d'individus et avec remise à l'eau et marquage à chaque passage.

Que cela soit pour APP ou PFL et pour les sessions de printemps ou d'automne, nous avons systématiquement ajusté trois modèles sur chaque jeu de données (chaque saison et chaque espèce est traité séparément). Nous avons ainsi ajusté un modèle pour lequel les taux de capture et de recapture sont différents et diffèrent aussi entre sexes, un modèle pour lequel les taux de capture et de recapture sont identiques mais diffèrent entre sexes et un modèle où les taux de capture et de recapture sont identiques et ne diffèrent pas entre sexes. Ces modèles sont comparés à l'aide de l'AIC ajusté pour les petits effectifs soit l'AICc (Burnham & Anderson, 2002). Lorsque deux modèles sont pratiquement équivalents lors de cette sélection sur l'AICc la sélection est affinée en choisissant le modèle ayant le plus petit nombre de paramètres (comme c'est le cas à la saison 5 et à la saison 10 ; voir partie résultats). Pour les estimations de tailles de populations des PFL la comparaison des mêmes modèles est effectuée sur la base de l'AICc uniquement pour les saisons 1 (septembre 2009) et 10 (printemps 2014) ; le peu de données des saisons 2 et 4 (printemps 2010 et 2011) ne permettent l'ajustement que du modèle le plus parcimonieux (probabilité de capture et de recapture égales et constantes). En raison de l'absence de recapture à la saison 6 (printemps 2012) aucune estimation n'a pu être réalisée pour cette saison.

A noter que bien que cela soit possible avec ces méthodes, nous n'avons pas testé de variation des taux de capture avec les sessions, ni la présence d'hétérogénéité inter-individuelle des taux de capture et cela du fait que les taux de capture sont relativement bas (voir résultats) et le nombre d'individus relativement limité. Nous ne voulions donc pas sur-paramétriser les modèles.

Ces analyses en "population fermée" ont été réalisées à l'aide du logiciel Mark (White et al. 1999).

Les écrevisses de Californie sont aussi marquées au moyen de transpondeurs RFID pour les individus de 70mm et plus. Cette marque, comme exposé précédemment, est pérenne dans le temps. Cependant les captures "de stérilisation" à l'automne entraînent la destruction de la

majorité des individus capturés (en dehors des mâles pubères et des individus qui sont capturés le premier soir, relâchés et pas recapturés lors des sessions suivantes). Il est donc impossible d'utiliser des modèles de type "population fermée" pour estimer les tailles des populations à cette saison. Pour ces saisons d'automne (toutes sauf 2009), nous avons donc estimé les tailles de populations par la méthode de Lincoln-Petersen (Williams et al. 2002) en considérant le premier soir, où les individus sont tous relâchés marqués, comme la session de "marquage" et la totalité des six passages suivant de captures manuelles à partir du second soir (agrégées en une seule session) en session de "recapture". Les calculs pour obtenir les estimations de taille de population et leur erreur standard ont été réalisés sous Excel à partir de formules issues de la littérature (Williams et al. 2002). La saison 8 (printemps 2013) a également été traitée de cette façon puisque seulement deux sessions de capture ont pu être réalisées en raison des conditions météorologiques déplorables cette année.

3.1.4.2 Estimation des paramètres démographiques en "population ouverte"

Les modèles en "population fermée" décrits précédemment ne permettent pas d'estimer les taux de survie inter-saisonniers ni les taux de stérilisation des mâles. Pour estimer ces paramètres, nous avons développé un modèle de capture-marquage-recapture dit "multi-état" nous permettant d'estimer les taux de transition entre plusieurs états dans lesquels peuvent être les individus. Ce modèle a été développé pour permettre l'analyse simultanée de toutes les saisons d'expérimentation.

Au cours de cette expérimentation, et cela pour une saison de terrain donnée, les individus peuvent être dans différents états. Ces états, au nombre de quatre, sont : "vivant et non-stérilisé", "vivant stérilisé", "mort de mort naturelle", "tué lors de l'expérimentation" (ce qui englobe les morts non souhaitées comme cela arrive lors de la stabulation des mâles à stériliser et les morts souhaitées lors de la destruction des femelles). Entre deux saisons de terrain, les individus peuvent transiter d'un état à l'autre selon des probabilités qui sont les paramètres qui nous intéressent. A noter que les états "mort" sont des états dits "aspirants", c'est-à-dire qu'un individu qui rejoint cet état ne peut plus en sortir. Les transitions entre ces états peuvent être résumées sous forme d'une matrice de transition, qui génère un processus de chaînes de Markov.

L'estimation de ces paramètres de transition a été réalisée à l'aide du logiciel E-Surge (Choquet et al. 2009) qui est un logiciel dédié aux analyses de données de capture-marquage-recapture donc aux jeux de données pour lesquels le taux de capture ou de recapture des individus n'est pas de 1. Dans ce contexte, l'information sur l'état des individus n'est pas connue lorsque l'individu n'est pas capturé. On parle alors d'incertitude sur l'état des individus. Pour réaliser ce type d'analyse de données, le logiciel E-Surge repose sur trois étapes. La première est un vecteur d'état initial qui correspond à la probabilité qu'un individu capturé pour la première fois soit dans un état donné. La seconde étape correspond aux matrices de transition entre états. Pour des raisons de commodité de modélisation, cette seconde étape a été divisée en trois sous-étapes dans notre analyse. La première sous-étape visait à modéliser la probabilité de survie, la deuxième à modéliser la proportion de morts "naturelles" *versus* "issue de l'expérimentation de stérilisation", la troisième permettant de modéliser le processus de stérilisation des individus (transition de "vivant non stérile" à "vivant stérile". Enfin, la troisième étape dans E-Surge consiste à modéliser les taux de recapture conditionnellement aux états des individus. Il est précisé que les matrices de transitions utilisées pour modéliser ces taux sous E-Surge ne peuvent se baser que sur les individus qui sont déjà marqués. Dans le cas du taux de stérilisation on estime donc ici la probabilité qu'un mâle ayant été marqué mais non stérilisé soit recapturé et stérilisé pour une saison de septembre donnée. Tous ces vecteurs et matrices de transitions sont présentés dans le tableau XVI.

Tableau XVI : Matrices de transitions utilisées dans E-Surge pour les modélisations des taux de survie, de cause de mortalité, de stérilisation et de recapture des *P. leniusculus* de plus de 69 mm marquées par puces RFID sur le ruisseau de la Foux entre 2009 et 2014.

Vecteur d'état initial	Vivant-non-stérile	Vivant-stérile	Mort naturel	Mort-par-expérimentation	Codes utilisés dans les matrices et le vecteur:						
					p	Probabilité d'être stérilisé à la première capture					
					s	Probabilité de survivre					
					y	Probabilité de stérilisation d'un vivant pas stérile					
0	1-p	p	0	0	b	Probabilité de capture					
Matrice de survie					Matrice de source de mortalité						
	Vivant-non-stérile	Vivant-stérile	Juste-mort	Mort-depuis- au moins une -saison		Vivant-non-stérile	Vivant-stérile	Juste-mort-naturel	Juste-mort-expérimentation	Mort-depuis- au moins une saison	
Vivant-non-stérile	s	0	1-s	0	Vivant-non-stérile	1	0	0	0	0	
Vivant-stérile	0	s	1-s	0	Vivant-stérile	0	1	0	0	0	
Juste- Mort-naturel	0	0	0	1	Juste-mort	0	0	t	1-t	0	
Juste- Mort-par-expérimentation	0	0	0	1	mort-depuis- au moins une saison	0	0	0	0	1	
Mort-depuis- au moins une -saison	0	0	0	1	Mort naturel						
Matrice de stérilisation					Matrice de recapture						
	Vivant-non-stérile	Vivant-stérile	Juste-mort-naturel	Juste-mort-expérimentation	Mort-depuis- au moins une -saison		Pas-vu	Vivant-non-stérile	Vivant-stérile	Juste-mort-naturel	Just-mort-expérimentation
Vivant-non-stérile	1-y	y	0	0	0	Vivant-non-stérile	1-b	b	0	0	0
Vivant-stérile	0	1	0	0	0	Vivant-stérile	1-b	0	b	0	0
Juste-mort-naturel	0	0	1	0	0	Juste-mort-naturel	1-b	0	0	b	0
Just-mort-expérimentation	0	0	0	1	0	Just-mort-expérimentation	1-b	0	0	0	b
Mort-depuis- au moins une -saison	0	0	0	0	1	Mort-depuis- au moins une -saison	1	0	0	0	0

A partir de cette structure de matrices de transition, nous avons ajusté huit modèles différents incluant des effets du sexe (qui est un effet groupe), de la saison ou de la session sur les paramètres de survie, sur les proportions de causes de mort, sur les taux de stérilisation et sur les taux de capture. Le nombre de combinaisons est limité du fait que nous savons que le sexe agit sur la majorité des paramètres puisque les femelles sont tuées à l'automne alors que tous les mâles ne le sont pas. Au contraire, seuls les mâles sont stérilisés. Le taux de destruction engendré par le protocole sur les femelles implique un taux de recapture extrêmement faible

pour ce sexe. Les effectifs de femelles n'ont donc pas pu être estimés par cette méthode (voir résultats).

La pertinence relative de ces modèles est comparée à l'aide de l'AICc (Burnham et Anderson, 2002).

3.1.4.3 Evolution de la répartition longitudinale des deux espèces

Afin d'évaluer s'il y a évolution de la répartition longitudinale des deux espèces d'écrevisses présentes sur le ruisseau de la Foux il a été effectué la somme des occurrences d'observation de tous les individus de chaque espèce (de toute taille) sur chaque tronçon et ce, par saison de capture. Afin de visualiser ces effectifs, ils ont été agrégés par ensemble de cinq tronçons et présentés dans un graphique en barres (présenté en fréquence et non en effectif pour standardiser l'échelle). Afin de mieux visualiser les évolutions, il a été ajouté une courbe de tendance (moyenne sur deux valeurs) par espèce et par saison.

3.1.4.4 Détermination des classes d'âges en fonction de la taille (PFL uniquement)

Une publication récente fait état de méthodes pouvant permettre de déterminer l'âge des crustacés et en particulier des écrevisses en réalisant des coupes transversales sur les osselets gastriques (Leland et al. 2015). Néanmoins cette méthode implique de condamner les individus et elle n'était pas disponible au début de cette étude. Nous avons donc procédé de façon empirique à partir des fréquences d'observation de chaque classe de taille afin d'isoler les deux premières classes de tailles pour permettre de dénombrer les juvéniles de l'année et ceux de l'année précédente.

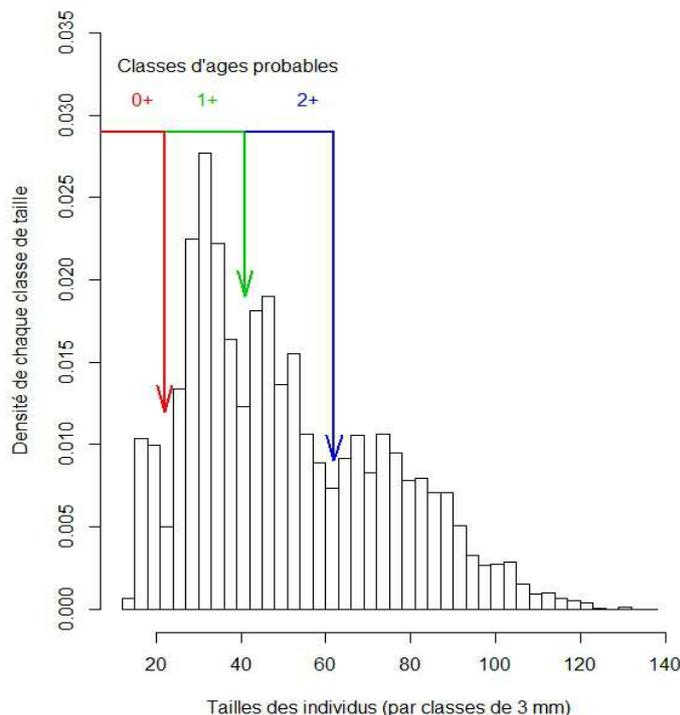


Figure 12 : Repérage graphique des classes de tailles correspondant aux trois premiers âges 0+, 1+ et 2+ pour les écrevisses de Californie sur le ruisseau de la Foux ; données des captures de 2009 à 2014 agrégées.

Cette méthode a été appliquée uniquement sur les données issues des captures manuelles car les autres méthodes de captures (nasses) peuvent influencer fortement la répartition des classes de taille au sein des effectifs capturés (Freeman et al. 2010; Stebbing et al. 2012).

Les éclosions ayant lieu au printemps et la croissance en été, les individus de l'année "n" sont âgés d'environ quatre mois lors des captures du mois de septembre. On les nomme donc "0+". Toujours en septembre les individus éclos l'année "n-1" et "n-2" sont respectivement âgés de un an et quatre mois et de deux ans et quatre mois. Ils sont alors nommés respectivement "1+" et "2+".

La figure 12 présente l'histogramme des fréquences d'observation de chaque classe de taille (de trois millimètres) au sein des effectifs capturés sur toute la durée de

l'étude (de 2009 à 2014) lors des captures manuelles.

Cet histogramme présente trois inflexions d'abondance au niveau des classes de taille [21 ; 24], [39 ; 42] et [60 ; 63]. Comme nous le verrons plus loin la maturité sexuelle survient entre 60 et 70 mm pour les mâles, ce qui correspondrait ici à l'âge 2+ comme cité dans la littérature (Arrignon, 1996). Les trois premières classes d'âge seraient donc :

- 0+ de 12 à 22.5 mm,
- 1+ de 22.6 à 40,5 mm et
- 2+ de 40,6 à 61,5 mm

Bien évidemment, il est possible de rencontrer des "grands jeunes" et des "petits vieux", c'est-à-dire des individus qui ne seraient pas dans leur classe de taille théorique en raison d'une croissance plus rapide que la moyenne de leur classe d'âge ou, au contraire, d'un retard de croissance. Cette catégorisation permet malgré sa relative imprécision, pour cette population sur cette période, d'attribuer une partie des effectifs capturés à chacune de ces trois classes d'âge pour évaluer si les captures de juvéniles évoluent en réponse à l'expérimentation de stérilisation des mâles écrevisse de Californie.

Suite à cette définition des trois premières classes d'âge, il est possible de résumer les effectifs capturés à chaque saison en fonction de leur appartenance ou non à ces classes d'âge. Afin de caractériser la structure de la population et les effectifs de chaque cohorte d'âge ou de sexe avec les mêmes données tout au long de l'expérimentation les tableaux et les graphiques présentés ne prennent en compte que les captures réalisées à la main. Les captures par nasses en sont donc exclues (sauf mentions contraires) et ce pour deux raisons : les captures par nasses peuvent influencer fortement la répartition des classes de taille au sein des effectifs capturés (Freeman et al. 2010; Stebbing et al. 2012) et cette méthode de capture n'a été utilisée qu'en 2013 et 2014. Les modes de capture ne seraient donc pas homogènes et les données non comparables. A ce titre les proportions de jeunes au sein des captures pour la saison 1 (septembre 2009) ne sont pas calculées du fait de l'application du protocole. En effet lors de cette première saison de phase d'observation, on ne capturait que ce que l'on pouvait marquer ou presque, on avait donc peu de captures en dessous de 40 mm (13.4%). Pour les mêmes raisons les effectifs de jeunes individus (0+ et 1+) capturés au printemps de chaque année n'ont pas été pris en compte dans les calculs de proportion (tableau XXII, partie résultats).

3.1.4.5 Estimation des Proportions d'estivaux (0+) au sein des captures

Afin d'ajuster au mieux les effectifs par classe d'âge, il a été effectué les mêmes calculs qu'au 3.1.4.4 pour chaque année de capture dans le but de bien prendre en compte les variabilités inter-annuelles de croissance.

Il est rappelé que, du fait du cycle biologique de l'espèce, les 0+ ou "estivaux" capturés au mois de septembre sont issus des accouplements de l'année précédente. De ce fait, la proportion d'estivaux au sein des captures est potentiellement impactée par la mise en œuvre des protocoles de l'année N-1. Ceci nous amène à considérer trois catégories de situations quant aux années de capture :

- 2010 : pas de stérilisation à N-1 ; donc "année témoin"
- 2011, 2012 et 2013 : stérilisation identique sur l'ensemble de la station à N-1
- 2014 : pas de stérilisation à N-1 sur l'aval de la station (sauf reliquat de mâles stérilisés les années antérieures) et multiplication par 2,7 de l'effectif de mâles stériles relâchés en amont de la station.

Les données de l'amont et de l'aval de la station seront donc traitées séparément. Intuitivement et au vu des captures sur chaque partie de la station (amont et aval) il semble que la structure

de la population ne soit pas la même en amont et en aval. Dans un premier temps, nous avons donc cherché à établir s'il y avait une différence statistiquement significative en termes de proportions de classes de taille entre ces deux zones au moyen de GLM. La variable modélisée est l'âge d'un individu (estivaux/pas estivaux) et suit une distribution binomiale. Le fait que les captures aient été réalisées en amont ou en aval de la station a été testé en additif et en interaction avec la saison de capture.

Dans un second temps les années (ou saisons de septembre) seront comparées entre elles (séparément entre l'amont et l'aval de la station) au moyen de GLMM cette fois. La variable modélisée est la même mais nous testons les effets de l'année de capture (donc du protocole) avec un effet aléatoire "tronçon de capture".

3.2 Résultats

Nous aborderons ici les estimations de tailles de populations par les techniques de CMR sur les écrevisses à pattes blanches et sur les écrevisses de Californie ainsi que la répartition longitudinale des deux espèces au sein de la station. Viendra ensuite la composition (sexe et taille) des effectifs capturés lors des opérations de mise en œuvre du protocole de stérilisation sur l'écrevisse de Californie avec une étude plus détaillée sur l'évolution des proportions de jeunes de l'année. Pour finir nous présenterons les estimations des taux de transitions entre les différents états possibles (vivant, stérilisé, pas vu, mort, détruit) en fonction du sexe et de la saison (la stérilisation n'étant appliquée qu'en septembre) à partir des modèles de CMR multi-états.

3.2.1 Estimation des tailles de populations

Le tableau XVII présente les effectifs capturés à chaque saison pour les deux espèces d'écrevisses étudiées. Ce sont les effectifs en nombre d'individus uniques et atteignant la taille de marquage définie pour l'expérimentation, à savoir 50mm pour les APP et 70 mm pour les PFL. Pour les saisons de septembre où il y eu application de la stérilisation (à partir de 2010) ne sont affichés ici que les effectifs utilisés pour les estimations de taille de population, soit ceux de la session de capture-marquage et des six sessions de recapture (agrégées en un passage pour les estimations, voir partie méthode).

Tableau XVII : Effectifs de chaque espèce d'écrevisses capturées sur le ruisseau de la Foux au cours de la période d'expérimentation (septembre 2009 à septembre 2014) saison par saison ("nc" signifie non calculé) ; en raison de la pluralité des méthodes d'estimation des tailles de populations en fonction des saisons et des protocoles mis en œuvre il a été établi le code couleur suivant : les saisons non estimables sont en violet ; les saisons où les estimations sont réalisées avec le logiciel Mark (White et al. 1999) sont en vert pale et celles où est utilisée la méthode de Lincoln-Petersen (Williams et al. 2002) en orangé.

Saison	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Période	Sept. 2009	Print. 2010	Sept. 2010	Print. 2011	Sept. 2011	Print. 2012	Sept. 2012	Print. 2013	Sept. 2013	Print. 2014	Sept. 2014
Nombre de sessions - APP	3	3	3	3	3	3	3	3	3	2	4
APP capturées	231	36	178	117	232	14	90	nc	77	nc	75
APP recapturées	49	0	62	17	86	0	22	nc	19	nc	19
Nombre de sessions (en CMR) - PFL	3	3	7	3	7	3	7	2	7	2	7
PFL capturées	295	93	242	59	255	48	283	47	217	59	339
PFL recapturées	47	3	25	4	20	0	33	1	21	2	33

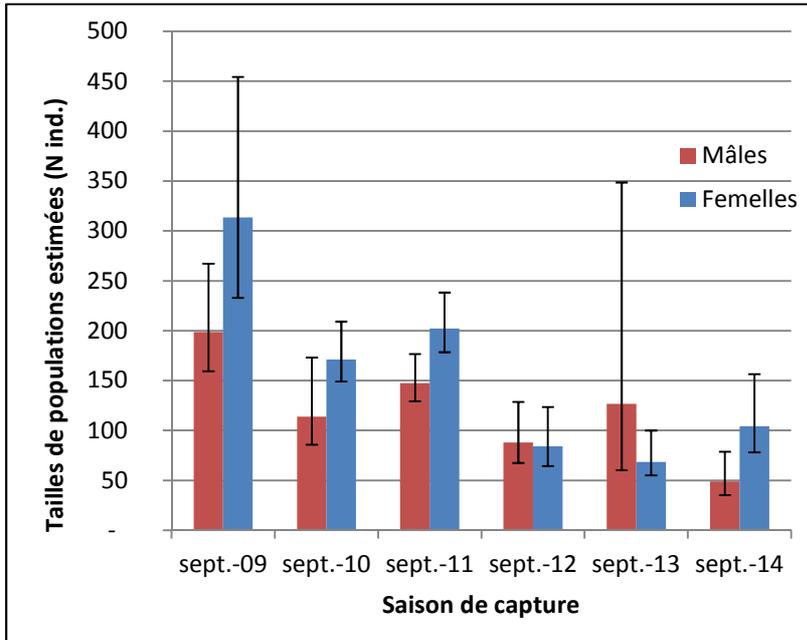
3.2.1.1 La population d'écrevisses à pattes blanches

En raison des faibles effectifs capturés au printemps, il n'a pas été possible de réaliser des estimations de tailles de populations à cette saison sur les écrevisses à pattes blanches. Le tableau XVIII synthétise la sélection des modèles réalisée pour les estimations de tailles de populations à partir des données des captures des saisons de septembre avec le logiciel Mark.

Selon les saisons, les meilleurs modèles incluent ou pas un effet du sexe sur la probabilité de capture ainsi que parfois des taux de capture et de recapture qui diffèrent (tableau XVIII).

Tableau XVIII : Sélection des modèles pour les estimations de tailles de populations des écrevisses à pattes blanches lors des mois de septembre 2009 à 2014 sur le ruisseau de la Foux. Les codes utilisés sont les suivants : {p(sex)=c(sex) N} = Probabilité de Capture et de recapture différente et effet du sexe sur les deux ; {p(sex)=c(sex) N} = Probabilité de Capture et de recapture égales et effet du sexe sur les deux ; {p()=c() N} = Probabilité de Capture et recapture égales et constantes ; NP = nombre de paramètres.

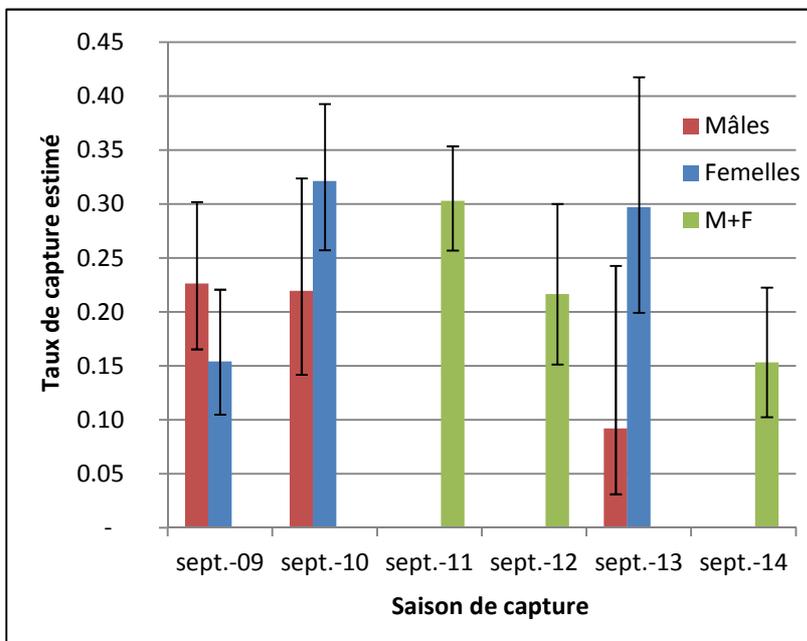
Saison	Modèle	AICc	Delta AICc	NP	Saison	Modèle	AICc	Delta AICc	NP
1 Sept 2009	{p(sex)=c(sex) N}	-975,321	0	4	7 Sept 2012	{p()=c() N}	-198,806	0	3
	{p()=c() N}	-974,824	0,497	3		{p(sex) c(sex) N}	-198,382	0.424	6
	{p(sex) c(sex) N}	-972,091	3,229	6		{p(sex)=c(sex) N}	-197,059	1,746	4
3 Sept 2010	{p(sex) c(sex) N}	-632,381	0	6	9 Sept 2013	{p(sex)=c(sex) N}	-151,305	0	4
	{p(sex)=c(sex) N}	-620,256	12,126	4		{p(sex) c(sex) N}	-149,807	1,498	6
	{p()=c() N}	-619,371	13,010	3		{p()=c() N}	-147,097	4,208	3
5 Sept 2011	{p(sex) c(sex) N}	-903,055	0	6	11 Sept 2014	{p()=c() N}	-85,933	0	3
	{p()=c() N}	-902,938	0,117	3		{p(sex)=c(sex) N}	-84,879	1,054	4
	{p(sex)=c(sex) N}	-900,946	2,109	4		{p(sex) c(sex) N}	-82,732	3,201	6



La première estimation de taille de population en septembre 2009 indiquait des effectifs d'APP de 314 femelles [233 ; 454] et 199 mâles [159 ; 267] (cf. figure 13). Les estimations de taille de population réalisées les années suivantes suivent la baisse des effectifs capturés au cours de l'étude (cf. tableau XVII et figure 13). La population aurait donc baissé de plus des deux tiers en termes d'effectifs entre 2009 et 2014.

Figure 13 : Résultats des estimations de tailles de populations d'*Austropotamobius pallipes* de plus de 49mm, sur le ruisseau de la Foux de septembre 2009 à septembre 2014. Les intervalles de confiance à 95% sont présentés.

Cette baisse est à relativiser en raison des intervalles de confiance à 95% inhérents à toute estimation de taille de population. Néanmoins ces intervalles de confiance à 95% ne sont pas chevauchant entre la saison 11 (septembre 2014) et les saisons 1 et 3 (respectivement septembre 2009 et 2010), une baisse est donc avérée même si son amplitude est peu précise.



Les taux de capture estimés varient dans le temps entre 0,09 et 0,32 avec des intervalles de confiance à 95% de 0,05 à 0,15 point par rapport aux valeurs estimées (figure 14).

C'est en septembre 2011 que le taux de capture est le plus stable mais également parmi les meilleurs ; par voie de conséquence c'est lors de cette saison de capture que les estimations de tailles de population sont les plus précises.

Figure 14 : Taux de capture estimés pour *Austropotamobius pallipes* (mâles et femelles séparément ou simultanément selon les années ; individus de plus de 49mm) sur le ruisseau de la Foux. Les intervalles de confiance à 95% sont présentés.

3.2.1.2 La population d'écrevisses de Californie

Le détail des effectifs ayant permis les calculs avec la méthode de Lincoln-Petersen sur les données des saisons de septembre (sauf 2009) et les résultats bruts de ces calculs sont présentés dans le tableau XIX.

Tableau XIX : Tableau des effectifs capturés et estimés avec la méthode de Lincoln-Petersen lors des captures de septembre 2010 à 2014 sur le ruisseau de la Foux pour les écrevisses de Californie. Les intervalles de confiance à 95% sont exprimés avec les bornes des estimations.

Sexe	Saison	Capture et recapture				Estimation				
		Effectif marqué	Recapture	Marquées	Taux de marquées	Effectif	Incertitude	Pourcentage d'incertitude	Borne inf.	Borne sup.
Femelles	sept-10	36	113	16	0.14	247	78	31%	169	325
	sept-11	37	114	15	0.13	272	92	34%	180	364
	sept-12	44	133	20	0.15	286	80	28%	206	367
	sept-13	31	109	15	0.14	219	68	31%	151	287
	sept-14	33	182	17	0.09	345	101	29%	243	446
Males	sept-10	25	93	9	0.10	243	107	44%	136	351
	sept-11	23	101	5	0.05	407	254	62%	153	661
	sept-12	27	112	13	0.12	225	76	34%	149	301
	sept-13	11	87	6	0.07	150	65	43%	85	215
	sept-14	32	125	16	0.13	244	73	30%	170	317

Le tableau XX synthétise la sélection des modèles réalisée pour les estimations de tailles de populations à partir des données des captures du printemps 2014 (saison 10) et de septembre 2009 (saison 1) avec le logiciel Mark. Les autres saisons n'ont pas pu faire l'objet d'une sélection de modèles (voir partie méthode). Les estimations des tailles de population au printemps sont très imprécises en raison des faibles effectifs capturés et marqués mais aussi et surtout en raison des effectifs recapturés ne dépassant jamais les quatre individus (tableau XVII). De plus on peut citer au printemps 2012 la réalisation de mesures au topofil par un organisme inconnu mais dont l'opérateur a piétiné beaucoup de zones d'habitat favorables aux écrevisses et il y a été retrouvé de nombreux cadavres... mais pas d'individus portant des puces RFID.

Tableau XX : Sélection des modèles pour les estimations de tailles de populations des écrevisses de Californie lors des saisons 1 et 10 (septembre 2009 et printemps 2014) sur le ruisseau de la Foux ; NP = nombre de paramètres.

Saison	Modèle	AICc	Delta AICc	NP
1	Probabilités de Capture et de recapture différente et effet du sexe sur les deux	-1427,574	0	6
	Probabilités de Capture et de recapture égales et effet du sexe sur les deux	-1423,449	4,125	4
	Probabilités de Capture et de recapture égales et constantes	-1422,076	5,498	3
10	Probabilités de Capture et de recapture égales et constantes	-143,168	0	3
	Probabilités de Capture et de recapture différentes et effet du sexe sur les deux	-142,184	0,984	4

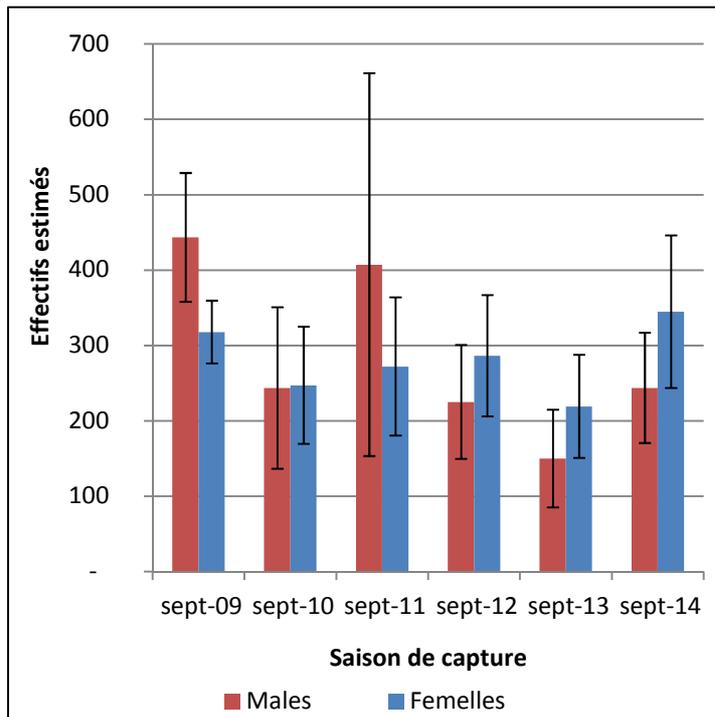


Figure 15 : Effectifs estimés de l'écrevisse de Californie lors des saisons de septembre sur le ruisseau de la Foux ; mâles et femelles (>69 mm) estimés séparément. Les intervalles de confiance à 95% sont présentés.

Les estimations (mâles et femelles séparément) des tailles de populations de l'écrevisse de Californie sur le ruisseau de la Foux au cours des six années de l'expérimentation sont présentées dans la figure 15 (ci-contre). On ne constate pas d'évolution majeure des effectifs de population de PFL au cours des six années de l'expérimentation. Les intervalles de confiance à 95% sont tous chevauchants, il semble donc que ces estimations d'effectifs reflètent des variations interannuelles peu ou pas impactées par le protocole de stérilisation. On notera cependant la très forte imprécision de l'estimation de l'effectif de mâles en septembre 2011 (407 [153 ; 661]), ceci étant très probablement dû aux très mauvais taux de capture de cette classe en septembre 2011 : 0,06 [0,03 ; 0,15] lors du marquage (cf. figure 17).

La figure 16 présente les mêmes estimations mais en agrégeant les données des mâles et des femelles en amont de l'exécution des calculs par la méthode de Lincoln-Petersen. Ceci permet d'avoir une vision plus globale mais sans la première saison (septembre 2009) puisque les estimations de cette saison sont réalisées distinctement (sexe par sexe) avec le logiciel Mark.

Les résultats des estimations d'effectifs présentés dans les figures 15 et 16 semblent indiquer une baisse de ces effectifs entre 2011 et 2013 et une augmentation en 2014. Il est toutefois impossible de l'affirmer catégoriquement en raison du léger chevauchement des intervalles de confiances à 95%.

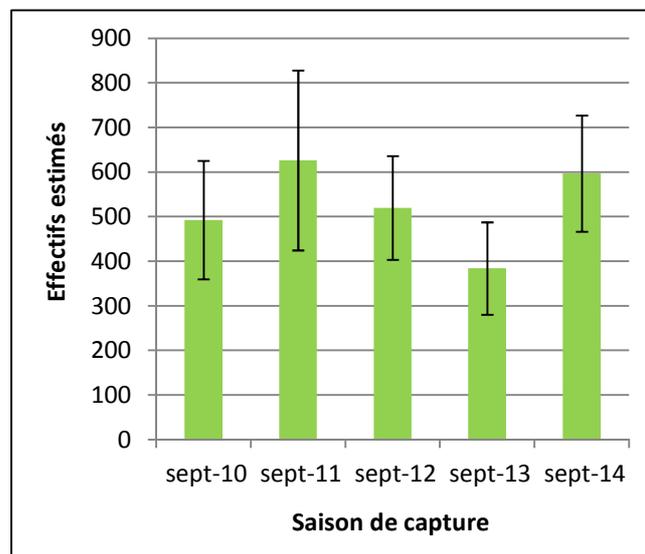


Figure 16 : Estimations des effectifs de populations de l'écrevisse de Californie lors des saisons de septembre 2010 à 2014 sur le ruisseau de la Foux ; mâles et femelles (> 69 mm) estimés simultanément. Les intervalles de confiance à 95% sont présentés.

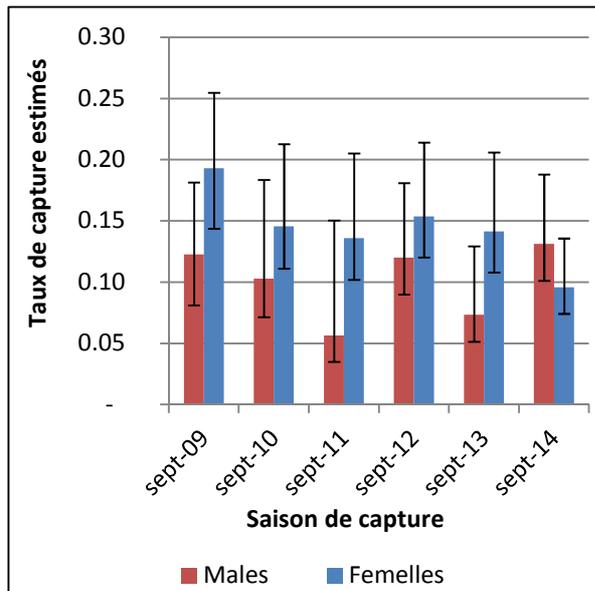


Figure 17 : Estimation des taux de captures lors du passage de marquage ; écrevisses de Californie > 69 mm ; mâles et femelles séparément. Les intervalles de confiance à 95% sont présentés.

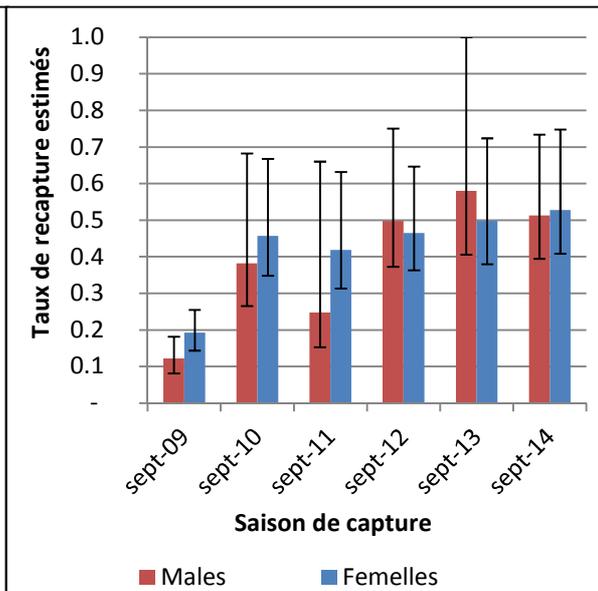


Figure 18 : Estimation des taux de captures lors de la recapture des individus pour la stérilisation (six sessions de captures manuelles sauf septembre 2009 à deux sessions de recapture) ; écrevisses de Californie > 69 mm ; mâles et femelles séparément. Les intervalles de confiance à 95% sont présentés.

A l'exception des mâles lors des saisons de septembre 2011 et septembre 2013 les taux de captures initiales (lors des captures de marquage le premier soir de chaque mois de septembre) restent relativement stables au cours de l'expérimentation avec des valeurs comprises entre 0,10 et 0,13 mais avec toutefois des intervalles de confiance assez larges (cf. figure 17). Par contre le taux de capture sur l'ensemble des six passages de capture pour la stérilisation se stabilise à 50% les trois dernières années (cf. figure 18).

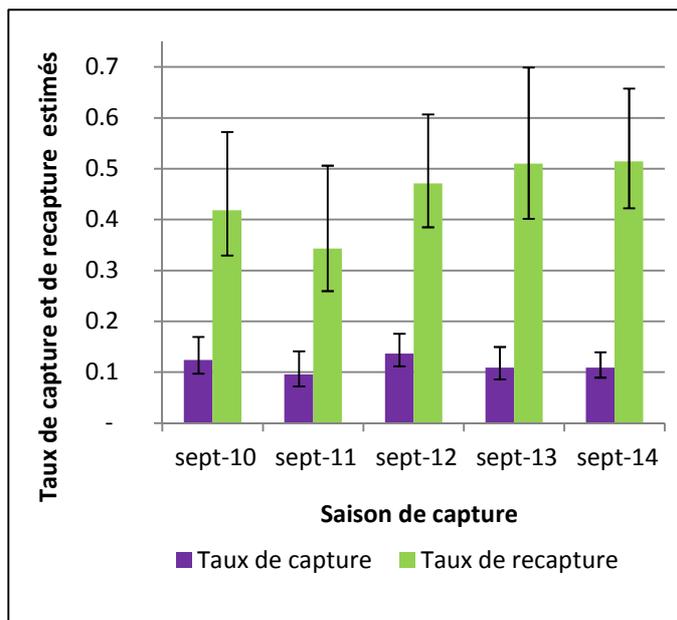


Figure 19 : Estimations des taux de capture initiale et de recapture pour les saisons de septembre (2010 à 2014) ; données mâles et femelles agrégées ; Les intervalles de confiance à 95% sont présentés.

L'estimation de ces taux de capture initiale et de recapture réalisée sur les données agrégées des mâles et des femelles confirme la tendance en réduisant les intervalles de confiance comme le montre les estimations représentées par la figure 19 (pour les mêmes raisons qu'avec les effectifs les données de septembre 2009 ne peuvent être affichées sur cette figure).

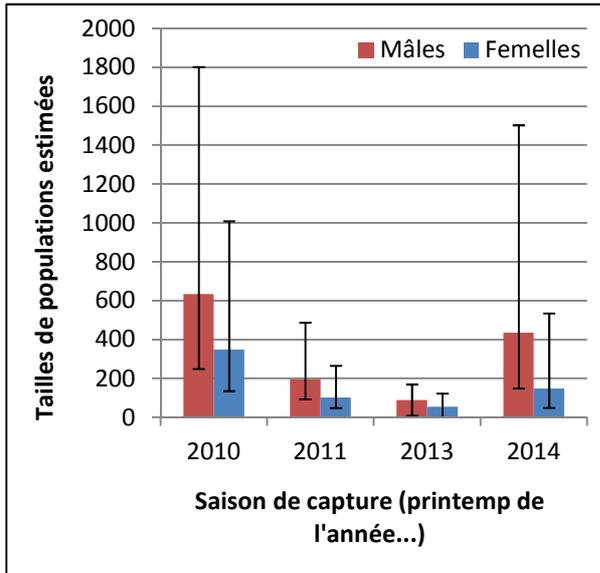


Figure 20 : Estimations des tailles de population des écrevisses de Californie lors des saisons de printemps de 2010 à 2014 sur le ruisseau de la Foux. Les intervalles de confiance à 95% sont présentés.

Comme le laissait présager les modèles, les intervalles de confiance des estimations des tailles de populations réalisées à partir des données des saisons de printemps sont extrêmement larges, et ce principalement pour le printemps 2010 et pour le printemps 2014 (cf. figure 20).

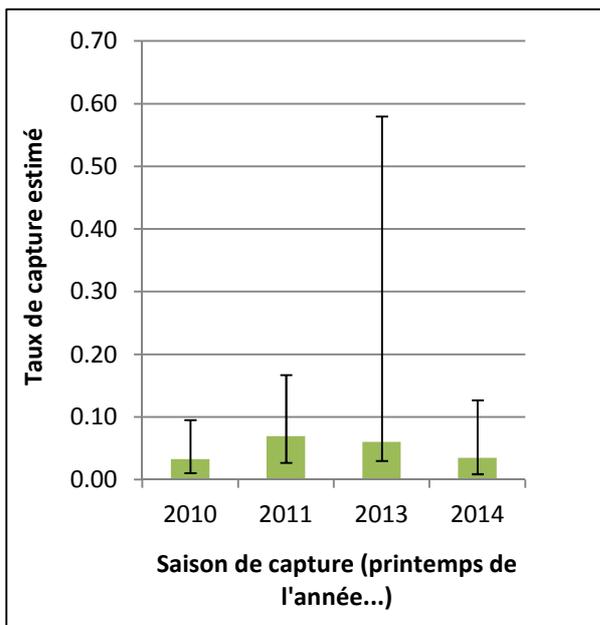


Figure 21 : Taux de capture des écrevisses de Californie (>69mm) sur le ruisseau de la Foux lors des saisons de printemps.

Il en est de même pour les taux de capture qui sont extrêmement faibles et mal estimés ; principalement pour le printemps 2013 (cf. figure 21) puisque très peu d'écrevisses ont été marquées le premier soir (six femelles et cinq mâles) et seulement un mâle sur les 29 capturés le second soir était marqué. Aucune des sept femelles capturées le second soir n'étaient marquée.

Il a été impossible d'évaluer les taux de reproduction par observation de femelles portant ou non des œufs, en effet trop peu de femelles ont été capturées (de deux à 14 par printemps) pour se hasarder à la moindre statistique.

3.2.2 Evolution de la répartition longitudinale des deux espèces

Le fait que la station soit divisée en tronçons de dix mètres permet de suivre de manière fine la répartition longitudinale des APP et des PFL sur le site. La mise en œuvre systématique de protocoles de capture standardisés deux fois par an permet également d'en mesurer l'évolution temporelle. Les figures 22 et 23 présentent cette répartition sur les deux premiers mois de septembre de l'expérimentation (2009 et 2010) et les figures 24 et 25 sur les deux derniers mois de septembre (2013 et 2014).

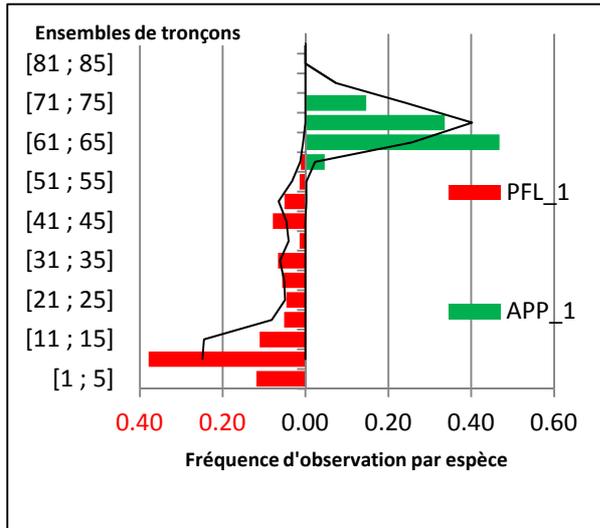


Figure 22 : Répartition longitudinale des *P. leniusculus* et des *A.* le long de la station en septembre 2009 sur le ruisseau de la Foux.

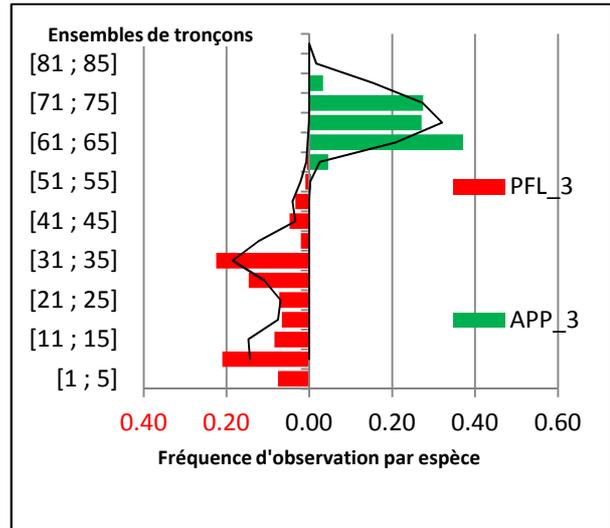


Figure 23 : Répartition longitudinale des *P. leniusculus* et des *A. pallipes* le long de la station en septembre 2010 sur le ruisseau de la Foux.

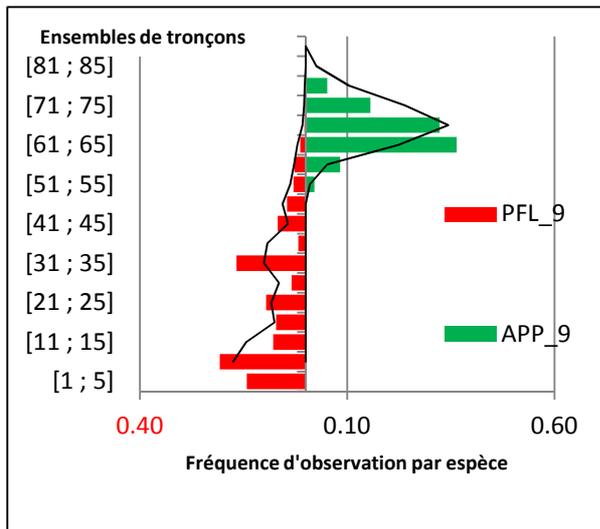


Figure 24 : Répartition longitudinale des *P. leniusculus* et des *A. pallipes* le long de la station en septembre 2013 sur le ruisseau de la Foux.

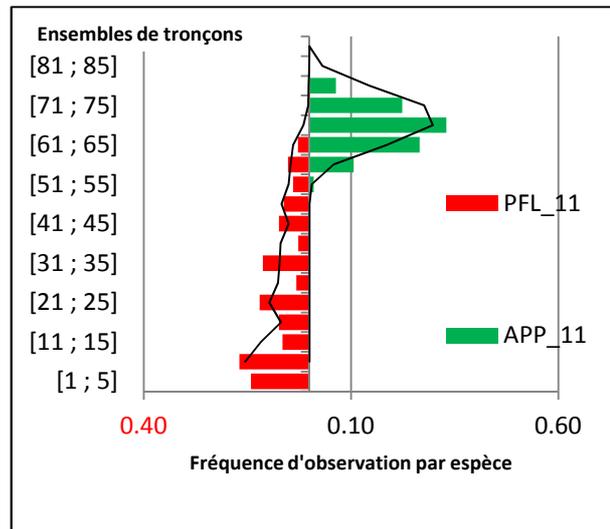


Figure 25 : Répartition longitudinale des *P. leniusculus* et des *A. pallipes* le long de la station en septembre 2014 sur le ruisseau de la Foux.

Les figures 22 et 23 montrent que les PFL n'étaient présentes que sporadiquement à l'amont du tronçon 50 au début de l'expérimentation alors que leur limite de répartition en 2014 (cf. figure 25) s'étend jusqu'aux tronçons 61 à 65. La progression de PFL vers l'amont est de l'ordre de 100 à 150 m en six ans sur ce ruisseau et avec l'application du protocole de stérilisation. Dans le même temps, la population d'APP s'est étendue de 50m vers l'aval et autant vers l'amont. En raison de l'affichage des valeurs en fréquence les figures ne permettent pas de montrer une dévalaison des APP plus marquée au cours des trois dernières années avec l'observation d'individus erratiques aux tronçons 22, 16 et 12 (femelle grainée). En effet, aucune observation d'APP n'avait été réalisée en aval du tronçon 30 les trois premières années de l'expérimentation.

3.2.3 Répartition des captures au sein des classes d'âges

Suite à la définition des trois premières classes d'âge (méthodologie détaillée au 3.1.4.4), les effectifs capturés à chaque saison de capture peuvent être répartis en cinq classes en fonction de leur taille : les trois premiers âges (0+ (ou estivaux), 1+ et 2+) et les adultes sexés (mâles et femelles de plus de trois ans) qui font plus de 61,5mm de longueur totale.

Le premier tableau ci-dessous (tableau XXI) présente le nombre d'individus capturés à la main lors de chaque saison de capture sur la totalité de la station. Le second tableau (Tableau XXII) présente les mêmes données mais sous forme de pourcentages au sein de l'effectif capturé (uniquement à la main) à chaque saison de capture.

Tableau XXI : Effectifs capturés (*P. leniusculus*) à chaque saison de capture (sans les nasses) sur le ruisseau de la Foux de septembre 2009 à septembre 2014. Répartition des effectifs par classes d'âges pour les jeunes et par sexe pour les adultes.

Saisons de capture		Total capturé	Effectifs de juvéniles			Effectifs d'adultes sexés	
			Age 0+	Age 1+	Age 2+	Males	Femelles
saison 1	Sept 2009	792	25	87	248	217	215
saison 2	Printemps 2010	157	0	8	30	79	40
saison 3	Sept 2010	1428	254	437	328	194	215
saison 4	Printemps 2011	169	14	32	42	53	28
saison 5	Sept 2011	1831	60	723	609	213	226
saison 6	Printemps 2012	114	3	6	35	34	36
saison 7	Sept 2012	2300	200	793	723	278	306
saison 8	Printemps 2013	144	1	10	62	46	25
saison 9	Sept 2013	2340	68	1015	901	153	203
saison 10	Printemps 2014	292	3	54	136	64	35
saison 11	Sept 2014	3174	428	1117	1041	269	319

Tableau XXII : Pourcentage de chaque classe d'âge ou de sexe au sein des captures (de *P. leniusculus*, à la main uniquement) pour chaque saison ; chaque couleur caractérise les individus d'une cohorte d'année de naissance (0+ et 1+ non représentatifs sur la saison 1 et sur les saisons de printemps (voir méthode), ils ne sont donc pas affichés et pas pris en compte dans les calculs) ; ruisseau de la Foux de 2009 à 2014.

Saisons de capture		Total servant au calcul	Juvéniles			Adultes sexés	
			Age 0+	Age 1+	Age 2+	Males	Femelles
saison 1	Sept 2009	680			36.5%	31.9%	31.6%
saison 2	Printemps 2010	149			20.1%	53.0%	26.8%
saison 3	Sept 2010	1428	17.8%	30.6%	23.0%	13.6%	15.1%
saison 4	Printemps 2011	123			34.1%	43.1%	22.8%
saison 5	Sept 2011	1831	3.3%	39.5%	33.3%	11.6%	12.3%
saison 6	Printemps 2012	105			33.3%	32.4%	34.3%
saison 7	Sept 2012	2300	8.7%	34.5%	31.4%	12.1%	13.3%
saison 8	Printemps 2013	133			46.6%	34.6%	18.8%
saison 9	Sept 2013	2340	2.9%	43.4%	38.5%	6.5%	8.7%
saison 10	Printemps 2014	235			57.9%	27.2%	14.9%
saison 11	Sept 2014	3174	13.5%	35.2%	32.8%	8.5%	10.1%

On peut constater que les 0+ (ou estivaux) représentent 17,8 % des captures en septembre 2010 alors qu'ils ne passent pas la barre des 3,5 % en 2011 et 2013 et frôlent les 9 % en 2012. Par contre, en 2014, la proportion de 0+ atteint les 13,5 % comme l'illustre la figure 26.

Ces proportions, variables en fonction des années, ne semblent pas pouvoir être expliquées uniquement par la stérilisation puisque l'on assiste à une certaine hausse en 2014 alors que le protocole est mis en place depuis 2010.

Il est néanmoins nécessaire de voir s'il y a des différences de proportion d'estivaux entre l'amont et l'aval de la station car le protocole appliqué sur ces deux zones n'est pas le même à partir de 2013.

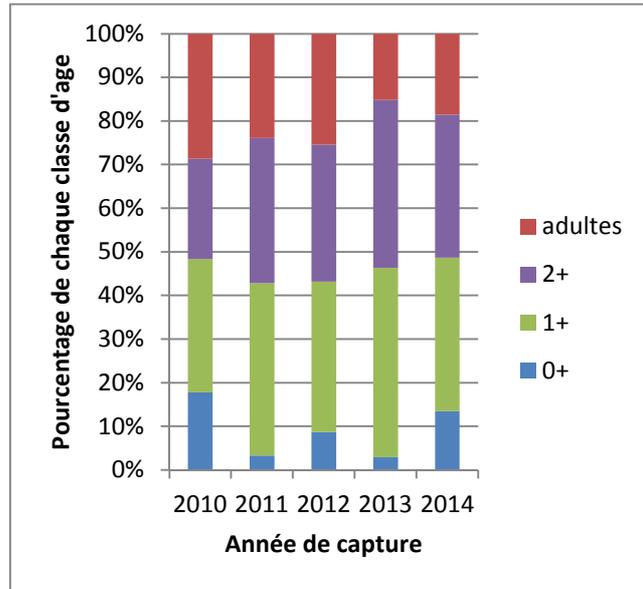


Figure 26 : Représentation graphique des pourcentages de chaque classe d'âge au sein des captures manuelles de *P. leniusculus* des mois de septembre de 2010 à 2014 sur le ruisseau de la Foux.

3.2.4 Proportions de jeunes de l'année (0+ ou "estivaux") au sein des captures

L'interaction des variables "année de capture" et "lieu de capture" (amont ou aval de la station) n'est pas significative ($\chi^2 = 8,07$, $dl=4$, $p=0,09$) sur la proportion d'estivaux au sein des captures. Par contre, la variable "lieu de capture" est statistiquement significative lorsqu'elle est utilisée en additif de "l'année de capture". Ces deux variables ont donc bien un effet cumulé sur la proportion d'estivaux au sein des captures (le lieu de capture : $\chi^2 = 4,63$, $dl=1$, $p=0,031$; l'année de capture : $\chi^2 = 451,95$, $dl=4$, $p < 0,001$).

Les estimations des modèles montrent que l'amont de la station présente systématiquement une proportion plus faible d'estivaux que l'aval et ce, chaque année, (cf. figure 27, page suivante) lors des six premiers passages de capture de stérilisation effectués à la main.

Le traitement simultané des données de captures sur l'ensemble des mois de septembre durant lesquels l'expérimentation de stérilisation a été mise en œuvre (de 2010 à 2014), a permis de contrôler statistiquement s'il y avait des écarts de proportions de juvéniles de l'année (0+, ou estivaux) au fur et à mesure de l'application du protocole de stérilisation. En effet, les tableaux XXIII et XXIV montrent que pour l'amont et l'aval de la station, le meilleur modèle en termes d'AIC inclut un effet de l'année. L'analyse de déviance sur ces modèles confirme que l'effet de l'année est très significatif sur la proportion d'estivaux ($\chi^2 = 324,82$, $Dl = 6$, $p < 0,001$ pour l'aval et $\chi^2 = 122,91$, $Dl = 6$, $p < 0,001$ pour l'amont).

Tableau XXIII : Tableau de sélection des modèles ajustés pour l'estimation des proportions d'estivaux de *P. leniusculus* pour l'amont de la station, chaque année séparément, de 2010 à 2014 sur le ruisseau de la Foux.

Modèle	AIC	DeltaAIC
année	1510,70	
constant	1625,60	114,90

Tableau XXIV : Tableau de sélection des modèles ajustés pour l'estimation des proportions d'estivaux de *P. leniusculus* pour l'aval de la station, chaque année séparément, de 2010 à 2014 sur le ruisseau de la Foux.

Modèle	AIC	DeltaAIC
année	4040,90	
constant	4357,80	316,9

La figure 27 illustre les proportions d'estivaux estimées par les modèles pour chaque année de capture, pour l'amont et l'aval de la station chaque année séparément.

Tableau XXV : Tableau de sélection des modèles ajustés pour l'estimation des proportions d'estivaux de *P. leniusculus* pour l'amont de la station, sur le ruisseau de la Foux avec regroupement des années 2011, 2012 et 2013 et traitement séparé des années 2010 et 2014.

Modèle	AIC	DeltaAIC
groupe	1574,70	
constant	1625,60	50,90

Tableau XXVI : Tableau de sélection des modèles ajustés pour l'estimation des proportions d'estivaux de *P. leniusculus* pour l'aval de la station, sur le ruisseau de la Foux avec regroupement des années 2011, 2012 et 2013 et traitement séparé des années 2010 et 2014.

Modèle	AIC	DeltaAIC
groupe	4127,10	
constant	4357,80	230,70

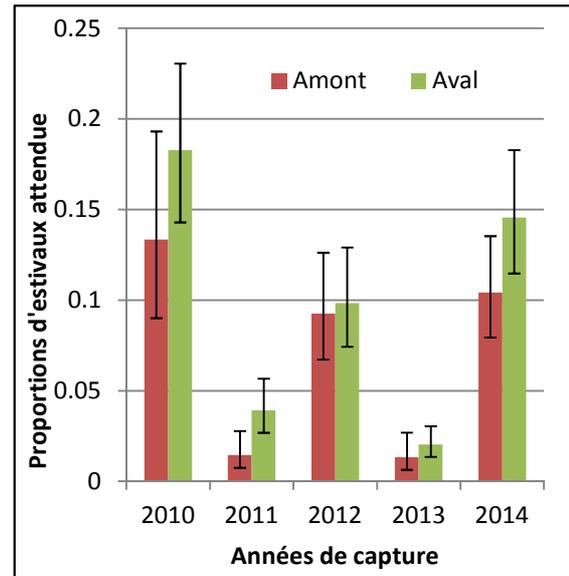


Figure 27 : Proportions d'estivaux de *P. leniusculus* attendues au sein des captures manuelles de 2010 à 2014 sur l'amont et l'aval du ruisseau de la Foux d'après les modèles. Les intervalles de confiance à 95% sont représentés.

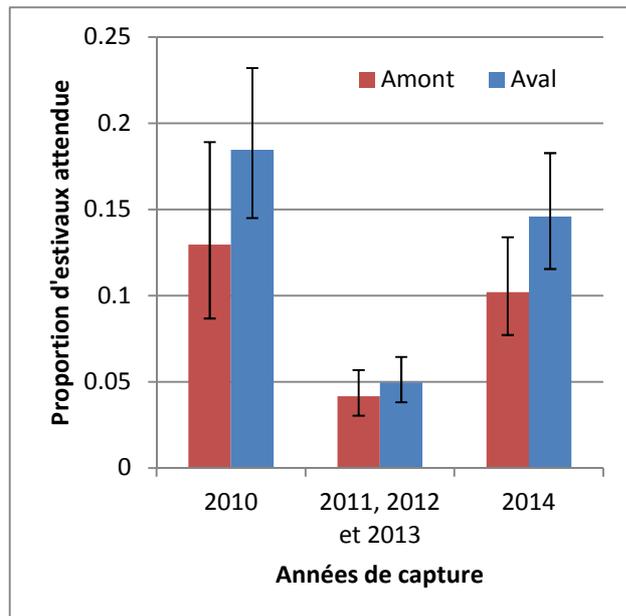


Figure 28 : Proportion d'estivaux de *P. leniusculus* attendue sur l'amont et l'aval de la station (ruisseau de la Foux) d'après les modèles et avec regroupement des années 2011, 2012 et 2013. Les intervalles de confiance à 95% sont représentés.

dès l'année qui suit l'application du protocole de stérilisation (puisque les estivaux capturés l'année N sont issus des accouplements de l'année N-1). Cette baisse se maintient les deux années suivantes alors que les proportions d'estivaux remontent à des niveaux similaires de l'année témoin (captures de 2010 c'est-à-dire avant mise en place de la stérilisation) lors des captures de 2014.

Les tableaux XXV et XXVI montrent que pour l'amont et l'aval de la station, et en regroupant les données de capture des années 2011, 2012 et 2013 en raison de l'application du même protocole de stérilisation à l'année N-1 (cf. partie méthode), le meilleur modèle en terme d'AIC inclut un effet du groupe d'années de capture. L'analyse de déviance sur ces modèles confirme que l'effet du groupe d'années est très significatif sur la proportion d'estivaux ($\text{Chi}^2 = 234,64$, $\text{Dl} = 4$, $p < 0,001$ pour l'aval et $\text{Chi}^2 = 54,89$, $\text{Dl} = 4$, $p < 0,001$ pour l'amont). La figure 28 illustre ces estimations avec un regroupement des données des années ayant eu un protocole identique à l'année N-1.

Les deux modes d'analyse des données présentés ci-dessus, permettent de mettre en évidence une baisse notable des proportions d'estivaux au sein des captures

3.2.5 Bilan chiffré des captures de stérilisation

Les trois tableaux suivants (XXVII à XXIV) présentent les effectifs capturés tous les soirs de chaque saison de capture et sont totalisés afin d'illustrer le nombre d'écrevisses de Californie manipulées au cours de chaque saison par tous les modes de captures utilisés.

Le tableau XXVII présente un récapitulatif des effectifs totaux manipulés au cours de chaque saison de capture sur la totalité de la durée de l'expérimentation. Les effectifs sont répartis selon trois catégories :

- Petits individus (de moins de 70mm de longueur totale, donc non marqués)
- Femelles d'au moins 70 mm
- Mâles d'au moins 70 mm

Il est également mentionné à titre indicatif le sex-ratio des individus d'au moins 70 mm, ce qui permet d'illustrer un écart d'activité des femelles en fonction de la période puisque cette valeur est légèrement en dessous de un mâle par femelle pour toutes les saisons de septembre, et systématiquement en dessus de "un" pour les saisons de printemps (avec plus de la moitié des valeurs au dessus de "deux").

Tableau XXVII : Effectifs totaux manipulés (tous modes de capture confondus) au cours de l'expérimentation de stérilisation des mâles *P. leniusculus* sur le ruisseau de la Foux de 2009 à 2014. Somme des effectifs capturés chaque soir de chaque saison et divisé en trois catégories.

Saisons de capture		Total capturé	Catégorie			Sex-ratio des + de 69 mm (M/F)
			Petits (<70mm)	Femelles > 69mm	Mâles > 69mm	
saison 1	Sept 2009	790	448	166	176	1.060
saison 2	Printemps 2010	157	59	36	62	1.722
saison 3	Sept 2010	1418	1147	151	119	0.788
saison 4	Printemps 2011	170	104	20	45	2.250
saison 5	Sept 2011	1824	1547	152	125	0.822
saison 6	Printemps 2012	114	62	26	28	1.077
saison 7	Sept 2012	2293	1922	204	167	0.819
saison 8	Printemps 2013	145	95	16	35	2.188
saison 9	Sept 2013	2487	2094	215	178	0.828
saison 10	Printemps 2014	292	230	15	47	3.133
saison 11	Sept 2014	3789	2995	398	396	0.995
Total		13 479	10 703	1 399	1 378	

Les tableaux XXVIII et XXIX présentent les effectifs totaux capturés lors des passages de capture de "stérilisation", c'est-à-dire les passages où il n'y a pas de remise à l'eau des individus, seuls les mâles pubères sont conservés pour être stérilisés alors que les individus des autres catégories (femelles et petits individus) sont détruits. Ce sont donc uniquement les données des captures des mois de septembre 2010 à 2014 à partir du second soir de capture puisque les individus capturés le premier soir sont marqués et relâchés. Le premier tableau rassemble les données de tous les modes de captures réunis (à la main et avec les nasses) et le second détaille la pression de capture exercée par les nasses, en effectif dans la première partie et en pourcentage de l'effectif total capturé dans la seconde partie.

Tableau XXVIII : Effectifs totaux capturés lors des captures de stérilisation (à partir du second soir de chaque saison de septembre de 2010 à 2014 sur le ruisseau de la Foux) répartis selon les catégories de captures et de destination. La différence entre la catégorie "stérilisables" et "relâchés stérilisés" est due aux mortalités lors de la stabulation.

Années de capture	Total capturé	Catégories de capture				Catégories de destination		
		Petits (<70mm)	Femelles > 69mm	Mâles > 69mm	Morts	Tués	Stérilisables	Relâchés stérilisés
2010	1266	1059	113	93	3	1173	90	90
2011	1607	1392	114	101	3	1507	97	93
2012	2054	1756	159	139	8	1886	160	155
2013	2209	1861	182	166	6	2015	185	183
2014	3500	2865	326	309	11	3170	319	303
Total	10 636	8 933	894	808	31	9 751	851	824

Tableau XXIX : Contribution des nasses à l'effort de capture dans le cadre du protocole de stérilisation des mâles *P. leniusculus* sur le ruisseau de la Foux ; cinq nuits de capture par nasses en 2013 et neuf en 2014, chiffres bruts et pourcentage de l'effectif total capturé.

Années de capture	Total capturé	Catégories de capture				Catégories de destination		
		Petits (<70mm)	Femelles > 69mm	Mâles > 69mm	Morts	Tués	Stérilisables	Relâchés stérilisés
2013	167	15	73	79	0	90	77	77
2014	367	55	138	174	0	194	173	173
Total	534	70	211	253	0	284	250	250
ci-dessous : Valeurs exprimées en pourcentages des chiffres du tableau XXVIII (total des captures)								
2013	7,6%	0,8%	40,1%	47,6%	0,0%	4,5%	41,6%	Sans objet
2014	10,5%	1,9%	42,3%	56,3%	0,0%	6,1%	54,2%	Sans objet

Ces données montrent, en accord avec la littérature (Johnsen et al. 2014; Policar & Kozák, 2005), que les nasses ne capturent que très peu de petits individus (maximum 1,9% en 2014) mais par contre plus de 40% des individus capturés de plus de 69 mm le sont par cette méthode lorsqu'elle est employée. Cette proportion de capture atteint même les 56,3% pour les mâles d'au moins 70 mm en 2014, ce qui représente 54,2% des mâles "stérilisables" (mâles pubères).

Si l'on cherche à comparer les rendements des deux modes de capture, il est intéressant de préciser que les nasses ont été posées cinq nuits en 2013 et neuf nuits en 2014 ; le temps-agent (à deux) nécessaire est de l'ordre de deux heures de pose et d'appâtage le soir et de trois heures de relève le lendemain matin (y compris marquage des mâles et biométrie de tous les individus). Les captures manuelles ont nécessité un minimum de six agents (sept en moyenne) sur trois nuits consécutives pour réaliser entre six et neuf passages sur la totalité de la station (marquage et biométrie compris sur les PFL et sur les APP deux des trois soirs) chaque mois

de septembre. Ceci se résume donc à 1,5 journée-homme (J/H) par nuit de pose de nasses (pour 20 nasses sur 700m de ruisseau), ce qui fait 7,5 J/H pour 2013 et 13,5 J/H pour 2014 alors que les captures manuelles nécessitent au minimum 21 nuits-homme par saison de capture. Les nasses permettent donc de capturer plus de mâles stérilisables en moins de temps.

Les tableaux XXX et XXXI présentent exactement les mêmes données mais en retirant les individus qui ont déjà été capturés au moins une fois au cours des campagnes de stérilisation, c'est-à-dire les mâles stérilisés les années précédentes. Pour la saison 3 (septembre 2010) les valeurs sont donc exactement les mêmes dans les tableaux XXVIII et XXX puisque c'est la première année d'application du protocole de stérilisation.

Tableau XXX : Effectifs d'individus uniques capturés lors des captures de stérilisation (à partir du second soir de chaque saison de septembre de 2010 à 2014 sur le ruisseau de la Foux) répartis selon les catégories de captures et de destination. La différence entre la catégorie "stérilisables" et "relâchés stérilisés" est due aux mortalités lors de la stabulation.

Années de capture	Total capturé	Catégories de capture				Catégories de destination		
		Petits (<70mm)	Femelles > 69mm	Mâles > 69mm	Morts	Tués	Stérilisables	Relâchés stérilisés
2010	1266	1059	113	93	3	1173	90	90
2011	1602	1392	114	96	3	1506	93	89
2012	2045	1756	159	130	7	1886	152	147
2013	2173	1860	182	132	6	2015	152	150
2014	3452	2865	326	261	11	3170	271	255
Total	10 538	8 932	894	712	30	9 750	758	731

Tableau XXXI : Contribution des nasses à l'effort de capture dans le cadre du protocole de stérilisation des mâles *P. leniusculus* sur le ruisseau de la Foux ; cinq nuits de capture par nasses en 2013 et neuf en 2014, chiffres bruts et pourcentage de l'effectif d'individus uniques capturés. Les chiffres "relâchés stérilisés" sont ceux sans les recaptures de mâles déjà stérilisés.

Années de capture	Total capturé	Catégories de capture				Catégories de destination		
		Petits (<70mm)	Femelles > 69mm	Mâles > 69mm	Morts	Tués	Stérilisables	Relâchés stérilisés
2013	149	15	73	61	0	90	59	59
2014	327	55	138	134	0	194	133	133
Total	476	70	211	195	0	284	192	192
ci-dessous : Valeurs exprimées en pourcentages des chiffres du tableau XXVI (total des captures)								
2013	6.9%	0.8%	40.1%	46.2%	0,0%	4.5%	38.8%	Sans objet
2014	9.5%	1.9%	42.3%	51.3%	0,0%	6.1%	49.1%	Sans objet

Au cours des sessions de captures de stérilisation, de 2011 à 2014, il a donc été recapturé 93 mâles déjà stérilisés (différence des totaux de la colonne "stérilisables" des tableaux XXVIII et XXX). Parmi ces 93 mâles recapturés, il y en a quatre qui ont été recapturés en 2011 (donc stérilisés en 2010), huit en 2012 (donc stérilisés en 2010 ou 2011), 33 en 2013 et 48 en 2014. Les nasses ont permis 18 recaptures (sur 33) en 2013 et 40 (sur 49) en 2014 soit respectivement 54% et 81% des recaptures. Les nasses ont permis de recapturer la même proportion d'individus déjà stérilisés en 2013 et 2014, à savoir 23%. Les captures manuelles n'ont, quant à elles, permis de capturer que 4,1 à 13,9% d'individus déjà stérilisés (cf. figure 29), soit deux à cinq fois moins qu'avec les nasses.

En moyenne, sur les captures des années 2011 à 2014, on observe 23,2% de mâles déjà stérilisés au sein des captures par nasses et 6,5% avec les captures à la main. La réalisation d'un test du Chi-deux sur la totalité des captures des années 2011 à 2014 nous confirme que cette différence est hautement significative ($\text{Chi}^2 = 47,045$, $\text{Dl} = 1$, $p < 0,001$). Les nasses n'ont été utilisées qu'en 2013 et 2014 et avec des temps d'utilisation différents, il est donc indispensable de faire le même test du chi-deux sur ces deux années séparément. Pour 2013 il y a 13,9% de mâles déjà stérilisés au sein des captures manuelles et 23,7% avec les captures à la nasse mais la différence n'est pas significative ($\text{Chi}^2 = 1,66$, $\text{Dl} = 1$, $p = 0,19$). Par contre en 2014 cette différence est hautement significative avec respectivement 5,6% de mâles stérilisés capturés à la main et 23,2% à la nasse ($\text{Chi}^2 = 17,14$, $\text{Dl} = 1$, $p < 0,001$). Sur cette même année 2014, si on ne prend en compte que les individus de 85mm et plus, la différence devient non significative avec respectivement 15,8% à la main et 34,0% à la nasse ($\text{Chi}^2 = 3,59$, $\text{Dl} = 1$, $p = 0,058$). La plus forte capturabilité des individus déjà stérilisés lorsqu'il est fait usage des nasses n'est donc pas liée au fait que les nasses capturent plus de gros individus. Si l'on fixe une limite de taille à 84,5mm entre les classes "gros" et "petits" les nasses capturent significativement plus de gros individus que de petits ($\text{Chi}^2 = 71,37$, $\text{Dl} = 1$, $p < 0,001$) avec respectivement 23,5% de "gros individus" à la main et 61,2% aux nasses. En fixant cette limite de classes de tailles à 94,5mm le test est encore significatif ($\text{Chi}^2 = 32,76$, $\text{Dl} = 1$, $p < 0,001$) avec 8% de "gros individus" capturés à la main et 28% aux nasses.

Les nasses semblent donc capturer environ trois fois plus de "gros individus" que de "petits individus" ; ce qui dans le cas présent n'est pas lié à la taille des mailles de la nasse puisque les modèles utilisés ont des mailles de 5,5mm. Des individus de 30mm pourraient donc tout à fait y rester prisonniers.

Les captures par nasses ne sont pas les seules ayant impacté les gros individus : à l'automne 2011 et au printemps 2012 il a été trouvé bon nombre de carcasses de grosses écrevisses, principalement des PFL mais également un beau mâle APP, consommées par une loutre (*Lutra lutra*). Le passage des zones de décorticage au détecteur de puces RFID a permis de retrouver trois puces. Il est bien évidemment impossible de quantifier cette prédation.

Dans le registre des prédateurs il est également à signaler qu'une grande quantité de bocaux ont été retrouvés soulevés de la façon caractéristique des "pêcheurs à pieds" donc potentiellement par des gens qui sont venus braconner les écrevisses.

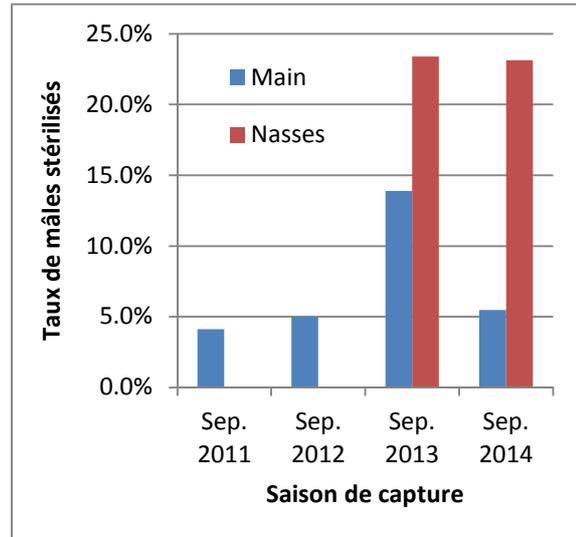


Figure 29 : Taux de mâles *P. leniusculus* déjà stérilisés au sein des captures selon les années et le mode de capture sur le ruisseau de la Foux entre 2011 et 2014.

3.2.6 Utilisation des données des suivis pluriannuels

Les marquages par puces RFID ont permis des estimations des taux de survie (mâles et femelles), des proportions de femelles tuées et des mâles stérilisés chaque mois de septembre à partir des modèles de Capture-Recapture multi-états utilisant les données de recapture des individus préalablement marqués (c'est-à-dire marqués lors des saisons précédant chaque saison évaluée, voir méthode au 3.1.4.2).

Tableau XXXII : Synthèse des effectifs marqués par puces RFID au cours de l'expérimentation sur le ruisseau de la Foux entre 2009 et 2014, tous modes de captures et toutes sessions confondus (les écarts de quelques individus entre le total et l'effectif de mâles et de femelles sont dus à des défauts de saisie sur le sexe). Pts. = printemps et Sept. = septembre

Saison	Effectif marqué (1ère capture et recapture)			Taux de mâles stériles dans les captures	Sex-ratio des marqués	Sex-ratio des 2 ans et plus	Sex-ratio des pubères	
	Total	Femel -les	Mâles					Dont mâles déjà stérilisés
Sep. 2009	257	130	127			1.01	1.28	
Pts. 2010	93	34	59		1.74	1.88	2.31	
Sep. 2010	147	44	103			0.89	0.84	
Pts. 2011	48	18	29	3	10.3%	1.61	1.96	2.35
Sep. 2011	161	42	117	7	6.0%		0.91	0.95
Pts. 2012	46	20	26	5	19.2%	1.30	0.91	1.47
Sep. 2012	228	49	179	9	5.0%		0.86	1.07
Pts. 2013	45	12	31	9	29.0%	2.58	1.56	3.88
Sep. 2013	229	41	188	33	17.6%		0.73	0.92
Pts. 2014	58	15	43	18	41.9%	2.87	1.97	4.78
Sep. 2014	408	58	350	53	15.1%		0.84	0.92

Le tableau XXXII ci-dessus indique les effectifs marqués pour chaque saison de capture pour les femelles et pour les mâles avec précision de l'effectif déjà stérilisé lors des captures. Sont également affichés les taux de mâles stérilisés observés dans les captures de chaque saison (à partir de la saison 4 puisque la stérilisation a commencé à la saison 3) et trois calculs de sexe ratio :

- Celui des individus marqués qui n'est représentatif que sur les saisons de printemps puisqu'en automne les femelles non marquées sont tuées directement sans être marquées (calcul non affiché).
- Celui des individus de 2 ans et plus, qui représente tous les individus sexés et qui est proche de l'équilibre sauf au printemps.
- Celui des individus pubères, proche de l'équilibre les mois de septembre et très déséquilibré lors des saisons de printemps.

La survie des femelles est estimée à 0,82 [0,33 ; 0,98] entre l'automne et le printemps et à 0,36 [0,22 ; 0,53] entre le printemps et l'automne. Soit, par déduction, un taux de mortalité de 0,64 [0,47 ; 0,78] entre le printemps et l'automne (complémentaire du taux de survie). Cette estimation prend en compte le fait que les femelles sont tuées volontairement lors des captures d'automne. **Parmi ces mortalités, la proportion de destruction volontaire des femelles est estimé à 22 % [13 % ; 36 %]** sur les femelles mesurant plus de 70 mm au printemps précédent. Il y a donc 14.08 % des femelles qui meurent entre le printemps et l'automne du fait du protocole de capture et de destruction des femelles lors des opérations de stérilisation.

La survie des mâles est estimée à 0,61 [0,47 ; 0,73] entre l'automne et le printemps et 0,78 [0,56 ; 0,91] entre le printemps et l'automne. Soit, par déduction et respectivement, des taux de mortalité de 0,39 [0,27 ; 0,53] et 0,22 [0,09 ; 0,44]. La part de mortalités involontaires liées au protocole est estimée à 0,001 [0,003 ; 0,027] entre l'automne et le printemps et à 0,10 [0,04 ; 0,26] entre le printemps et l'automne.

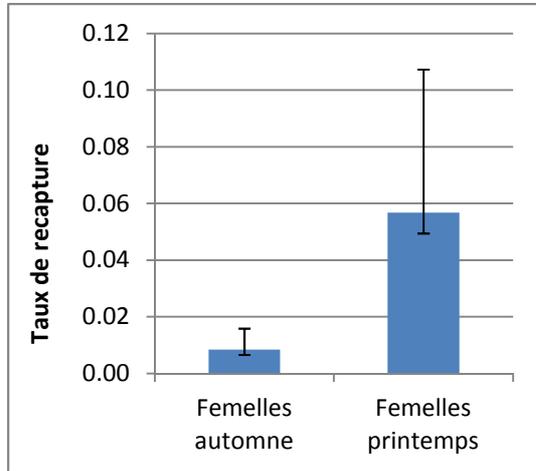


Figure 30 : Estimation du taux de recapture des femelles *P. leniusculus* à l'automne et au printemps à partir des modèles en "populations ouvertes" sur le ruisseau de la Foux entre 2010 et 2014. Les intervalles de confiance à 95% sont présentés.

Le taux de reprise des individus morts de mort naturelle est estimé à 0,002 [0,001 ; 0,010].

La figure 30 présente les taux de recaptures des femelles pour les saisons d'automne et de printemps.

Pour les mâles (stérilisés et non stérilisés) les taux de recaptures des saisons de printemps sont faibles (maximum 12% en 2014) mais tout de même supérieurs à ceux des femelles. Ces taux sont d'autant plus faibles puisqu'il s'agit des recaptures par saison, toutes sessions et tout moyen de capture confondus. Les taux de recapture de l'automne ne sont pas bien meilleurs les trois premières années de stérilisation (2010 à 2012). L'usage de nasses pendant cinq nuits en 2013 semble faire passer le taux de recapture au dessus de la barre des 0,20 (0,21 [0,14 ; 0,31]).

Devant cette tendance, il a été fait usage des mêmes nasses en 2014 mais pendant neuf nuits consécutives et le taux de recapture a doublé par rapport à celui de 2013 et triplé par rapport à ceux des années 2011 et 2012 (cf. figure 31).

Cette augmentation du taux de capture des mâles se traduit par une augmentation du taux de stérilisation des mâles marqués comme l'illustre la figure 32 ci-dessous.

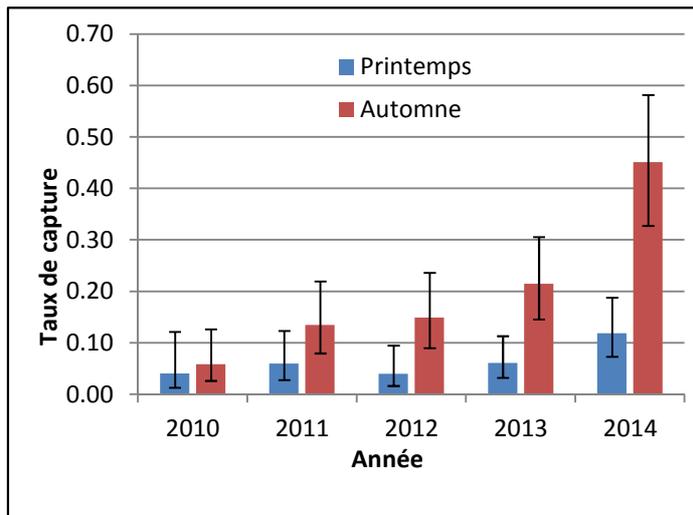


Figure 31 : Estimation des taux de recapture des mâles *P. leniusculus* pour les saisons d'automne et de printemps de 2010 à 2014 sur le ruisseau de la Foux avec les modèles en "populations ouvertes". Les intervalles de confiance à 95% sont présentés.

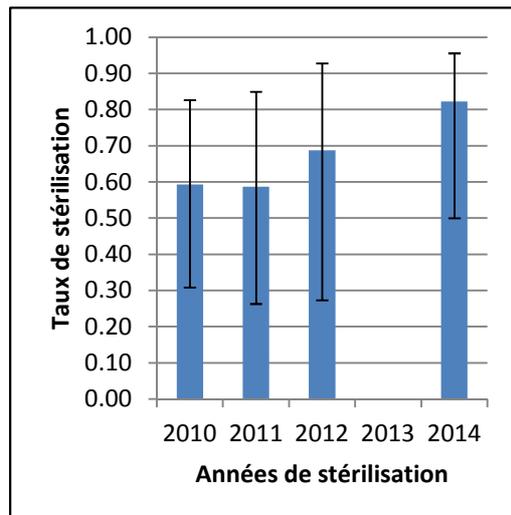


Figure 32 : Evolution du taux de stérilisation des mâles *P. leniusculus* déjà marqués. Ruisseau de la Foux de 2010 à 2014. Les intervalles de confiance à 95% sont présentés.

L'estimation séparée du taux de recapture des mâles et des femelles a permis d'estimer les tailles de populations pour les deux catégories de mâles (stérilisés et non stérilisés). Ces estimations sont présentées figure 33, elles permettent de calculer les effectifs avant le relâché des mâles stérilisés dans le cas des mois de septembre. Afin d'estimer la proportion de mâles stérilisés présents dans la population au moment des accouplements il y a été rajouté l'effectif de mâles nouvellement stérilisés (en violet sur les figures 33 et 34).

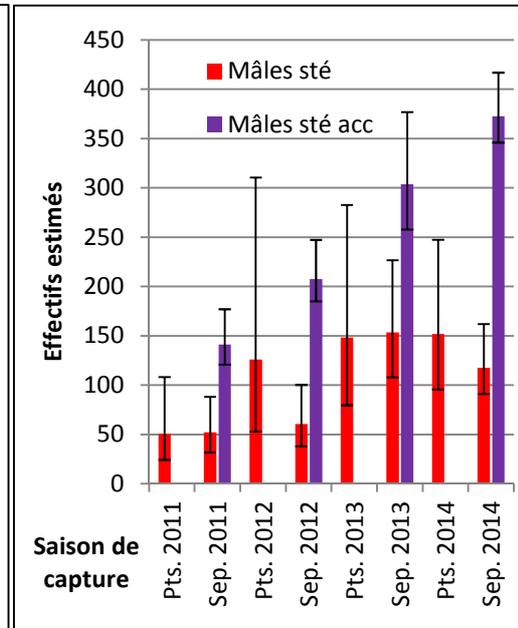
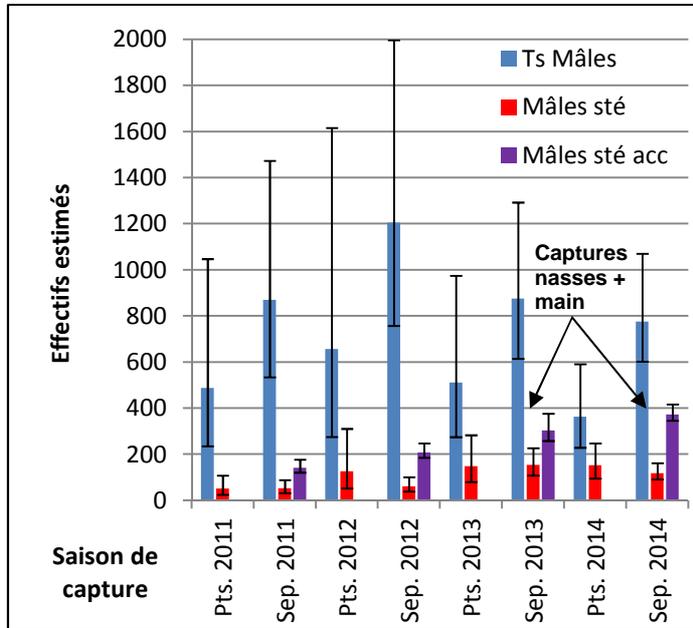


Figure 33 : Effectifs de mâles *P. leniusculus* (stérilisés et non stérilisés) estimés à partir des modèles en "populations ouvertes" du printemps 2011 (Pts. 2011) à septembre 2014 (Sept. 2014) sur le ruisseau de la Foux. En bleu : tous les mâles, en rouge : les mâles stérilisés présents avant relâché et en violet les mâles stérilisés présents lors des accouplements. Les intervalles de confiance à 95% sont présentés.

Figure 34 : Effectifs de mâles *P. leniusculus* stérilisés estimés à partir des modèles en "populations ouvertes" du printemps 2011 (Pts. 2011) à septembre 2014 (Sept. 2014) sur le ruisseau de la Foux. En rouge : les mâles stérilisés présents avant relâché et en violet les mâles stérilisés présents lors des accouplements. Les intervalles de confiance à 95% sont présentés.

Sur les deux premières saisons de recapture (printemps et automne 2010) les effectifs d'individus marqués antérieurement sont très faibles, ce qui engendre des taux de recapture très faibles et donc des estimations avec des intervalles de confiance très larges, à savoir (seulement pour les mâles) 1456 [486 ; 4635] pour le printemps 2010 et 1762 [815 ; 3968] pour l'automne 2010. Ces estimations ne sont donc pas affichées sur la figure 33.

La figure 34 présente les estimations d'effectifs uniquement de mâles stérilisés afin de pouvoir visualiser leurs évolutions indépendamment des effectifs totaux de mâles. On constate une stabilisation des effectifs de mâles stérilisés présents dans le milieu de façon permanente à partir du printemps 2013, soit au bout de trois années d'application du protocole de stérilisation. Parallèlement, l'effectif total de mâles stérilisés disponibles lors de la période d'accouplements (effectif estimé par les captures de septembre additionné de l'effectif de mâles nouvellement stérilisés) ne cesse de croître.

Afin d'illustrer les proportions de mâles stérilisés que cela peut représenter au sein de l'effectif de mâles de plus de 69mm, la figure 35 a été réalisée. Cette figure ne comporte pas d'intervalles de confiance car il s'agit de l'estimation de l'effectif de mâles stérilisés au moment de chaque période de capture divisé par l'effectif total de mâles et cela pour chaque saison ; l'intervalle de confiance d'un tel ratio est complexe à calculer (en tout cas dans le temps imparti pour le diplôme). La figure 35 présente également le même calcul avec l'effectif de mâles théoriquement présents lors des accouplements.

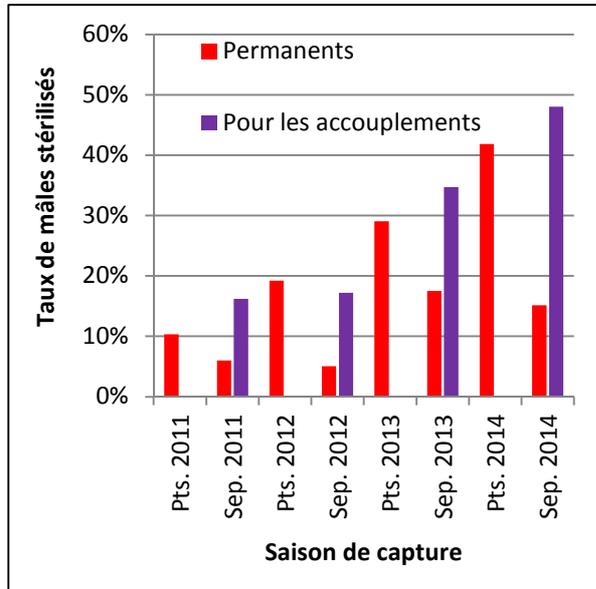


Figure 35 : Taux de mâles *P. leniusculus* stérilisés théoriquement présent dans le milieu à chaque saison de capture (en rouge) et pour les accouplements (en violet) sur le ruisseau de la Foux entre le printemps 2011 (Pts. 2011) et septembre 2014 (sept. 2014).

Avant l'utilisation des nasses, le taux de mâles stérilisés présents dans le milieu au moment des accouplements est de 16 et 17 % pour septembre 2011 et 2012. Cela est dérisoire par rapport à ce qui a été testé en bassin, à savoir 25% à 75%, alors que même avec ces taux il n'y avait pas d'impact significatif de la stérilisation sur la reproduction.

Les nasses ont permis à la fois d'augmenter le taux de mâles stérilisés présents au moment des accouplements par l'augmentation des effectifs capturés mais également de capturer plus d'individus déjà marqués (stérilisés ou non), ce qui engendre une meilleure estimation des taux de captures et donc des estimations de tailles de populations moins imprécises (cf. figure 33). L'usage des nasses permet de faire passer le taux de mâles stériles disponibles pour les accouplements à 35% en 2013 et 48% en 2014. Cela est plus en accord avec les taux testés en bassins mais hélas aucune capture

n'ayant été réalisée en 2015, il n'est pas possible de savoir s'il y a eu un effet sur les proportions d'estivaux de ce taux de stérilisation dans la population.

3.2.7 Observations générales sur le contexte

A part la loutre et une fois où les cailloux ont été retournés comme le ferai un braconnier il semble que le ruisseau de la Foux ne soit pas impacté par une prédation majeure sur les écrevisses. Le peu de truites observées ne doit pas occasionner la moindre prédation significative sur les écrevisses de Californie ; sachant qu'aucune truite n'a été observée en amont de la zone à PFL.

Contrairement à la plupart des sites où la PFL est présente en France il n'a pas été observé de parasitisme par des branchiobdelles et cette population n'est pas porteuses saine de la peste des écrevisses : il y a co-présence de l'APP sur le site or cette espèce est extrêmement sensible à ce pathogène. De plus il y a dix individus qui ont été analysés par PCR à la faculté de Poitiers dans le cadre de la thèse de Filipová (2012) et ils sont tous négatifs.

3.3 Discussion

La population d'APP (en effectif estimé) semble avoir globalement baissée des deux tiers entre septembre 2009 et septembre 2014 en passant de 500 individus de plus de 49 mm à seulement 150 individus. Parallèlement, on observe une certaine stabilité dans les effectifs estimés de PFL avec une moyenne autour des 550-600 individus de plus de 69 mm (avec un maximum à 750 en 2009 et un minimum à 350 en 2013). La répartition de chaque espèce au sein de la station est assez différente en début de période d'étude avec un chevauchement sur moins de 100m et avec très peu d'individus d'APP retrouvés en dessous de cette limite et quelques individus de PFL retrouvés en amont de cette même limite. Au cours des trois dernières années nous avons observé quelques APP dans la zone jusqu'alors exclusivement³⁰ peuplée de PFL mais en parallèle il a été observé de plus en plus de PFL vers l'amont, et ce avec des indices de reproduction. Cette extension de population de PFL sur la zone occupée par les APP est probablement responsable, ou moins partiellement, de la chute d'effectif des APP. En effet, la PFL exerce une pression de prédation sur les APP (cela n'a pas été observé en direct sur ce site mais j'ai pu le constater sur un ruisseau drômois où j'ai vu deux APP vivantes en train de se faire consommer par des PFL) et on a pu constater, en notant les mutilations des individus lors de la première saison de capture, que les APP mutilées étaient systématiquement dans des zones où l'on capturait des PFL. Cette pression exercée par les PFL est très probablement, ou moins partiellement, responsable de la baisse de taille de population des APP. Cette baisse peut aussi avoir été induite par deux crues morphogènes qui ont sensiblement modifié les habitats sur le ruisseau de la Foux en 2012 et 2013. En effet, certaines zones particulièrement favorables aux écrevisses (comme les tronçons 62 et 72) ont été complètement remaniées par ces crues. Les crues ont également entraîné le sur-creusement de plats lenticulaires en les transformant en radiers de trop faible profondeur pour permettre leur occupation par les écrevisses. Les APP présentes sur ces secteurs se sont donc re-réparties sur la station (notamment sur le tronçon 67) mais les APP les plus en aval ont probablement été emportées par les crues dans la "zone à PFL" et nous n'en avons revu que quelques-unes. Une partie a donc pu être détruite lors de la dévalaison avec les alluvions et une autre partie a pu se faire consommer par les PFL.

La population de PFL semble présenter des fluctuations interannuelles de ces effectifs que l'on ne peut pas relier au protocole de stérilisation même si celui-ci induit une destruction systématique des femelles et des petits individus capturés. En effet, la stérilisation n'a commencé qu'en septembre 2010 (saison 3) donc elle n'a pu impacter la reproduction qu'à partir des éclosions de 2011. Or les estimations de taille de population ne prennent en compte que les individus de plus de 69 mm, donc âgés de trois ans révolus puisque la limite de la classe d'âge " 2+ " se situe aux alentours de 62mm (cf. le 3.1.4.4). Il ne serait donc possible de percevoir les effets de la stérilisation sur les effectifs d'individus de trois ans qu'à partir de septembre 2014 (saison 11) et cela sur les plus petits individus marqués. Il serait donc intéressant de faire une estimation d'effectif des individus de 70 à 85 mm sur chaque mois de septembre et de voir s'il y a une modification notable en 2014.

En parallèle des effectifs estimés, dont nous savions qu'ils allaient réagir avec un temps de retard important par rapport à la mise en place de la stérilisation, nous avons envisagé d'évaluer les proportions de femelles grainées au printemps pour mesurer l'efficacité du protocole de stérilisation en lui-même. Or les captures-recaptures de printemps nous ont démontré qu'il est beaucoup plus difficile de capturer des écrevisses à cette saison qu'au mois

³⁰ Nous nous permettons d'utiliser ce terme car aucune APP n'avait été observée sur ce secteur au cours des trois premières années de l'expérimentation, ce qui représente plus de 30 passages d'observateurs.

de septembre et tout particulièrement des femelles. En effet, les effectifs capturés sont beaucoup plus faibles à cette saison (tableau XVII). De ce fait, trop peu de femelles ont été capturées (de deux à 14 par printemps) pour évaluer les taux de reproduction par observation de femelles portant ou non des œufs et se hasarder à la moindre statistique. Ceci est d'autant plus justifié par le fait que la plupart des femelles observées ne sont généralement pas grainées mais il est impossible de savoir si cela est dû au fait que peu de femelles sont grainées à cette période en raison de l'application du protocole de stérilisation ou bien au fait que les femelles grainées ne sortent pas (ou peu) au cours de cette période comme l'indiquent certains auteurs (Cukerzis, 1984; Fenouil, 1987; Arrignon, 1996). Les données des captures résumées dans le Tableau XXXII ont tendance à étayer cette théorie de l'inactivité des femelles au printemps. En effet, le sex-ratio des individus pubères est particulièrement déséquilibré lors des captures de printemps (entre 1,47 et 4,78 mâles par femelle) alors qu'il est très proche de un mâle par femelle au mois de septembre (entre 0,84 et 1,28).

L'autre méthode d'évaluation de l'impact de la stérilisation que nous avons explorée consistait à estimer la proportion de jeunes écrevisses de l'année au sein des captures. En premier lieu, l'analyse graphique nous montrait une certaine baisse dès la mise en place du protocole et cette baisse a été confirmée par les analyses statistiques. En effet, le taux d'estivaux dans les captures est divisé par trois (en moyenne) dès l'année qui suit l'application pour la première fois du protocole de stérilisation en septembre 2010 sur le ruisseau de la Foux. Par contre, les taux d'estivaux remontent à des valeurs proches de 2010 (soit avant la stérilisation) en 2014. Cette augmentation se fait dans les mêmes proportions sur l'aval et sur l'amont de la station malgré le fait que le protocole ait été modifié en 2013. A partir de cette année seul l'amont de la station a fait l'objet de relâché de mâles stérilisés alors que les captures ont eu lieu sur la totalité de la station. Cela a conduit à ce qu'il y ait 2,7 fois plus de mâles relâchés en amont qu'en 2012 et qu'en aval il ne subsiste que les mâles stérilisés les années précédentes, c'est-à-dire les mâles stérilisés les années précédentes qui sont toujours en vie et pas recapturés lors des captures de l'année 2013.

Même si les analyses statistiques ont bien montré qu'il y avait un écart de proportion d'estivaux entre l'amont et l'aval de la station et que les proportions d'estivaux variaient entre les années, on n'observe pas une augmentation de l'écart entre les données de l'amont et celles de l'aval comme on aurait pu l'espérer en multipliant par 2,7 le nombre de mâles stérilisés sur l'amont de la station.

De même, d'année en année la proportion de mâles stérilisés dans la population au moment des accouplements n'a cessé d'augmenter puisqu'elle est passée de 16% en septembre 2011 à 35% en septembre 2013 (et même 48% en 2014 mais il n'est pas possible d'en mesurer les effets en raison de l'arrêt de l'expérimentation). Cela n'a pas pour autant engendré une réduction évidente de la proportion d'estivaux au sein des captures du mois de septembre de l'année suivante. En effet, la proportion d'estivaux dans les captures a chuté dès 2011, soit la première année où les effets de la stérilisation pouvaient se manifester, à moins de 5% du total des captures alors qu'elle affichait 18% en 2010. Par contre ce taux d'estivaux remonte en 2014 à 14% (toutes ces valeurs sont données pour l'aval de la station).

Certes la pression de capture a été amplifiée par les nasses mais il est surprenant de ne pas observer une augmentation de l'effectif permanent de mâles stérilisés ni une baisse supplémentaire des proportions d'estivaux au sein des captures après la mise en place des nasses. Il est tout de même nécessaire de relativiser ces calculs de taux de mâles stérilisés puisque les estimations d'effectifs sur lesquelles ils sont basés sont réalisées à partir des modèles en "populations ouvertes" qui ne prennent en compte que les individus déjà marqués. Or l'usage des nasses nous a permis de mettre en évidence que les individus capturés (et stérilisés par la suite) à la main étaient recapturés dans de plus fortes proportions lors des

captures par nasses que lors des captures manuelles les mois de septembre suivants. Les estimations de taux de recaptures au moyen d'E-Surge sont donc sûrement une sous-estimation des taux de capture, ce qui en retour engendre une sur-estimation des effectifs si on pose l'hypothèse, comme nous l'avons fait, que ces deux taux sont identiques. Ceci est corroboré par le fait que les estimations issues des modèles en "populations fermées" sont systématiquement inférieures à celles obtenues en "populations ouvertes".

Nous observons donc une baisse significative des proportions d'estivaux dans les captures alors même que les taux de mâles stérilisés dans la population sont dérisoires (5% et 6% en taux brut et 16% et 17% en taux estimés) par rapport à ce qui a été testé en bassins (25 à 75 %) sans le moindre effet significatif sur la probabilité d'engendrer une ponte viable pour les femelles. On peut donc se poser la question de savoir si la baisse des proportions d'estivaux est vraiment liée à la stérilisation ou si elle résulte d'autres facteurs. Par exemple, le fait que la pression de capture sur les petits individus soit relativement faible implique que l'on ne capture probablement qu'une infime partie des effectifs présents. Ce qui peut engendrer, par pur hasard, des variations de proportions d'estivaux relativement importantes. De plus, l'année 2014 a aussi été une année pluvieuse, ce qui a augmenté les niveaux d'eau dans le ruisseau au cours de la saison estivale et donc la disponibilité en habitat. Ce paramètre a pu influencer la survie et la capturabilité des jeunes de l'année en rendant accessibles des milieux rivulaires normalement exondés, peu profonds et particulièrement propices à la croissance et à la capture des petites écrevisses. L'effet des niveaux d'eau a donc pu, au moins partiellement, masquer les éventuels effets du protocole de stérilisation en 2014. L'étude des proportions d'estivaux s'avère donc peu concluante pour vérifier l'impact des stérilisations sur la dynamique de la population.

L'application du protocole dans sa globalité (capture intensive de toutes les PFL possibles, destruction des femelles et des petits individus, remise à l'eau des mâles pubères après stérilisation), a permis la stérilisation de 731 mâles et la destruction de 9 750 écrevisses de Californie, dont 900 femelles de plus de 69 mm, au cours de ces cinq années d'application. Néanmoins la pression de capture sur les petits individus est relativement faible. On ne capture probablement qu'une infime partie des effectifs présents, ce qui permet aisément le renouvellement de la population. Malgré une pression de capture et de stérilisation importante sur le terrain, nous n'avons pas réussi à augmenter les effets du protocole au point de réduire la reproduction à un niveau laissant espérer l'éradication de la population d'écrevisses de Californie sur cette zone.

Il est aussi possible qu'il y ait eu d'autres introductions d'écrevisses de Californie au cours de l'expérimentation ou par la suite ; en effet la personne les ayant lâchées la première fois est tout à fait capable de recommencer. Le travail effectué est donc soumis à des aléas incontrôlables même si nous avons sensibilisé les riverains à la problématique et poser des panneaux d'information.

Si l'efficacité de la stérilisation n'était liée qu'à la proportion de mâles stérilisés présent dans la population (ce qui n'est pas certain au vu des résultats des essais en bassins où même une faible proportion de mâles non-stériles permet une bonne reproduction), une option aurait pu être d'importer des mâles (qui seraient stérilisés) d'un autre site. Mais en raison du risque sanitaire (possible contamination du site par la peste de l'écrevisse, ce qui entraînerait la disparition des APP) mais aussi éthique (risque de prédation sur les APP), il était impossible d'envisager de réaliser une telle opération sur le ruisseau de la Foux. Cependant, sur un site en Normandie [Sarthon-Rouperroux département de l'Orne (Sarat et al. 2015b)] où nous avons également mis en place ce protocole expérimental pendant trois ans, nous avons fait le choix sur la partie aval de la population (afin de limiter sa colonisation) de remettre à l'eau 4 à 6 fois plus de mâles stériles que ce que nous avons capturé de mâles pubères. En trois ans, il n'a pas

été observé le moindre signe de reproduction sur ce secteur. Nous avons donc tenté sur le ruisseau de la Foux, à partir de 2013 de scinder la station en deux afin de relâcher plus de mâles sur une des parties. L'amont a été choisi comme zone prioritaire d'action en raison de la présence des APP et du fait que l'on pouvait cloisonner une station pour empêcher les PFL de remonter vers les APP (Dana et al. 2011) alors qu'il n'est pas possible de les arrêter à la descente. Malgré cette modification du protocole, aucun effet n'a été détecté sur la proportion d'estivaux lors de l'analyse des captures de septembre 2014, peut-être en raison des niveaux d'eau qui ont pu favoriser la capturabilité et/ou le taux de survie des estivaux.

Les nasses utilisées en complément des captures manuelles ont contribué à augmenter sensiblement les effectifs de mâles stérilisés (cf. tableau XXXI et figure 33).

En effet, sur les deux dernières années d'application du protocole, les nasses ont permis de capturer 46 et 51 % des mâles stérilisables et de recapturer 23% de mâles déjà stérilisés avec un investissement en personnel bien moindre que les captures manuelles (rapport de deux à trois). Les nasses seraient donc beaucoup plus performantes que les captures manuelles pour recapturer des individus stérilisés les années précédentes et cela indépendamment de leur taille, mais est-ce en raison de l'attractivité de l'appât ? Probablement pas puisque dans ce cas les individus n'ayant jamais été capturés auraient la même probabilité de se faire capturer. Par contre, on sait que les taux de captures sont faibles et que le temps de capture d'une nasse est plus important que celui d'un captureur qui passe à un moment donné et ne prélève que les individus qu'il voit. Mais dans ce cas également le ratio de recapture devrait être similaire entre les deux modes de capture. Il est donc possible que les écrevisses ayant déjà été capturées une fois se cachent à l'approche des captureurs. Il serait intéressant de vérifier par des traitements de données individualisés si les écrevisses capturées à la nasse en 2013 ont eu les mêmes taux de recapture en 2014 que leur homologues capturées à la main et ce en fonction du mode de capture utilisé en 2014 (main ou nasses). Ces traitements de données sont extrêmement complexes et nécessitent des mises en forme de données ainsi que des paramétrages sous E-Surge qui n'ont pas pu être réalisés dans le cadre de ce mémoire.

Il semble tout de même que les deux modes de capture restent complémentaires puisque les nasses ne permettent pas de capturer dans les zones de faibles profondeurs et *a contrario* elles permettent de capturer beaucoup plus efficacement qu'à la main dans les zones profondes ou agitées.

4 Conclusion générale

Les expériences préalables de 2005 et 2006 ont permis de montrer que c'est la pose des spermatophores qui déclenche la ponte chez la femelle *Pacifastacus leniusculus* mais également de trouver un mode de stérilisation extrêmement efficace pour les mâles de cette espèce en bassins et en présence exclusive de mâles stérilisés. Cette méthode, le cryo-traitement des pores génitaux mâles, doit malgré tout être amélioré pour permettre un taux d'efficacité supérieur à celui obtenu, à savoir 82% de mâles parfaitement stérilisés puisqu'ils sont incapables de féconder la moindre femelle. En conséquence, il reste tout de même 18% de stérilisations imparfaites (pas de lésions et fécondation de certaines femelles). Les expérimentations visant à mesurer les effets de la stérilisation sur des femelles en présence de différentes proportions de mâles stérilisés et non stérilisés qui ont été menées dans le cadre de ce diplôme sont cependant fondées sur une méthode de stérilisation qui échouait dans environ 50% des cas. Il n'a donc pas été possible d'évaluer correctement les effets d'une stérilisation parfaite lors des tests mélangeant des mâles stériles et non stériles. Il est malgré tout possible de conclure, à l'issue de ce travail, que 50% de mâles stériles dans une population expérimentale de quatre mâles pour 12 femelles ne permet pas de modifier significativement

la probabilité de reproduction de ces femelles. Ce résultat est très important car il démontre que le taux de mâles stériles doit donc être élevé pour que l'expérimentation soit efficace. Ceci induit que les captures d'individus en milieu naturel doivent être très efficaces, ce qui est loin d'être le cas comme nous l'avons vu, en tout cas si les captures se font exclusivement à la main.

Les opérations menées sur le ruisseau de la Foux, en zone cœur du Parc National des Cévennes, pendant six années consécutives, avec un investissement humain et financier important, pour tester cette méthode de stérilisation des mâles par cryo-traitement de pores génitaux mâles indiquent qu'en l'état actuel des connaissances et sans modification, notable du protocole, la méthode n'est pas en mesure de permettre l'éradication de la population d'écrevisses de Californie sur ce ruisseau. On peut relativiser ces résultats puisque c'est la méthode efficace à uniquement 50% qui a été mise en œuvre sur le terrain. Malgré tout, les taux de capture en milieux naturels apparaissent trop faibles pour permettre d'atteindre des taux de mâles stériles très importants dans la population. Il est donc crucial pour l'avenir d'améliorer la méthode de stérilisation en soit mais aussi d'améliorer les méthodes de capture (par exemple en utilisant les nasses qui se sont révélées très efficaces les dernières années de l'étude). Malgré ces limites, il a été observé une baisse significative des proportions d'estivaux dans les captures dès l'année qui a suivi l'application de la stérilisation et cela sur trois années consécutives (de 2011 à 2013). La remontée à des taux d'estivaux similaires à ceux observés avant la stérilisation en 2014 reste inexplicée pour le moment. Il serait intéressant de chercher du côté des facteurs abiotiques comme la température ou les niveaux d'eau et la pluviométrie.

Cette étude montre qu'il est possible de stériliser des écrevisses de la famille des Astacidae. Elle montre aussi les limites de cette méthode de stérilisation en milieu naturel car pour être efficace il faudra que le taux de mâles stérile soit très important dans la population (comme c'est le cas dans d'autres programmes de stérilisation comme par exemple pour la lucilie bouchère...(Knipling, 1960)). Tout ceci montre qu'en termes de lutte contre les EEEs, il est primordial d'agir en amont de l'introduction en limitant les importations et les usages d'espèces exotiques en fonction de critères scientifiques et du principe de précaution plus qu'en raison de leurs débouchés économiques (animaleries, jardineries, loisirs, exploitation commerciale ...). Néanmoins nos déplacements intercontinentaux engendreront toujours, plus ou moins volontairement, des déplacements d'espèces qui peuvent occasionner de graves dommages aux écosystèmes. Certains cas de contrôle ou d'éradications d'EEEs ont été réussis, à la fois en raison des moyens mis en œuvre et de la recherche préalable à toute opérations de ce type.

La recherche (théorique et appliquée) est donc indispensable pour permettre aux générations futures d'espérer bénéficier d'une nature préservée et riche d'espèces natives et non pas d'une uniformisation planétaire.

Du fait de l'importante colonisation du réseau hydrographique français par les écrevisses d'origine américaine il semble illusoire de parvenir à juguler l'invasion. Néanmoins il est utile de "profiter" de la situation pour expérimenter des techniques de gestion ou d'éradication potentielles qui pourront servir sur d'autres territoires en tout début d'invasion.

Les résultats de ce mémoire nous invitent à réaliser dans un premier temps deux expériences : l'une pour améliorer les rendements de captures par un meilleur usage des nasses et l'autre pour améliorer le taux de mâles effectivement stérilisés lors du cryo-traitement des pores génitaux.

5 Bibliographie

Note : lorsque les documents sont en accès libre et que le lien de téléchargement est disponible, celui-ci est indiqué à la fin de la référence. Ceci alourdi un peu la présentation mais permet de retrouver aisément les publications concernées.

André, M. (1937). Sur l'acclimatation en France, d'une écrevisse Américaine du genre *Cambarus* (*C. affinis* Say). *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 34(2), 42-48.

Anon. (1983). The IUCN Invertebrate Red Data Book. Gland: IUCN. Consulté à l'adresse <http://www.biodiversitylibrary.org/item/98578>

Aquiloni, L., Becciolini, A., Berti, R., Porciani, S., Trunfio, C., & Gherardi, F. (2009). Managing invasive crayfish : use of X-ray sterilisation of males. *Freshwater Biology*, 54, 1510-1519. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02169.x>

Aquiloni, L., Brusconi, S., Cecchinelli, E., Tricarico, E., Mazza, G. & Paglianti, A. (2010). Biological control of invasive populations of crayfish: the European eel (*Anguilla anguilla*) as a predator of *Procambarus clarkii*. *Biological Invasions*, 12: 3817–3824.

Arnaud, G., Rodríguez, A., Ortega-Rubio, A., & Alvarez-Cárdenas, S. (1993). Predation by cats on the unique endemic lizard of Socorro Island (*Urosaurus auriculatus*), Revillagigedo, Mexico. *Ohio Journal of Science*, 93(4), 101-104.

Arrignon, J. (1996). L'écrevisse et son élevage. Editions Lavoisier / TEC et DOC, Paris.

Bates D, Maechler M, Bolker B and Walker S (2014a). `lme4`: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package version 1.1-7,

Bates D, Maechler M, Bolker BM and Walker S (2014b). “lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4.” ArXiv e-print; submitted to

Berger, L., Speare, R., & Hyatt, A. (1999). Chytrid fungi and amphibian declines: overview, implications and future directions. (A. Campbell, Éd.) *Frogs - Environment Australia*. Consulté à l'adresse <http://scholar.google.com/scholar?hl=en&btnG=Search&q=intitle:declines+and+disappearances+of+australian+frogs#1>

Blanc, G. (1997). L' introduction des agents pathogènes dans les écosystèmes aquatiques : aspects théoriques et réalités . *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 344/345, 489-513.

Bonnaud, E. (2004). Écologie Alimentaire Du Chat Haret *Felis Catus* .Rapport de stage d'études supérieures de l'Université Paul Cézanne d'Aix en Provence, 71 p.

Boudouresque, C. F. (2012). Les invasions et transferts biologique avec une attention spéciale au milieu marin. GIS Posidonie publ., Marseille : 248p.

Brel J. (1950) L'écrevisse. Flammarion, Paris, 78 p.

- Bryce, J. M., Speakman, J. R., Johnson, P. J., & Macdonald, D. W. (2001). Competition between Eurasian red and introduced Eastern grey squirrels: the energetic significance of body-mass differences. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 268(1477), 1731-1736. <http://doi.org/10.1098/rspb.2001.1700>
- Bubb, D. H., Thom, T. J., & Lucas, M. C. (2005). the Within-Catchment Invasion of the Non-Indigenous Signal Crayfish *Pacifastacus Leniusculus* (Dana), in Upland Rivers. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 376-377, 665-673. <http://doi.org/10.1051/kmae:2005023>
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002) Model Selection and Multi-Model Inference, 2nd ed. Springer-Verlag, New York.
- Cagnant, M. (2014). Rapport (provisoire) de campagne d'échantillonnage astacicole de septembre 2011 sur le ruisseau de Polveroso (affluent du Fium Alto), Haute-Corse. 1-10.
- Changeux, T. (2004). Evolution de la répartition des écrevisses en France métropolitaine selon les enquêtes nationales menées par le conseil supérieur de la pêche de 1977 à 2001. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 370-371, 115-41.
- Chollet, S., Bergman, C., Gaston, A. J., & Martin, J.-L. (2015). Long-term consequences of invasive deer on songbird communities: Going from bad to worse? *Biological Invasions*, 17(2), 777-790. <http://doi.org/10.1007/s10530-014-0768-0>
- Choquet, R., Rouan, L., Pradel, R. (2009). Program E-SURGE: a software application for fitting Multievent models Series: Environmental and Ecological Statistics , Vol. 3 Thomson, David L.; Cooch, Evan G.; Conroy, Michael J. (Eds.) p 845-865
- Christensen, P., & Burrows, N. (1994). Project Desert Dreaming : the reintroduction of mammals to the Gibson Desert, Western Australia. In M. Serrena (Éd.), *Reintroduction Biology of Australian and New Zealand fauna* (Surrey Bea, p. 199-207). Chipping Norton.
- Coignet A. Pinet F. (2013) Moyens de lutte contre l'Écrevisse rouge de Louisiane au sein du PNR de la Brenne : création d'une « Brigade Écrevisses ». In Synthèse des premières « Rencontres nationales sur les écrevisses exotiques invasives », 19 et 20 juin 2013. Saint Lyphard, (eds) Aesturia - Paroles des Marais Atlantiques, p137-142.
- Collas, M. (2014) La gestion des écrevisses en plan d'eau dans le département des Vosges. In Premières rencontres françaises sur les écrevisses exotiques invasives. In Synthèse des premières « Rencontres nationales sur les écrevisses exotiques invasives », 19 et 20 juin 2013. Saint Lyphard, (eds) Aesturia - Paroles des Marais Atlantiques, p119-122.
- Collas, M., Mosimann, B. et Druart, D. (2008) Caractérisation d'une population d'écrevisses du Pacifique (*Pacifastacus leniusculus*) étude d'un site : le ruisseau des petits crots ; rapport ONEMA
- Collas, M., Julien, C., & Monnier, D. (2007). La situation des écrevisses en France résultats des enquêtes nationales réalisées entre 1977 et 2006 par le Conseil Supérieur de La Pêche. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 386, 1-38. <http://doi.org/10.1051/kmae:2007010>

- Collas, M., Mosimann, B., & Druart, D. (2008). Caractérisation d'une population d'écrevisse du pacifique (*Pacifastacus leniusculus*) étude d'un site : le ruisseau des petits crots. *Rapport ONEMA*, 1(1), 1-28.
- Collas, M., & Salek, X. (2002). Description d'un cas de peste de l'écrevisse ou Aphanomycose dans le département des Vosges. *l'Astaciculteur de France*, 70, 2-6.
- Cukerzis, J. (1984). La biologie de l'écrevisse *Astacus astacus* L. Traduction N. Zuzine. Institut National de la Recherche Agronomique, Paris. Académie des sciences de la R. S. S. de Lituanie, Institut de zoologie et de parasitologie (Vilnyus, 1970).
- Dana, E. D., García-de-Lomas, J., González, R., & Ortega, F. (2011). Effectiveness of dam construction to contain the invasive crayfish *Procambarus clarkii* in a Mediterranean mountain stream. *Ecological Engineering*, 37(11), 1607-1613. <http://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2011.06.014>
- Dandelot, S. (2004). Les ludwigia spp. Invasives du sud de la France : historique, biosystematique, biologie et ecologie. Thèse de doctorat Université Paul Cézanne 218 p.
- De Drouin de Bouville, R. (1910). La pratique des repeuplements en écrevisses. *Bull. de la Sté. Centrale d'Aquiculture et de Pêche*, 22, 17-32. Consulté à l'adresse <https://books.google.fr/books?id=uzQJHQAACAAJ>
- Delmas, V. (2006). La tortue à tempes rouges, une espèce exotique et introduite en France: Premiers résultats sur les potentialités de colonisation de l'espèce. Thèse de doctorat Université de Paris XI Orsay. Consulté à l'adresse http://129.175.106.17/epc/conservation/Publi/Delmas_2007_PhD.pdf
- Duperray, T. (2013). Aphanomycose ! Interventions réalisées et recolonisation post-épidémie. In "*Ières Rencontres Françaises sur les Ecrevisses Exotiques Invasives*" Actes du colloque sciences et gestion, 19 et 20 juin 2013, Saint Lyphard, 173-174 (aestuaria).
- Dutartre, A., Haury, J., & Planty-Tabacchi, A. M. (1997). Introductions de macrophytes aquatiques et riverains dans les hydrosystèmes français métropolitains : essai de bilan. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 344/345, 407-426. <http://doi.org/10.1051/kmae:1997038>
- Fenouil, E. (1987). Biologie et développement de l'écrevisse *Austropotamobius pallipes* en région provençale. Thèse de doctorat Université Aix-Marseille.
- Filipová, L. (2012). Genetic variation in North American crayfish species introduced to Europe and the prevalence of the crayfish plague pathogen in their populations. Thèse de doctorat en sciences, sous la Direction de Adam Petrusek et Frédéric Grandjean : co-tutelle entre Charles University in Prague et Université de Poitiers. Consulté à l'adresse <http://nuxeo.edel.univ-poitiers.fr/nuxeo/site/esupversions/eca996a5-c478-485e-872b-4e4896e4f57c>
- Francesco, G., Matteo, F., Siesa, E., Bernardi, F. De, & Padoa-schioppa, E. (2012). Complex impact of an invasive crayfish on freshwater food webs, *Biodivers Conserv*, 2641-2651. <http://doi.org/10.1007/s10531-012-0323-1>

- Freeman, M. A., Turnbull, J. F., Yeomans, W. E., & Bean, C. W. (2010). Prospects for management strategies of invasive crayfish populations with an emphasis on biological control. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 20(2), 211-223. <http://doi.org/10.1002/aqc.1065>
- Frésard, M. (2008). Analyse économique du contrôle d'une invasion biologique. Modélisation théorique et application à la pêche de coquille Saint-Jacques de la baie de Saint-Brieuc envahie par la crépidule. Thèse de doctorat Université de Bretagne occidentale - Brest. Consulté à l'adresse <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-00366213>
- Gargominy, O., Bouchet, P., Pascal, M., Jaffré, T., & Tourneur, J. C. (1996). Conséquences des introductions d'espèces animales et végétales sur la biodiversité en Nouvelle-Calédonie. *Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie)*, 51(4), 375-402.
- Garner, T. W., Perkins, M. W., Govindarajulu, P., Seglie, D., Walker, S., Cunningham, a. a, & Fisher, M. C. (2006). The emerging amphibian pathogen *Batrachochytrium dendrobatidis* globally infects introduced populations of the North American bullfrog, *Rana catesbeiana*. *Biology Letters*, 2(3), 455-459. <http://doi.org/10.1098/rsbl.2006.0494>
- Genovesi, M.-P., & C. Shine. (2011). Stratégie européenne relative aux espèces exotiques envahissantes. Strasbourg: Sauvegarde de la nature.
- Gherardi, F. (2006). Crayfish invading Europe: the case study of *Procambarus clarkii*. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 39(3), 175-191. <http://doi.org/10.1080/10236240600869702>
- Gherardi, F., Aquiloni, L., Diéguez-Uribeondo, J., & Tricarico, E. (2011). Managing invasive crayfish : is there a hope ? *Aquatic Sciences*, 73, 185-200. <http://doi.org/10.1007/s00027-011-0181-z>
- Gladman, Z. (2012). Crayfish in Scotland. Thèse de doctorat Université de Glasgow, 194 p. Consulté à l'adresse <http://theses.gla.ac.uk/3977/> Copyright
- Goldschmidt, T., Witte, F., & Wanink, J. (1993). Society for Conservation Biology Cascading Effects of the Introduced Nile Perch on the Detritivorous / Phytoplanktivorous Species in the Sublittoral Areas of Lake Victoria. *Conservation Biology*, 7(3), 686-700. <http://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1993.07030686.x>
- Goudswaard, K. (P. C. ., Witte, F., & Katunzi, E. F. B. (2008). The invasion of an introduced predator, Nile perch (*Lates niloticus*, L.) in Lake Victoria (East Africa): chronology and causes. *Environmental Biology of Fishes*, 81, 127-139. <http://doi.org/10.1007/s10641-006-9180-7>
- Greboval, D. (1990). Report of the 5th Session of the Sub-commiRee for the Development and Management of the Fisheries in Lake Victoria, Mwanza, Tanzania. In *Socio-economic issues for planning in support of fisheries management* (Vol. 430, p. 75-97). September 12-14, 1989 : CIFA - FAO Fish.

- Griffiths, S. W., Collen, P., & Armstrong, J. D. (2004). Competition for shelter among overwintering signal crayfish and juvenile Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology*, 65(2), 436-447. <http://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2004.00460.x>
- Guan, R. Z., & Wiles, P. R. (1997). Ecological impact of introduced crayfish on benthic fishes in a British Lowland River. *Conservation Biology*, 11(3), 641-647. <http://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1997.96073.x>
- Hein, C. L., Roth, B. M., Ives, A. R., & Zanden, M. J. Vander. (2006). Fish predation and trapping for rusty crayfish (*Orconectes rusticus*) control: a whole-lake experiment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 63(2), 383-393. <http://doi.org/10.1139/f05-229>
- Hesse, A.-S., & Mangot, S. (2015). Historique de la colonisation des cours d'eau de la région centre (France). *Bulletin de la Société zoologique de France*, 140(1), 25-44.
- Holdich, D. (2003). Ecology of the White-clawed Crayfish. Ecology Series, Peterborough.
- Holdich, D. M. (2002). Distribution of Crayfish in Europe and Some Adjoining Countries. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 367, 611-650. <http://doi.org/10.1051/kmae:2002055>
- Holdich, D. M., Reynolds, J. D., Souty-Grosset, C., & Sibley, P. J. (2009). A review of the ever increasing threat to European crayfish from non-indigenous crayfish species. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 394-395(11), 46. <http://doi.org/10.1051/kmae/2009025>
- J. Cruz, M., Rebelo, R., & G. Crespo, E. (2006). Effects of an introduced crayfish, *Procambarus clarkii*, on the distribution of south-western Iberian amphibians in their breeding habitats. *Ecography*, 29(3), 329-338. <http://doi.org/10.1111/j.2006.0906-7590.04333.x>
- Jacquemart, A., Vervoort, A., Lhoir, P., Vanparrys, V., Dassonville, N., Saad, L., & Vanderhoeven, S. (2009). Invasions biologiques : un peu de vocabulaire. *Sylva Belgica*, 116(6), 5p. Consulté à l'adresse http://forest-friends.be/sites/default/files/écologie_s6_2009.pdf
- Carlton, J. T., Geller J. B. (1993). Ecological Roulette : The Global Transport of Nonindigenous Marine Organisms. *Science*, 261, 78-82.
- Johnsen, S. I., Skurdal, J., Taugbøl, T., & Garnås, E. (2014). Effect of mesh size on baited trap catch composition for noble crayfish (*Astacus Astacus*). *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 413, 6p. <http://doi.org/10.1051/kmae/2014013>
- Johnson, M. F., Rice, S. P., & Reid, I. (2011). Increase in coarse sediment transport associated with disturbance of gravel river beds by signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*). *Earth surface processes and landforms*, 36, 1680-1692. <http://doi.org/10.1002/esp.2192>
- Jones, W., & Eldridge, J. (2008). Espèces exotiques invasives. *Lettre d'information Natura 2000*, 25, 16.

- Kier, G., Kreft, H., Lee, T. M., Jetz, W., Ibisch, P. L., Nowicki, C., Barthlott, W. (2009). A global assessment of endemism and species richness across island and mainland regions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106 (23), 9322-9327. <http://doi.org/10.1073/pnas.0810306106>
- Knipling, E. F. (1960). The Eradication of the Screw-Worm Fly. *Scientific American*, 203(4), 54-61. <http://doi.org/10.1038/scientificamerican1060-54>
- Kouba, A., Petrušek, A., & Kozák, P. (2014). Continental-wide distribution of crayfish species in Europe: update and maps. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, (413), 05. <http://doi.org/10.1051/kmae/2014007>
- Laurent, P. j. (1997). Introductions d'Écrevisses en France et dans le monde, historique et conséquences. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 344-345, p 345-356.
- Laurent, P. J. and Vey, A. (1986). The acclimation of *Pacifastacus leniusculus* in Lake Divonne. *Freshwater Crayfish* 6: 146-155.
- Leland, J. C., Bucher, D. J., & Coughran, J. (2015). Direct Age Determination of a Subtropical Freshwater Crayfish (Redclaw, *Cherax quadricarinatus*) Using Ossicular Growth Marks. *Plos One*, 10(8), 11 p. <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0134966>
- Lerat, D., Paris, L., & Baran, P. (2006). Statut de l'écrevisse à pattes blanches (*Austropotamobius pallipes* Lereboullet, 1858) en Bourgogne : Bilan De 5 Années De Prospection. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 380-381, 867-882. <http://doi.org/10.1051/kmae:2006028>
- Lodge, D. M., Deines, A., Gherardi, F., Yeo, D. C. J., Arcella, T., Baldrige, A. K., Zeng, Y. (2012). Global Introductions of Crayfishes : Evaluating the Impact of Species Invasions on Ecosystem Services. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 43, 27. <http://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-111511-103919>
- Long, J., & Bean, C. (2015). Petition PE01558: American signal crayfish. Joint briefing from SEPA and SNH Scottish. Consulté à l'adresse http://www.scottish.parliament.uk/S4_PublicPetitionsCommittee/GeneralDocuments/PE1558_A_SEPA_SNH_16.02.15.pdf
- Lowe, S., Browne, M., Boudjelas, S., & De Poorter, M. (2000). 100 of the World's Worst Invasive Alien Species A selection from the Global Invasive Species Database. Published by The Invasive Species Specialist Group (ISSG) a specialist group of the Species Survival Commission (SSC) of the World Conservation Union (IUCN). 12 pp. First published as special lift-out in *Aliens* 12, December 2000. First published as special lift-out in *Aliens* 12, December 2000. Updated and reprinted version: November 2004. Consulté à l'adresse www.issg.org/booklet.pdf
- Lowery R., Holdich D., 1988. *Pacifastacus leniusculus* in North America and Europe, with details on the distribution of introduced and native crayfish species in Europe. In HOLDICH D. and LOWERY R. Eds., *Freshwater Crayfish, biology, management and exploitation*. Croom Helm, London, 498 p.

- MNHN. (2015). Systématique et répartition de l'écureuil roux _ Écureuil roux _ Les écureuils en France. Consulté à l'adresse <http://ecureuils.mnhn.fr/ecureuil-roux/dossiers-scientifiques/menaces>
- Molnar, J. L., Gamboa, R. L., Revenga, C., & Spalding, M. D. (2008). Assessing the global threat of invasive species to marine biodiversity. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 6(9), 485-492. <http://doi.org/10.1890/070064>
- Montague, P. D. (1914). A Report on the Fauna of the Monte Bello Islands. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 84(3), 625-652. <http://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1914.tb07054.x>
- Najean, C., Collas, M., Poulet, L., Larmande, P., & Tournebize, T. (2009). Synthèse des connaissances, expérimentation de piégeage de l'Écrevisse de Louisiane (*Procambarus clarkii*) sur une gravière de Lassicourt (Aube) et premières données sur la population étudiée. Rapport du Parc naturel régional de la Forêt d'Orient, 74 p.
- Neveu, A. (1997). L'introduction d'espèces allochtones de grenouilles vertes en France , deux problèmes différents : celui de *R. catesbeiana* et celui des taxons non présents du complexe Esculenta. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 344-345(d), 165-171.
- Neveu, A. (2000). Étude des populations d'*Austropotamobius pallipes* (Crustacea, Astacidae) dans un ruisseau forestier de Normandie. II. Répartition en fonction des habitats : stabilité et variabilité au cours de cinq années. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, (356), 99-122. <http://doi.org/10.1051/kmae:2000006>
- Neveu, A. (2001) Les poissons carnassiers locaux peuvent-ils contenir l'expansion des écrevisses étrangères introduites ? *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 361 : 683-704
- Niksirat, H., Kouba, A., P, M., Kuklina, I., & Kozák, P. (2013). Zoologischer Anzeiger Ultrastructure of spermatozoa from three genera of crayfish *Orconectes*, *Procambarus* and *Astacus* (Decapoda : Astacoidea): New findings and comparisons, 252, 226-233. <http://doi.org/10.1016/j.jcz.2012.06.002>
- Niksirat, H., Rodina, M., & Koza, P. (2013). Comparative Ultrastructure of the Spermatozoa of Three Crayfish Species : *Austropotamobius torrentium*, *Pacifastacus leniusculus*, and *Astacus astacus* (Decapoda : Astacidae), 758, 750-758. <http://doi.org/10.1002/jmor.20132>
- O'Brien, C. D., Hall, J. E., O'Brien, C. T., Baum, D., & Ballantyne, L. (2013). Impact of a natural pyrethrin biocide on two amphibians, common toad *Bufo bufo* and palmate newt *Lissotriton helveticus*, in Highland, UK. *Conservation Evidence*, 10, 70-72.
- Olsson, K., & Nystrom, P. (2009). Non-interactive effects of habitat complexity and adult crayfish on survival and growth of juvenile crayfish (*Pacifastacus leniusculus*). *Freshwater Biology*, 54, 35-46. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02089.x>
- Oreska, M. P. J., & Aldridge, D. C. (2011). Estimating the financial costs of freshwater invasive species in Great Britain: A standardized approach to invasive species costing. *Biological Invasions*, 13(2), 305-319. <http://doi.org/10.1007/s10530-010-9807-7>

Protocole expérimental d'éradication de l'écrevisse de Californie (*Pacifastacus leniusculus*, Dana 1852) par stérilisation des mâles, expérimentations en bassins et *in natura*.

- Otis, D. L., K. P. Burnham, G.C. White, & D. R. Anderson. 1978. Statistical inference from capture data on closed animal populations. *Wildlife Monographs*, 62p.
- Paillisson, J., Roussel, J., Tréguier, A., Surzur, G., & Damien, J. (2011). Préservation de la biodiversité face aux invasions de l'écrevisse de Louisiane (*Procambarus clarkii*) Rapport d'étape. *Rapport ONEMA-INRA-PNR Brière*, 104.
- Paillisson, J.-M., Soudieux, A., & Damien, J.-P. (2011). Capture efficiency and size selectivity of sampling gears targeting red-swamp crayfish in several freshwater habitats. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 401(06), 12 pp. <http://doi.org/10.1051/kmae/2011015>
- Paillisson, JM., Roussel, JM., Tréguier, A., Surzur, G., Damien, JP. (2012) Préservation de la biodiversité face aux invasions de l'écrevisse de Louisiane (*Procambarus clarkii*). Rapport Onema-Inra. 43p.
- Paris, L., Durllet, P., et Pesme, E. (2009) Les écrevisses invasives du Morvan : cas de *Pacifastacus leniusculus* Dana 1852 répartition et tentatives de lutte. *Rev. sci. Bourgogne-Nature* - 9/10-2009, 140-147.
- Pascal, M. (1994). je suis le Chat qui s' en va tout seul et tous lieux se valent pour moi. *Le courrier de l'environnement*, 23, 4.
- Pascal, M., & Chapuis, J.-L. (2000). Éradication de mammifères introduits en milieux insulaires: Questions préalables et mise en application. *Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie*, suppl. 7.
- Pascal, M., Clergeau, P., & Lorvelec, O. (2000). invasions biologiques et biologie de la conservation essai de synthèse. *Le courrier de l'environnement*, 40(1), 1-9.
- Peay, S., Dunn, A. M., Kunin, W. E., McKimm, R., & Harrod, C. (2014). A method test of the use of electric shock treatment to control invasive signal crayfish in streams. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 7 p. <http://doi.org/10.1002/aqc.2541>
- Peay, S., Guthrie, N., Spees, J., Nilsson, E., & Bradley, P. (2009). The impact of signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) on the recruitment of salmonid fish in a headwater stream in Yorkshire, England. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, (394-395), 15. <http://doi.org/10.1051/kmae/2010003>
- Peay, S., Hiley, P. D., Collen, P., & Martin, I. (2006). Biocide Treatment of Ponds in Scotland To Eradicate Signal Crayfish. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, (380-381), 1363-1379. <http://doi.org/10.1051/kmae:2006041>
- Payen, G. (1974) Recherches sur la réalisation et le contrôle de la différenciation sexuelle chez les crustacés décapodes reptantia. Thèse de doctorat Université Paris VI, 230p.
- Penn, G. H. (1954). Introductions of American Crawfishes into Foreign Lands. *Ecology*, 35(2), 296 p. <http://doi.org/10.2307/1931131>

- Phillips, A. J., Anderson, V. L., Robertson, E. J., Secombes, C. J., & van West, P. (2008). New insights into animal pathogenic oomycetes. *Trends in Microbiology*, 16(1), 13-19. <http://doi.org/10.1016/j.tim.2007.10.013>
- Pimentel, D., Lach, L., Zuniga, R., & Morrison, D. (2000). Environmental and Economic Costs of Nonindigenous Species in the United States. *BioScience*, 50(1), 27. [http://doi.org/10.1641/0006-3568\(2000\)050\[0053:EAECON\]2.3.CO;2](http://doi.org/10.1641/0006-3568(2000)050[0053:EAECON]2.3.CO;2)
- Policar, T., & Kozák, P. (2005). Comparison of Trap and Baited Stick Catch Efficiency for Noble Crayfish (*Astacus Astacus* L.) in the Course of the Growing Season. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, (376-377), 675-686. <http://doi.org/10.1051/kmae:2005024>
- Poulet, N. (2014). Les méthodes de contrôle des populations d'écrevisses invasives. Revue synthétique - ONEMA. Consulté à l'adresse http://www.sauleseteaux.fr/docs/Synthese_controle_ecrevisses_NP080714.pdf
- Prevot, H., & Dupuy, J.-P. (2007). Trop de pétrole !: Énergie fossile et réchauffement climatique. *Réalités industrielles*, 93-96. Consulté à l'adresse <http://cat.inist.fr/?aModele=afficheN&cpsidt=18478175>
- Ranarijaona, H., Zainabo, F., Andramanantena, A., & Andrianasetra, G. (2013). Évaluation de la prolifération de la Jacinthe d' eau du lac Ravelobe Ankarafantsika et plan de restauration. *VertigO*, 13(1), 1-20.
- R Core Team (2015). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>>.
- Règlement_(UE)_N°_1143/2014. (2014). Règlement (UE) N° 1143/2014 du parlement européen et du conseil de l'Europe. J.O. de l'union Européenne.
- Reid, S. M. (2015). Optimizing sampling effort to detect rusty crayfish (*Orconectes rusticus*) in southern Ontario rivers. *Management of Biological Invasions*, 6(3), 303-306.
- Reinhardt, F., Volkswirt, M. H., Bastiansen, F., & Bruno, S. (2003). Economic Impact of the Spread of Alien Species in Germany. *Federal Environmental Agency (Umweltbundesamt)*, (JANUARY), 229.
- Reyjol, Y., & Roqueplo, C. (2002). Répartition des écrevisses à pattes blanches, *Austropotamobius pallipes* (Lereboullet, 1858) dans trois ruisseaux de Corrèze; observation particulière des juvéniles. *BFPP - Bulletin Francais de la Peche et de la Protection des Milieux Aquatiques*, (367), 741-759. <http://doi.org/10.1051/kmae:2002063>
- Reynolds, J. D. (1988). Crayfish extinctions and crayfish plague in central Ireland. *Biological Conservation*, 45(4), 279-285. [http://doi.org/10.1016/0006-3207\(88\)90059-6](http://doi.org/10.1016/0006-3207(88)90059-6)

- Reynolds, J. D., & Demers, a. (2006). Comparison of White-Clawed Crayfish Populations in Irish and French Streams, With Comments on Its Future Survival in Europe. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, (380-381), 1115-1120. <http://doi.org/10.1051/kmae:2006014>
- Rodríguez, C. F., Bécares, E., & Fernández-Aláez, M. (2003). Shift from clear to turbid phase in Lake Chozas (NW Spain) due to the introduction of American red swamp crayfish (*Procambarus clarkii*). *Hydrobiologia*, 506-509(1984), 421-426. <http://doi.org/10.1023/B:HYDR.0000008626.07042.87>
- San Martin, G., Adriaens, T., Hautier, L., & Ottart, N. (2005). La coccinelle asiatique *Harmonia axyridis*. *Insectes*, 136(1), 7-11.
- Santin-Janin, H. (2013). Spatio-temporal dynamics of an introduced predator on a sub-antarctic island: toward the example of the feral cat (*Felis silvestris catus*) on the grand Terre Island of the Kerguelen Archipelago. Thèse de doctorat Université Claude Bernard - Lyon I. Consulté à l'adresse <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-00811532>
- Sarat, E., Mazaubert, E., Dutartre, A., Poulet, N., & Soubeyran, Y. (2015a). Les espèces exotiques envahissantes dans les milieux aquatiques - Connaissances pratiques. *Comprendre pour agir - ONEMA* (Vol. 1).
- Sarat, E., Mazaubert, E., Dutartre, A., Poulet, N., & Soubeyran, Y. (2015b). Les espèces exotiques envahissantes dans les milieux aquatiques - Expériences de gestion. *Comprendre pour agir - ONEMA* (Vol. 2).
- Savini, B. D., Ambrogi, A. O., Marchini, A., Tricarico, E., Gherardi, F., Olenin, S., Evoluzionistica, B. (2010). The top 27 animal alien species introduced into Europe for aquaculture and related activities. *Journal of applied ichthyology*, 26, 1-7. <http://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2010.01503.x>
- Sepkoski, J. J. J. (1986). Phanerozoic overview of mass extinction. In D. M. Raup & D. Jablonski (Éd.), *Patterns and Processes in the History of Life* (Vol. 36, p. 277-295). Springer Berlin Heidelberg. http://doi.org/10.1007/978-3-642-70831-2_15
- Souty-Grosset, C. (2014) Stratégies de lutte contre les écrevisses invasives en Europe: quel enseignement? In Synthèse des premières « Rencontres nationales sur les écrevisses exotiques invasives », 19 et 20 juin 2013. Saint Lyphard, (eds) Aesturia - Paroles des Marais Atlantiques, p93-104.
- Stebbing, P. D., Bentley, M. G., & Watson, G. J. (2003). Mating behaviour and evidence for a female released courtship pheromone in the signal crayfish *Pacifastacus leniusculus*. *Journal of Chemical Ecology*, 29(2), 465-475. <http://doi.org/10.1023/A:1022646414938>
- Stebbing, P., Longshaw, M., Taylor, N., Norman, R., Lintott, R., Pearce, F., & Scott, A. (2012). Review of methods for the control of invasive crayfish in Great Britain. *Cefas Contract - Final Report C5471*, (1), 106 p.
- Stebbing, P., Longshaw, M. & Scott, A. (2014) Review of methods for the management of non-indigenous crayfish, with particular reference to Great Britain. *Ethology Ecology & Evolution*, 26: 204-231

- Strayer, D. L. (2010). Alien species in fresh waters : ecological effects , interactions with other stressors , and prospects for the future, 55, 152-174. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02380.x>
- Stumpel A.H.R, 1992. Successful reproduction of introduced bullfrogs *Rana catesbeiana* in northwestern Europe : a potential threat to indigenous amphibians. *Biol. Cons.*, 60, 61-62.
- Tachet, H., Richoux, P., Bournaud, M., & Usseglio-Polatera, P. (2000). Invertébrés d'eau douce. CNRS Editions, Paris.
- Tayeh, A., Hufbauer, R. a., Estoup, A., Ravigné, V., Frachon, L., & Facon, B. (2015). Biological invasion and biological control select for different life histories. *Nature Communications*, 6, 7268. <http://doi.org/10.1038/ncomms8268>
- Teyssède, A. (2004). Vers une sixième grande crise d'extinctions? *Biodiversité et changements globaux*, 24-49. Consulté à l'adresse http://www.researchgate.net/profile/Anne_Teyssedre/publication/239927348_Vers_une_sixime_grande_crise_d_extinctions_/links/0deec528912a906e82000000.pdf
- Touratier L., 1992. Première apparition en France (Région aquitaine) d'une grenouille géante américaine : *Rana catesbeiana*, en voie d'acclimatement. Intérêt zoologique et impact éventuel sur l'environnement. *Bull. Soc Vet. Prat, de France*, 76, 219-228.
- Twardochleb, L. A., Olden, J. D., & Larson, E. R. (2013). A global meta-analysis of the ecological impacts of nonnative crayfish. *Freshwater Science*, 32(4), 1367-1382. <http://doi.org/10.1899/12-203.1>
- UICN. 2000. Lignes directrices de l'UICN pour la prévention de la perte de diversité biologique causée par les espèces exotiques envahissantes, proposées par l'ISSG et approuvées lors de la 51ème réunion du Conseil de Gland, Belgique, 25pp.
- Van der Vloedt, A. M. V., & Butt, B. (1990). Programme d' eradication de la lucilie bouchère en Afrique du Nord. *Bulletin AIEA*, (4), 35-41. Consulté à l'adresse https://www.iaea.org/sites/default/files/32406483541_fr.pdf
- Veitch, C., & Clout, M. (2002). Turning the tide: the eradication of invasive species. In *Proceedings of the International Conference on Eradication of Island Invasives* (p. viii - 414 pp). IUCN SSC Invasive Species Specialist Group: IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK. Consulté à l'adresse <http://scholar.google.com/scholar?hl=en&btnG=Search&q=intitle:Turning+the+Tide+:+The+Eradication+of+Invasive+Species#2>
- Veron, F., Rambourdin, M., Happe, D., & Peyret, P. (2014). Opération expérimentale de tir de tortues de Floride sur des sites à enjeux pour la conservation de la Cistude d'Europe. Rapport interne ONCFS-CEN-DREAL Auvergne-DDT03, 4 p. Consulté à l'adresse http://www.gt-ibma.eu/wp-content/uploads/2014/01/Trachémyde_auvergne.pdf
- White, G.C. & Burnham, K.P. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, 46 (Suppl.): 120–139.

Protocole expérimental d'éradication de l'écrevisse de Californie (*Pacifastacus leniusculus*, Dana 1852) par stérilisation des mâles, expérimentations en bassins et *in natura*.

- Vigneux, E., Keith, P., & Noël, P. (1993). Atlas préliminaire des Crustacés Décapodes d'eau douce de France. Collection Patrimoines Naturels, Secrétariat Faune-Flore, B.I.M.M.-M.N.H.N., C.S.P., Min. Env., Paris, 14: 56 p.
- Westman, K., Savolainen, R., & Julkunen, M. (2002). Replacement of the native crayfish *Astacus astacus* by the introduced species *Pacifastacus leniusculus* in a small, enclosed Finnish lake: a 30-year study. *Ecography*, 25(1), 53-76. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1995.tb01168.x>
- Wilcove, D. S., Rothstein, D., Dubow, J., Phillips, A., & Losos, E. (1998). Quantifying Threats to Imperiled Species in the United States. *BioScience*, 48(8), 607-615.
- Wildlife Study Design*. (2001). New York: Springer-Verlag.
- Williams, B. K., Nichols, J. D., & Conroy, M. J. (2002). Analysis and management of animal populations. Academic Press Wright D H (Vol. 1). Consulté à l'adresse <http://www.amazon.ca/exec/obidos/redirect?tag=citeulike09-20&path=ASIN/0127544062>
- Williams, F., Eschen, R., Harris, A., Djeddour, D., Pratt, C., Shaw, R., Murphy, S. (2010). The economic cost of invasive non-native species on Great Britain. *CABI report*, (November), 199p. Consulté à l'adresse http://www.invasivespeciesscotland.org.uk/wp-content/uploads/2012/09/The_Economic_Cost_of_Invasive_Non-Native_Species_to_Great_Britain_-_Final_Report1.pdf
- Wittmann, A., & Flores-Ferrer, A. (2015). Analyse économique des espèces exotiques envahissantes en France, Première enquête nationale (2009-2013). Commissariat général au développement durable, collection "études et documents", N°130, 132p.

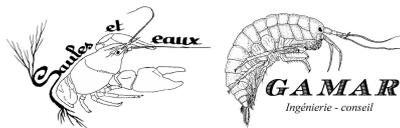
6 Annexes

6.1 Annexe 1 : Etudes écrevisses : Protocole de désinfection

Un protocole très strict de désinfection doit systématiquement être appliqué lors des investigations de terrain pour éviter la propagation d'agents pathogènes tels que la peste de l'écrevisse (Aphanomycose) mais également la Chytridiomycose qui touche les amphibiens.

- Avant chaque intervention sur le terrain, tout le matériel utilisé (bottes, cuissardes...) doit être soigneusement et systématiquement désinfecté par pulvérisation d'une solution de Désogerme Microchoc® (ou équivalent). La désinfection des mains et petits accessoires (appareil photo, GPS, stylo, frontale...) est effectuée avec un gel hydroalcoolique.
- La désinfection doit être réalisée le plus loin possible des zones en eau ou humides. Le matériel doit avoir séché ou être rincé avant d'intervenir (des petites bassine préalablement désinfectées et rincées, stockées dans un sac plastique neuf, peuvent être utilisées pour puiser l'eau de rinçage).
- L'utilisation de waders en néoprène et semelles en feutre doit, dans la mesure du possible, être proscrite (désinfection complète quasiment impossible). L'utilisation de cuissardes ou waders en caoutchouc sans feutre doit être privilégiée. Si toutefois l'utilisation de matériel en néoprène et/ou feutre est inévitable, ce matériel doit être désinfecté par trempage dans un fût de solution désinfectante.
- Le matériel doit être désinfecté entre chaque site prospecté: entre 2 populations d'APP, mais également entre 2 populations d'espèces potentiellement porteuses d'agents pathogènes (PFL, OCL...) car il existe le risque de contaminer une population qui n'était pas porteuse de maladies.
- Un petit pulvérisateur de désinfectant et un flacon de solution hydroalcoolique devront être transportés dans un sac à dos lors des prospections. Ceci afin de pouvoir se désinfecter en cas de changement de cours d'eau ou de population au cours de la prospection.
- Tout matériel en contact avec le véhicule, même pour un transport très bref, doit être re-désinfecté, car le véhicule doit être considéré comme potentiellement contaminé.
- A la fin de la prospection, le matériel doit être entièrement désinfecté si la présence d'écrevisses allochtones est avérée ou suspectée sur le linéaire parcouru. Cette mesure vise à limiter la contamination du véhicule.

Co-rédaction du protocole :



6.2 Annexe 2 : avis du conseil scientifique du PNC



Comité scientifique du Parc national des Cévennes Séance du 25 juin 2009

Avis sur le projet :

PROTOCOLE EXPERIMENTAL D'ERADICATION DE L'ECREVISSE *PACIFASTACUS LENIUSCULUS* PAR STERILISATION DES MALES

Le comité scientifique réunit en séance plénière sous la présidence de M. Jacques Varet a examiné le projet présenté par « Saules et eaux » ...

considérant :

- la problématique nationale et européenne que posent les espèces invasives, encore plus dans les milieux aquatiques, les impacts négatifs écologiques et économiques imputables à ces espèces ;
- la situation régionale et locale des Ecrevisses introduites dont la dynamique va croissant en direction des têtes de bassin et qui constituent un facteur de régression pour l'Ecrevisse à pattes blanches (*Austropotamobius pallipes*) autochtone ;
- le risque sanitaire posé par l'Ecrevisse signal (*Pacifastacus leniusculus*) porteuse saine de la peste des Ecrevisses (Aphanomycose) ;
- l'intérêt patrimonial avéré que représente l'Ecrevisse à pattes blanches (espèce d'intérêt communautaire) et globalement sa régression généralisée ;
- le caractère insuffisant en terme d'impact des opérations d'éradications menées jusqu'à ce jour (pêches d'épuisement par le Parc, les Fédérations de pêche, etc) ;
- l'inscription à la liste régionale des espèces envahissantes du Languedoc Roussillon de l'Ecrevisse signal ;
- la situation géographique retenue pour expérimenter la méthode de stérilisation (isolat de population) ;
- les actions développées jusqu'à ce jour par le Parc national pour conserver l'Ecrevisse à pattes blanches (entretien et restauration de ripisylves, pêche d'épuisement, arrêté du directeur réglementant la pratique du canyonning sur le site de l'Hort de Dieu, etc.) et celles pour assurer un suivi de sa dynamique de population ;
- l'avis favorable du service instructeur du Parc (unité habitats naturels, eau et milieux aquatiques) ;
- l'avis favorable rendu par la DIREN LR quant au co-financement de l'opération présentée ce jour ;
- les modalités technico-scientifiques du projet présenté ce jour y compris les résultats obtenus en bassins et l'innocuité pour les milieux et espèces des méthodes proposées ;
- l'avis qui sera sollicité auprès du Conseil National de la Protection de la Nature (CNPN) pour mener à bien cette opération ;
- les propositions méthodologiques complémentaires proposées par certains membres du comité scientifique du Parc national mais aussi d'autres scientifiques (M. Max Debussche du CEFE-CNRS) consultés à l'amont de la séance au vu du présent projet ;

- la responsabilité du Parc national des Cévennes quant à assurer la conservation de la population d'Ecrevisses à pattes blanches en zone cœur ;

... à l'unanimité des membres présents rend un avis favorable au titre dudit projet y compris sur le principe d'un soutien financier du Parc national sous certaines réserves :

- encadrement scientifique de l'expérimentation présentée : traitement statistique des données brutes issues des expérimentations en bassins comme préalable, validation scientifique des méthodologies de terrain et traitements statistiques consécutifs, ... ;
- préalablement à l'opération de stérilisation proprement dite, procéder à un suivi démographique des deux populations en place durant une année (ajout d'une année qui se déroulera sur 4 ans et non plus 3 comme présentée) ;
- s'assurer du caractère reproductible des méthodologies de terrain pour un ensemble géographique beaucoup plus vaste : têtes de bassins cévenols et caussenards ;
- mise en place d'une campagne d'information et sensibilisation par le Parc national et ses partenaires auprès du grand public portant sur la non introduction d'espèces invasives dans les milieux naturels et les conséquences négatives en cas d'introduction.

Le 28 Août 2009.

Le Président du comité scientifique du Parc national des Cévennes



Jacques Varet,

6.3 Annexe 3 : avis du CNPN du 3 septembre 2009

1/2



MINISTÈRE DE L'ÉCOLOGIE, DE L'ÉNERGIE, DU DÉVELOPPEMENT DURABLE
ET DE LA MER EN CHARGE DES TECHNOLOGIES VERTES ET DES NÉGOCIATIONS SUR LE CLIM.

Direction de l'Eau et de la Biodiversité
Sous-direction de la protection et de la
valorisation des espèces et de leurs milieux
Bureau de la faune et de la flore sauvages

Paris, le 3 septembre 2009

Monsieur Michel ECHAUBARD

Référence : 02/423/EXP
Affaire suivie par :
Valérie Houdain
Tel. : 01 40 81 35 45 – Fax : 01 40 81 75 33
Mél : valerie.houdain@developpement-durable.gouv.fr

**Bordereau de transmission pour avis
du Conseil national de la protection de la nature sur une demande de dérogation portant sur une
(des) espèce(s) soumise(s) au titre 1^{er} du livre IV du code de l'environnement**

Je vous prie de trouver ci-joint, pour avis du Conseil national de la protection de la nature, la demande d'autorisation ci-après :

Nom du demandeur et forme juridique du demandeur de l'autorisation	Théo DUPERAY, Yannick MANCHE, Franck DUGUERROUX
Nom du (ou des) mandat(s)	Saules et Eaux / Parc National des Cévennes
Adresse	Association Saules et Eaux - Lapra
Code postal-Commune	07310 INTRES

Activité demandée : CAPTURER - MARQUER - RELACHER de 2009 à 2012

	Lieu de réalisation de l'activité (lieu de départ s'il s'agit de transport)	Lieu d'arrivée (s'il s'agit de transport)
Nom	Lanuejols et Meyrueis	
Adresse	Gard et Lozère	

Spécimen : LES SPECIMENS VIVANTS

DE L'ESPECE (NOM SCIENTIFIQUE)	(NOM COMMUN)	QUANTITE	DESCRIPTION
<i>Austropotamobius pallipes</i>	Ecrevisse à pattes blanches		étude dans le cadre de l'éradication de l'écrevisse de Californie par stérilisation des mâles / Influence sur la dynamique de population de l'écrevisse à pattes blanches

Rapport annuel sur les résultats de l'expérimentation
: la DIREN et à la D.E.O.

AVIS DE L'EXPERT DÉLÉGUÉ DU CNPN :		
Favorable : <input type="checkbox"/>	Favorable sous conditions : <input checked="" type="checkbox"/>	Défavorable : <input type="checkbox"/>
Fait le : 3 septembre 2009	Signature :	

Grande Arche paroi sud - 42055 LA DEFENSE cedex
Tél. : 01.40.81.21.22 - www.developpement-durable.gouv.fr

6.4 Annexe 4 : autorisation de capture marquage et de relâcher...

Note : l'arrêté pour la période 2014-2015 n'est pas affiché ici pour éviter les redites mais il existe bien sous le N°2014206-0001.



PRÉFECTURE DU GARD

Direction des relations avec les
collectivités locales et de l'environnement

Bureau : environnement
Réf : BENV/LBA/ MS/2009/
PROTNATU/CAPTECREVISSES PNC
Affaire suivie par : Mlle Siennat
Tel : 04 66 36 43 05
Télécopie : 04 66.36.40.64.
Mel : martine.siennat@gard.pref.gouv.fr

NIMES, le

25 SEP. 2009

DECISION N°

Portant autorisation de capture temporaire, de marquage et de relâcher, à des fins scientifiques, de spécimens appartenant à des espèces protégées.

*Le Préfet du Gard,
Chevalier de la Légion d'honneur,*

- Vu le code de l'environnement, notamment ses articles L 411- 1, L 411-2, L 411-3, L 431-2, L 436-9, R 411-6 à R 411-14, R 432-5, et R 432-10,
- Vu l'arrêté ministériel du 19 février 2007, modifié le 28 mai 2009, fixant les conditions de demande et d'instruction des dérogations définies au 4° de l'article L 411-2 du code de l'environnement portant sur des espèces de faune et de flore sauvages protégées,
- Vu l'arrêté ministériel du 21 juillet 1983, modifié le 18 janvier 2000, relatif à la protection des écrevisses autochtones,
- Vu les demandes d'autorisation de capture temporaire, de marquage et de relâcher sur place, à des fins scientifiques, de spécimens d'écrevisses à pattes blanches présentée par MM. Théo DUPERRAY, Yannick MANCHE et Franck DUGUEPERROUX dans le cadre d'une expérimentation d'éradication des écrevisses de Californie (espèce envahissante) dans le parc national des Cévennes, commune de Lanuejols, ruisseau de la Foux,
- Vu l'avis des administrations concernées,
- Vu l'avis du conseil scientifique du parc national des Cévennes du 28 août 2009,
- Vu l'avis du Conseil National de la Protection de la Nature en date du 3 septembre 2009,

Considérant l'intérêt de l'expérimentation projetée, au regard de l'enjeu de conservation des écrevisses à pattes blanches non seulement à l'échelle du site du parc national des Cévennes mais aussi à l'échelon national et européen,

Considérant que ces opérations feront l'objet d'un encadrement et d'un soutien du parc national des Cévennes et du CNRS,

Sur proposition de madame la secrétaire générale de la préfecture du Gard,

DECIDE

La présente décision peut faire l'objet d'un recours devant le tribunal administratif de Nîmes dans un délai de deux mois à compter de sa notification.

30045 NIMES CEDEX 9 - Téléphone : 04 66 36 40 40 - Télécopie : 04 66 36 00 87
SITE INTERNET : <http://www.gard.pref.gouv.fr>

6.5 Annexe 5 : description des sessions de captures sur le ruisseau de la Foux

Saison	N° de Saison	Sous_saison	Session	Date	Passage N°	poste ou ambulatoire (= marquage réalisé au bords de l'eau dès la capture)	Mode de capture		PFL		APP	
							nasse	main	M	F		
Sept. 2009	1		1	21/09/2009		poste de marque			CMR	CMR	CMR	
			2	23/09/2009		poste de marque			CMR	CMR	CMR	
			3	28/09/2009		poste de marque				CMR	CMR	CMR
			4	29/09/2009		ambulatoire				CMR	CMR	
Printemps 2010	2		1	26/04/2010		poste de marque			CMR	CMR	CMR	
			2	28/04/2010		poste de marque			CMR	CMR	CMR	
			3	14/05/2010		ambulatoire				CMR	CMR	
Septembre 2010	3		1	20/09/2010		poste de marque			CMR	CMR	CMR	
			2	22/09/2010	1	poste de marque			Sté.	Détruit	CMR	
			3	22/09/2010	2	poste de marque			Sté.	Détruit		
			4	11/23/09/2010	1	poste de marque			Sté.	Détruit		
			5	23/09/2010	2	poste de marque			Sté.	Détruit		
			6	13/24/09/2010	1	poste de marque			Sté.	Détruit	CMR	
			8	14/24/09/2010	2	poste de marque			Sté.	Détruit		
			17/10/2010		ambulatoire			CMR	CMR			
Printemps 2011	4		1	15/03/05/2011		poste de marque			CMR	CMR		
			2	16/05/2011		poste de marque			CMR	CMR	CMR	
			3	17/16/05/2011		poste de marque			CMR	CMR	CMR	
			4	18/17/05/2011	2	ambulatoire				CMR	CMR	CMR
Septembre 2011	5		1	19/19/09/2011		poste de marque			CMR	CMR		
			2	20/21/09/2011	1	poste de marque			Sté.	Détruit		
			3	21/21/09/2011	2	poste de marque			Sté.	Détruit	CMR	
			4	22/22/09/2011	1	poste de marque			Sté.	Détruit	CMR	
			5	23/22/09/2011	2	poste de marque			Sté.	Détruit		
			6	24/23/09/2011	1	poste de marque			Sté.	Détruit		
			7	25/23/09/2011	2	poste de marque			Sté.	Détruit		
Printemps 2012	6		1	26/02/05/2012	1	poste de marque			CMR	CMR	CMR	
			2	27/08/06/2012		ambulatoire			CMR	CMR		
			3	28/10/07/2012		ambulatoire			CMR	CMR		
Septembre 2012	7		1	29/17/09/2012		poste de marque			CMR	CMR		
			2	30/19/09/2012	1	poste de marque			Sté.	Détruit		
			3	31/19/09/2012	2	poste de marque			Sté.	Détruit	CMR	
			4	32/20/09/2012	1	poste de marque			Sté.	Détruit	CMR	
			5	33/20/09/2012	2	poste de marque			Sté.	Détruit		
			6	34/21/09/2012	1	poste de marque			Sté.	Détruit		
			7	35/21/09/2012	2	poste de marque			Sté.	Détruit		
			8	21/09/2012	3				Sté.	Détruit	CMR	
			9	22/09/2012					Sté.	Détruit		
			10	22/09/2012		passages partiels			Sté.	Détruit		
Printemps 2013	8		1	36/08/06/2013		ambulatoire			CMR	CMR		
			2	37/03/07/2013		ambulatoire			CMR	CMR		
Septembre 2013	9		1	38/26/08/2013		poste de marque			CMR	CMR	CMR	
			2	39/28/08/2013	1	poste de marque			Sté.	Détruit		
			3	40/28/08/2013	2	poste de marque			Sté.	Détruit	CMR	
			5	41/29/08/2013	1	poste de marque			Sté.	Détruit		
			6	42/29/08/2013	2	poste de marque			Sté.	Détruit		
			8	43/02/09/2013		poste de marque			Sté.	Détruit	CMR	
			9	44/02/09/2013		poste de marque			Sté.	Détruit		
Printemps 2014	10		1	45/05/05/2014		ambulatoire			CMR	CMR	CMR	
			2	46/07/05/2014		ambulatoire			CMR	CMR		
			3	47/09/05/2014		ambulatoire			CMR	CMR	CMR	
Septembre 2014	11		1	48/01/09/2014		poste de marque			CMR	CMR	CMR	
			5	49/03/09/2014	1	poste de marque			Sté.	Détruit		
			6	50/03/09/2014	2	poste de marque			Sté.	Détruit	CMR	
			9	51/04/09/2014	1	poste de marque			Sté.	Détruit	CMR	
			10	52/04/09/2014	2	poste de marque			Sté.	Détruit		
			12	53/05/09/2014	1	poste de marque			Sté.	Détruit		
			13	54/05/09/2014	2	poste de marque			Sté.	Détruit		
			14	55/05/09/2014	3	poste de marque			Sté.	Détruit	CMR	
19	56/09/09/2014		ambulatoire			Sté.	Détruit					