

LES PORTS UN NOUVEL ENJEU EN ÉCOLOGIE MARINE

Marc Bouchoucha, Hélène Rey-Valette,
Frédérique Viard, coord.



Les ports, un nouvel enjeu en écologie marine

Marc Bouchoucha, Hélène Rey-Valette,
Frédérique Viard, coord.

Éditions Quæ

Collection Synthèses

*Des contrats dans les filières agricoles,
forêt-bois et halieutiques*

*Dialogue entre le droit, l'économie
et la sociologie*

Magrini M.-B., Aubin-Brouté R.-J.,
Bouamra-Mechemache Z., Marty G.,
Vignes A., coord.
2025, 232 p.

Invasion et expansion

d'insectes bioagresseurs forestiers

*Quels risques pour la forêt française
dans le contexte*

des changements globaux ?

Robinet C., Saintonge F.-X., Tassus X.,
Brault S., coord.
2025, 312 p.

*Agriculture et changement climatique
Impacts, adaptation et atténuation*

Debaeke P., Graveline N., Lacor B.,
Pellerin S., Renaudeau D.,
Sauquet E., coord.
2025, 398 p.

Les mycotoxines

Connaissances actuelles

et futurs enjeux

Oswald I., Forget F., Puel O., coord.
2024, 272 p.

Pour citer cet ouvrage :

Bouchoucha M., Rey-Valette H., Viard F., 2025. *Les ports, un nouvel enjeu en écologie marine*, Versailles, éditions Quæ, 184 p. <https://doi.org/10.35690/978-2-7592-4176-7>

Les éditions Quæ réalisent une évaluation scientifique des manuscrits avant publication
(<https://www.quae.com/store/page/199/processus-d-evaluation>).

La procédure d'évaluation est décrite dans Prism
(<https://directory.doabooks.org/handle/20.500.12854/25780>).

Le processus éditorial s'appuie également sur un logiciel de détection
des similitudes et des textes potentiellement générés par IA.

La diffusion en accès ouvert de cet ouvrage a été soutenue
par l'Ifremer et l'Université de Montpellier.

Les versions numériques de cet ouvrage sont diffusées sous licence CC-by-NC-ND 4.0
(<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

Éditions Quæ
RD 10, 78026 Versailles Cedex
www.quae.com – www.quae-open.com

© Éditions Quæ, 2025

ISBN papier : 978-2-7592-4175-0
ISBN epub : 978-2-7592-4177-4

ISBN PDF : 978-2-7592-4176-7
ISSN : 1777-4624

Sommaire

Introduction générale. Pourquoi un ouvrage sur les écosystèmes portuaires ? 7

Frédérique Viard, Hélène Rey-Valette, Marc Bouchoucha

Les ports, témoins de l'évolution des sociétés humaines	8
Le tournant de l'appel au développement durable	10
Les ports, au cœur de l'écologie marine urbaine	11
Objectif et organisation de l'ouvrage	12

Chapitre 1. Spécificité des habitats marins portuaires 15

Lucille Sevaux, Elliot Dreujou, Julie Carrière, Marc Bouchoucha

Diversité des ports	15
Caractéristiques physico-chimiques des zones portuaires	18
Les espèces non indigènes, des contributrices importantes de la biodiversité portuaire	28
Pour conclure	29

Chapitre 2. Au-delà des quais : de la mondialisation aux invasions biologiques 33

Amélia Curd, Éric Foulquier

Comment les navires connectent le monde	33
Maritimisation et planétarisation	37
Les navires, des habitats flottants	38
Les <i>hubs</i>	40
Le ballast	42
Le <i>biofouling</i>	45
La lutte contre le <i>biofouling</i>	47
Pour conclure	50

Chapitre 3. Diversité, structure et fonctionnement des écosystèmes portuaires 53

Jean Charles Leclerc, Robin Gauff

Influence de l'habitat portuaire sur les flux écologiques	53
Influence de l'environnement sur les interactions entre espèces	57
Stabilité des écosystèmes portuaires : les espèces non indigènes comme facteurs de perturbations	60

Profil de la biodiversité portuaire : une diversité limitée et une homogénéité marquée ?	62
Pour conclure.....	65
Chapitre 4. Les ports, un creuset d'évolutions induites par l'humain	67
<i>Frédérique Viard, Céline Reisser</i>	
Le port, un environnement singulier propice à l'évolution d'adaptations spécifiques	67
Réponses adaptatives : de la plasticité aux adaptations génétiques.....	69
S'acclimater aux conditions portuaires.....	73
Les ports, témoins d'évolutions adaptatives contemporaines.....	76
Les ports, un <i>melting pot</i> permettant brassage génétique et hybridation.....	80
Pour conclure.....	83
Chapitre 5. Méthodes et techniques d'observation des écosystèmes marins portuaires.....	85
<i>Marie-Pierre Halm-Lemeille, Cécile Massé, Florence Menet, Audrey Bruneau</i>	
Suivis environnementaux en zone portuaire.....	86
Outils pour la surveillance et l'observation en milieu portuaire	91
Apport des sciences participatives et citoyennes.....	102
Pour conclure.....	102
Chapitre 6. Ingénierie écologique en zone portuaire	105
<i>Marc Bouchoucha, Sylvain Pioch</i>	
Les ports, une pression majeure sur les écosystèmes marins	105
Ingénierie écologique et restauration : les concepts.....	107
Quelle ingénierie écologique en zone portuaire ?	109
Succès et limites de l'ingénierie écologique en zone portuaire.....	110
L'ingénierie écologique en zone portuaire, un outil de compensation en milieu marin ?	117
Pour conclure.....	119
Chapitre 7. Biodiversité marine : régulation des usages et sensibilisation des usagers.....	121
<i>Hélène Rey Valette, Florence Menet, Cécile Massé, Éric Foulquier, Coraline Jabouin</i>	
La dimension « régulation des impacts »	122
Incitations, sensibilisation et diffusion de bonnes pratiques.....	128
Pour conclure.....	132
Chapitre 8. Réguler les espèces non indigènes et conserver la biodiversité portuaire par de bonnes pratiques.....	135
<i>Hélène Rey-Valette, Éric Foulquier, Lucille Sevaux</i>	
Perceptions des ports et prise de conscience des effets environnementaux	137

Des impacts sur les espèces non indigènes fonction des types et de la taille des ports	140
Des impacts environnementaux fonction des pratiques des usagers.....	142
Pour conclure.....	147
Conclusion générale	149
<i>Frédérique Viard, Hélène Rey-Valette, Marc Bouchoucha</i>	
Références bibliographiques	153
Glossaire	177
Liste des abréviations	181
Liste des auteurs	183
Crédits iconographiques	184

Introduction générale

Pourquoi un ouvrage sur les écosystèmes portuaires ?

Frédérique Viard, Hélène Rey-Valette, Marc Bouchoucha

Les mers et l'océan jouent un rôle fondamental sur les grands cycles biogéochimiques et la régulation du climat. Ils abritent une diversité biologique exceptionnelle, encore largement méconnue, et fournissent aux sociétés humaines des espaces d'occupation ou de circulation pour leurs activités ainsi que de très nombreuses ressources (alimentaires, minérales, etc.). Cependant, depuis le milieu du xx^e siècle, l'expansion des activités humaines en milieu marin s'est intensifiée de manière exponentielle, un phénomène désigné sous le terme d'« accélération bleue », ou *blue growth*, par Jouffray *et al.* (2020).

Les zones côtières, interfaces dynamiques entre la terre et la mer, sont particulièrement soumises au développement des activités humaines et à la construction des infrastructures qui les accompagnent. Parmi elles, les ports occupent une place centrale (Bugnot *et al.*, 2021). Ces infrastructures, séparées des habitats naturels marins par des digues, des brise-lames, des enrochements, etc., fragmentent et remplacent les écosystèmes*¹ côtiers d'origine. Les ports sont néanmoins connectés aux milieux naturels environnants, voire lointains (*via* la navigation des navires qui y séjournent), devenant ainsi des foyers de perturbation* susceptibles d'affecter les écosystèmes marins (Ferrario *et al.*, 2022). Les ports sont également le réceptacle de multiples pollutions, d'origine terrestre ou en lien avec les navires qui s'y abritent ; ces pollutions viennent perturber le milieu et les organismes marins qui y vivent. Ces propriétés font aussi que les habitats portuaires hébergent des écosystèmes marins singuliers, bien qu'encore mal connus et insuffisamment pris en compte dans le cadre des projets de développement des infrastructures portuaires. Ces enjeux sont d'autant plus importants que le nombre de ports et leur distribution géographique se sont considérablement accrus à l'échelle mondiale : les ports forment les nœuds d'un réseau planétaire – des *hubs* maritimes – d'habitats artificiels marins (Bugnot *et al.*, 2021), générant ainsi des dynamiques écologiques et socio-écosystémiques complexes qui méritent une attention accrue.

1. Les termes accompagnés d'un astérisque sont explicités dans le glossaire en fin d'ouvrage. Le renvoi au glossaire est effectué à la première occurrence de chaque nouveau chapitre.

► Les ports, témoins de l'évolution des sociétés humaines

Depuis toujours, les ports s'imposent comme de véritables carrefours, au croisement de dimensions économiques, logistiques, culturelles, humaines, technologiques, énergétiques, géopolitiques, mais aussi écologiques et biologiques, comme nous le développerons dans cet ouvrage. Ils ont été les piliers du développement des grandes civilisations, les moteurs de l'essor de nombreuses métropoles, et les fondements de la plupart des puissances économiques. Centres névralgiques des dynamiques passées et contemporaines, les ports ont façonné l'histoire, tout en étant eux-mêmes modelés par les besoins et les ambitions humaines. Ainsi, dès l'Antiquité, les ports ont constitué des infrastructures économiques et politiques déterminantes, au cœur des empires grec et romain. Cette fonction essentielle s'est poursuivie au Moyen Âge avec le développement des puissances maritimes telles que les empires vénitien et génois au XIII^e siècle (Braudel, 1985). Par la suite, les ports se sont affirmés comme des centres vitaux d'abord dans le cadre du commerce triangulaire, puis comme comptoirs commerciaux qui ont soutenu l'expansion coloniale. La mise en place du libre-échange en 1846 a accéléré ces évolutions, faisant des ports des pôles économiques majeurs, rassemblant diverses activités induites depuis les chantiers navals aux entreprises d'avitaillement, telles des conserveries (ex. : Saupiquet et Cassegrain) ou des biscuiteries (ex. : Biscuiterie nantaise et LU) (Pétre-Grenouilleau, 1997), et plus généralement le commerce des produits issus des colonies, tel le sucre.

Le développement des échanges maritimes a continué de se renforcer grâce à la baisse continue des coûts et des délais du transport maritime. Ce progrès repose à la fois sur des innovations technologiques relatives à la taille et à la vitesse des bateaux ou à la spécialisation des navires, tels ceux frigorifiques en 1868, et sur des avancées organisationnelles et logistiques, telle la conteneurisation, qui représente aujourd'hui 67% du commerce maritime mondial (Frémont, 2019; Miossec et Foulquier, 2024). De nos jours, 90% du commerce international, soit 11 milliards de tonnes de marchandises en 2019 (Frémont, 2021), s'effectuent par voie maritime, mettant les ports de commerce au cœur de la mondialisation. Ce développement s'accompagne d'une course au gigantisme des navires. Leur taille est en effet passée de 180 mètres de long et 24 mètres de large en 1968 à 400 mètres de long et 61 mètres de large en 2019 (Frémont, 2019). Ces navires de grande taille nécessitent l'adaptation des infrastructures portuaires traditionnelles, mais aussi la construction de nouveaux terminaux *offshore* capables de répondre à l'accroissement des besoins.

Si le terme « port » évoque spontanément le commerce maritime ou la pêche, il désigne également une autre catégorie d'infrastructure : les ports de plaisance. Ces derniers sont le fruit de l'essor des loisirs et de l'acculturation maritime des populations occidentales, une évolution que Sirost (2017) qualifie d'émergence de l'*Homo aquens*. Après l'essor du yachting dans la seconde moitié du XIX^e siècle et la création des premières sociétés nautiques, l'usage sportif de la mer se structure progressivement. Initié en 1860 avec la conception de goélettes de croisière, cet usage est popularisé par les courses transatlantiques et les régates au début du XX^e siècle, ainsi que par les écrits de Jack London relatant son tour du monde à la voile (Sirost, 2017). Le développement des ports de plaisance proprement dits ne commence véritablement aux États-Unis que dans les années 1930, avec la construction en 1934 du port de plaisance de Santa Monica à Los Angeles (Devienne, 2017). Ce projet visait à promouvoir l'image d'une ville tournée vers les sports de plein air et à créer une « extension aquatique de la ville ».

Encadré 1. Illustration de l'importance économique des ports par quelques chiffres en France

Concernant les ports de commerce, il existe une partition entre des Grands Ports maritimes nationaux (Haropa Port*, Marseille, Dunkerque, Calais, Nantes Saint-Nazaire, La Rochelle et Bordeaux), qui concentrent 86 % du trafic (Miossec et Foulquier, 2024), et des ports dits « secondaires » (29 en métropole) aux profils juridiques et économiques diversifiés. Ces ports concentrent 73 milliers de tonnes de marchandises par an (sur un total de 390 milliers), avec un transport dominé par les hydrocarbures (36 %), suivi des vrac solides (22 % du total, par exemple minerais, charbon, produits alimentaires) puis des conteneurs (18 % du total). Dans un contexte de mondialisation des échanges, les ports deviennent des « pions dans la chaîne logistique internationale » (Miossec et Foulquier, 2024), bien que la place internationale des ports français reste marginale.

Concernant les ports de pêche, ils regroupent 6 229 bateaux de pêche et 485 millions de tonnes, données qui classent la France en 2021 à la 6^e place des ports de pêche européens (SDES, 2024).

Le transport de voyageurs, jusqu'alors plutôt stable avec 28 millions de personnes par an (dont 18 % de croisiéristes avant 2019), s'est largement dégradé avec la Covid-19 (baisse de 60 %) pour atteindre 11 millions en 2021. Ces flux interviennent principalement en Méditerranée (60 %) (SDES, 2024). Au sein des ports secondaires (50 % des flux de passagers en métropole), Calais est le seul à faire partie des 20 premiers ports européens de transport de passagers.

La dernière enquête réalisée en 2018 par l'Observatoire des ports de plaisance révèle que la France compte 462 ports de plaisance, avec une forte concentration en Bretagne (30 %) et en Méditerranée (26 %), offrant 217 300 emplacements (en progression de 7 % par rapport à 2013). La plaisance privée est l'activité principale (97 %). La grande majorité (68 %) sont de petits ports de moins de 500 emplacements. À noter que, depuis quelques années, des ports à sec se développent, représentant 10 950 emplacements en 2018, pour répondre à l'insuffisance de place dans les ports maritimes de plaisance. La flotte de plaisance est composée de 67 % de bateaux à moteur et de 43 % de voiliers. Au total, le chiffre d'affaires de ces ports s'élève à 430 millions d'euros (Observatoire des ports de plaisance, 2018).

* Haropa Port regroupe les ports du Havre, de Rouen et le port fluvial des Ports de Paris ; il constitue le premier port français en matière de trafic.

En France, l'expansion massive des ports de plaisance intervient dans les années 1960 (Herbert et Gibout, 2017) et le yachting connaît un véritable élan avec la victoire d'Éric Tabarly lors de la transat en solitaire en 1964. L'adoption de la loi Littoral en 1986 constitue un frein à son développement à partir des décennies suivantes (ODIT France, 2009). Contrairement aux ports de commerce, qui sont des espaces fermés, les ports de plaisance constituent des zones d'interface avec le monde maritime et des espaces attrayants promouvant des imaginaires du monde maritime (Regaud, 2017). Ils participent également « pleinement de l'invention de nouveaux lieux de la ville contemporaine » (Gibout et Herbert, 2017). De fait, les ports de plaisance deviennent un outil et une dimension incontournables de l'aménagement du territoire en zone littorale, avec des investissements immobiliers de proximité générant de nouveaux

espaces de notabilité (Drobenko, 2017), d'importants effets induits de la présence des plaisanciers supérieurs (Chaptal, 2017) et des sociabilités spécifiques, notamment avec les marinas (Herbert et Gibout, 2017).

Qu'ils soient de commerce, de pêche ou de plaisance, les ports accompagnent ainsi les développements des sociétés humaines et de leurs activités économiques (encadré 1).

» Le tournant de l'appel au développement durable

Les ports exercent de multiples pressions sur les écosystèmes marins. Outre les effets de fragmentation et de destruction d'habitats naturels lors de leur construction, tels que les herbiers et les petits fonds côtiers, l'activité des ports génère des effets environnementaux liés au bruit, à la lumière artificielle, aux pollutions diverses affectant la qualité des eaux et des sédiments (peintures *antifouling** – également nommées « peintures antisalissure », rejets des eaux grises et noires), mais aussi la qualité de l'air (améliorée avec l'électrification des ports). Ils ont également des effets sur la biodiversité, en particulier du fait des organismes contenus dans les eaux de ballast et participant au *biofouling** (également nommé « biosalissure ») des coques et des infrastructures portuaires. Depuis 1992, l'intégration des principes de développement durable a progressivement introduit des préoccupations environnementales dans la gestion portuaire, redéfinissant ainsi les enjeux et les perceptions associés à ces infrastructures.

En France, la diversité des statuts et des formes de gouvernance des ports complexifie la prise en compte des enjeux environnementaux. Cependant, des progrès notables sont à signaler. Par exemple, aujourd'hui, 35 % des ports de plaisance disposent d'un service dédié à l'environnement (Observatoire des ports de plaisance, 2018), et 41 % des projets d'investissement portuaires intègrent des problématiques environnementales. Ces investissements, bien que principalement terrestres, incluent la diversification des sources d'énergie (69 %), la préservation de la biodiversité (44 %) et la lutte contre l'érosion (22 %). Des initiatives spécifiques, telles que la gestion des déchets et des épaves, ont également conduit à la création de labels comme celui de « Port propre » et de « Port propre actif en biodiversité ». Les ports de commerce et les navires qui y séjournent sont également l'objet de multiples mesures et directives telles que la Convention internationale pour le contrôle et la gestion des eaux de ballast et sédiments des navires (ou convention BWM*), qui sera abordée plus en détail dans la suite de l'ouvrage. Plus récemment, la décarbonation du transport maritime est apparue comme une réponse aux défis climatiques, avec des incitations à améliorer l'efficacité énergétique des navires et à promouvoir l'électrification des quais pour alimenter en énergie les navires à quai. Elle est aussi à l'origine de l'émergence de nouvelles opportunités pour certains ports secondaires dont les activités sont liées à l'économie circulaire (Miossec et Foulquier, 2024).

En France, la nouvelle stratégie nationale portuaire identifie les ports comme des accélérateurs de la transition écologique (Ministère de la Transition écologique, 2021). Parmi les 16 objectifs stratégiques, l'objectif n° 11 vise à renforcer la protection de la biodiversité. On soulignera également qu'une mesure (n° 17) de la Stratégie nationale biodiversité 2030 concerne la réduction des impacts des infrastructures de transport sur la biodiversité, avec un volet dédié aux Grands Ports maritimes comprenant une série d'actions visant notamment à améliorer la séquence « éviter-réduire-compenser »

(ERC), à promouvoir l'écoconception des infrastructures portuaires, et à lutter contre les « espèces exotiques envahissantes* (EEE) » – terme réglementaire désignant les espèces non indigènes* (ENI) – ayant des impacts sur l'environnement. L'attention sur ces enjeux est renforcée par le dérèglement climatique en cours, qui impose des actions d'adaptation aux submersions marines et à l'élévation du niveau des mers, y compris concernant les infrastructures portuaires, comme décliné en France dans la Stratégie nationale portuaire.

Malgré ces évolutions, le chemin vers une intégration complète des enjeux environnementaux dans les zones portuaires demeure long et jalonné de défis. D'importantes avancées ont été faites avec le renforcement et les efforts d'harmonisation de la réglementation conduits par l'Organisation maritime internationale (OMI). Cependant, à l'échelle internationale, la mise en œuvre de mesures environnementales est souvent freinée par le recours des armateurs à des pavillons de complaisance (42 % de la flotte mondiale en 2016), principalement sous les pavillons du Panama, du Liberia et des îles Marshall (Frémont, 2019). Du côté des plaisanciers, la situation n'est pas non plus idyllique. Alors que 74 % des ports de plaisance se trouvent à proximité d'aires marines protégées (AMP), ces dernières sont perçues davantage comme une contrainte (46 %) qu'un atout (32 %) par les usagers (Beuret et Cadoret, 2024). En parallèle du renforcement de mesures réglementaires, un véritable travail de sensibilisation reste à faire. Enfin, même lorsque les enjeux environnementaux sont pris en compte, les enjeux liés à la préservation de la biodiversité marine restent tout de même marginalement abordés, avec de surcroît des difficultés pour sa mise en œuvre opérationnelle, par exemple dans le cadre de l'application de séquences ERC, comme nous le préciserons brièvement plus tard.

► Les ports, au cœur de l'écologie marine urbaine

En 2010, plus de la moitié de la population humaine mondiale vivait dans les villes, ce que Day *et al.* (2021) ont appelé la « transition urbaine ». Aussi n'est-il pas surprenant que l'écologie urbaine ait émergé comme un champ scientifique majeur et à part entière pour étudier les processus écologiques au sein des villes. Un des premiers facteurs d'émergence de cette science date des années 1920-1930, pendant lesquelles ont été appliqués des concepts écologiques pour comprendre les structures spatiales urbaines. Dans les années 1990, l'écologie urbaine a gagné en popularité, sous l'impulsion de l'urbanisation croissante et de la reconnaissance du rôle des villes dans les problèmes environnementaux, puis, plus récemment, du fait que les villes ont été considérées comme des socio-écosystèmes intégrés. Mais cet élan des sciences en écologie urbaine a relativement peu intégré la zone côtière, et encore moins les espaces marins. Or, il faut rappeler que ces zones côtières abritent plus de 60 % des 33 plus grandes mégavilles (villes de plus de 10 millions d'habitants) du monde (United Nations Population Division, 2019). De plus, les villes côtières ont les taux de croissance les plus élevés parmi toutes les villes et espaces occupés par les humains. Ainsi, l'ensemble des zones marines urbaines occupent un vaste espace d'environ 15 472 km², le plus souvent dans une bande de 500 m à la côte, et, si on ajoute les espaces marins périurbains (par exemple les plates-formes *offshore*), la superficie couverte atteint 2 millions de kilomètres carrés, soit au total 1,5 % des zones économiques exclusives (ZEE) à une échelle mondiale et 3,2 % de

la ZEE européenne (Airoidi *et al.*, 2021). C'est pourquoi, dès 2006, Bulleri posait la question "*Is it time for urban ecology to include the marine realm?*"², un appel au développement de l'écologie urbaine dans le domaine marin.

S'ils sont indéniablement des *hubs* maritimes, comme nous l'avons souligné plus haut, les ports sont également des lieux d'interface, points de contact entre la ville et la nature, entre la terre et la mer. Ils représentent l'habitat marin urbain par excellence et ils jouent un rôle central au sein des villes côtières en pleine expansion (Bugnot *et al.*, 2021). Les paysages marins urbains sont très diversifiés, car ils présentent un degré de modification très variable par rapport aux habitats naturels. Dans les ports, comme pour les îles artificielles en mer, ces modifications sont poussées à leur paroxysme : les infrastructures artificielles forment le cœur de l'habitat, et le fond marin est altéré de façon permanente (Airoidi *et al.*, 2021). Au cours des deux dernières décennies, l'étude des impacts de l'urbanisation sur les écosystèmes marins est allée croissant, avec une attention particulière portée aux structures de protection côtière et aux infrastructures portuaires. L'étude de ces habitats marins urbains a montré la pertinence du constat de Bulleri, repris plus récemment par Todd *et al.* (2019) : les pressions et les propriétés de l'environnement, le fonctionnement écologique, les processus évolutifs sont singuliers dans ces habitats marins portuaires, ce que nous montrerons au cours de cet ouvrage. Ces constats conduisent à de nouveaux questionnements de recherche, notamment la nécessité d'observation, de compréhension des processus écologiques qui s'y déroulent et d'analyse des perceptions autour de l'objet « port » par les différentes parties prenantes, pour *in fine* une meilleure prise en compte de ces habitats et écosystèmes marins urbains dans les projets de développement des sociétés humaines.

► Objectif et organisation de l'ouvrage

La conception de cet ouvrage répond à l'émergence d'une écologie marine urbaine notamment dédiée aux ports. L'écologie, science aux multiples facettes, a été définie par Haeckel en 1866 comme l'étude des relations des êtres vivants avec leur environnement. Depuis, ce domaine a évolué pour intégrer des perspectives plus larges, notamment les processus écoévolutifs (interactions entre processus écologiques et évolutifs, y compris sur des échelles de temps courtes) ainsi que l'étude des socio-écosystèmes (systèmes complexes résultant des interactions entre dynamiques naturelles et sociétales). Ce concept étendu de l'écologie est celui qui a été retenu dans cet ouvrage pour définir l'écologie marine urbaine.

Ce travail a pour objectif de dresser un panorama des enjeux et des connaissances actuelles concernant les écosystèmes marins portuaires. Il s'appuie sur des études issues des sciences de l'écologie, de l'évolution et de l'environnement, mais il intègre aussi des apports issus des sciences humaines et sociales. En effet, les approches interdisciplinaires sont essentielles pour appréhender la complexité des socio-écosystèmes marins urbains.

Cet ouvrage se voulant en premier lieu un ouvrage d'écologie marine, la composante terrestre des infrastructures portuaires, y compris les ports à sec (emplacements hors d'eau), ne sera pas abordée, que ce soit en termes d'impacts des développements et

2. « Le temps est-il venu pour l'écologie urbaine d'intégrer le monde marin ? » (traduction des coordinateurs scientifiques).

des activités portuaires sur les écosystèmes (terrestres) ou de conséquences sur les populations humaines. Il s'écarte aussi volontairement d'une analyse d'impact environnemental pour se concentrer sur la biodiversité marine des milieux portuaires dans ses différentes composantes (infraspécifique, communautés*, écosystèmes), en mettant en lumière les interactions entre les composantes naturelles et anthropiques*. Ces interactions sont particulièrement bien illustrées par les ENI marines, espèces introduites par les activités humaines, au premier rang desquelles figurent la navigation et le commerce maritime. Les ports étant des habitats privilégiés pour ces espèces, nous avons fait le choix de donner une place importante à ces ENI dans les différents chapitres.

Les deux premiers chapitres présentent les éléments qui définissent un port dans ses composantes d'habitat. Le chapitre 1 propose une introduction générale permettant de comprendre ces aspects fondamentaux, alors que le chapitre 2 fait un focus sur une composante essentielle des ports : les bateaux qui les occupent et qui sont à la fois eux-mêmes des habitats, mais aussi des traits d'union entre la terre et la mer. Sont ensuite présentés les processus qui concernent le vivant non humain dans les eaux marines des ports, que ce soit les dynamiques écologiques et écosystémiques (chapitre 3) ou évolutives (chapitre 4). Ces deux chapitres mettent en évidence les spécificités des écosystèmes portuaires en matière de structure, de fonctionnement et d'évolution, tout en soulignant le rôle des ENI dans ces environnements singuliers. En filigrane, cet ouvrage ambitionne également d'ouvrir de nouvelles perspectives pour une meilleure intégration des enjeux écologiques dans la planification, la conception et la gestion des ports, afin de concilier leurs fonctions économiques avec des objectifs de développement durable et de préservation de la biodiversité marine. L'ouvrage se concentre ensuite sur la manière de minimiser l'impact des ports sur les écosystèmes naturels. Des solutions concrètes sont ainsi proposées d'abord dans le chapitre 5, qui présente des méthodes et des outils spécifiques pour observer l'environnement marin portuaire, avant de se focaliser, dans le chapitre 6, sur les actions d'ingénierie écologique, visant à repenser la conception des ports pour réduire leur impact sur la biodiversité marine. Enfin, les chapitres 7 et 8 abordent deux leviers essentiels pour améliorer la qualité environnementale des ports : la gouvernance et les pratiques des usagers et des gestionnaires, qui permettent de mieux appréhender les enjeux socio-écosystémiques propres aux habitats marins portuaires.

Pour réaliser cet ouvrage, dix-sept auteurs, experts dans divers domaines, ont collaboré à la rédaction des chapitres. Au fil de la lecture, le lecteur pourra observer des variations de certains nombres cités par les auteurs, par exemple le nombre de ports, ou la typologie utilisée. Ces différences reflètent les sources mobilisées par les auteurs des différents chapitres, mais aussi la multiplicité des définitions autour du mot « port ». Les ports sont en effet des habitats marins à part entière, bien qu'artificiels, à l'instar des villes dans les milieux terrestres. Mais ils renvoient aussi à des référentiels disciplinaires ainsi qu'à des réalités multiples.

Chapitre 1

Spécificité des habitats marins portuaires

Lucille Sevaux, Elliot Dreujou, Julie Carrière, Marc Bouchoucha

Les ports transforment en profondeur les écosystèmes* naturels et créent des systèmes écologiques singuliers. Comprendre leurs spécificités est essentiel pour anticiper les impacts des activités humaines et favoriser une gestion durable de ces espaces.

Ce chapitre présente les principales caractéristiques des habitats portuaires qui les distinguent des habitats côtiers naturels. Les chapitres suivants approfondiront les aspects biologiques, notamment la diversité et l'évolution des écosystèmes, ainsi que les méthodes de recherche et de conservation déployées pour assurer leur préservation.

► Diversité des ports

Même si elle semble de premier abord assez évidente, la définition d'un port ou d'une zone portuaire n'est pas simple, et le nombre de structures comptabilisées comme étant des ports dans le monde varie considérablement d'une étude à une autre. Dans cet ouvrage, nous considérons qu'un port est une zone côtière anthropisée pouvant accueillir des navires. Les ports sont gérés par une autorité portuaire, et de nombreux acteurs en sont les utilisateurs : plaisanciers, industriels, pouvoirs publics, citoyens, etc. (Carrière *et al.*, 2024). Chaque port comprend une zone portuaire, correspondant à une région terrestre et maritime sur laquelle les organisations administrant le port exercent une responsabilité légale (voir chapitre 7). La partie marine des zones portuaires est généralement composée d'une mosaïque de secteurs anthropisés, voire totalement artificialisés, et, dans certains cas, d'espaces relativement naturels. La zone portuaire de Sept-Îles, par exemple, premier port minéralier d'Amérique du Nord situé au Québec, est constituée de plusieurs infrastructures portuaires incluant des quais en eaux profondes et une marina, ainsi que d'une région naturelle composée de la baie et de l'archipel de Sept-Îles, pour une superficie totale de plus de 200 km².

La suite de ce chapitre sera consacrée aux particularités des espaces marins portuaires fortement anthropisés.

Types de ports

Les zones marines portuaires sont influencées par les activités qui se déroulent au sein des ports, et donc dépendant du type de port concerné. Il existe en effet une grande diversité de types de ports à l'échelle du globe, avec des configurations locales particulières et des réalités géographiques uniques. Afin de mettre en évidence des similarités, il est possible de les classifier en fonction de plusieurs critères.

Administration

Selon les pays, les ports peuvent être gérés directement par l'État ou par des autorités locales (tableau 1.1). Le mode de gestion induit des spécificités d'aménagement, de stratégie de développement et des parties prenantes impliquées, entraînant des différences significatives dans leur fonctionnement (Foulquier, 2024). Par exemple, un port commercial pourra choisir d'inclure dans sa gouvernance un certain nombre d'administrateurs issus des industries qui y opèrent, tandis que les gouvernements pourront axer la stratégie de développement portuaire en fonction des réalités de leur territoire (lien avec les réseaux industriels existants, besoin de défense, etc.). À cette diversité s'ajoutent également les ports privés, propriétés d'entreprises ou de particuliers, qui répondent à des besoins spécifiques d'exploitation.

Tableau 1.1. Classification des zones portuaires selon le type d'administration. Exemple de la France et du Canada.

Type de port	Description
Port privé	Installations gérées par des groupes privés tels que des entreprises, des industries ou des groupes indépendants.
France	
Grand Port maritime d'État	Port géré directement par le gouvernement, sous la tutelle des ministères des Transports et de l'Économie. Il en existe actuellement 11 aussi bien en France métropolitaine que dans les territoires d'outre-mer.
Port décentralisé autonome	Port administré par les collectivités territoriales et les groupes départementaux. Plus de 500 sont répartis sur le littoral français, incluant ports de plaisance, de commerce et de pêche.
Canada	
Port public fédéral	Port géré par le gouvernement fédéral sous la tutelle de Transports Canada, qui y supervise les opérations. Plusieurs types peuvent être décrits en fonction de leur envergure (tableau 1.2).
Port public provincial	Port administré par l'un des gouvernements provinciaux du Canada, gérés par des ministères provinciaux chargés des transports.
Administration portuaire	Groupement de partenaires publics, privés et d'utilisateurs responsables d'installations portuaires locales. Un conseil d'administration est généralement en place pour encadrer la prise de décision. Il existe 17 administrations portuaires réparties sur toute la façade maritime canadienne.

Activités réalisées

Une classification des ports peut se faire en fonction des activités qui y sont réalisées. Ces activités sont liées aux navires qui y sont accueillis et aux installations présentes (Morvan, 2014).

Les ports de commerce se caractérisent par des installations spécifiques pour le transbordement et le stockage de marchandises. Ils comprennent des terminaux de vrac adaptés à la manutention de marchandises solides, telles que les céréales et les minéraux, ainsi que de marchandises liquides, comme les produits pétroliers et chimiques. Ces infrastructures assurent une connectivité efficace avec les industries locales et sont conçues pour minimiser les risques de contamination. Les ports de commerce incluent également des terminaux de conteneurs, équipés de grues et de zones de stockage pour la gestion de caissons standardisés, ainsi que des *hubs* multimodaux, facilitant le transfert vers d'autres modes de transport. La plupart des ports de commerce, comme les ports militaires, sont majoritairement composés de quais verticaux, optimisés pour le chargement et le déchargement de navires de grande taille.

Les ports de pêche sont dotés de zones de débarquement et d'installations de réfrigération, essentielles pour la conservation des produits frais issus de l'industrie de la pêche et de l'aquaculture.

Les ports de plaisance offrent des aménagements pour le stationnement de navires privés, incluant des services tels que le ravitaillement en carburant et des espaces de réception pour les plaisanciers et les touristes. Contrairement aux ports de commerce, les ports de plaisance présentent des structures horizontales, comme des pontons flottants, qui facilitent l'accès et le stationnement des petits navires.

Les ports militaires sont équipés d'infrastructures spécifiques pour soutenir les forces d'action navales, comprenant des installations de maintenance et des zones d'entraînement, garantissant l'efficacité opérationnelle des actifs militaires. Ils se caractérisent par un accès extrêmement contrôlé et limité.

Envergure du port

Une autre classification peut être réalisée en fonction de l'envergure du port et de son inscription dans le territoire (tableau 1.2). La taille d'un port est liée aux réalités socio-économiques locales, aux types d'activités présentes, à l'état de connexion au réseau de transport de marchandises, à son histoire ainsi qu'à la stratégie de gestion et de développement des administrateurs.

La sévérité de l'impact anthropique* sur les écosystèmes est étroitement liée à la taille et aux caractéristiques des zones portuaires. Plus celles-ci concentrent une diversité d'activités, plus celles-ci sont soumises à diverses pressions, plus la probabilité d'impact sur l'écosystème marin augmente (Halpern *et al.*, 2019).

La notion d'habitat marin portuaire

En écologie, il est utile de définir des unités environnementales partageant des caractéristiques similaires, afin de réduire la complexité des écosystèmes et d'analyser des tendances partagées face à un changement environnemental (Costello, 2009). De nombreux travaux ont ainsi cherché à délimiter des zones géographiques en se basant sur leurs caractéristiques environnementales, telles que les variables physico-chimiques des habitats ou la structure des communautés* biologiques.

Les habitats marins portuaires se caractérisent par des critères structurants, qui jouent un rôle essentiel dans la mise en place des communautés biologiques. Ces critères intègrent divers aspects, notamment les composantes physiques (comme

Tableau 1.2. Classification des zones portuaires selon leur envergure. Exemples en France et au Québec.

Type de port	Envergure	Fonctions caractéristiques	Exemples
Ports locaux ou de proximité	Petite, principalement dédiée aux activités locales	Plaisance, pêche artisanale, activités touristiques; fonction souvent identitaire et culturelle pour le territoire; interactions fortes avec la population locale et l'économie de proximité	<i>France</i> : Sanary-sur-Mer, Collioure, Barfleur, Douarnenez-Tréboul, Camaret-sur-Mer, Case-Pilote (Martinique) <i>Québec</i> : Carleton-sur-Mer, Gaspé, Port-Alfred, Blanc-Sablon
Ports régionaux/secondaires	Moyenne, avec une influence régionale	Activités de pêche plus industrialisées, transport régional de marchandises; soutien à l'économie régionale (zones industrielles, activités maritimes, services portuaires); parfois multi-usages : pêche, commerce, plaisance, réparation navale	<i>France</i> : Sète, La Rochelle, Port-Vendres, Bayonne, Saint-Malo <i>Québec</i> : Matane, Gros-Cacouna, Baie-Comeau, Havre-Saint-Pierre
Grands Ports maritimes/ports internationaux	Envergure très grande avec une portée nationale et mondiale	Échanges de marchandises à très grande échelle (conteneurs, vrac, hydrocarbures); rôle structurant dans l'économie nationale et internationale; zones industrialo-portuaires majeures	<i>France</i> : Marseille, Le Havre, Dunkerque, Guyane, Martinique, Guadeloupe, Port-Réunion <i>Québec</i> : Sept-Îles, Montréal, Québec, Saguenay, Trois-Rivières

la bathymétrie*, l'hydrodynamisme* et le substrat), chimiques (telles que la qualité de l'eau et la contamination chimique) et biotiques (comprenant les macrophytes* et la macrofaune). Chacun de ces éléments influence directement la dynamique des communautés biologiques présentes dans les habitats portuaires, faisant de ces derniers des habitats uniques.

Dans la suite de ce chapitre, nous détaillerons les différents critères et leurs spécificités par rapport aux espaces naturels, afin de mieux comprendre leur impact sur la biodiversité et la gestion des habitats marins portuaires. Cette analyse permettra d'éclairer les enjeux associés à la conservation et à la gestion durable des écosystèmes marins dans le contexte portuaire. Comme précisé en début de chapitre, les habitats terrestres sont exclus de cette analyse.

►► Caractéristiques physico-chimiques des zones portuaires

Des structures artificielles qui créent des microhabitats uniques

La première caractéristique de la quasi-totalité des ports dans le monde est la présence de structures artificielles qui pourront servir de substrats pour la colonisation et le développement des organismes marins.

Lors de la construction ou de l'aménagement d'un port, les habitats marins naturels, hétérogènes et complexes, sont généralement détruits et remplacés par des structures artificielles qui n'ont souvent pas d'équivalent en milieu naturel. Parmi les structures artificielles communément présentes dans les ports, on retrouve :

- des quais verticaux en béton ou métal (palplanche) ;
- des quais verticaux avec enrochements à leur base ;
- des quais sur pieux avec enrochements en pied ;
- des digues constituées de blocs rocheux ou artificiels ;
- des pontons flottants souvent en polyéthylène ;
- des enrochements plus ou moins naturels ;
- des linéaires naturels en franc-bord ;
- des bouées flottantes ;
- etc.

Ces structures varient en fonction du type de port. De manière générale, on observe une forte proportion de structures « horizontales » dans les ports de plaisance (pontons flottants, bouées ; encadré 1.1) alors que les structures « verticales » dominent les ports de commerce (quais). Ces deux types de structures partagent la caractéristique d'être moins complexes à différentes échelles que des habitats naturels. En effet, les habitats naturels se définissent par un arrangement des composantes biotiques et abiotiques de l'écosystème propice à la création de nombreuses niches écologiques, utilisées de façon optimisée par les communautés (Ritchie et Olff, 1999). Les structures portuaires sont généralement plus lisses, homogènes et moins complexes. Le différentiel de complexité entre les habitats naturels et portuaires peut atteindre 40 % (Lawrence *et al.*, 2021).

De nombreux travaux scientifiques ont montré que la perte de complexité et d'hétérogénéité est une cause de la diminution de la biodiversité sur les ouvrages portuaires (Bulleri et Chapman, 2010 ; Bouchoucha *et al.*, 2022). En effet, la complexité, par la création de microhabitats, augmente la gamme de niches disponibles pour les espèces (Ritchie et Olff, 1999), favorisant ainsi le recrutement* d'un grand nombre d'espèces dans une zone donnée (Hutchinson, 1957 ; Randall, 1963 ; Ruitton, 1999). Dans des environnements stressants, cette complexité joue également un rôle crucial en améliorant la survie des organismes : elle fournit des abris pour les organismes et une structure protectrice qui atténuent la prédation* et les principaux facteurs de stress environnementaux (Kovalenko *et al.*, 2012 ; Strain *et al.*, 2018 ; 2021). De plus, les structures complexes offrent souvent une plus grande surface pour la fixation et l'alimentation des organismes, contribuant ainsi à réduire les effets de la compétition (Kovalenko *et al.*, 2012). En conséquence, lorsqu'ils sont comparés à des substrats durs naturels, les substrats artificiels abritent généralement des communautés biologiques distinctes, caractérisées par une biodiversité indigène réduite. *A contrario*, la biodiversité des espèces non indigènes* (ENI), souvent résistantes, sera plutôt renforcée (Glasby *et al.*, 2007).

Il est important de préciser que chaque structure portuaire est généralement colonisée par des communautés différentes. Ainsi, à l'échelle globale d'un port, l'augmentation du nombre de types de structures artificielles a pour effet d'accroître la biodiversité marine (Ferrario *et al.*, 2014).

Encadré 1.1. Pontons flottants et bouées d'amarrage : les nouveaux habitats des ports de plaisance

Certaines structures artificielles spécifiques aux environnements portuaires, telles que les pontons flottants installés en eaux peu profondes ou les bouées d'amarrage, peuvent générer de nouveaux habitats sans équivalent naturel (Connell, 2000). Dans les ports de plaisance en particulier, ces structures flottantes occupent parfois une part significative du plan d'eau, offrant ainsi des surfaces additionnelles pour la colonisation et le développement de la biodiversité marine (Connell et Glasby, 1999; Golden *et al.*, 2017; Airoidi *et al.*, 2021). Ne reposant pas directement sur le fond marin, ces structures constituent des habitats atypiques qui offrent :

- des abris pour des espèces mobiles comme les poissons, les petits crustacés et autres organismes vagiles*, qui trouvent là une protection contre les prédateurs ou les courants;
- des supports de fixation pour des organismes sessiles*, notamment ceux ayant une phase larvaire planctonique, qui profitent de ces substrats disponibles pour s'installer et se développer.

Ainsi, ces habitats artificiels jouent un rôle clé dans la modification de la connectivité entre les habitats existants, en favorisant des interactions écologiques inédites. Ils peuvent faciliter la dispersion d'espèces, y compris non indigènes, et agir comme des corridors écologiques ou des refuges pour les organismes marins.

Des matériaux artificiels omniprésents

Historiquement, les premiers ports étaient construits avec des structures en bois et des aménagements rudimentaires. À partir de la fin du xx^e siècle, le béton est devenu le matériau principal pour les infrastructures portuaires. Le béton est en effet souvent préféré aux roches locales dans les constructions portuaires, en raison de sa facilité de moulage à moindre coût. D'autres matériaux comme les métaux ou les plastiques sont également largement utilisés dans les ports, en particulier dans les ports de plaisance avec les pontons flottants.

La composition chimique de ces matériaux artificiels influence directement la colonisation et le recrutement des organismes marins (Anderson et Underwood, 1994). Ainsi, par exemple, bien qu'il soit apprécié pour sa durabilité et sa résistance, le béton présente souvent des performances écologiques limitées en raison d'un relargage de métaux et d'un pH de surface élevé, pouvant atteindre 13, alors que celui de l'eau de mer est environ à 8 (Müllauer *et al.*, 2012; Perkol-Finkel et Sella, 2014). Des études ont montré que le béton tend à favoriser certaines espèces alcalotolérantes comme les balanes et les serpulides, au détriment des algues et d'autres organismes plus sensibles (Hatcher, 1998; Dooley *et al.*, 1999), mais également à réduire la diversité des espèces pionnières et à modifier les dynamiques écologiques sur le long terme (Nandakumar *et al.*, 2003). Toutefois, il a été suggéré que l'ajustement de la formulation du béton, notamment par la réduction de son pH, pourrait atténuer ces impacts.

Outre le béton, les plastiques occupent une place croissante dans les infrastructures portuaires comme dans les écosystèmes marins. Ils sont utilisés entre autres pour la fabrication de cordages, de bouées, de structures flottantes ou d'éléments d'aménagement. Ils se caractérisent par leur capacité à attirer rapidement les larves d'invertébrés marins. Li *et al.* (2016) ont par exemple montré que ces substrats sont préférés par les

organismes au bois et au béton, et permettent un taux d'installation de 70 % en moins de cinq minutes pour des larves de deux bryozoaires, *Bugulina flabellata* et *Bugula neritina*. Cette affinité s'explique par leurs propriétés physico-chimiques, notamment leur surface lisse et leur faible inertie chimique, qui minimisent les dépenses énergétiques nécessaires à l'installation des organismes sessiles, et notamment des espèces pionnières telles que les bryozoaires et les hydrozoaires (Vail et Tranter, 1981).

Un hydrodynamisme volontairement modifié

Un port est, par définition, une zone abritée conçue pour offrir un refuge sûr aux navires. Pour atteindre cet objectif, des structures artificielles telles que des brise-lames, des digues et des jetées sont mises en place afin de diminuer l'hydrodynamisme local, notamment en atténuant l'impact des vagues. Par ailleurs, dans les mers à marées, l'accès au port peut être contrôlé par une ou plusieurs écluses et/ou seuils qui régulent le niveau de l'eau à l'intérieur du bassin. Ces systèmes permettent de maintenir un niveau d'eau constant, indépendamment des marées, et protègent les infrastructures portuaires des variations du niveau marin. En France, les ports de Dunkerque, Saint-Malo, Le Havre ou encore Lorient sont par exemple équipés d'écluses.

Les structures artificielles, les écluses et les seuils entravent les processus hydrodynamiques naturels, tels que les courants marins et le transport hydrique. En conséquence, l'eau à l'intérieur du port est souvent confinée, avec un échange limité avec la mer, qui s'effectue généralement par une passe étroite et parfois seulement à certaines heures de la journée. Ce confinement, associé à des apports issus du bassin versant du port, a des conséquences sur la fluctuation des paramètres physico-chimiques des masses d'eau portuaires, comme la température (Menniti *et al.*, 2020), la salinité ou encore les concentrations en divers contaminants, et entraîne une altération de la connectivité et de la biodiversité (Floerl et Inglis, 2003). Cela explique en grande partie pourquoi les conditions physico-chimiques à l'intérieur d'un port sont différentes de celles des masses d'eau adjacentes (Cheve et Lejolivet, 2022). Cette situation est particulièrement exacerbée dans les zones où l'amplitude des marées est faible, réduisant le brassage naturel des eaux, et dans les ports à écluse. De plus, la circulation restreinte entre les zones portuaires et les milieux naturels limite l'effet tampon des masses d'eau côtières, ce qui entraîne une plus grande variabilité des paramètres physico-chimiques au sein des ports. Plus le volume d'eau du port est faible, plus la variabilité temporelle de ces paramètres est importante.

Par ailleurs, les ports maritimes sont des environnements complexes en raison de leur géométrie composite due à la présence de quais, de chenaux, de jetées, de pontons et de bateaux. Cette géométrie complique la circulation des masses d'eau et les courants intérieurs, avec pour conséquences une modification du champ de vitesse et la génération de tourbillons et/ou de flux forcés (Grifoll *et al.*, 2009). De plus, la profondeur relativement faible de la colonne d'eau à l'intérieur des bassins portuaires augmente l'effet du stress éolien sur la circulation de l'eau de masse, ce qui complique encore sa dynamique (Smith et Jacobs, 2005). Ainsi, il existe souvent une variabilité spatiale de l'hydrodynamisme au sein même des ports, avec des effets sur les caractéristiques locales des masses d'eau, notamment les dépôts de particules fines.

Enfin, la construction d'un port entraîne également le plus souvent des changements dans la courantologie locale et le transport des sédiments, avec des conséquences sur les habitats naturels adjacents.

Des espaces souvent enrichis en nutriments et exposés à la contamination microbiologique

Les nutriments comme l'azote, le phosphore et le silicium sont des éléments essentiels pour le développement des algues, notamment du phytoplancton*. En zone tempérée, dans un milieu naturel, leurs concentrations culminent en fin d'hiver en raison du lessivage des bassins versants et de la faible activité phytoplanctonique. Ils sont ensuite consommés au printemps avec la hausse des températures et de l'ensoleillement, et peuvent augmenter à la fin de l'été, avant un second pic de phytoplancton en automne. En zones subpolaires et polaires, le gel hivernal vient ajouter une autre composante avec la présence d'algues de glace, espèces qui se fixent et vivent sur la banquise et la glace de mer. Le dégel et la débâcle au printemps les mettent en suspension, créant des apports importants pour le reste du réseau trophique*.

Les ports reçoivent fréquemment les eaux pluviales et de ruissellement du bassin versant, mais aussi, dans certains cas, les rejets des industries qui y sont implantées. Ils sont, à ce titre, soumis à des apports réguliers de nutriments provenant des rejets d'eaux usées, des activités industrielles, du lessivage agricole et du ruissellement urbain. Ces apports peuvent conduire à un enrichissement excessif des bassins portuaires appelé « eutrophisation anthropique ». Ce phénomène est exacerbé dans les ports où les échanges avec le milieu naturel sont limités. Des mesures réalisées dans le port à écluse de Saint-Malo ont montré par exemple que les concentrations en nutriments dans le bassin portuaire peuvent être de 30 fois (nitrites et nitrates) à 150 fois (phosphate) plus importantes que dans les masses d'eau côtières proches (Cheve et Lejollivet, 2022). Le phénomène d'eutrophisation anthropique peut avoir plusieurs effets, comme une perte progressive de biodiversité, des manifestations visibles comme les eaux colorées dues aux efflorescences phytoplanctoniques, appelées *blooms* en anglais, des proliférations algales ou encore des impacts graves tels que des anoxies et le développement d'espèces toxiques. La littérature recense par exemple plusieurs cas où des efflorescences phytoplanctoniques ont été observées dans des ports en lien avec des apports massifs de nutriments (Dorgham *et al.*, 2004; Chau, 2007; Cheve et Lejollivet, 2022). Cependant, ces efflorescences ne sont généralement pas attribuées uniquement à l'enrichissement en nutriments. D'autres facteurs physiques, tels que l'ensoleillement (Cheve et Lejollivet, 2022) ou les baisses de salinité associées à des apports d'eau douce (Dorgham *et al.*, 2004), jouent également un rôle déterminant dans leur déclenchement. Les efflorescences algales génèrent d'abord une forte production d'oxygène, entraînant une sursaturation temporaire du milieu. Cependant, cette phase est souvent suivie d'une chute drastique des concentrations en oxygène, causée par la dégradation de la matière organique issue d'une efflorescence. Cette diminution peut conduire à des épisodes d'anoxie, provoquant des mortalités, notamment chez les espèces sessiles, et parfois chez les poissons (Cheve et Lejollivet, 2022). Enfin, l'eutrophisation anthropique a également des conséquences sur la structure des communautés planctoniques portuaires. Elle favorise la présence de dinoflagellés et d'autres cellules de petite taille (Matsuoka, 1999).

Les ports sont également des zones très exposées à la contamination microbiologique. Plusieurs études ont mis en évidence des niveaux élevés de bactéries indicatrices de contamination fécale (FIB) dans les eaux portuaires, souvent supérieurs à ceux des zones côtières adjacentes (jusqu'à 20 fois supérieures pour *E. coli* et les entérocoques)

(Luna *et al.*, 2019). Comme pour l'enrichissement en nutriments, ces contaminations ont de multiples origines, notamment des rejets d'eaux usées urbaines ou des navires, des cours d'eau contaminés (Lipp *et al.*, 2001; Faganeli et Turk, 1989), ainsi que le ruissellement des surfaces imperméabilisées. La qualité microbiologique des eaux portuaires est influencée par l'usage des ports ainsi que par les apports anthropiques. Elle peut être altérée de manière chronique, notamment dans certains ports de pêche ou de commerce, où l'activité peut être intense et les rejets industriels ou d'eaux usées plus fréquents (MEDDEM, 2010). Les ports de plaisance connaissent quant à eux des pics de contamination en période estivale, particulièrement lors des week-ends de forte affluence, en lien avec les rejets directs ou indirects d'eaux sanitaires depuis les bateaux (Sobsey *et al.*, 2003; MEDDEM, 2010). Les dynamiques spatio-temporelles des FIB dans les eaux portuaires sont complexes et influencées par des facteurs environnementaux tels que la salinité, l'oxygène dissous et les concentrations de nutriments (Luna *et al.*, 2019). Si la température est souvent invoquée comme facteur déterminant (Ishii *et al.*, 2006; An *et al.*, 2002; Blaustein *et al.*, 2013), elle n'explique que faiblement les variations d'abondance des FIB dans les ports par exemple de la mer Adriatique, contrairement à la salinité et aux niveaux de phosphates, qui apparaissent comme des facteurs plus significatifs (Bordalo *et al.*, 2002).

Les contaminants chimiques, une composante indissociable des ports

Les ports sont souvent associés à la problématique de la contamination chimique, qui peut faire l'objet d'une réglementation (voir chapitre 7). En effet, comme mentionné précédemment, les ports sont le lieu de multiples rejets issus du bassin versant qui peuvent apporter des quantités importantes de divers contaminants. Par ailleurs, les ports regroupent de nombreuses activités anthropiques, notamment le trafic maritime, les opérations de maintenance des navires, la manipulation de cargaisons variées, qui elles aussi peuvent introduire d'importantes quantités de contaminants chimiques dans l'environnement marin, affectant à la fois la colonne d'eau et les sédiments (Mestres *et al.*, 2010). Les niveaux et le type de contamination de chaque bassin portuaire sont spécifiques au site et dépendent des sources de contamination dans le bassin versant, telles que les cours d'eau, les rejets urbains ou industriels adjacents, ou encore la présence d'activités agricoles (Taylor et Owens, 2009; Garcia-Orellana *et al.*, 2011), ainsi que du type d'activités dans le port lui-même. La pression engendrée par les contaminants chimiques dans les masses d'eau portuaires est aggravée par la rétention des masses d'eau décrite précédemment. La contamination chimique dans les ports et à proximité constitue depuis longtemps un enjeu majeur dans les politiques publiques et les réglementations internationales (voir chapitre 7), en raison de leurs effets délétères sur les organismes marins et la santé des écosystèmes. Ces contaminants sont en effet bien connus pour perturber la physiologie, la croissance, la santé, le comportement et la survie des espèces marines, en particulier durant les stades de développement les plus vulnérables, tels que les phases larvaires et juvéniles (Rowe, 2003).

Typologie des contaminants chimiques, sources et niveaux de contamination dans les ports

Les contaminants chimiques présents dans les ports sont très diversifiés. Parmi les principales familles identifiées dans ces milieux, on retrouve des composés inorganiques

(métaux) et organiques (ex. : hydrocarbures, polychlorobiphényles [PCB], pesticides), dont les effets sur les communautés varient considérablement :

- les **hydrocarbures aromatiques polycycliques** (HAP) sont connus pour leur toxicité élevée et leur persistance dans l'environnement. Ils sont regroupés en trois catégories : diagénétique, pétrogénique et pyrolytique. Si les composés pyrolytiques restent majoritaires, les composés pétrogéniques, issus de l'industrie pétrolière, sont surreprésentés dans les ports par rapport aux milieux naturels (Tulcan *et al.*, 2024). Ils sont principalement issus des déversements accidentels de carburant, des gaz d'échappement des moteurs et des huiles lubrifiantes (Voudrias et Smith, 1986). À ce jour, plus de 400 HAP ont été détectés dans les ports. On estime qu'entre 35 % et 83 % des ports mondiaux présentent un risque écotoxicologique élevé dû à la contamination de leurs sédiments par les HAP (Tulcan *et al.*, 2024) ;
- les **métaux** tels que le plomb, le mercure, le zinc, le cadmium, le cuivre et l'arsenic, bien qu'étant naturellement présents à l'état de traces dans l'environnement, sont largement diffusés dans les ports par les rejets industriels, les eaux de ruissellement et des traitements *antifouling** appliqués aux coques des navires (Weis *et al.*, 1993 ; Schiff *et al.*, 2004). Bien qu'historiquement le plomb, l'arsenic ou le mercure aient été utilisés dans les peintures *antifouling*, aujourd'hui, le cuivre est le biocide métallique le plus utilisé. Ces peintures peuvent contenir jusqu'à 76 % d'oxyde cuivreux, avec une lixiviation d'environ 25 g/mois pour un bateau standard de 9 mètres (Valkirs *et al.*, 2003 ; Schiff *et al.*, 2004) ;
- les **composés organostanniques** (dont le tributylétain [TBT]) ont été utilisés à partir des années 1950 dans les peintures *antifouling* pour leurs propriétés biocides. Dans les années 1980, les effets néfastes du TBT sur les huîtres ont conduit la France à interdire progressivement son usage (Alzieu *et al.*, 1986). Depuis 2008, l'OMI interdit les peintures au TBT sur tous les navires. Bien que leur usage soit désormais restreint, le TBT et ses sous-produits restent présents dans les sédiments portuaires en raison de leur forte persistance. C'est pourquoi, bien qu'une tendance à la baisse de la contamination en TBT dans les eaux portuaires soit souvent observée, les concentrations dans les sédiments ne révèlent généralement aucune tendance claire ;
- les **biocides organiques** sont aujourd'hui largement utilisés dans les revêtements *antifouling* des navires en complément du cuivre. Environ 18 biocides *antifouling* sont couramment utilisés dans le monde et se retrouvent dans les ports. Tous ne sont pas autorisés dans tous les pays (Voulvoulis *et al.*, 2002). La principale source de libération de biocides provient des coques pendant la durée de vie de la peinture, et du lavage haute pression lors des carénages qui libère également des particules dans les sédiments. L'Irgarol 1051, ou cybutryne, est le biocide le plus fréquemment détecté dans les ports (Konstantinou et Albanis, 2004). Sa présence a été signalée dès 1993 dans les marinas de la Côte d'Azur, avec des concentrations atteignant 1 700 ng/l. Les niveaux d'Irgarol varient selon les régions, avec des concentrations particulièrement élevées dans les ports de plaisance denses où le renouvellement de l'eau est faible (Gough *et al.*, 1994 ; Rogers *et al.*, 1996 ; Tolosa *et al.*, 1996 ; Scarlett *et al.*, 1997 ; Hall *et al.*, 1999). L'utilisation de cette substance dans les peintures *antifouling* a été interdite par l'OMI en janvier 2023. Les comparaisons des concentrations en biocides organiques dans différents ports ont montré que les ports ayant une plus grande densité de bateaux, et ceux où les bateaux sont présents tout au long de l'année, sont plus susceptibles de présenter les plus hauts niveaux de contamination

(Voulvoulis *et al.*, 2002). Ainsi, les ports de plaisance sont en moyenne plus impactés par cette catégorie de contaminants que les autres types de ports.

Dynamique des contaminants dans les sédiments portuaires

Les sédiments jouent un rôle crucial dans la dynamique de la contamination portuaire, agissant comme des réservoirs à long terme pour une large gamme de contaminants. En raison de leur forte affinité pour les particules fines et la matière organique, la plupart des contaminants s'accumulent dans ce compartiment, où ils peuvent rester piégés pendant des décennies. Les niveaux de contamination sédimentaire varient considérablement d'un port à l'autre (Tulcan *et al.*, 2024). Dans la majorité des cas, les concentrations observées dans les sédiments portuaires dépassent celles des zones naturelles environnantes (Vanavermaete *et al.*, 2023). Le type de port influence cette contamination. Ainsi, les données issues du Réseau national de surveillance de la qualité des eaux et des sédiments des ports maritimes (Repom) entre 2000 et 2007 montrent que les ports commerciaux méditerranéens présentent généralement les plus fortes contaminations en HAP, PCB et cadmium. Les ports de pêche, quant à eux, sont principalement affectés par les HAP, le mercure, le plomb et le zinc. Les ports de plaisance, en revanche, apparaissent globalement moins contaminés.

Au sein d'un même port, le niveau de contamination peut également varier en fonction du type de perturbation*, de la proximité des sources ponctuelles et de la circulation des courants (Johnston et Keough, 2000; Dreujou *et al.*, 2023). Les différentes familles de contaminants ne se lient pas uniformément aux sédiments : par exemple, les métaux se lient principalement aux particules argileuses, tandis que les contaminants organiques ont tendance à se fixer préférentiellement sur les sédiments riches en matière organique. La variabilité de la nature des sédiments portuaires, liée à l'hydrodynamisme local décrit précédemment, influence donc la répartition chimique des contaminants.

Lorsqu'ils sont piégés dans les sédiments portuaires, les contaminants se retrouvent généralement sous une forme inerte ou peu biodisponible (Ramamoorthy et Rust, 1978; Salomons *et al.*, 1987). Les principaux risques pour les organismes marins se manifestent lorsque ces contaminants se retrouvent au contact de la colonne d'eau, à l'interface eau-sédiment ou en suspension sous forme particulaire (Saulnier et Mucci, 2000; Superville *et al.*, 2014). Dès lors, les processus de sorption et de désorption* des contaminants, influencés par les conditions physico-chimiques du milieu, conditionnent directement le risque (Rigaud *et al.*, 2013; Dang, 2014; Dang *et al.*, 2015). Tout phénomène physique ou chimique affectant la mise en contact des sédiments avec la colonne d'eau et/ou les conditions physico-chimiques du milieu peut donc influencer la remobilisation* des contaminants stockés dans les sédiments. À cet égard, la circulation des courants dans les ports revêt un rôle capital : elle agit sur la suspension et le dépôt de sédiments potentiellement contaminés, et favorise des processus tels que la floculation, la précipitation, l'adsorption et la redissolution des contaminants à l'interface eau-sédiment.

Le dragage* et le passage répété de grands navires entraînent une remise en suspension significative des particules, libérant ainsi des contaminants associés pour les organismes marins. De plus, le dragage peut faire remonter à la surface des couches sédimentaires profondes, modifiant considérablement les conditions physico-chimiques de l'environnement (pH et conditions redox), ce qui influence la mobilité

des contaminants, en particulier des métaux, créant ainsi des risques de toxicité pour les organismes marins (Calmano *et al.*, 1993; Goossens et Zwolsman, 1996). À noter que les dragages des ports sont aujourd'hui réglementés (voir chapitre 7).

De nombreuses zones ombragées et une lumière artificielle durant les phases nocturnes

La lumière est une composante clé dans la structuration des écosystèmes marins, influençant une grande variété de processus biologiques. Qu'elle soit naturelle, comme celle du soleil, ou artificielle, générée par l'activité humaine, la lumière joue un rôle essentiel dans la régulation des cycles biologiques et des interactions entre les espèces. La lumière est notamment déterminante pour la photosynthèse des organismes producteurs primaires, tels que le phytoplancton et les algues, qui forment la base des réseaux trophiques marins. Sa disponibilité varie en fonction de facteurs naturels tels que la profondeur de l'eau, la turbidité, la météo et la saison, modulant ainsi les cycles de vie, les comportements et la distribution des organismes marins (Aumont et Bopp, 2006).

Avec l'expansion des zones côtières urbanisées, les écosystèmes marins sont de plus en plus exposés à des perturbations d'origine anthropique, notamment la modification de l'exposition à la lumière. Les structures telles que les quais, les pontons et les digues créent des zones d'ombre pendant la journée, tandis que la lumière artificielle devient omniprésente la nuit pour des raisons de sécurité et de navigation.

Effets des infrastructures portuaires sur la lumière naturelle

Les ouvrages portuaires, et notamment les structures flottantes comme les pontons ou construites au-dessus de l'eau comme les jetées, produisent un important effet d'ombrage, entraînant une réduction significative de la lumière naturelle pénétrant dans la colonne d'eau pendant la journée. Cet effet est particulièrement marqué dans les zones peu profondes, où la lumière est essentielle à la croissance des algues benthiques (Lam et Todd, 2013). Ces dernières, sensibles aux variations d'ombre (Meadows et Campbell, 1972; Buss, 1979), voient leur capacité de photosynthèse réduite dans les zones ombragées (Levring, 1968). Ce phénomène d'ombrage peut conduire dans des cas extrêmes à la disparition de certaines espèces, notamment d'herbiers (Burdick et Short, 1999), mais est toujours associé à une modification des communautés benthiques et à une diminution de la productivité primaire (Curran et Hoskins, 2006). L'étude de Toh *et al.* (2017) a montré que la répartition spatiale des communautés portuaires était fortement déterminée par la lumière : les zones bénéficiant d'une intensité lumineuse élevée sont dominées par des algues foliacées, alors que celles à faible luminosité sont caractérisées par des organismes comme les tuniciers solitaires, les Spirorbidés, les Serpulidés et les éponges.

Outre l'ombrage, la turbidité de l'eau dans les ports est souvent plus élevée que dans les environnements marins naturels en raison de l'accumulation de sédiments en suspension. Cette turbidité est exacerbée par des activités telles que le dragage, les mouvements des navires et les déversements de matières. La présence de particules en suspension diminue davantage la pénétration de la lumière dans l'eau, limitant ainsi la colonisation des substrats par des espèces photosynthétiques et impactant les communautés benthiques.

Effets de l'éclairage artificiel nocturne sur les écosystèmes portuaires

Le siècle dernier a vu une augmentation spectaculaire de l'utilisation de l'éclairage électrique à l'échelle mondiale, modifiant de manière drastique les paysages nocturnes (Riegel, 1973 ; Smith, 2009). L'éclairage artificiel est omniprésent dans les ports, que ce soit pour des raisons de sécurité, d'opération ou de logistique. Contrairement à la lumière naturelle, qui suit des cycles réguliers de jour et de nuit, la lumière artificielle peut être continue ou intermittente et peut présenter des spectres lumineux particuliers, perturbant ainsi les rythmes circadiens des organismes marins (Marangoni *et al.*, 2022).

Une des conséquences directes de la lumière artificielle est l'altération de la migration verticale du zooplankton (Marangoni *et al.*, 2022). En présence de lumière artificielle, ces migrations peuvent être retardées ou inhibées, ce qui modifie la disponibilité de la ressource pour les espèces qui s'en nourrissent, telles que les petits poissons et les invertébrés. L'attraction du plancton vers les sources lumineuses artificielles peut également concentrer les proies pour des espèces prédatrices, modifiant ainsi les réseaux trophiques et augmentant la pression sur certaines populations marines (Spooner, 1933 ; Wiebe *et al.*, 2004). Ces interactions modifiées peuvent avoir des répercussions sur l'ensemble de la chaîne alimentaire, affectant les équilibres écologiques dans ces milieux artificialisés. Certaines études ont prouvé qu'un éclairage accru augmente l'efficacité de la recherche de nourriture des prédateurs (Turesson et Brönmark, 2007 ; Becker *et al.*, 2013).

L'éclairage artificiel affecte également les cycles de reproduction de nombreuses espèces. En effet, certaines espèces d'invertébrés marins benthiques synchronisent leur reproduction avec des cycles lumineux naturels. Les perturbations induites par l'éclairage nocturne peuvent interférer avec ces processus, entraînant des décalages dans les périodes de reproduction, voire une réduction du succès reproductif (Longcore et Rich, 2004).

Un environnement sonore intense

Au cours des dernières décennies, le trafic maritime a considérablement augmenté, et les émissions sonores associées représentent désormais plus de 90 % de l'énergie acoustique générée par l'activité humaine (Green *et al.*, 1994). En tant que points névralgiques du commerce et de la navigation, les ports sont particulièrement concernés par cette problématique. Le bruit sous-marin généré par les navires provient principalement de trois sources : les moteurs et les systèmes de propulsion, la cavitation des hélices, et l'interaction de la coque avec l'eau. Les systèmes motorisés, de transmission et les générateurs produisent des vibrations mécaniques qui sont transmises à la coque, entraînant une diffusion de sons dans la colonne d'eau. La cavitation, quant à elle, résulte de la rotation rapide des hélices, générant des bulles de gaz qui implosent sous l'eau, produisant ainsi un bruit intense et de haute fréquence. Enfin, l'interaction de la coque du navire avec l'eau crée des turbulences, qui génèrent elles aussi des vibrations acoustiques. Ces émissions sonores s'étendent sur une plage de fréquences allant de 6 à 30 000 Hz, avec des intensités maximales entre 10 et 1 000 Hz, fréquences critiques pour de nombreux organismes marins (Montgomery *et al.*, 2006 ; Götz *et al.*, 2009).

À côté de ce bruit anthropique aujourd'hui quasi permanent et caractéristique du paysage sonore portuaire, en particulier de celui des grands ports, d'autres bruits plus

ponctuels, mais tout aussi perturbateurs, viennent régulièrement influencer l'acoustique locale. Les activités de construction et de maintenance dans les ports, comme le battage de pieux, le dragage ou encore le forage, génèrent des pics sonores plus intenses et temporaires. Ces interventions industrielles peuvent propager leurs impacts acoustiques sur des distances allant de 100 à plus de 1 000 mètres (Williams *et al.*, 2014). Par ailleurs, l'utilisation de grues, de marteaux hydrauliques ou autres équipements de chantier participe à la création d'un environnement sonore particulièrement intense dans les ports. Dans les ports de plaisance, les embarcations récréatives non équipées de systèmes de suivi représentent une part importante mais souvent négligée du bruit anthropique en milieu côtier (Hermannsen *et al.*, 2019). Le paysage acoustique portuaire est donc un assemblage complexe de sources de bruit où se mêlent des émissions quasi continues et ponctuelles.

► Les espèces non indigènes, des contributrices importantes de la biodiversité portuaire

Si de nombreuses caractéristiques abiotiques (protection contre les vagues, présence de contaminants, lumière artificielle, etc.) distinguent les ports des habitats côtiers naturels, les espèces qui participent aux communautés biologiques des eaux marines portuaires sont également originales. En effet, dès les travaux fondateurs de Sean Connell et Tim Glasby, à la fin des années 1990, il apparaît que l'habitat portuaire constitué de pontons, de brise-lames, de piliers n'est pas un analogue des habitats naturels rocheux quant à la composition des espèces qui y sont présentes. La diversité d'espèces (c'est-à-dire la biodiversité taxonomique) est en général plus faible en milieu portuaire qu'en milieu naturel (Glasby *et al.*, 2007 ; voir chapitre 3). En revanche, la contribution (nombre et abondance) des ENI est plus importante en milieu portuaire. Cette propriété remarquable des caractéristiques biotiques des ports est également souvent partagée avec d'autres constructions marines artificielles telles que les structures aquacoles, les bouées ou certaines plates-formes *offshore*.

Les ENI sont des espèces installées dans l'environnement suite à leur transport par les activités humaines, telles que les installations aquacoles ou le commerce maritime (c'est-à-dire les navires). Leur aire d'origine est souvent très distante de leur zone d'introduction. Par exemple, 42 % des 342 espèces introduites sur les côtes métropolitaines françaises sont originaires du Pacifique Nord (Massé *et al.*, 2023b). Ces ENI sont également connues sous les termes d'« espèces introduites » ou d'« espèces exotiques », voire d'« espèces invasives » ou d'« espèces exotiques envahissantes* » (EEE) quand elles occasionnent des dommages aux écosystèmes dans lesquels elles ont été introduites. Ces introductions peuvent être intentionnelles. C'est le cas de l'huître creuse (*Magallena gigas*), introduite massivement dans les années 1970 du Japon, son aire d'origine, mais aussi d'une autre de ses aires d'introduction, la Colombie-Britannique (Canada), pour être cultivée le long des côtes françaises. Néanmoins, la grande majorité des introductions en milieu marin sont accidentelles, par exemple lorsque des espèces sont transportées par les eaux de ballast des navires ou sur la coque des navires (c'est-à-dire *biofouling**, ou biosalissure). Les navires ou les eaux de ballast des navires sont les principaux vecteurs d'introduction d'ENI en milieu marin (voir chapitre 2), à une échelle mondiale (Bailey *et al.*, 2020) comme locale. Par exemple en France, 68 % des 342 espèces introduites sont arrivées par les navires ou les eaux

de ballast (Massé *et al.*, 2023b). Il n'est donc pas surprenant que l'occurrence des ENI soit très importante dans les ports de commerce, de pêche ou de plaisance, où sont présents leurs vecteurs d'introduction. Ainsi, Tempesti *et al.* (2020) ont recensé 262 espèces animales benthiques (c'est-à-dire vivant sur ou près des substrats durs ou du fond) dans le port de Livourne, dont 26 ENI.

La proportion en ENI peut être accrue dans certains types de ports et/ou pour certains groupes particuliers. López-Legentil *et al.* (2015) ont réalisé des inventaires d'espèces dans 32 ports de plaisance en Méditerranée et ont montré que la moitié des espèces de la classe des ascidies (un important groupe d'invertébrés marins colonisant les substrats durs, qu'ils soient artificiels ou naturels) sont des ENI. Et ceci n'est pas le fait de la seule mer Méditerranée. Une étude sur 10 ports de plaisance bretons a révélé 18 ENI parmi 47 espèces d'ascidies, de bivalves, de gastéropodes et de bryozoaires (Couton *et al.*, 2022). Certaines ENI sont aussi particulièrement communes dans les écosystèmes marins portuaires; elles en sont presque des espèces caractéristiques. Par exemple, en Méditerranée occidentale, l'ascidie *Styela plicata* est trouvée dans 74 % des 50 ports de plaisance étudiés par Ulman *et al.* (2019a). Cette espèce, originaire d'Asie et probablement transportée depuis plus d'un siècle par des bateaux, est de nos jours trouvée dans des ports du monde entier, en Amérique du Nord, dans les Caraïbes, le long des côtes africaines, en Australie et Nouvelle-Zélande et en Europe. Comme sa congénère *S. clava*, très commune dans les ports de l'Atlantique et de la Manche, elle fait partie de ce cortège d'espèces introduites, aujourd'hui cosmopolites et caractéristiques des habitats portuaires.

Les ports sont donc des points chauds d'introduction d'ENI, à partir desquels ces dernières peuvent éventuellement s'échapper vers les milieux naturels ou se disperser vers d'autres milieux artificiels (Touchard *et al.*, 2023; voir chapitre 2). La présence d'ENI dans les ports induit une diversité et un fonctionnement spécifiques de l'écosystème portuaire (voir chapitre 3) et des évolutions particulières (voir chapitre 4). Un des objectifs de l'ingénierie écologique (voir chapitre 6) est d'ailleurs de limiter l'installation des ENI et de favoriser l'occupation de l'écosystème portuaire par des espèces locales. Ces ENI coexistent en effet dans les ports avec des espèces indigènes locales adaptées à l'habitat portuaire (voir chapitre 4).

► Pour conclure

Les pressions anthropiques associées à la création et à l'exploitation des ports transforment profondément les habitats marins, leur conférant des caractéristiques uniques par rapport aux milieux naturels (figure 1.1).

Ce chapitre a mis en lumière ces spécificités qui ont des conséquences parfois directes sur les communautés biologiques qui s'y développent, sur leur dynamique et sur les fonctions* écologiques des habitats marins portuaires (voir chapitres 3 et 4). Or les ports ne sont pas des systèmes totalement isolés : ils sont connectés aux milieux naturels environnants et peuvent constituer des foyers de perturbation susceptibles d'affecter la structure et le fonctionnement des écosystèmes marins adjacents (Ferrario *et al.*, 2022). Dans ce contexte, l'étude des milieux portuaires revêt une importance cruciale. Pour cela, il est indispensable de disposer d'outils adaptés (voir chapitre 5), basés sur des données de référence fiables et sur un plan d'échantillonnage pertinent, permettant de prendre en

compte la variabilité écologique (Underwood, 1997 ; Halpern et Fujita, 2013). Ces outils visent à suivre des variables clés de l'écosystème pour évaluer son état afin d'en détecter les changements. La généralisation d'outils de surveillance en temps quasi réel devrait permettre d'adopter une approche préventive afin d'anticiper d'éventuelles modifications et de limiter les impacts des perturbations liées aux activités portuaires (Carrière *et al.*, 2024). En cohérence avec le thème de cet ouvrage, ce chapitre a mis l'accent sur les impacts des ports sur les milieux marins. Or, les impacts sur les milieux marins ne constituent qu'une partie des impacts environnementaux des ports (encadré 1.2).

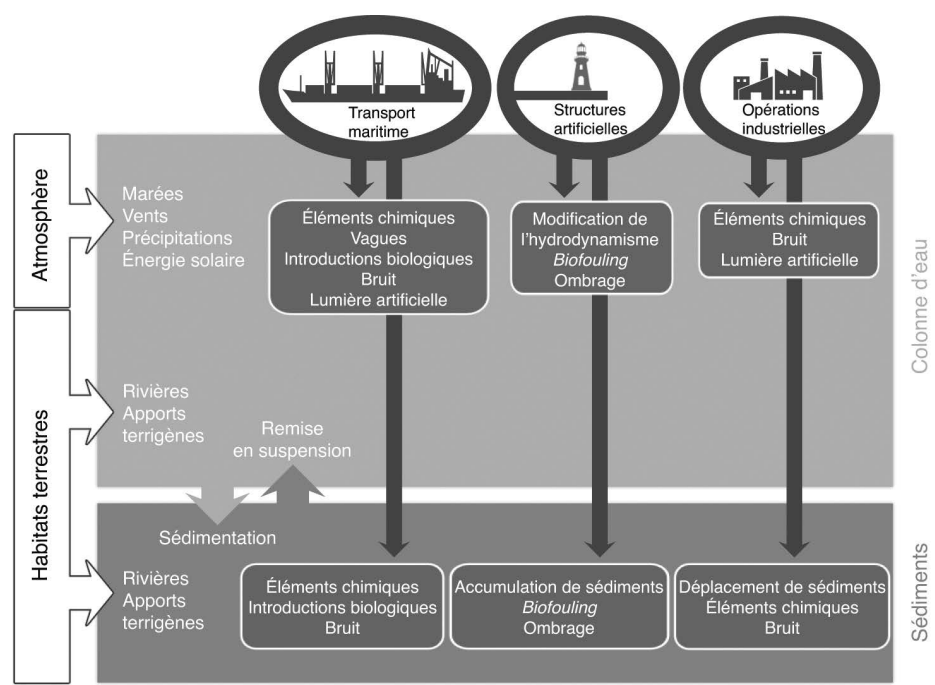


Figure 1.1. Résumé des pressions s'exerçant sur le milieu marin portuaire.

Encadré 1.2. L'impact environnemental des ports

Les ports et les activités industrielles associées contribuent de manière significative à la pollution de l'air, de l'eau ainsi qu'à la dégradation des écosystèmes terrestres et marins adjacents (Braathen, 2011). Dans ce chapitre, les caractéristiques abiotiques des ports et leurs impacts (artificialisation*, pollution chimique, pollution sonore, pollution lumineuse, etc.) sur le milieu marin sont largement développés. En cohérence avec la thématique de l'ouvrage, les enjeux environnementaux que nous y abordons sont centrés principalement sur les milieux marins, et ne représentent donc qu'une partie des problématiques environnementales soulevées par ces activités.

Selon l'European Sea Ports Organisation (EPSO), association regroupant des gestionnaires des ports de commerce à travers l'Europe, la qualité de l'air est le premier enjeu environnemental des ports, notamment en raison du trafic intense de camions, de trains et d'engins portuaires, ainsi que des navires à quai

lorsqu'ils utilisent leurs moteurs pour produire leur énergie (Roberts *et al.*, 2023). Les émissions dues à ces activités (oxydes d'azote, ou NO_x, oxydes de soufre, ou SO_x, particules fines, gaz à effet de serre, ou GES) contribuent d'une part à la pollution de l'air avec des conséquences sanitaires pour les populations riveraines (Baldasano *et al.*, 2003), et d'autre part au changement climatique. Il est aujourd'hui reconnu que la navigation maritime est une des sources importantes des GES (près de 3 % des émissions au niveau mondial d'après l'OMI). Les conséquences climatiques de ces émissions menacent en retour les installations portuaires (Schröder *et al.*, 2020). Par ailleurs, les ports consomment d'importantes quantités d'énergie pour leurs activités industrielles, de manutention et de logistique, accentuant la pression sur ces ressources (Zis et Psaraftis, 2017). En outre, plus de 90 % des ports européens sont urbains ou très proches d'une zone urbaine. De fait, toujours selon l'EPSO, le bruit est également une priorité environnementale majeure des ports, à la fois pour les acteurs présents sur les installations et pour les riverains. Ces exemples illustrent quelques-uns des impacts liés aux ports. D'autres existent, certains ubiquistes comme la production et le traitement des déchets, d'autres plus spécifiques à certains ports ou types de ports.

Aujourd'hui, l'écodéveloppement des ports est devenu un enjeu central pour les autorités portuaires, qui déploient de nombreuses mesures et expérimentent différentes solutions pour réduire leurs impacts environnementaux (Chouquet et Motte-Baumvol, 2021 ; Querel, 2024). Parmi elles, nous pouvons citer par exemple l'alimentation électrique des navires à quai, le développement de l'intermodalité, la numérisation des opérations ou encore l'organisation des arrivées en *just in time* (Chouquet et Motte-Baumvol, 2021 ; Comtois et al. 2024 ; Querel, 2024). Ces actions s'inscrivent dans un cadre réglementaire de plus en plus structurant, en cohérence avec les objectifs de transition écologique définis notamment dans la feuille de route de décarbonation de la filière maritime, élaborée en application de l'article 301 de la loi Climat et Résilience. Comme indiqué plus haut, ces aspects ne constituent pas le cœur de notre ouvrage. Toutefois, le lecteur intéressé pourra consulter la liste non exhaustive des références citées dans cet encadré pour approfondir le sujet.

Chapitre 2

Au-delà des quais : de la mondialisation aux invasions biologiques

Amélia Curd, Éric Foulquier

Les ports accueillent des navires dont la circulation mondialisée joue un rôle essentiel dans les échanges d'espèces entre les différents écosystèmes* littoraux de la planète. Si les temps d'escales sont de plus en plus courts, ils peuvent atteindre parfois plusieurs jours selon les circonstances. De fait, le navire, à travers le substrat qu'il offre aux espèces vivantes, doit être considéré comme une des composantes de l'habitat portuaire. Sous l'influence de l'humain, les plantes, les animaux et les micro-organismes se répandent au-delà de leur aire de répartition naturelle, plus loin et plus vite qu'auparavant. À l'échelle mondiale, le trafic maritime est l'un des principaux mécanismes de transfert d'espèces marines par les activités humaines (Davidson *et al.*, 2018; Bailey *et al.*, 2020). La réticularité, entendue comme la capacité de ces circulations marchandes à organiser la connectivité des différents territoires du monde, orchestre une vaste circulation d'organismes vivants, dont l'introduction d'espèces non indigènes* (ENI) est une des principales conséquences. Certaines de ces ENI ont un impact sur les écosystèmes, sur les services qu'ils rendent, mais aussi sur la santé humaine et animale (Molnar *et al.*, 2008). Le phénomène ne décroît pas, car le trafic maritime mondial a été multiplié par quatre depuis le début des années 1990 (Tournadre, 2014), pour atteindre plus de 60 000 navires en circulation au 1^{er} janvier 2023 (Institute of Shipping Economics and Logistics, 2023), et toutes les prévisions sont à la hausse (figure 2.1). Ce chapitre met en lumière l'importance du commerce maritime, tout en soulignant la diversité des navires qui le composent. Il expose également les efforts déployés afin de limiter son impact environnemental. Cependant, malgré ces démarches, il reste beaucoup à accomplir, notamment en ce qui concerne le *biofouling**, aujourd'hui reconnu comme un mécanisme majeur dans le transport des espèces, tant natives que non indigènes.

► Comment les navires connectent le monde

Le xx^e siècle est marqué par l'apparition de navires spécialisés répondant à des logiques socio-économiques différentes : à chaque navire sa morphologie, sa géographie, son marché. Pétroliers, porte-conteneurs, vraquiers, navires de croisière ne fréquentent pas les mêmes eaux ni forcément les mêmes ports. Il en découle des risques d'introduction d'ENI contrastés selon le « design structurel » (ex. : complexité de la surface mouillée, volume de ballast, modernité des systèmes de gestion des fluides à bord),

ou encore selon les modalités d'exploitation de l'unité (temps de transit maritime, durée des escales). Cette diversité influence le nombre de propagules* transportées *via* les eaux de ballast et le *biofouling* (Davidson *et al.*, 2018). Par exemple, les vraquiers présentent de grandes surfaces de coque mouillée (*wet surface area* [WSA]), leur temps de séjour dans les ports est de l'ordre de plusieurs jours, leur vitesse de navigation est moindre par rapport à d'autres unités et leur parcours est relativement aléatoire, en fonction de la demande (figure 2.2). Ils constituent un risque d'introduction d'ENI *via* le *biofouling*, quel que soit leur parcours d'escales, en raison de leur design structurel, ou traits morphologiques. À l'inverse, les porte-conteneurs proposent souvent des coques bien entretenues afin de réduire au maximum leur consommation de carburant, et la durée de leurs escales se compte en heures (figure 2.2). Ils misent sur la fréquence et s'inscrivent dans une géographie de rotations régulières. La gestion du *biofouling* des porte-conteneurs, qui ont des caractéristiques posant moins de risques d'introduction, pourrait se focaliser sur leurs modalités de fonctionnement, ou d'exploitation, telles que les périodes de désarmement, de maintenance ou de choix des routes maritimes. Les bateaux de croisière, quant à eux, proposent davantage de « zones refuges » (*niche areas*) pour le *biofouling*, en raison de la complexité de leur design (Ruiz *et al.*, 2022). Mais c'est sans doute le caractère saisonnier de leurs activités qu'il faut souligner. Ils sont organisés en circuits qui, selon les périodes de l'année, conduisent les navires à circuler au sein d'écosystèmes relativement homogènes : la Méditerranée, les Caraïbes, la mer Rouge, les pôles, etc. Lorsque la saison change, ces navires changent également d'horizons géographiques, et c'est là que le risque d'introduction d'ENI est sans doute le plus important.

Ainsi, il ne faudrait pas considérer le transport maritime comme un « tout » homogène. Le secteur est marqué par la singularité des unités et des usages : à chaque marchandise son navire, voire son port (voir section Les *hubs* de ce chapitre). Certes, il est marqué par la massification et le gigantisme, qui se traduisent par le développement considérable et continu des capacités de transport (figure 2.1), participant de fait à la

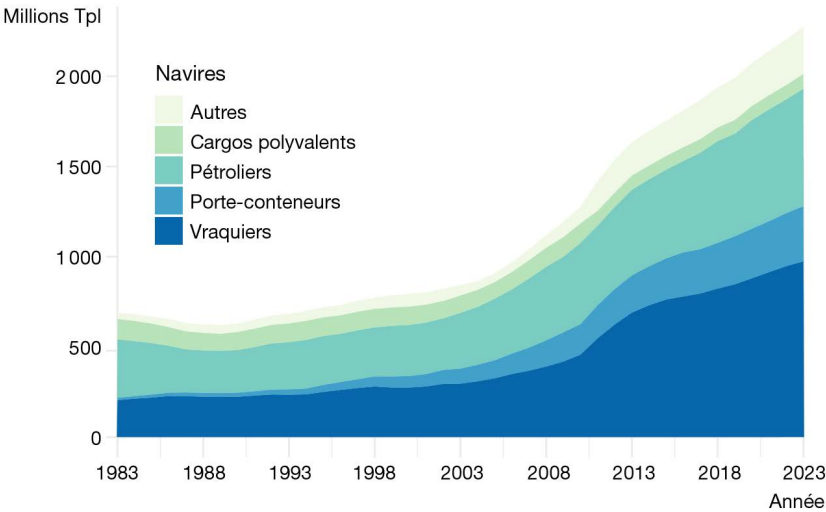


Figure 2.1. Flotte mondiale par principaux types de navires au cours des quarante dernières années. TPL : tonnes de port en lourd.

croissance du WSA. Les échanges de marchandises par les mers ont atteint un volume de 12 milliards de tonnes en 2023 et repris leur croissance annuelle, qui tourne le plus souvent autour de 3-4 % (figure 2.1). Ces trafics restent largement dominés par les échanges de matières premières, les vrac (pétrole, gaz, céréales, minerais) à plus de 60 %, dont plus de la moitié pour les seuls hydrocarbures. Croisière et conteneurs représentent, malgré leur médiatisation, la portion congrue de ces flux.

Au moins deux autres paramètres sont à prendre en compte pour approcher l'idée de la pression environnementale exercée par ces navires, notamment du point de vue de l'introduction d'ENI : celui de l'âge des flottes en question et celui des pavillons sous lesquels ces flottes sont enregistrées. Ils posent l'hypothèse d'une relation étroite entre modalités d'exploitation et impacts écologiques, en supposant que les navires les plus anciens sont les plus problématiques, et que les pavillons dits « de complaisance » ne proposent pas un cadre juridique propice à une trajectoire d'écologisation du secteur d'activité. Les flottes vraquières et conteneurisées sont les plus modernes : 71 % des minéraliers et près de 60 % des citerniers et des porte-conteneurs ont moins de 10 ans (UNCTAD, 2023b). Ce sont bien les unités de la flotte des cargos conventionnels, ces navires « à tout faire » dont la taille modeste leur permet de toucher les ports les plus reculés du monde, qui sont les plus anciens. Avec les navires rouliers, ils représentent un tiers de la flotte mondiale. La moitié de cette flotte a plus de 15 ans : des navires anciens, très largement inscrits dans la complaisance et exploités par des sociétés qui n'ont pas toujours « pignon sur rue » ; des navires qui vont partout et surtout dans les endroits où les plus grands navires ne vont pas, là où les contrôles se font moindres. Pour partie, ils mettent en œuvre cette mondialisation parfois qualifiée de « fantôme », difficile à appréhender et à réguler.

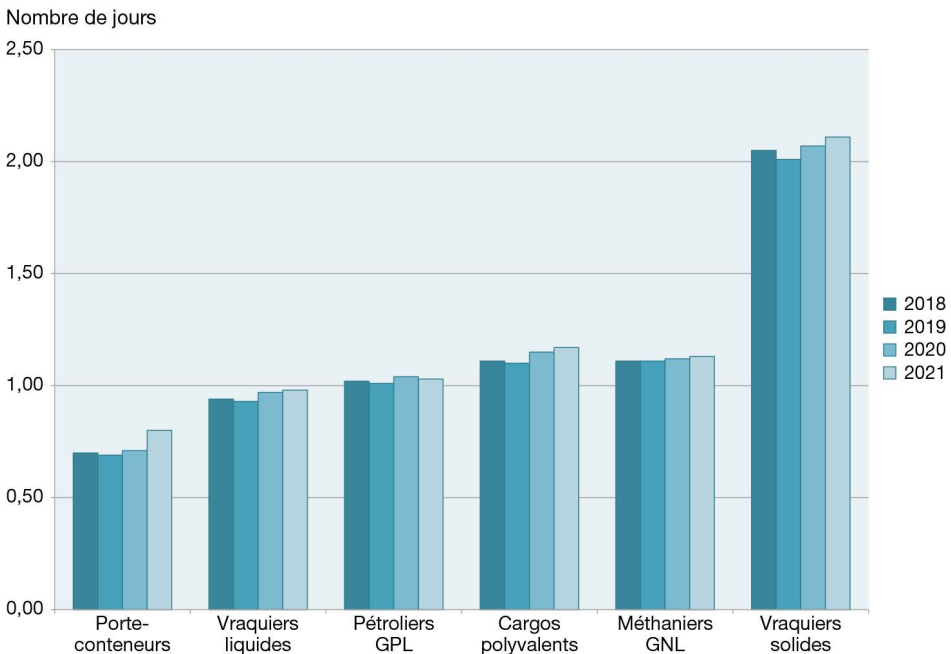


Figure 2.2. Temps médian passé au port par type de navire à l'échelle mondiale, en nombre de jours, 2021.

Mais les navires de commerce ne sont pas les seuls à circuler à travers la planète. Bien que nettement moins documentée, la navigation de plaisance joue un rôle important dans la dispersion d'ENI marines (Ulman *et al.*, 2019b). Aucune réglementation ne force les propriétaires de voiliers à nettoyer régulièrement leurs coques de bateaux. À l'exception des voiliers de course, la navigation de plaisance ne subit pas la « pression de performance » qui pousse le trafic commercial à limiter le *biofouling* afin de naviguer le plus rapidement et le plus efficacement possible. Enfin, les grands ports de plaisance, ou marinas, peuvent accueillir des milliers de voiliers, chacun ayant tracé sa propre route maritime, dans un lieu abrité regorgeant de supports flottants d'habitats artificiels (les pontons). La navigation de plaisance et ses points nodaux, les marinas, créent ainsi un mélange de conditions biotiques et abiotiques inédites, avec un mélange d'apport d'espèces marines tout aussi original, qui peuvent bénéficier à l'introduction et/ou à la répartition secondaire d'ENI marines (Blayac *et al.*, 2024) (voir chapitre 1).

La Convention sur la diversité biologique a défini, en 2014, une catégorisation des voies et des vecteurs d'introduction d'espèces exotiques envahissantes* (EEE, aussi nommées ENI, voir glossaire) (CBD, 2014). Le trafic maritime peut ainsi être décomposé en quatre vecteurs, associés à la voie du transport :

- l'eau de ballast des navires;
- le *biofouling* sur les coques des navires;
- les « auto-stoppeurs », qui sont des organismes terrestres transportés sur et dans des marchandises, elles-mêmes déplacées par bateau;
- les voies d'eau, bassins et mers interconnectés, qui correspondent aux chemins de navigation artificiellement créés par l'humain.

Les écosystèmes marins sont directement concernés par les deux premiers vecteurs, et en partie par le quatrième. Dans les sections suivantes, nous présenterons l'impact des eaux de ballast et du *biofouling* sur le risque d'introduction d'ENI marines. Le troisième vecteur ne sera pas traité ici, mais rappelons que de nombreux organismes « auto-stoppeurs » ont été transportés dans des cargaisons de navires. À titre d'exemple, nous pouvons citer l'arrivée du moustique tigre *Aedes (Stegomyia) albopictus* (Skuse, 1894) en Albanie en 1979, espèce envahissante transportée par bateau et désormais largement répandue en Europe (Adhami et Murati, 1987), ou l'arrivée du crapaud masqué *Duttaphrynus melanostictus* (Schneider, 1799) à Madagascar en 2014, *hotspot* de biodiversité endémique, sur un porte-conteneurs (Kolby, 2014). Des mesures de biosécurité ont intercepté, à multiples reprises, l'introduction de spécimens appartenant à la spongieuse volante (complexe de la spongieuse volante [CSV]) en Amérique du Nord, qui est formée d'un ensemble de quatre espèces de papillons de nuit du genre *Lymantria*, potentiellement ravageuses de nombreuses variétés de plantes des forêts tempérées. Depuis 1991, une dizaine d'introductions du CSV dans des ports et des cargaisons différentes à travers les États-Unis et le Canada, sur des bateaux transportant du bois, mais aussi des véhicules et des conteneurs, ont pu, à grands frais, être stoppées (Wu *et al.*, 2020).

Concernant le quatrième vecteur, seulement indirectement traité ici, il concerne par exemple le canal de Panama et le canal de Suez. Ce dernier est le passage interocéanique le plus fréquenté du monde : grande autoroute de la navigation, il est emprunté par plus de 18 000 navires commerciaux par an, reliant ainsi une kyrielle de ports à travers le monde (Ruiz *et al.*, 2022). En 2015, des travaux pharaoniques

ont permis de doubler la circulation du canal de Suez sur 72 des 193 kilomètres de longueur, avec un élargissement de 37 kilomètres de la voie initiale et le creusement d'une nouvelle voie de 35 kilomètres. Ce changement a réduit le temps de traversée de vingt à onze heures dans un sens, et de huit à trois heures dans l'autre. Un canal de Suez plus large et plus profond a un double effet sur les espèces marines introduites. D'une part, il permet au trafic maritime de s'accélérer, avec des conséquences que nous détaillons dans ce chapitre, en lien avec les deux premiers vecteurs cités plus haut. D'autre part, il augmente la pression de propagules, en ouvrant littéralement la voie à des cohortes de nouvelles espèces marines dites « lessepsiennes », potentiellement invasives, pouvant s'installer en mer Méditerranée, où le réchauffement climatique permet leur expansion vers l'ouest et le nord (Galil *et al.*, 2017).

► Maritimisation et planétarisation

Le concept de maritimisation du monde tend à décrire le processus d'interdépendance construit sur le temps long entre les sociétés humaines et l'espace océanique, entendu non seulement comme un espace producteur de biomasse et d'énergie, mais également comme un espace vecteur, support d'une circulation de plus en plus intense et massive. Depuis 1955, le volume du commerce maritime mondial a été multiplié par dix. Aux 60 000 navires qui sillonnent le globe, il faut agréger les 40 000 unités de servitude³, principalement attachées aux espaces portuaires et côtiers, ainsi que la présence sur presque toutes les mers du monde de 4,3 millions de navires de pêche (FAO, 2024). À ces dynamiques de fréquentation s'agrègent des dispositifs d'implantation avec l'expansion des activités extractives en mer, notamment pour l'*offshore* énergétique (parcs éoliens et plates-formes pétrolières). La maritimisation du monde s'inscrit de fait dans un processus d'occupation de l'espace océanique selon une logique d'accaparement.

Dans la littérature scientifique, le terme de maritimisation apparaît au début des années 1970 pour décrire l'internationalisation par voie de mer de l'approvisionnement en matières premières des industries de transformation localisées en zones industrialo-portuaires, les fameuses ZIP dont l'idée est née au Japon (Gamblin, 1970; Op de Beeck, 1971). Il est ensuite conceptualisé au cours des années 1980 par le géographe André Vigarié pour décrire un « ordre océanique » du monde, construit par les projections géostratégiques des nations sur les mers afin de répondre à leurs besoins d'échanges commerciaux respectifs (Vigarié, 1979; 1989). À partir des années 1990, la globalisation impose une vision holistique du processus. L'avènement des idées néolibérales dans le monde anglo-saxon des années 1980, la chute du mur de Berlin et l'ouverture des économies soviétiques, l'essor des technologies de la communication, l'émergence de la Chine dans le commerce mondial, participent à une réticularisation du monde, entendue comme une intrication des économies, des politiques, des cultures, et pour finir des écosystèmes. Cette totalisation des flux engage bien une globalité de l'empreinte écologique, phénomène que Jacques Grinevald (1997) qualifie de « planétarisation », définie comme l'ensemble des effets biogéophysiques engagés par le métabolisme industriel des sociétés contemporaines sur le système Terre. Aussi le développement durable de la maritimisation du XXI^e siècle doit-il se concevoir,

3. Navires dont les activités ne sont pas directement liées au transport. Leurs fonctions sont dédiées aux travaux en mer, à l'assistance, à la dépollution, à l'exploration : remorqueur, pilotine, drague, navire océanographique, brise-glace, ravitailleur, câblé, etc.

tant sur le plan écologique qu'économique, politique et culturel, comme un modèle d'interactions entre ses trois composantes écologiques : les eaux de surface, la colonne d'eau et le substrat océanique (Çetin *et al.*, 2020). Mais si André Vigarié décrivait un espace maritime organisé, cet ordre, plutôt « occidental », des affaires océaniques connaît progressivement une mise en désordre, sous l'influence de puissances qui le remettent en cause. Or, il est difficile d'envisager une régulation environnementale de la maritimisation dans une « ambiance » géopolitique chaotique. En d'autres termes, il est compliqué de penser l'empreinte écologique des sociétés sans considérer les conditions géopolitiques dans lesquelles elle s'établit.

Si le concept de maritimisation est relativement récent, en particulier dans la production scientifique anglophone, le processus est ancien. Deux phases précèdent celle de la globalisation, dont on observe qu'elle constitue une accélération du processus de diffusion biologique (Hulme, 2009). La première remonte à la fin du Moyen Âge, lorsque l'arrivée des Européens en Amérique engage la multiplication des transferts biologiques (végétaux, micro-organismes, animaux, humains), ce que l'historien Alfred Crosby appelle l'échange colombien (Crosby, 1986). La seconde a lieu à la fin du XVIII^e siècle, lorsque cet impérialisme écologique se traduit par une vaste entreprise agronomique dans laquelle plantes et savoirs botaniques circulent d'un bout à l'autre de la planète (Blais et Markovits, 2019). S'il est avéré qu'une accélération des invasions biologiques se constate au début du XVIII^e siècle, 37 % des premières observations d'ENI constatées depuis deux siècles se concentrent sur la période 1970-2014 (Seebens *et al.*, 2017).

Au cœur de ce processus est le navire, dispositif technique en constante évolution pour satisfaire les besoins de connexions, eux-mêmes évolutifs, entre les différentes portions terrestres de la planète. Ainsi la maritimisation précède-t-elle la mondialisation et orchestre-t-elle en partie la planétarisation. Le navire en est l'outil fondamental. Dans une méta-analyse agrégeant un jeu de données des premières détections d'ENI aquatiques entre 1965 et 2015 dans quarante-neuf écosystèmes côtiers dans le monde, Bailey *et al.* (2020) démontrent que la globalisation des années 1990 se traduit par une nette accélération du phénomène, dans lequel eaux de ballast et *biofouling* des coques sont largement les plus gros contributeurs, loin devant les effets de corridors et d'interconnexion (canaux) ou les introductions intentionnelles (ex. : par l'aquaculture).

► Les navires, des habitats flottants

Une étude de 2016 estime que la surface totale de coque de navires de la marine marchande sous la ligne d'eau (WSA) approche les 325 km² (Moser *et al.*, 2016), soit presque l'équivalent de la superficie de l'archipel de Malte. Cette estimation, basée sur 120 000 navires de la flotte mondiale de la marine marchande, est certainement bien inférieure à la réalité. Premièrement, parce que cette étude exclut non seulement une grande partie de la flotte marchande et celle de la pêche, mais également celle de la navigation de plaisance, estimée à 30 millions de navires (Dileep et Pagliara, 2023). Deuxièmement, parce que l'estimation présentée dans cette étude ne comprend que la surface de la coque, à l'exclusion des zones refuges des navires. Ces zones refuges sont les parties au contact de l'eau de mer telles que les tunnels des propulseurs latéraux, les coffres et les hélices, qu'il est difficile, voire impossible de caréner ou de recouvrir de revêtement *antifouling**. Ce sont souvent des zones d'accumulation du *biofouling*. Les mêmes auteurs ont calculé que ces zones refuges rajoutent 10 % de WSA à la flotte

mondiale (Moser *et al.*, 2017), amenant la surface totale à 358 km², dépassant ainsi la superficie des îles vierges des États-Unis. On peut ainsi considérer les coques de navires comme un énorme habitat artificiel, fragmenté et mobile, connectant toutes les mers du globe.

Mais ces navires ne sont pas toujours mobiles. Les récentes perturbations du commerce mondial, dues aux effets en cascade de la pandémie de Covid-19, au blocage du canal de Suez par l'*Ever Given* en 2021, à la crise au Yémen ou encore aux restrictions d'accès au canal de Panama en raison des effets du dérèglement climatique, ont modifié les schémas de déplacement des navires commerciaux et provoqué l'intensification des phénomènes de congestion portuaire. Si les temps d'attente à l'entrée des ports oscillent en moyenne entre 0,4 et 1,1 jour d'après le consultant Drewry Shipping en 2022⁴, la situation varie grandement selon les ports et les circonstances. Ainsi, en 2021, certains navires ont pu attendre près de 45 jours à l'entrée de Los Angeles lors de la crise de la Covid-19. Selon les données d'octobre 2024 de l'opérateur de logistique Kuehne and Nagel⁵, les délais d'attente ont atteint 6 jours à Durban, 2,5 jours à New York ou à Felixstowe, mais restent pour la plupart des ports du monde compris entre 0 et 2 jours dans la routine actuelle de la mondialisation. Toutefois, selon l'International Council on Clean Transportation (ICCT, 2021), en cumulé, les temps moyens d'attente à l'ancre varient entre 20 et 38 % du temps d'activité total des navires, selon leur type. Ces périodes d'attente nous intéressent, car elles présentent le risque d'accroissement d'installations d'ENI marines (Ruiz *et al.*, 2022). En effet, les organismes s'installent sur les coques et les surfaces sous-marines des navires et peuvent s'y accumuler rapidement lorsque les navires restent immobiles. Les blocages et les goulets d'étranglement qui découlent de ces perturbations se produisent potentiellement partout sur le globe, élargissant la gamme des conditions environnementales impliquées et la diversité des organismes du *biofouling* disponibles pour coloniser les navires. Si certains de ces goulets sont structurels (intensité des trafics, étroitesse des ports), beaucoup de ces phénomènes restent aléatoires (grèves, pandémies, conflits) et impossibles à réguler du point de vue écologique. Ceci augmente le potentiel de transfert d'espèces par les navires entre différentes régions éloignées mais présentant des conditions environnementales similaires (Ruiz *et al.*, 2022).

La vitesse de navigation influe, elle aussi, sur le risque d'introduction d'ENI. Une étude de Sèbe *et al.* (2022) a constaté que les mesures de réduction de vitesse du transport maritime semblent atténuer plusieurs problèmes : les collisions avec des objets flottants non identifiés (animaux marins ou conteneurs perdus) ; le bruit sous-marin ; les émissions de gaz ; et les espèces introduites. La réduction de la vitesse allonge la durée du voyage, qui est négativement corrélée au taux de survie des larves et au taux d'établissement des espèces introduites par les eaux de ballast (Davidson *et al.*, 2018). Inversement, la réduction de la vitesse a une incidence positive sur le taux de survie des espèces du *biofouling* (Coutts *et al.*, 2010), qui ne sont pas toutes affectées de la même manière. À titre d'exemple, les balanes sont éliminées à partir d'une vitesse de 7 nœuds, tandis que les algues ne sont éliminées qu'à partir d'une vitesse de 18 nœuds, et l'élimination du biofilm* nécessite une vitesse plus élevée (30 nœuds) (Qiu *et al.*, 2022). Ces mesures de réduction de vitesse doivent donc être bien pensées.

4. "Weekly analysis of container capacity and cancelled sailings", Drewry Consultant.

5. "Port operational update from around the world" (octobre 2024).

Les importantes variations de la vitesse de croisière (11-19 nœuds en moyenne) et du temps de séjour dans les ports expliquent probablement les différences en matière de colonisation et d'accumulation des assemblages de *biofouling* inféodés aux différents types de navires. Toutefois, plus de données empiriques sur l'apport de propagules des différents types de navires, pondéré par d'autres variables telles que la route de navigation et le temps depuis la mise en cale sèche, sont nécessaires pour déterminer la force de ces relations (Davidson *et al.*, 2018).

» Les hubs

La notion de « *hub* portuaire » est directement liée au développement de la conteneurisation, qui constitue désormais une « épine dorsale » de la mondialisation (Frémont, 2007). Le *hub* est un point de massification des flux. Il est le port pivot d'un système de transport optimisé, selon les principes inspirés du modèle mécanique du *hub and spoke* (« moyeu et rayons »). Il articule une navigation interocéanique selon trois grands courants d'échanges à l'échelle mondiale (transpacifique, transatlantique et eurasiatique), et une circulation le long des façades continentales. Ces dernières sont qualifiées de lignes *feeder*, dans le sens où elles alimentent et se nourrissent des volumes positionnés dans les *hubs* (figure 2.3). Il s'y joue une fréquentation à haute fréquence, fondée sur les allées et venues de navires organisés en lignes régulières : des navires géants pour les lignes interocéaniques, des navires de taille plus modeste pour les lignes *feeder*. En conséquence, les *hubs* peuvent agir comme des catalyseurs sur la vitesse d'établissement de nouvelles populations d'une espèce introduite (Drake et Lodge, 2004). De fait, ils connectent, *via* les navires conteneurisés, des écosystèmes régionaux à des écosystèmes lointains.

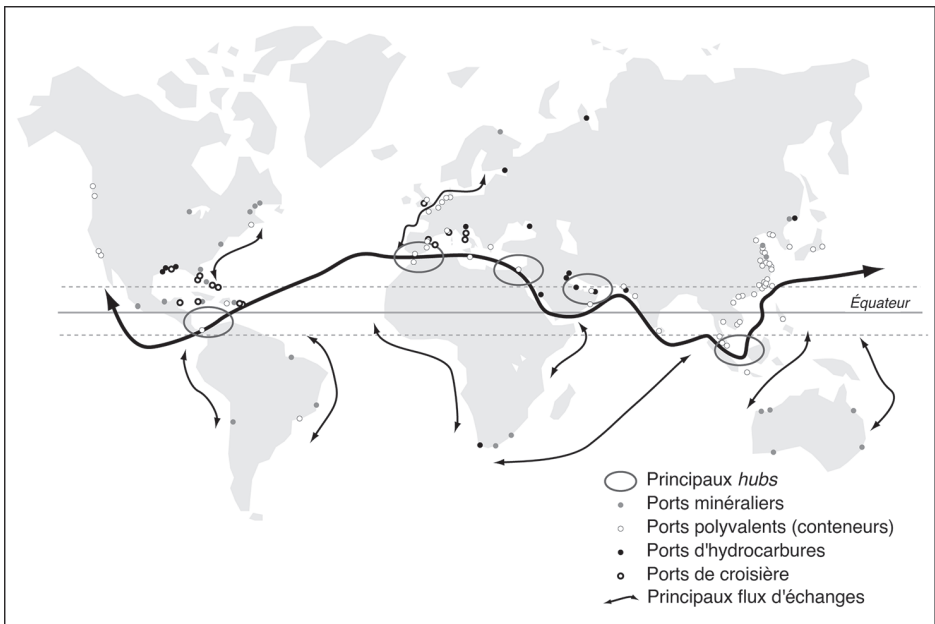


Figure 2.3. La globalisation des flux marchands : principaux ports du monde et circulations associées.

Cette révolution organisationnelle du commerce mondial est récente, puisque le conteneur apparaît en 1958 aux États-Unis. Elle engage, à partir des années 1970, un « âge d'or » de la maritimisation (Tenold, 2019; figure 2.3) dans la mesure où le conteneur devient un élément central dans la création de valeur ajoutée du secteur des transports. Ce développement orchestre une rupture majeure (Debrie, 2012). Il commande en effet une adaptation, en particulier des ports, tant sur le plan des infrastructures que sur celui des organisations logistiques et des pilotages stratégiques des firmes du monde maritime. Sur le plan écologique, et en particulier sur celui des invasions biologiques, les conséquences de cette conteneurisation de la maritimisation du monde appellent une attention scientifique à deux échelles. Comme souligné précédemment, les navires conteneurisés organisent une connectivité particulièrement intense à l'échelle des écosystèmes marins. Mais les conteneurs eux-mêmes ont vocation à pénétrer profondément dans l'espace terrestre, dont la perméabilité est rendue possible par l'amélioration constante des réseaux de transport. En d'autres termes, le conteneur est possiblement partout. Si les risques d'introductions biologiques par le biais des marchandises contenues sont démontrés, on connaît mal les échanges biologiques que le transport de ces surfaces de contenants d'un bout à l'autre de la planète peut engendrer.

Cet « effet *hub* », qui favorise l'intensification de la fréquentation, existe aussi pour les ports de plaisance. Une étude des bateaux et des ports de plaisance de Nouvelle-Zélande (Floerl *et al.*, 2009) démontre, à travers un modèle épidémiologique, que les ports les plus fréquentés sont systématiquement plus susceptibles d'être le réceptacle d'ENI, et d'accélérer la répartition secondaire de ces espèces, ou *secondary spread*. Les auteurs concluent que les *hubs* de transport devraient être prioritaires pour des mesures de suivi et de gestion préventives, afin de minimiser le risque d'introduction biologique dans le réseau de transport. En contrepartie, une étude globale des risques d'introductions d'ENI *via* les eaux de ballast (Drake et Lodge, 2004) conclut, grâce à des simulations de différentes stratégies de contrôle, que le risque serait plus efficacement réduit en diminuant les *per-ship-visit* (nombre de points d'arrêt par navire) qu'en éliminant des ports clés dans le réseau mondial de transport maritime. Une étude portant sur les risques liés aux eaux de ballast montre que la probabilité d'introduction d'ENI est la plus élevée pour les distances géographiques intermédiaires entre les ports donneurs et receveurs. Les résultats suggèrent que les modèles d'invasions biologiques fondés sur les réseaux peuvent servir de base au développement de stratégies efficaces et ciblées de gestion des ENI (Seebens *et al.*, 2013).

Plus récemment, une étude de Banks *et al.* (2015) propose l'utilisation de la science des réseaux (*network science*), à travers une approche systémique, pour faciliter la gestion des EEE à l'échelle globale. Ces auteurs reconnaissent l'importance des *hubs* de transport dans la répartition des EEE et encouragent leur suivi comme une manière efficace de détecter de nouvelles introductions. Ils soulignent néanmoins aussi les difficultés à appliquer des modèles de réseaux mathématiques aux systèmes d'invasion biologique, du fait de leurs nombreux composants interagissants et hétérogènes. En effet, en reprenant un cadre épidémiologique, la propagation des ENI assistée par les navires dépend :

- de la disponibilité de vecteurs de transport appropriés;
- de la fréquence des mouvements de vecteurs entre les lieux « infectés » et les lieux « non infectés »;
- du nombre de propagules libérées lors d'inoculations individuelles;

- du moment de l'inoculation par rapport au cycle de vie de l'espèce ;
- de la disponibilité de ressources limitatives dans les lieux non infectés (Banks *et al.*, 2015).

Autrement dit, les systèmes d'invasions biologiques contiennent des ENI, des vecteurs, des habitats et des communautés* d'organismes, ainsi que des variables environnementales qui agissent et interagissent à différentes échelles spatiales et temporelles. Ces composants présentent également des caractéristiques hétérogènes qui peuvent influencer la propagation. Par exemple, les habitats côtiers et portuaires peuvent varier dans leur sensibilité à l'invasion (Chytrý *et al.*, 2008), les pays peuvent varier dans leurs politiques et leurs procédures de biosécurité et de conservation de la nature, les facteurs environnementaux peuvent favoriser ou empêcher l'établissement (Pyšek *et al.*, 2010) et les différents navires peuvent avoir des liens hétérogènes avec différents habitats (Seebens *et al.*, 2013).

En conclusion, les *hubs* portuaires peuvent augmenter leur potentiel de répartition des ENI marines, à cause de l'augmentation de mélange de produits issus de multiples origines dans ces nœuds de transport (Barham et Sylvander, 2011).

►► Le ballast

Les navires océaniques ont besoin de ballast pour assurer, lorsqu'ils voyagent à vide ou par gros temps, leur flottabilité, leur stabilité et leur manœuvrabilité. Avant les années 1880, les navires utilisaient des matières solides (ex. : des galets ou du sable), qui devaient être pelletées dans les cales et enlevées de la même façon au moment du chargement des marchandises. Avec l'introduction des navires à coque d'acier et de la technologie du pompage (figure 2.4), l'eau de mer s'est imposée comme matériel de ballastage. Or les cuves à ballast contiennent, dans l'eau et le sédiment qu'elles abritent, une communauté diverse d'organismes marins, y compris pathogènes. En 1991, au Pérou, une épidémie de choléra ayant fait 12 000 morts a été attribuée à une source de *Vibrio cholerae* venant des eaux de ballast (McCarthy et Kambathy, 1994). Avec des centaines de milliers de cas au Pérou, le choléra est devenu en l'espace de quelques mois l'un des problèmes de santé publique les plus importants dans le monde des années 1990 (Jones, 1998). Cet événement a lancé les prémices de la convention BWM*, adoptée par l'OMI en 2004 (figure 2.4) pour servir, entre autres, de mesure de contrôle globale des maladies infectieuses.

La première étape de la convention BWM concernant l'échange des eaux de ballast (norme D-1) est entrée en vigueur en 2017. Cette norme D-1, ou norme *open-ocean exchange*, exigeait que tous les navires de plus de 400 gigatonnes, engagés dans le commerce international et construits avant 2017, échangent leur eau de ballast lorsqu'ils sont en haute mer (de préférence à plus de 200 milles nautiques de la terre). Tous les navires construits pendant ou après 2017 sont en théorie équipés d'un système de traitement de l'eau de ballast (filtrage ou désinfection), conformément à la règle D-2. La deuxième étape (norme D-2) a mis fin au processus d'échange et oblige à traiter l'eau de ballast ; cette étape est obligatoire depuis le 8 septembre 2024. Cette norme D-2 définit les exigences relatives aux systèmes de traitement des eaux de ballast. Elle précise les critères de performance de ces systèmes (c'est-à-dire le nombre d'organismes viables par fraction de taille post-traitement) afin de garantir

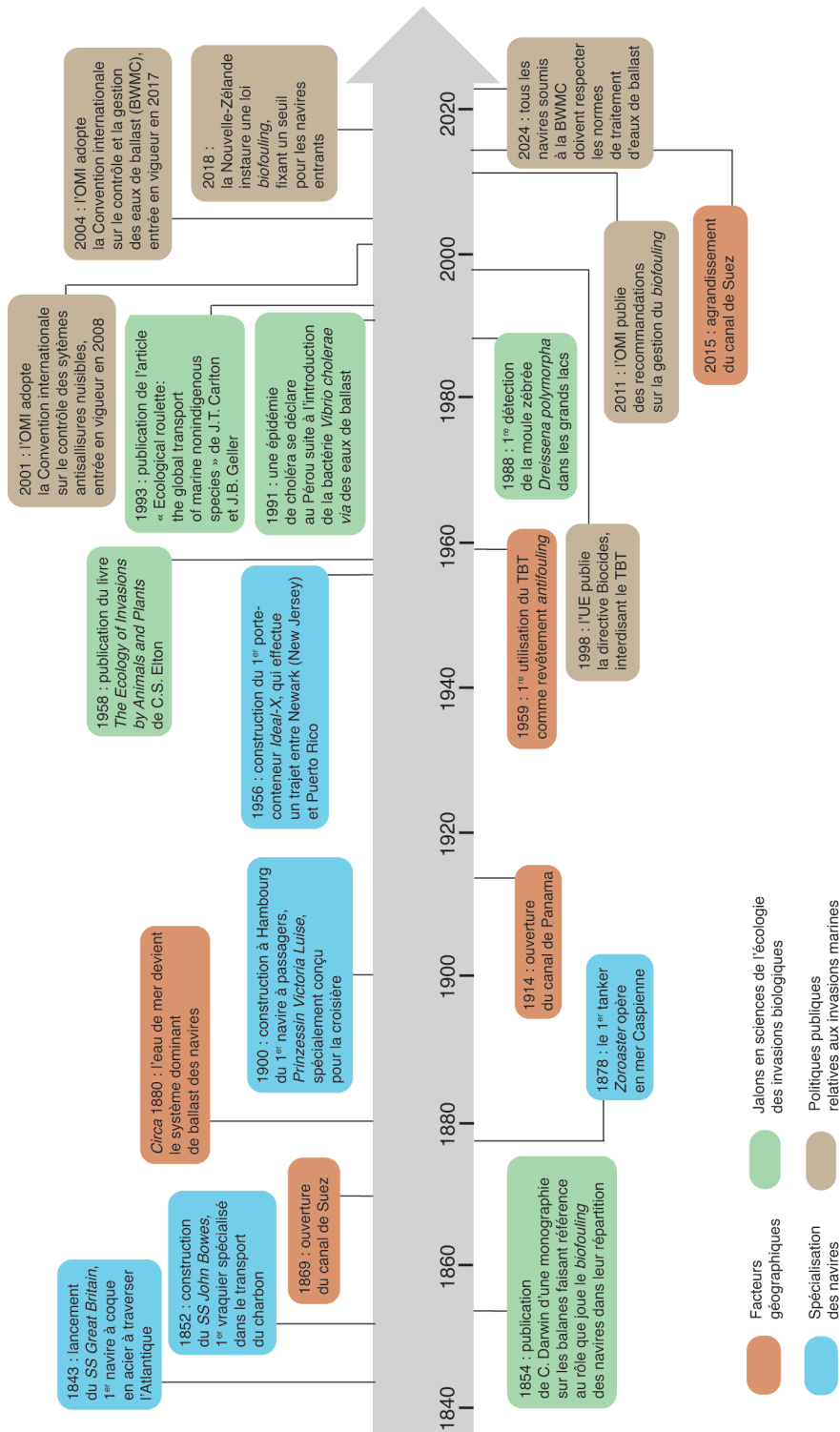


Figure 2.4. Chronologie des événements marquants de la navigation maritime liés aux invasions biologiques marines.

qu'ils traitent efficacement l'eau de ballast pour éliminer ou tuer les organismes et les agents pathogènes. Les systèmes de traitement des eaux de ballast doivent répondre aux critères énoncés dans la norme D-2 pour être considérés comme conformes à la Convention.

Tous les navires construits avant 2017 devaient à l'origine être équipés de systèmes de traitement des eaux de ballast D-2 avant 2022. Toutefois, cette mise en conformité D-2 n'a pas été respectée, principalement en raison de la pandémie de Covid-19, qui a entraîné une pénurie d'équipements de systèmes homologués par l'OMI et de capacités d'installation dans les chantiers navals. L'OMI a alors convenu d'une extension de deux ans jusqu'au 8 septembre 2024, ce qui implique qu'à ce jour, en théorie, aucun navire de commerce international ne rejette des eaux de ballast non traitées. Malgré cette prolongation et probablement en raison du coût élevé de l'équipement et de l'installation du système D-2, chiffré entre 1 et 5 millions USD (*United States Dollar*) par navire (ICS, 2020), il semble qu'un nombre important de navires régis par la convention BWM n'aient pas encore été certifiés conformes. Une publication de Shipping Watch a estimé en juillet 2021 qu'environ 35 000 navires à l'échelle mondiale nécessitaient une mise à niveau de leur système de traitement des eaux de ballast, afin d'être conformes à la norme D-2 (Shipping Watch, 2021). Cela équivalait à un besoin de 875 installations par mois pour tous les navires afin de respecter l'échéance de 2024 de la convention BWM. En cas de défaillance ou d'absence des systèmes à bord, quelques rares ports se sont dotés de systèmes mobiles de traitement des eaux de ballast : des conteneurs pouvant être positionnés à proximité des navires, sur le quai ou à bord de camions. Finalement, ce sont les autorités portuaires qui statuent en dernier ressort sur l'acceptation de tout équivalent à la norme D-2. À ce jour en France, seule une décision de la Direction générale des affaires maritimes, de la pêche et de l'aquaculture (DGAMPA) a été recensée, où l'accès à un navire battant pavillon Liberia au port de Lorient a été refusé, en raison de l'absence d'un système de traitement des eaux de ballast, constatée lors d'un contrôle de l'État réalisé en novembre 2022 (décision administrative DGAMPA n° 4077 du 8 novembre 2022).

La grande majorité des systèmes de traitement des eaux de ballast en accord avec la réglementation de l'OMI et les standards américains USCG (*United States Coast Guard*) combinent filtration mécanique et désinfection UV. Ce traitement est affecté par la turbidité de l'eau, or de nombreux grands ports se situent en zones estuariennes, chargées en sédiments. Le Comité de la protection du milieu marin (Marine Environment Protection Committee [MEPC]) de l'OMI, à sa 81^e session (MEPC 81, mars 2024), a défini les conditions de qualité d'eau difficiles (*Challenging Water Quality Conditions** [CWQI]) comme des eaux présentant des paramètres – tels qu'un taux élevé de matières en suspension – qui rendent temporairement inopérant un système de gestion de l'eau de ballast, même quand celui-ci est correctement installé et entretenu. Dans ce cas, des mesures de contingence sont appliquées au cas par cas, à la discrétion des autorités portuaires locales. Cette inopérabilité est due notamment à des problèmes tels que le colmatage des filtres ou une pression différentielle élevée. Dans ces conditions de qualité d'eau difficiles, la plupart des systèmes de traitement des eaux de ballast ne peuvent pas fonctionner correctement, ce qui perturbe gravement les opérations de ballastage et de déballastage dans les ports et a un impact direct sur les opérations de cargaison qui nécessitent une synchronisation avec le ballastage pour assurer la stabilité du navire.

Bien qu'en théorie ce vecteur d'introduction ait été drastiquement réduit, tout porte à croire que la convention BWM n'est pas encore pleinement respectée. Outre la turbidité, d'autres facteurs font que les dispositifs de traitement d'eaux de ballast restent encore perfectibles : la contamination du réservoir d'eau de ballast par le mélange d'eaux traitées et non traitées, l'ouverture et la fermeture incorrecte des vannes, la prolifération d'organismes due à un nettoyage insuffisant et peu fréquent des réservoirs d'eau de ballast, et l'erreur humaine due à une connaissance insuffisante du système. Au-delà du retard dans les installations des systèmes de traitement et des conditions CWQ, un besoin crucial de formation des autorités portuaires a été identifié (ICES, 2024), afin qu'elles puissent procéder à la vérification d'une bonne utilisation, de la maintenance et du fonctionnement de ces systèmes. Avec des mouvements quotidiens d'eau de ballast à l'échelle mondiale estimés entre 3 et 10 milliards de tonnes (Mishra, 2024), l'enjeu est de taille. Et toute la question reste celle des moyens effectivement mis en œuvre par les autorités portuaires du monde pour contrôler l'application de ces règles.

► Le *biofouling*

« [Quand] cette coque, profondément humectée et trempée, amasse de nombreux fucus et des concrétions moussues, le bois de la quille a moins de force pour fendre l'eau : et les vagues donnant contre cette masse visqueuse ne s'en détachent pas aisément. C'est pour cela que l'on racle les parois d'un navire, afin d'en détacher la mousse et les herbes marines. »

Plutarque (*circa* 100 ap. J.-C.), *Œuvres morales et œuvres diverses*, trad. V. Bétolaud, t. III, l. II, q. VII, 2, Paris, Librairie de L. Hachette et Cie, 1870.

La vie réagit face à tout nouveau substrat dur immergé en mer, en le colonisant rapidement. Bactéries, algues, balanes et mollusques adhèrent à toutes les structures, que ce soit des bouées, des digues portuaires ou des coques de navires, formant des bioalissures, encore appelées *biofouling*. Les inconvénients du *biofouling* marin pour la navigation sont reconnus et combattus depuis plus de 2 000 ans, comme en témoigne la citation de Plutarque (45-125 ap. J.-C.), qui mentionne également le raclage des mauvaises herbes, de l'exsudat et de la crasse sur les flancs des navires afin de les rendre plus faciles à manœuvrer. Nous pouvons distinguer deux grandes méthodes de prévention et de lutte contre le *biofouling* : les revêtements *antifouling* et le nettoyage (voir section « La lutte contre le *biofouling* »).

Au-delà de « l'effet mixeur » des introductions d'ENI (Olden et Rooney, 2006), où le mélange des biotes de la planète a des conséquences inconnues pour le fonctionnement et la stabilité* des écosystèmes, certaines ENI proliférantes peuvent avoir des répercussions écologiques, économiques et sanitaires importantes. Nous comptons, parmi les espèces envahissantes du *biofouling*, plusieurs exemples de moules et de leurs agents pathogènes. L'introduction en Amérique du Nord de la moule zébrée *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), originaire de la mer Noire et de la mer Caspienne, est considérée comme l'un des grands désastres écologiques de notre temps (figure 2.4; Carlton, 2008).

Arrivée initialement en 1986 dans un ballast de bateau vidangé dans le lac Sainte-Claire (Michigan), elle s'est rapidement diffusée dans une grande partie des Grands Lacs à cause du *biofouling* des coques de navires. Tout le fonctionnement de

l'écosystème des Grands Lacs a été restructuré. Nous pouvons citer la diminution de la turbidité de l'eau, qui facilite la prédation* d'espèces benthiques par l'avifaune (Zhu *et al.*, 2006), ou bien les moules natives qui ont entièrement disparu du lac Sainte-Claire, puisque *D. polymorpha* filtre les algues dont les espèces natives se nourrissent et se fixe sur ces dernières, rendant leur survie impossible. Quant aux infrastructures, des bouées de navigation des Grands Lacs ont coulé sous le poids des moules agglutinées autour des chaînes d'ancrage et sur les bouées elles-mêmes. Les centrales électriques doivent également dépenser des millions de dollars pour éliminer les moules zébrées des prises d'eau obstruées.

Un autre exemple est celui de *Mytilus galloprovincialis* Lamarck 1819, originaire de la mer Méditerranée et de la côte atlantique du sud de l'Europe. Cette moule a été introduite et s'est répandue dans l'ouest de l'Amérique du Nord, en Asie, en Afrique du Sud, en Australie et peut-être ailleurs, car elle peut être morphologiquement confondue avec les espèces de moules locales, voire s'hybrider avec ces dernières (voir chapitre 4). Les larves de *M. galloprovincialis* peuvent s'installer et se métamorphoser sur une grande variété de surfaces, y compris les rochers, les quais et les coques de bateaux. Tout comme *D. polymorpha*, *M. galloprovincialis* a été classée par l'UICN parmi les « 100 pires espèces envahissantes » (Lowe *et al.*, 2000).

Cependant, ses effets économiques et écologiques sont complexes. Dans certaines régions, il s'agit d'une espèce aquacole d'intérêt, mais elle peut interférer avec l'aquaculture d'autres espèces. La mytiliculture est une filière économique importante, en France et à l'échelle mondiale, or une maladie des moules, appelée *Mytilus trossulus* Bivalve Transmissible Neoplasia 2 (MtrBTN2), s'est répandue *via* les navires et leur *biofouling*. Cette maladie, qui affecte quatre espèces de moules à travers le monde, est une forme de cancer rare dans laquelle les cellules cancéreuses sont capables de se transmettre entre deux individus à proximité, à l'instar d'un parasite. Si, dans la nature, la contagion n'est efficace qu'entre individus d'un même banc, le déplacement de moules malades fixées aux coques des bateaux favorise sa dissémination (Hammel *et al.*, 2024).

Les exemples listés dans le paragraphe précédent appellent au déploiement de politiques de régulation du *biofouling*, or la politique internationale de lutte contre les invasions d'ENI provenant du *biofouling* est encore en cours d'élaboration (Tamburri *et al.*, 2021). Bien qu'elle ne soit pas réglementée à l'échelle mondiale, la gestion du *biofouling* a une longue histoire de pratiques industrielles visant à réduire la traînée et les coûts de carburant, qui profitent ainsi involontairement à la biosécurité (Davidson *et al.*, 2016). L'OMI a examiné pour la première fois en 2006 des approches pour limiter le transfert d'EEE causé par le *biofouling*, et a adopté en 2011 les directives, non juridiquement contraignantes, pour le contrôle et la gestion du *biofouling* des navires afin de réduire au minimum le transfert d'EEE. À l'échelle mondiale, il n'existe que des recommandations sur le *biofouling* pour les navires (IMO, 2023) afin de réduire les introductions d'ENI. À l'heure actuelle, la Nouvelle-Zélande est le seul pays à appliquer une gestion nationale complète du *biofouling* sur les navires internationaux (Ministry for Primary Industries, 2024). À l'échelle régionale, l'État de Californie, aux États-Unis, a adopté en 2017 une loi intitulée "Biofouling Management to Minimize the Transfer of Nonindigenous Species from Vessels Arriving at California Ports" (CSLM, 2017).

► La lutte contre le *biofouling*

Les premiers Phéniciens et Carthaginois auraient utilisé de la poix, un mélange de résine et de goudron de bois, et peut-être des gaines de cuivre sur les coques des navires afin de lutter contre le *biofouling*, tandis que la cire, le goudron et l'asphalte étaient utilisés par d'autres cultures antiques (WHOI, 1952). Une autre source (Lunn, 1974) fait état de la découverte d'une galère phénicienne en bois recouverte de plomb datant d'environ 700 av. J.-C. Au III^e siècle av. J.-C., les Grecs utilisaient du goudron, de la cire et des revêtements en plomb, qu'ils fixaient avec des clous en cuivre (Callow, 1990). Quelques siècles plus tard, les Vikings (du VIII^e au XI^e siècle) auraient utilisé occasionnellement du goudron. Du XIII^e au XV^e siècle, la poix est largement utilisée pour protéger les navires, parfois mélangée à de l'huile, de la résine ou du suif. Par exemple, les caravelles de Christophe Colomb ont pu être recouvertes d'un mélange de poix et de suif (WHOI, 1952). Le revêtement en peau de bête est un autre matériau utilisé au XIV^e siècle. Au début du XVI^e siècle, la gaine de plomb est officiellement adoptée par l'Espagne, la France et l'Angleterre (WHOI, 1952), et restera pendant deux siècles le système le plus répandu pour essayer de protéger les coques de navires (Yebra *et al.*, 2004). Cette innovation est venue du besoin de protéger les navires contre les tarets, un mollusque marin se nourrissant de bois immergé.

C'est au milieu du XIX^e siècle qu'apparaissent les premières peintures *antifouling*. Elles consistaient à protéger la coque en dispersant une substance – un biocide – capable de « tuer » les organismes formant les biosalissures dans des liants polymères. Il s'agissait d'oxydes de cuivre, de mercure ou d'arsenic, incorporés dans des liants tels que de l'huile de lin, du goudron ou encore des résines. À partir des années 1970, l'oxyde de cuivre a été remplacé par les organoétains (le TBT, acronyme de tributylétain et ses dérivés), en raison de leurs meilleurs rapports efficacité/longévité/coût. Mais au début des années 1980, la mise en évidence, dans le bassin d'Arcachon, de l'impact néfaste du TBT pour la conchyliculture et pour l'environnement a conduit la France à mettre en place la première réglementation interdisant l'usage des peintures à base d'organoétains pour les bateaux de moins de 25 mètres (décret du 17 janvier 1981), les navires de petite taille étant les plus utilisés dans les bassins conchylicoles, où l'impact des polluants est particulièrement significatif. Après l'introduction de ces restrictions partielles sur les petits bateaux, un rétablissement rapide de l'état des huîtres a été observé en France et au Royaume-Uni (Alzieu, 1991 ; Waite *et al.*, 1991).

L'interdiction française de peintures à base d'organoétains a été reprise dans la Directive européenne relative aux produits biocides (Directive 98/8/CE, DPB), puis par de nombreux pays, conduisant à la Convention internationale sur le contrôle des systèmes antisalissure nuisibles sur les navires : interdiction d'appliquer des revêtements au TBT sur les navires à compter du 1^{er} janvier 2003 ; puis, au 1^{er} janvier 2008, élimination des revêtements contenant du TBT actif. Avec la mise en place de la réglementation, nationale puis internationale, limitant puis interdisant les peintures à base de TBT, les recherches se sont intensifiées afin de mettre au point des revêtements *antifouling* qui soient à la fois efficaces et respectueux de l'environnement, mais aussi adaptés aux singularités des unités et des usages (taille des navires, durée et vitesse des déplacements, zone géographique de la navigation, etc.) (Quiniou et Compère, 2009). Depuis 2008, il y a d'abord eu un retour au cuivre, loin d'être idéal, car il s'accumule dans les sédiments d'une part et certaines algues y sont résistantes d'autre part. Les alternatives écologiques

à ces substances nocives ne sont pas légion (revêtement antiadhésif, graisse naturelle, films de protection). Dans tous les cas, elles constituent des solutions qui appellent un entretien plus fréquent et, forcément, un coût plus élevé d'exploitation du navire.

Une revue récente (Qiu *et al.*, 2022) a dénombré six modes de lutte contre le *biofouling* des navires *via* les revêtements en cours de développement :

- les revêtements biocides, composés d'une matrice, généralement classée comme insoluble, mixte ou autopolissante, qui libère de façon contrôlée une substance biocide active d'origine naturelle ou synthétique;
- les revêtements basés sur la « mouillabilité » (*wettability*), avec des matériaux hydrophobes, hydrophiles ou amphiphiles (c'est-à-dire moitié hydrophiles et moitié hydrophobes). De faible énergie de surface, ces revêtements antiadhérents empêchent l'adhésion d'espèces indésirables et ne contiennent pas de biocide. Le *biofouling* ne peut adhérer solidement et/ou est éliminé par les frottements de l'eau lors des déplacements ou par jet d'eau sous pression. Les deux groupes de polymères les plus connus sont les fluoropolymères et les silicones. Ces types de revêtements sont bien adaptés pour les bateaux côtiers naviguant à vitesse élevée (jusqu'à 30 nœuds) ou pour les navires réguliers de haute mer avançant à plus de 15-22 nœuds. Ils ont vu le jour au début des années 1970, mais leur développement n'a pas connu l'essor espéré, malgré une durée de vie relativement longue (trois ans en général, comparé aux peintures *antifouling* au cuivre qu'il faut réappliquer tous les un à deux ans), car ils présentent de nombreuses faiblesses. Bien que les technologies ne cessent de s'améliorer, on peut souligner le coût de revient élevé, les problèmes d'adhésion sur les coques et l'incompatibilité avec les sous-couches existantes, les faibles propriétés mécaniques ainsi que les difficultés de réparation et de maintenance;
- les revêtements « autorenovelables », avec des peintures autopolissantes (*self-polishing*) et/ou dégradables. Soit la surface est érodée et renouvelée régulièrement, empêchant ainsi les organismes de se fixer durablement, soit l'agent *antifouling* est libéré en continu de la matrice de revêtement;
- les revêtements « switchables », aussi appelés *smart-material*, qui modifient leurs propriétés en réponse aux facteurs environnementaux (température, luminosité, pH, salinité). Actuellement utilisés dans les milieux médicaux et alimentaires, ces revêtements ne sont pas prêts à être déployés à large échelle;
- les revêtements biomimétiques, où les propriétés physico-chimiques d'une espèce sont imitées, tels que les revêtements inspirés par la peau de requin ou la structure superhydrophobe des ailes de cigale. Toutefois, il n'a pas encore été démontré que les nanostructures bio-inspirées peuvent résister à l'usure rencontrée sur de grandes surfaces telles les coques de navires, de sorte que les nanostructures peuvent se détacher et perdre en efficacité (Ali *et al.*, 2024);
- les stratégies de nettoyage physique (le nettoyage en eau [IWC] et le carénage). Résumées par Song et Cui (2020), les méthodes de nettoyage peuvent être classées en trois catégories : le nettoyage manuel des coques, les systèmes de nettoyage à brosse rotative motorisée, et la technologie de nettoyage sans contact (ex. : le jet d'eau à haute pression, le jet d'eau à cavitation, le nettoyage par ultra-sons). Les systèmes d'IWC impliquent généralement l'utilisation d'un module de nettoyage piloté par des plongeurs ou à distance, qui éliminent le *biofouling* des surfaces de la coque (figure 2.5). L'IWC peut être décrit comme étant soit proactif soit réactif (Scianni et Georgiades, 2019). L'IWC proactif consiste à éliminer ou à réduire périodiquement la croissance

du biofilm sur les surfaces des navires. L'IWC proactif élimine également les stades microscopiques nouvellement installés ou attachés des organismes du *biofouling*, afin de minimiser ou d'empêcher la croissance des macrosalissures (Tribou et Swain, 2010). L'IWC réactif est principalement utilisé pour éliminer les macrosalissures déjà établies (Scianni et Georgiades, 2019) et peut inclure la capture, le traitement et l'élimination des débris (Tamburri *et al.*, 2021).

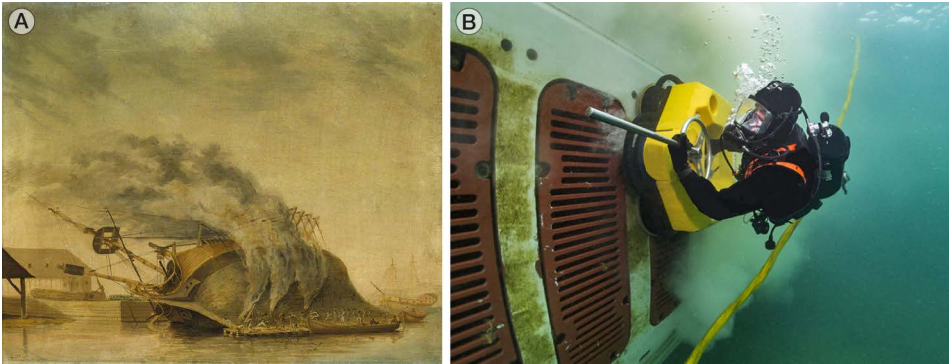


Figure 2.5. Deux illustrations de la lutte contre le *biofouling* des coques au fil des siècles. A) *A Ship Hove Down and Burning Off*, de Gabriel Bray (circa 1780). Le navire en carène de la marine britannique est couché sur le côté pour accéder aux parties habituellement immergées. Le goudron est brûlé et ôté de la coque pour éliminer le *biofouling*, puis remplacé. B) Un plongeur effectuant un nettoyage en eau (IWC) grâce à un système de nettoyage à brosse rotative motorisée.

Cette dernière stratégie fait l'objet de beaucoup d'attention au niveau de l'OMI, et une réelle compétition s'est engagée dans l'industrie pour développer le système IWC qui sera approuvé par l'OMI. Tout comme les cinq autres modes de lutte contre le *biofouling* cités ci-dessus, l'IWC du *biofouling* a des résultats positifs (ex. : le maintien d'une efficacité énergétique optimale des navires et la diminution du risque de biosécurité) et des conséquences négatives involontaires (ex. : la libération d'organismes vivants, de biocides et de microplastiques). Plusieurs approches existent pour atténuer ces conséquences négatives, notamment la capture des débris, avec un double traitement des matières particulaires et dissoutes ôtées. Toutefois, il est peu probable que ces approches permettent d'éliminer tous les risques environnementaux. Les décideurs politiques doivent être conscients de l'ensemble des risques liés aux IWC et des compromis nécessaires pour équilibrer ces mesures de mitigation (Scianni *et al.*, 2023). En 2023, l'OMI a approuvé de nouvelles recommandations sur le *biofouling*, qui révisent la version de 2011, et a décidé de poursuivre la réalisation des directives sur l'IWC d'ici 2025.

La durée de vie des revêtements *antifouling* pour les navires commerciaux est généralement de cinq ans (Lagerström *et al.*, 2022). Malgré les améliorations substantielles apportées au cours des quarante dernières années, les revêtements n'empêchent pas systématiquement l'accumulation de salissures biologiques sur toutes les surfaces des navires au cours de leur durée de vie. Les accumulations ont tendance à se produire lorsque les revêtements vieillissent (Chan *et al.*, 2022) et lorsque les navires ont des périodes d'immobilisation prolongées (Ruiz *et al.*, 2022).

En résumé, les spécialistes des matériaux et les biologistes ont encore beaucoup à faire pour mettre au point des revêtements efficaces et respectueux de l'environnement dans la lutte contre le *biofouling* (Qiu *et al.*, 2022). À ce jour, il n'existe pas encore de méthode *antifouling* qui soit à la fois efficace, de long terme, applicable à l'international et respectueuse de l'environnement (Ali *et al.*, 2024). La course au brevet pour le revêtement ou pour le système d'IWC homologué par l'OMI est toujours en cours, car l'enjeu est de taille (littéralement 350 km², voir section « Les navires, des habitats flottants »). Pour mieux comprendre le risque d'invasions d'ENI marines *via* le *biofouling* des coques de navires, il conviendrait de prendre en compte plusieurs éléments d'analyse : la combinaison de la WSA des coques et de la présence de zones de niches — avec la densité des organismes dans les communautés de *biofouling* sur la coque exposée et dans les zones de niche —, les caractéristiques biologiques favorisant l'installation des ENI, par exemple leur capacité de reproduction ou leur cycle de vie, et la présence, l'âge et la condition d'un revêtement *antifouling*.

►► Pour conclure

Le transport maritime représente 90 % du commerce mondial en volume. Le modèle économique français ne fait pas exception, avec 72 % de son commerce extérieur passant par la voie maritime. Rappelons cependant que les hydrocarbures, et plus globalement les trafics énergétiques (charbon, gaz), associés aux minerais et aux céréales occupent près des deux tiers de ces flux. Il en résulte un paradoxe. Si les armateurs du conteneur et de la croisière apparaissent le plus souvent comme appartenant au secteur le plus médiatisé des problématiques de transition écologique, ils composent en fait la partie la plus visible d'un secteur largement dominé par les activités des flottes vraquières et conventionnelles (*bulk carrier* et *general cargo*), dont les modalités d'exploitation leur autorisent une relative discrétion en tant que figures entrepreneuriales. Alors que la CMA-CGM, la Maersk ou la MSC peuvent être considérées comme des entreprises emblématiques du secteur, qui connaît, au-delà de quelques spécialistes, Teekay Corp., Euronav NV ou Scorpio Tankers Inc., les trois plus grands armateurs mondiaux du transport de pétrole ? Les premiers nous amènent textiles et matériel informatique d'origine asiatique, les seconds ne fréquentent que les raffineries. Tous sont cependant au cœur des besoins sociétaux, soulignant que ces activités sont intimement liées à l'appétit consumériste du monde.

Ainsi, la diversité et la densité des transferts, l'étendue géographique et la longévité historique du trafic maritime ont élevé le transport maritime dans son ensemble au statut de la voie d'introduction prépondérante d'ENI marines, contribuant ainsi au fait que les estuaires et les baies font partie des écosystèmes les plus altérés de la planète (Carlton, 1996). Rappelons que, durant les cinquante dernières années, plus de 2 200 détections d'espèces introduites ont été réalisées dans 49 écosystèmes aquatiques à travers le monde, ce qui représente une introduction tous les 8,4 jours (Bailey *et al.*, 2020). Alors que l'on sait le rôle joué dans ce processus par les canaux interocéaniques, de Suez et de Panama, la perspective de l'ouverture de routes arctiques alimente un fantasme dangereux. Un fantasme, parce que cette perspective n'est nourrie que par les intérêts des industries extractives à exploiter ces gisements et que la circulation des conteneurs n'aurait guère de bénéfices à tirer de ces nouvelles routes. En effet, les principales lignes de conteneurs du monde optimisent leurs itinéraires le long d'un réseau

de ports qui offrent des voies de communication développées vers les hinterlands, tels que le transport fluvial et les chemins de fer, afin de distribuer les marchandises aux clients et aux consommateurs. Comme les voies du nord traversent des territoires en grande partie inhabités, aucune escale de ce type n'est possible, ce qui réduit fortement l'attrait de l'itinéraire pour les opérateurs de lignes régulières. Dangereux, car l'idée même d'anthropiser lourdement ces espaces, pour l'instant relativement sanctuarisés, n'est pas à même d'offrir un signal positif en matière de décontamination du monde, pour reprendre l'expression de François Jarrige et de Thomas Le Roux (2017), et plus largement de trajectoire écologique planétaire.

Les considérations environnementales dans le secteur du transport maritime connaissent toutefois quelques inflexions. L'évolution récente de la politique de gestion du *biofouling* reflète la nécessité croissante de s'attaquer au problème à la lumière des progrès réalisés dans la gestion des ballasts au cours des dernières décennies. Malgré plus d'un siècle d'inquiétude quant au rôle des eaux de ballast dans le transport des ENI, l'élaboration et la mise en œuvre de la convention BWM ont été un processus essentiellement réactionnaire. Il reste indispensable que l'OMI accélère ses efforts pour examiner et réviser les lignes directrices sur le *biofouling*, afin d'établir un cadre réglementaire international de biosécurité qui soit à la fois protecteur et coordonné. Si les armateurs sont les premiers concernés par l'application de ces mesures, les autorités portuaires constituent le rouage essentiel qui permettra le respect de ces règles. On comprend dès lors que les gouvernances portuaires et les conditions politiques dans lesquelles elles se déploient, avec plus ou moins de fermeté et de moyens, composent un enjeu majeur de l'écologisation des pratiques maritimes.

Chapitre 3

Diversité, structure et fonctionnement des écosystèmes portuaires

Jean Charles Leclerc, Robin Gauff

Les écosystèmes* urbains constituent une variété nouvelle d'habitats au sein desquels se développent des communautés* composées d'une faune et d'une flore particulières (Bulleri *et al.*, 2020; Todd *et al.*, 2019). En milieux portuaires, ces communautés ont principalement été étudiées sur des substrats durs, associés pour l'essentiel aux infrastructures portuaires (ex. : enrochements, jetées, piliers, pontons). Comparées aux substrats durs naturels, les infrastructures portuaires se distinguent par leur structure (rugosité, faible complexité, pente), leurs propriétés (physico-chimie, flottabilité) et leur distribution spatiale (Firth *et al.*, 2016b). Ces caractéristiques ont des conséquences sur les communautés portuaires. Une de leurs particularités communes est notamment la présence d'un grand nombre d'espèces non indigènes* (ENI), mais aussi un fonctionnement écosystémique particulier. Les recherches à ce sujet étant encore émergentes (Airoldi *et al.*, 2021; Bishop *et al.*, 2017; Todd *et al.*, 2019), les résultats ne sont pas assez nombreux pour établir une relation entre la typologie portuaire et les propriétés écosystémiques. Néanmoins, au cours de ce chapitre, nous présenterons quelques-uns des processus écologiques et écosystémiques caractéristiques des ports, tels que documentés à ce jour.

► Influence de l'habitat portuaire sur les flux écologiques

En milieux portuaires, les brise-lames et les digues sont érigés pour protéger les infrastructures côtières et les navires, entraînant une modification ou une réduction de l'hydrodynamisme* pouvant être accentuées par la présence de seuils et/ou d'écluses. Les échanges d'eau avec le milieu marin ouvert sont ainsi généralement réduits. De plus, les habitats portuaires peuvent être soumis à l'influence des rejets d'eaux usées, d'eaux industrielles et d'eaux de ruissellement. Tout ceci peut altérer de nombreuses caractéristiques abiotiques du milieu, notamment la température, la turbidité, la lumière, la salinité et les niveaux de pollution (Johnston *et al.*, 2017; Todd *et al.*, 2019). Ces conditions particulières de l'habitat ont des conséquences sur les flux écologiques, c'est-à-dire les flux d'individus, de matière ou d'énergie.

Rôle de l'hydrodynamisme, du transport maritime et de la fragmentation sur les flux d'individus

Les organismes marins présentent une diversité de cycles de vie, et nombreuses sont les espèces caractérisées par une succession de phases de vie dans la colonne d'eau (ex. : stades larvaires de crustacés, méduses de cnidaires, spores de certaines algues brunes), puis sur le fond (ex. : post-larves, juvéniles puis adultes dans le cas des crustacés). Pour ces espèces, en absence de dispersion générée par les activités humaines, la dispersion naturelle des individus et leur recrutement* – deux processus clés de la connectivité écologique des populations, c'est-à-dire les flux d'individus entre populations – peuvent être altérés du fait de la présence de ports (Bishop *et al.*, 2017). Ainsi, pour les espèces peu mobiles ou présentant des stades dispersifs à faible durée de vie, telles que certaines grandes algues brunes, la construction d'un port engendre une fragmentation de l'habitat naturel qui peut réduire la connectivité entre leurs populations, ce qui peut engendrer leur déclin en augmentant leur sensibilité vis-à-vis de perturbations* (Gorman et Connell, 2009). Au contraire, des populations d'espèces à larves mobiles et longévives dans la colonne d'eau, telles que de nombreux mollusques, seront moins sensibles à la fragmentation de leurs habitats (Bishop *et al.*, 2017). Par ailleurs, en modifiant les échanges d'eau avec le milieu extérieur, les infrastructures portuaires peuvent limiter les entrées et les sorties de propagules* (ex. : larves, spores, juvéniles, boutures) entre ports, mais aussi entre les ports et les habitats naturels ou artificiels environnants (Floerl et Inglis, 2003; Touchard *et al.*, 2023).

En revanche, on peut s'attendre à ce qu'une proportion importante du transport vers ou à partir de ces milieux soit « assistée » par les activités humaines, que ce soit avec le rejet de sédiments et d'eaux de ballast ou par le *biofouling** sur des substrats artificiels mobiles (coques de bateaux et déchets flottants). Ces effets sont illustrés avec les ENI : les ports sont considérés comme des plaques tournantes d'introduction, d'établissement et de dispersion de ces espèces (Carlton, 1996; Johnston *et al.*, 2017) *via* le trafic maritime (voir chapitre 2).

Outre les vecteurs de transport, la multiplication de nouveaux substrats au sein des ports affecte également la taille des populations des espèces à même de les coloniser, avec des effets en cascade sur les pressions de propagules associées (Ros *et al.*, 2020). Le recrutement de ces propagules, à l'origine de nouveaux individus dans les populations, va être influencé par une multitude de facteurs, par exemple liés aux différents *stimuli* physico-chimiques (molécules associées à certains biofilms*, lumière), à l'orientation des larves dans la colonne d'eau (taxie) ou au déclenchement de leur métamorphose (Blockley et Chapman, 2006; Clark et Johnston, 2009; Gauff *et al.*, 2024; Wiczeorek et Todd, 1998).

Effets de la turbidité sur la production primaire et de la matière organique

Que ce soit en milieu naturel ou dans les environnements artificiels, les conditions de lumière, de turbidité et hydrologiques sont critiques pour la distribution des organismes photosynthétiques, responsables de la production primaire, tels que le phytoplancton*, le microphytobenthos* et les macrophytes*. Ces organismes alimentent les réseaux trophiques* côtiers de manière directe, car ils sont consommés par les organismes filtreurs pélagiques ou benthiques et les brouteurs (voir section

«Effet de la disponibilité en matière organique sur l'abondance et la diversité des consommateurs associés»), mais aussi de façon indirecte en alimentant la boucle microbienne qui assure le recyclage des nutriments.

Bien qu'elle n'ait pas été étudiée de manière approfondie, la production primaire des milieux portuaires présente des différences avec les milieux naturels environnants. En effet, lorsque le confinement des eaux portuaires est important, notamment dans les ports endigués ou dans des régions caractérisées par de faibles marées, une accumulation de nutriments et des efflorescences de phytoplancton peuvent se produire, surtout lorsque des apports d'exutoires d'eau s'intensifient (Rossano *et al.*, 2020). Une augmentation des nutriments décuple la productivité des communautés de phytoplancton, généralement dominées par quelques espèces opportunistes et tolérantes aux stress (ex. : pollutions, Cloern et Jassby, 2010; Rossano *et al.*, 2020), comprenant aussi des espèces nuisibles et toxiques (Mozetič *et al.*, 2019; figure 3.1A).

Cette production primaire pélagique exacerbée peut contribuer à augmenter la turbidité, également accrue avec la resuspension de sédiments due au trafic maritime (Eriksson *et al.*, 2004), les effets des infrastructures sur la réduction de l'hydrodynamisme, l'accumulation de débris organiques exogènes ou encore la sédimentation de fèces, de débris algaux ou coquillers des organismes colonisant les infrastructures portuaires (Heery *et al.*, 2018; Martinez *et al.*, 2019).

Pour les producteurs primaires benthiques, ces conditions de turbidité importante peuvent non seulement affecter leur photosynthèse, mais aussi leur survie à différents stades de vie par étouffement. La littérature documente en effet une dégradation des fonctions* associées à ces organismes (ex. : production de matière organique, habitat) en milieu portuaire. Par exemple, une étude portant sur l'impact d'une construction portuaire de Long Island a révélé une baisse de moitié de la production du microphytobenthos et de près de 20 % de la production macroalgale (Iannuzzi *et al.*, 1996). Les surfaces faiblement inclinées sont généralement caractérisées par de faibles densités d'algues brunes de l'ordre des Fucales ou des Laminariales, qui selon les conditions et la profondeur (Eriksson *et al.*, 2004) peuvent être remplacées par des tapis d'algues filamenteuses (Vaselli *et al.*, 2008). Ce phénomène, observé dans les ports, est plus largement associé à l'urbanisation et à l'interaction de multiples stress auxquels ces espèces fondatrices* sont sensibles (turbidité, acidification, réchauffement, polluants; Benedetti-Cecchi *et al.*, 2001; Bulleri *et al.*, 2020; Tamburello *et al.*, 2012). Néanmoins, Fucales et Laminariales peuvent également trouver des conditions favorables le long des pontons, sous réserve d'un régime thermique adéquat et d'un bon brassage hydrodynamique favorisant la photosynthèse, par exemple à l'entrée des ports (Leclerc *et al.*, 2024). Il faut remarquer que les effets listés ci-dessus sont cependant variables selon les localités et les habitats. Les couvertures des surfaces verticales portuaires par les grandes macroalgues peuvent parfois être équivalentes à celles des milieux naturels à faible profondeur (Dafforn *et al.*, 2012; Mayer-Pinto *et al.*, 2018a), alors qu'elles peuvent être réduites, voire inexistantes sur certaines structures ombragées (Blockley et Chapman, 2006) ou dans certaines zones faiblement connectées à des populations sources (Cacabelos *et al.*, 2016; Leclerc *et al.*, 2024). À noter également que, parmi les macroalgues qui colonisent les pontons, les structures des communautés sont souvent bien distinctes des récifs naturels environnants, et certaines ENI, telles que le wakame, une algue brune d'origine asiatique introduite en Europe, peuvent y trouver des conditions propices à leur installation (Epstein *et al.*, 2019; Mineur *et al.*, 2012).

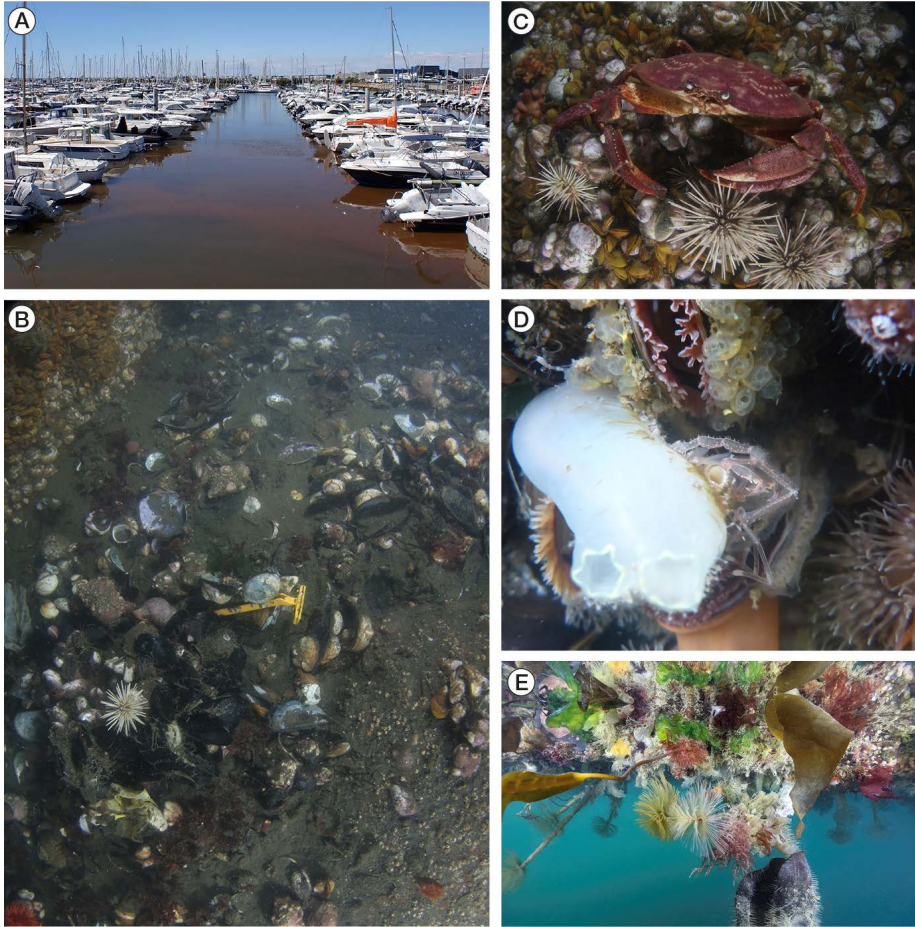


Figure 3.1. Exemples d'espèces opportunistes et de communautés portuaires.

A) Bloom (efflorescence) de *Lingulodinium polyedra* dans un port de plaisance de la côte atlantique française. B) Dépôt coquillier et organique d'un fond meuble sous-plombant un pilier dans un port chilien. C et D) Exemples de macroprédateur (C, un crabe) et de microprédateur (D, un amphipode) de faune sessile*. E) Communauté sessile de pontons flottants d'un port de plaisance en Bretagne Nord comprenant divers phylums de macroalgues (Ochrophyta, Chlorophyta, Rhodophyta) et de macrofaune (Porifera, Cnidaria, Annelida, Bryozoa, Chordata).

D'autres types de conséquences de la distribution particulière des producteurs primaires dans les zones portuaires ont été relevés. Ainsi, les Laminariales peuvent présenter de plus faibles taux d'érosion (c'est-à-dire la dégradation ou la perte progressive des frondes, qui sont les parties foliacées de ces grandes algues brunes) et donc d'export de matière organique, quand elles se trouvent sur des substrats artificiels verticaux par rapport aux récifs naturels environnants (Mayer-Pinto *et al.*, 2018a). Une des explications avancées est un changement des interactions biotiques. En effet, les biofilms épiphytiques peuvent différer selon l'habitat, avec davantage de bactéries associées à des maladies ou à leur dégradation en habitats artificiels (Marzinelli *et al.*, 2018). Les macroépiphytes (bryozoaires, hydrides, ascidies) peuvent également proliférer dans ces habitats (Marzinelli *et al.*, 2011). Ainsi, des assemblages préensemencés en macroalgues ou nonensemencés (témoins) peuvent après plusieurs mois être identiquement colonisés par ce *biofouling*

constitué de micro- et de macro-organismes typiques des milieux portuaires. Ces différents assemblages peuvent alors présenter des flux d'oxygène (c'est-à-dire des indicateurs de production nette et de respiration) identiques (Le Gal, Leclerc *et al.*, soumis pour publication). Il est enfin à noter que des accumulations de macroalgues en épave (c'est-à-dire échouées et/ou dérivant librement) sont communes dans les milieux portuaires, que ce soit en tapis sur le fond ou en radeaux flottants autour des pontons, mais leur dynamique et leur fonctionnement sont méconnus.

Effet de la disponibilité en matière organique sur l'abondance et la diversité des consommateurs associés

Bien que l'espace colonisable dans les habitats portuaires soit la principale ressource limitante pour les espèces des assemblages sessiles, les structures portuaires offrent de nouveaux habitats (substrats artificiels) avantageant ces communautés (Stachowicz *et al.*, 2002; Sutherland, 1974). Ces communautés sont d'autant plus favorisées par la disponibilité en matière organique produite depuis la colonne d'eau jusqu'aux substrats benthiques, une matière organique susceptible d'être utilisée par de nombreux types de consommateurs (bactéries, brouteurs, suspensivores, dépositivores).

Les assemblages d'espèces sessiles des milieux portuaires sont dominés par les suspensivores et les dépositivores (ex. : cnidaires, bryozoaires, ascidies, bivalves, annélides), qui sont favorisés entre autres par la forte concentration en matière organique d'origine planctonique. Par analogie avec ce qui est observé en milieu naturel (Schaal *et al.*, 2016; Wernberg *et al.*, 2019), il est vraisemblable que ces organismes profitent aussi de la matière organique libérée par érosion et décrochage des macroalgues. Ces suspensivores sessiles exercent un contrôle sur l'ensemble de la matière organique de la colonne d'eau par filtration plus ou moins active selon les taxons ou les conditions environnementales (ex. : température, exposition aux polluants). De plus, ils rétro-alimentent la neige marine* sédimentant à travers leurs fèces et pseudo-fèces.

Concernant les sédiments portuaires, les teneurs en matière organique et bien souvent en contaminants (métaux lourds, coliformes fécaux, biocides) peuvent y être élevées, en particulier sous les infrastructures colonisées (figure 3.1B) et en fond de ports. Ceci a des conséquences en cascade sur la diversité microbienne et autres consommateurs primaires appartenant à la méiofaune et à la macrofaune (Callier *et al.*, 2009; Heery *et al.*, 2018). Ces accumulations, générant entre autres d'importantes concentrations en sulfides, se traduisent généralement par une perte de diversité avec une dominance des communautés benthiques par des espèces opportunistes et tolérantes aux polluants, telles que certains annélides parmi les familles des Capitellidés, des Lumbrinérédés et des Tubificidés.

► Influence de l'environnement sur les interactions entre espèces

Rôle de la prédation sur la dynamique des communautés sessiles

Comme d'autres interactions biotiques, la prédation* peut avoir un rôle majeur dans la structuration à petite échelle des communautés côtières, y compris dans les ports. Plusieurs études suggèrent ainsi que le broutage des macroalgues participe aux différences de distribution des organismes observées entre les habitats portuaires et les

habitats naturels ainsi qu'au sein des habitats portuaires. Une étude en mer Adriatique, basée sur la transplantation de cystoseires (Fucales) et couplée à des expériences d'exclusion de macroprédateurs, a ainsi suggéré que les limites de croissance de ces algues brunes sur les structures artificielles étaient liées à leur consommation par divers poissons et crabes, abondants autour de ces habitats (Ferrario *et al.*, 2016). De même, une étude en Tasmanie reposant sur la transplantation, entre un habitat naturel et des ports de plaisance, de dalles de ciment précolonisées par des assemblages de diverses espèces algales, a mis en avant une baisse de moitié de la couverture algale totale dans le port (Fowles *et al.*, 2018), avec cependant des effets contrastés selon les groupes fonctionnels algaux, dont des effets positifs pour les algues filamenteuses. Dans cette étude, une augmentation de la densité de macrobrouteurs (oursins, gastéropodes) avait été observée dans les ports, ce qui suggérerait que la baisse de couverture algale résultait de la prédation sur les grandes algues, sans toutefois que cet effet ait été formellement démontré. Ces observations d'une augmentation des brouteurs, et donc du broutage, ne semblent toutefois pas généralisables à tous les habitats portuaires. Par exemple, sur des surfaces fortement inclinées (enceintes, piliers, pontons) de la rade de Sydney, les communautés de brouteurs sont environ deux fois moins diversifiées et abondantes sur les substrats artificiels que sur les substrats naturels (Mayer-Pinto *et al.*, 2018a). Les différences d'abondance en organismes brouteurs dans les ports peuvent donc avoir des effets variés sur la dynamique des communautés de macroalgues (Cole *et al.*, 2005; Leclerc *et al.*, 2024). À noter que ces brouteurs peuvent aussi influencer les communautés de faune sessile, par exemple par un « effet bulldozer » qui traduit l'exclusion des espèces sessiles lorsque les brouteurs se déplacent (Nydam et Stachowicz, 2007; Osman et Whitlatch, 2004).

Concernant la prédation sur la faune sessile des habitats portuaires, à l'instar du broutage sur les algues, elle est généralement plus intense envers les « proies faciles », c'est-à-dire comestibles et peu défendues (ex. : ascidies ou hydraires), et ce bien qu'une sélectivité puisse se mettre en place sur certaines espèces ou certains stades de vie (Gauff *et al.*, 2022b; Osman et Whitlatch, 2004). Ainsi, une « compétition apparente » (c'est-à-dire en fait largement due à de la prédation sur certains types d'organismes) se met en place dans les communautés au profit des espèces les mieux défendues, par exemple par des structures calcifiées (ex. : balanes, mollusques, bryozoaires; Leclerc *et al.*, 2023; López et Freestone, 2022). L'effet de la prédation varie néanmoins avec le type de microhabitat considéré. Ainsi, les communautés de la faune sessile, qui abondent, voire dominent les surfaces inclinées, sont souvent structurées par une intense prédation de la part de divers consommateurs (Giachetti *et al.*, 2020; Leclerc *et al.*, 2020a; Needles *et al.*, 2015). Il en est de même pour les murs et les piliers, en contact avec des fonds riches en matière organique qui abritent de nombreux micro et macroprédateurs benthiques mobiles (figure 3.1C-D), tels que des échinodermes (oursins, étoiles de mer), des crustacés (crabes, crevettes, amphipodes), des mollusques (gastéropodes, poulpes) et des vertébrés pélagiques (poissons, loutres, otaries) (Heery *et al.*, 2018; Needles *et al.*, 2015; Rogers *et al.*, 2016). En revanche, avec un contact réduit, voire inexistant avec le fond, les communautés sessiles colonisant les structures flottantes (pontons, bouées) sont moins soumises aux prédateurs benthiques, et ceci a des conséquences visibles pour la dynamique de leurs communautés (ex. : sélection de proies résistantes) (Giachetti *et al.*, 2020; Vieira *et al.*, 2021). Ces communautés sessiles des structures flottantes sont par contre des proies pour des poissons et des

oiseaux (ex. : goélands en Manche) pouvant être localement abondants et développant de nouveaux comportements alimentaires en zones portuaires (Holman *et al.*, 2019; Leclerc *et al.*, 2024).

Ci-dessus ont été abordés des effets à microéchelle, au sein d'un habitat portuaire. Mais il faut noter que des variations d'intensité de la prédation et de ses effets sur la structure et la dynamique des communautés portuaires ont été aussi mises en évidence à très grande échelle, avec la latitude. À travers des expériences d'appâtage ainsi que d'exposition et d'exclusion de prédateurs à large échelle, il a été montré que l'intensité de prédation en milieu portuaire est maximale autour de l'équateur (Ashton *et al.*, 2022). Or ces résultats contrastent avec les pics de consommation par des prédateurs généralistes observés autour de 20-30° de latitude dans des habitats naturels côtiers (herbiers, sédiments) et océaniques (Whalen *et al.*, 2020).

Importance de la facilitation entre espèces : cas des espèces fondatrices

Parallèlement aux interactions interspécifiques négatives (compétition, prédation) discutées plus haut, il existe aussi dans les habitats portuaires des interactions positives nommées « facilitations ». La création d'un habitat par une espèce (c'est-à-dire une espèce fondatrice) pour d'autres espèces est l'une des formes les plus intuitives de facilitation. En comparaison des connaissances sur les espèces fondatrices en milieux naturels, il existe beaucoup moins d'informations sur le rôle de ces espèces en milieux marins urbains (Firth *et al.*, 2016b). Néanmoins, les études réalisées à ce jour montrent qu'il s'agit d'un processus important dans les habitats portuaires. Par exemple, en étudiant des assemblages sessiles, âgés d'à peine 3 mois, sous les pontons flottants de deux ports de plaisance, Leclerc et Viard (2018) avaient observé une diversité remarquable de macrofaune mobile (144 taxons). Or la richesse et l'abondance (variant de 100 à 1 200 ind./dm²) de cette faune mobile étaient d'autant plus importantes que le volume interstitiel (volume libre) créé par la faune sessile, représentée par 21 taxons, était important, et ce indépendamment de la complexité du substrat artificiel sur lequel elle était établie. Avec d'autres études (Ros *et al.*, 2020; Sellheim *et al.*, 2010; Vicente *et al.*, 2021), ces résultats suggèrent une facilitation pour les espèces mobiles par les assemblages sessiles qui pourrait être déterminante pour la dynamique écologique des communautés portuaires.

Les mécanismes pouvant expliquer ces processus de facilitation pourraient être des effets directs, tels qu'une augmentation de la surface disponible à la colonisation (pour les épibiontes), ou indirects *via* notamment de nouvelles interactions hôte-épibiontes ou une amélioration des conditions face aux stress associés à ces habitats (Sellheim *et al.*, 2010). Il convient également de noter que les relations entre espèces fondatrices et espèces subordonnées peuvent varier le long d'un gradient de stress (Bertness *et al.*, 2014), la facilitation étant généralement plus marquée dans des conditions stressantes que dans des conditions bénignes. Par exemple, des études montrent que les interactions entre les espèces fondatrices et la complexité de l'habitat primaire, ainsi que leurs effets sur les communautés associées, sont amplifiées en présence d'un stress de dessiccation, notamment le long des enceintes et des piliers situés dans la zone de balancement des marées (Vozzo *et al.*, 2021). Dans ces conditions stressantes, les espèces subordonnées bénéficient davantage

de l'amélioration des conditions abiotiques conférée par les espèces fondatrices. Cependant, vérifier cette hypothèse en milieu portuaire reste complexe, en raison de la multiplicité des situations, des perturbations et des stress rencontrés (Montie et Thomsen, 2023 ; Vieira *et al.*, 2021).

► Stabilité des écosystèmes portuaires : les espèces non indigènes comme facteurs de perturbations

À quelques exceptions notables en lien avec des enjeux de restauration et d'ingénierie écologique (Benedetti-Cecchi *et al.*, 2001 ; Gorman et Connell, 2009), la majorité des études portant sur la stabilité* des écosystèmes portuaires ont porté sur les communautés sessiles des substrats artificiels, y compris les travaux pionniers de Sutherland (1974). Ces communautés se développent rapidement sur ces substrats, ce qui facilite leur manipulation expérimentale. Dans ces écosystèmes portuaires, les ENI, nombreuses en milieu portuaire (voir chapitre 1), sont une source potentielle de perturbations (Anton *et al.*, 2019 ; Catford *et al.*, 2012 ; Elton, 1958 ; encadré 3.1). Ainsi, les substrats artificiels des milieux portuaires ont été largement utilisés pour l'étude des mécanismes d'introductions biologiques en milieu marin (ex. : Stachowicz *et al.*, 2002). Nous nous focaliserons donc ici sur la stabilité des communautés indigènes, en réponse aux ENI, déclinée sous ses composantes de résistance et de résilience.

Encadré 3.1. Place des espèces non indigènes dans la dynamique des communautés

De nombreuses ENI ont établi des populations pérennes et font partie intégrante des communautés portuaires et du fonctionnement des écosystèmes portuaires (Bulleri *et al.*, 2020 ; Johnston *et al.*, 2022 ; Rondeau *et al.*, 2022 ; voir chapitre 1). Par manque d'information historique, certains travaux pionniers sur la résistance biotique, et plus généralement en écologie, ont d'ailleurs parfois assigné des espèces indigènes comme ENI, et *vice versa* (Darling et Carlton, 2018 ; Stachowicz *et al.*, 2002 ; Sutherland, 1974). Face à une perturbation, les ENI peuvent naturellement contribuer à certaines fonctions du système (ex. : biomasse, flux d'énergie) à travers des dynamiques compensatoires, et ce, que ces ENI présentent des traits fonctionnels similaires (c'est-à-dire redondants) ou distincts (ex. : un opportuniste, une nouvelle espèce fondatrice, un nouveau prédateur) de ceux des espèces indigènes (Daly *et al.*, 2023 ; Leclerc *et al.*, 2023). Selon le contexte environnemental, cette contribution fonctionnelle sera aussi déterminante quant à l'impact (négatif ou positif) qu'une ENI aura localement sur les individus, les populations et les communautés indigènes, tout comme sur le fonctionnement du système (Anton *et al.*, 2019). Bien que des ENI sessiles opportunistes ou tolérantes à une perturbation puissent par compensation accentuer la résistance et la réactivité des communautés portuaires, elles peuvent aussi freiner leur résilience par préemption de la ressource ou par moindre résistance à d'autres perturbations (Nydam et Stachowicz, 2007 ; Catford *et al.*, 2012 ; Gauff *et al.*, 2022a ; voir section « Importance de la facilitation entre espèces : cas des espèces fondatrices »). Quel que soit le sens (négatif ou positif) et la force des impacts des ENI à l'échelle locale, la reconnaissance de l'effet des introductions biologiques à plus large échelle (ex. : homogénéisation biotique, voir section « Des communautés témoignant d'une homogénéisation biotique ? » et Elton, 1958) explique la nécessaire prise en compte des ENI dans les mesures de gestion.

La première facette de la stabilité d'une communauté est sa résistance écologique, qui reflète la capacité d'un système à supporter ou absorber une perturbation sans montrer de changement visible. En lien avec ce concept, la « résistance biotique » telle que définie par Elton (1958) prédit que l'établissement et la propagation d'une ENI introduite dans une communauté diversifiée seront limités par l'intensité des interactions qui se mettent en place avec les espèces locales. Cette résistance a été observée par exemple au Chili lors d'une expérience de transplantation d'assemblages de faune sessile, principalement indigène, depuis un site témoin vers un milieu portuaire soumis à de fortes pressions

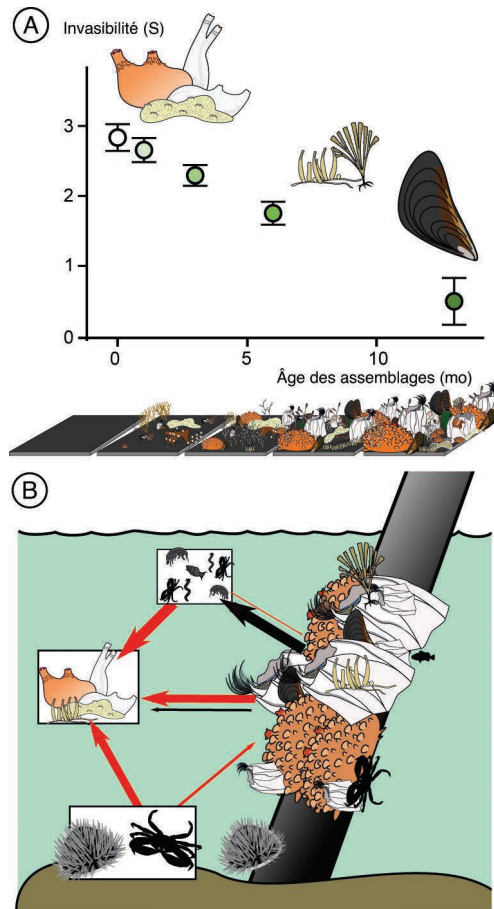


Figure 3.2. Résumé de travaux expérimentaux sur la stabilité des communautés sessiles indigènes dans la région du Biobío (Chili) vis-à-vis de la pression de propagules locales, notamment en ENI.

A) Succès d'invasion des assemblages (invasibilité en nombre d'espèces : S) en fonction de leur âge (mois : mo), ici illustré par l'augmentation du nombre d'ENI (entre un site envahi et un site témoin) quatre mois après transplantation d'une série expérimentale. La position des ENI dessinées le long de l'axe des abscisses révèle leur optimum de succès de colonisation au sein des assemblages (d'après les pourcentages de couverture observés). B) Interactions principales, entre espèces néocosmopolites (dont ENI) et espèces indigènes fondatrices, macro et microprédateurs, impliquées dans la résistance et la résilience des communautés, et explorées expérimentalement sur les piliers de ports internationaux. L'épaisseur (arbitraire) des flèches illustre les forces relatives des interactions (négatives en rouge, positives en noir) observées.

en ENI (Leclerc *et al.*, soumis pour publication), qui a montré que la résistance biotique augmente dans le port avec l'âge des assemblages d'espèces indigènes (figure 3.2A). Les stratégies d'utilisation des ressources (substrat, nutriment, nourriture) et les traits de vie des ENI influencent néanmoins leur succès-échec face à cette résistance biotique. En effet, parmi les ENI, les ascidies, qui sont plutôt des espèces opportunistes, ont de moindres capacités de colonisation du substrat dans des assemblages âgés, mais l'inverse est observé pour les moules qui, elles, sont davantage compétitives. La complémentarité des niches écologiques au cours des successions peut ainsi accroître la résistance biotique. Cependant, trois facteurs peuvent fragiliser cette résistance biotique : une augmentation du nombre d'ENI ou de leur abondance à différents stades (Clark et Johnston, 2009), de possibles mécanismes de facilitation (Stachowicz *et al.*, 2002), ou d'autres perturbations auxquelles sont soumis les habitats portuaires (Todd *et al.*, 2019).

La seconde facette de la stabilité d'une communauté est sa résilience, et donc sa capacité à retrouver sa structure et ses fonctions après une phase d'instabilité due à une perturbation. Parmi les multiples perturbations s'exerçant sur les communautés des milieux portuaires (Bulleri *et al.*, 2020; Ferrario *et al.*, 2020; Johnston *et al.*, 2017; 2022), les espèces sessiles colonisant les infrastructures peuvent être fréquemment éliminées lors de travaux de maintenance (nettoyage des structures), ou encore être récoltées pour la consommation humaine. C'est par exemple le cas des suspensivores *Pyura chilensis* et *Austromegabalanus psittacus* colonisant les piliers d'un port de commerce au Chili (figure 3.2B). Dans ce port, une expérience a simulé différents niveaux d'une même perturbation, en éliminant par grattage 0, 50 et 100 % de la couverture en espèces sur le substrat, puis en suivant la recolonisation de ce substrat par les espèces sessiles indigènes et non indigènes (Leclerc *et al.*, 2023). Cette étude a montré un effet marqué, corrélé à la sévérité de la perturbation, après trois mois. Cet effet varie selon le caractère colonisateur ou compétiteur des espèces. En effet, les espèces les plus opportunistes (colonisatrices), pour la plupart non indigènes, ont bénéficié des opportunités immédiates de colonisation liées à la perturbation (grattage libérant de l'espace). Mais, après seulement dix mois, ce sont les espèces compétitrices, plutôt longévives et principalement indigènes, qui dominent sur le substrat. Cette résilience est plus rapide qu'en milieu naturel, où une à plusieurs dizaines d'années peuvent être nécessaires à la récupération des communautés formées d'espèces longévives, dont de nombreuses macrophytes fondatrices (Duarte *et al.*, 2020), souvent sous-représentées en milieux portuaires (voir section « Influence de l'habitat portuaire sur les flux écologiques »).

» Profil de la biodiversité portuaire : une diversité limitée et une homogénéité marquée ?

Dans les précédentes sections, nous avons pu constater que les propriétés de l'habitat portuaire avaient des effets marqués sur différents processus fonctionnels et écosystémiques, conduisant à des singularités tant au niveau des dynamiques des communautés que des interactions entre espèces les composant. Ces processus et dynamiques modèlent en retour la diversité biologique locale, mais aussi sa distribution à plus large échelle.

Une diversité taxonomique et fonctionnelle appauvrie ?

En raison probablement de nombreuses campagnes de sensibilisation et de médiation scientifique dans les ports de plaisance, la biodiversité portuaire est parfois vue comme

luxuriante. En effet, du côté atlantique des côtes françaises par exemple, les pontons sont colonisés par d'abondantes populations de macro-organismes comprenant des espèces sciaphiles, normalement rencontrées plus en profondeur et en plongée, ce qui donne une impression de richesse pour le grand public (figure 3.1E). Pourtant, les quelques études comparant directement les milieux artificiels, dont portuaires, aux milieux naturels montrent plutôt des milieux marins urbains marqués par un appauvrissement des communautés, tant sur le plan de la diversité d'espèces (diversité taxonomique) que de la diversité fonctionnelle (Eriksson *et al.*, 2004; Jackson-Bué *et al.*, 2024). Ainsi, les ports ne semblent pas constituer des îlots de biodiversité, que ce soit avec ou en l'absence d'intervention humaine (voir chapitre 6).

Il existe de nombreux arguments soutenant ces observations d'une diversité spécifique et fonctionnelle appauvrie. En effet, malgré la diversité des ports et la mosaïque de microhabitats qui peuvent y exister, la faible intégrité des fonds, l'exposition à des stress élevés, la diversité modérée de ressources disponibles et la qualité moyenne des eaux (voir chapitre 1) peuvent agir comme des filtres qui limitent la diversité des espèces susceptibles de coloniser les zones portuaires, et ce malgré les processus de facilitation discutés dans la section précédente. À titre d'exemple, comparativement aux forêts de laminaires présentant plusieurs centaines d'espèces au mètre carré (Wernberg *et al.*, 2019), on notera la faible représentation de microgastéropodes et d'annélides Syllidés et de nombreuses espèces rares au niveau des pontons flottants qui les jouxtent (Leclerc et Viard, 2018). Néanmoins, les études comparant les milieux naturels et portuaires restent rares. La question de la richesse taxonomique et fonctionnelle des communautés portuaires reste donc en partie ouverte.

L'une des principales difficultés réside dans le choix d'un comparateur naturel pertinent. Par exemple, comment identifier un «habitat naturel témoin», qui servira de comparateur, pour des structures entièrement nouvelles, comme les structures flottantes que sont les pontons ou les bouées? Celles-ci offrent des conditions écologiques particulières, différentes des substrats durs naturels, ce qui influence la composition des communautés qui s'y installent. Ainsi, elles sont majoritairement colonisées par des espèces sessiles opportunistes, tolérantes aux stress et souvent non indigènes (Firth *et al.*, 2016b; Leclerc *et al.*, 2020b; Mineur *et al.*, 2012; Verlaque et Breton, 2019). Les pontons et les bouées se rapprochent finalement davantage de vecteurs de dispersion anthropique*, tels que les coques de bateaux ou les déchets flottants marins, qui abritent d'ailleurs des assemblages similaires.

Des communautés témoignant d'une homogénéisation biotique ?

À grande échelle, dans les milieux naturels, les communautés biologiques sont distinctes les unes des autres du fait des propriétés particulières de leur environnement et de leur isolement les unes des autres. Mais le déplacement d'espèces avec les activités humaines conduit à accroître les similarités entre ces communautés biologiques, un processus appelé «homogénéisation biotique» (figure 3.3A) conduisant à des communautés de plus en plus cosmopolites (McKinney et Lockwood, 1999; Olden *et al.*, 2004). Cette homogénéisation, associée aux introductions et aux extinctions d'espèces, peut aussi être influencée par d'autres processus (Rolls *et al.*, 2023), notamment la similarité des régimes de perturbations à grande échelle, «filtrant» certains traits fonctionnels (McKinney et Lockwood, 1999). On peut donc s'attendre à ce que

des communautés établies dans des habitats dégradés ou artificiels, tels que les ports, conservent une plus forte similarité sur de longues distances que des communautés établies dans des habitats préservés (figure 3.3B). Ainsi, les ports seraient des témoins parfaits du processus d'homogénéisation biotique.

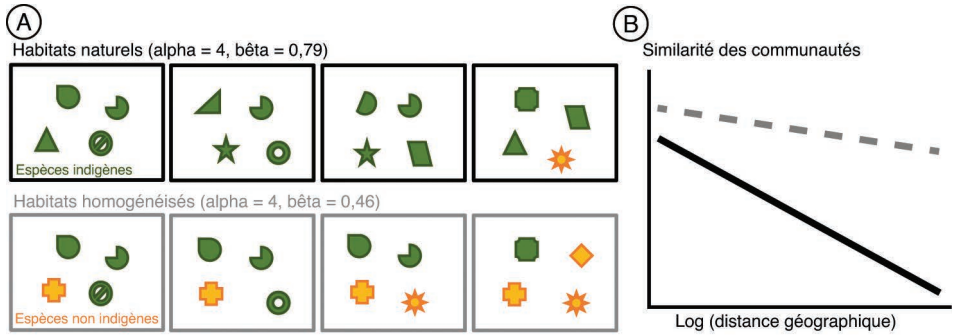


Figure 3.3. Illustration schématique d'une homogénéisation biotique dans l'espace, entre deux types d'habitats.

A) Pour un même nombre d'espèces (richesse = diversité alpha; espèces indigènes en vert, non indigènes en orange), la diversité bêta, qui traduit la dissimilarité entre les communautés, diminue entre habitats naturels et homogénéisés. B) Outre ces différences de similarité moyenne, il en résulte des différences de déclin de similarité par la distance géographique entre deux habitats (naturels en noir, homogénéisés en gris).

Dans ce contexte, l'hypothèse d'héritage d'habitat (Pyšek *et al.*, 2015) explique le succès de l'installation d'un large nombre d'ENI dans les milieux modifiés par les activités humaines à une échelle mondiale. Cet héritage se traduit par une répétition de certains patrons d'associations d'espèces dans des habitats similaires entre leur aire d'origine et leur aire d'introduction – un phénomène particulièrement documenté chez les plantes, généralistes et/ou rudérales. De plus, avantagées dans les milieux artificiels (ex. : terres arables, constructions, routes) et/ou semi-naturels (ex. : prairies, pâturages), ces espèces sont plus fréquemment transportées, et en plus grand nombre. Dans les milieux marins, un héritage de même nature pourrait exister pour une large proportion d'espèces sessiles colonisant des infrastructures artificielles et devenues cosmopolites par action humaine (c'est-à-dire « néocosmopolites », figure 3.1C-E), qu'elles soient localement non indigènes, indigènes ou d'origine inconnue. Les milieux artificiels portuaires sont en effet soumis à des régimes variés de perturbations physiques (maintenance, renouvellement) et chimiques (salinité, oxygène, polluants), qui assurent un renouvellement des surfaces disponibles, souvent considérées comme la principale ressource limitante pour ces espèces dans ces habitats (Sutherland, 1974; Stachowicz *et al.*, 2002; Todd *et al.*, 2019). D'après différents auteurs, ces perturbations auraient favorisé certains traits, notamment une courte durée de vie ou une tolérance au stress, associés à un profil d'espèce opportuniste (Dafforn *et al.*, 2009; Duarte *et al.*, 2013; Johnston *et al.*, 2017; Leclerc *et al.*, 2023).

Aujourd'hui, les preuves d'une homogénéisation biotique associée à l'urbanisation marine en général et aux milieux portuaires en particulier s'accumulent pour de nombreux groupes d'organismes (algues, ascidies, mollusques, poissons, avifaune). Pourtant, de très nombreuses questions demeurent : l'homogénéisation biotique est-elle généralisable à tous les habitats portuaires (Leclerc *et al.*, 2020b)? Quid de

l'homogénéisation biotique d'infrastructures portuaires périurbaines ou en milieux urbains mieux gérés, qui sont comparativement moins perturbées et portent un héritage moins lourd? Comment interagissent les forçages impliqués dans l'homogénéisation biotique dans un océan qui se réchauffe (Wang *et al.*, 2020)? Outre les mesures de biosécurité évoquées dans le chapitre 2, d'autres mesures de gestion, telles que l'ingénierie écologique (voir chapitre 6), peuvent-elles contribuer à limiter l'homogénéisation biotique? Ne serait-il pas plus judicieux de capitaliser sur ces modifications fonctionnelles plutôt que de lutter contre (Johnston *et al.*, 2022)?

►► Pour conclure

L'écologie marine urbaine est une discipline relativement jeune en comparaison de l'écologie urbaine terrestre (Firth *et al.*, 2024; Todd *et al.*, 2019). Les études réalisées au cours des trois dernières décennies documentent néanmoins clairement un profil distinct des écosystèmes portuaires par rapport à ceux des habitats naturels côtiers. Concernant les flux écologiques et les processus fonctionnels, on note par exemple une connectivité naturelle réduite en lien avec un hydrodynamisme, mais aussi des modifications de distribution et de diversité des espèces, comme les macroalgues, du fait de la turbidité de ces milieux. De même, au niveau des processus écosystémiques, il convient de mentionner l'importance des processus de facilitation dans la structuration des communautés. La diversité biologique des milieux portuaires est également marquée par la présence d'espèces opportunistes, colonisatrices d'espaces perturbés, et par une large contribution en ENI (qui sont souvent d'ailleurs des espèces opportunistes), ce qui semble conduire à des niveaux de diversité taxonomique et fonctionnelle faibles et à favoriser une similarité des communautés biologiques à grande échelle.

D'autres aspects de l'écologie des milieux portuaires manquent néanmoins cruellement de données. Ainsi, si les compositions trophiques des écosystèmes portuaires sont relativement bien décrites (Mayer-Pinto *et al.*, 2018a; Henderson *et al.*, 2020), il existe peu d'informations sur les flux d'énergie associés (Ghedini *et al.*, 2018; Mayer-Pinto *et al.*, 2023). Par exemple, la faune sessile est largement favorisée sur les infrastructures artificielles, y formant parfois des bioconcrétions massives. Il a ainsi été proposé que ces nouveaux assemblages puissent avoir une empreinte trophique, voire carbonée, au niveau global (Malerba *et al.*, 2019). D'après les besoins énergétiques de suspensivores d'un port australien, les auteurs estiment ainsi qu'un mètre carré de surface artificielle pourrait « accaparer » la production phytoplanctonique des 130 m² avoisinants, avec des conséquences plus prononcées en eaux oligotrophes. Bien que cette étude présente des limites, en ignorant par exemple de nombreux processus de régulation (ex. : régulation *top-down* ou *bottom-up* du phytoplancton, reminéralisation de la matière organique par les suspensivores), elle soulève la question d'intégrer les flux d'énergie entre compartiments benthiques et pélagiques pour appréhender les conséquences de ces changements sur les écosystèmes marins naturels (Bugnot *et al.*, 2019; Malerba *et al.*, 2019). Par ailleurs, il n'existe que très peu d'études de certains processus majeurs, tels que le parasitisme ou encore les interactions sédiment-animaux (ex. : bioturbation) (Bertness *et al.*, 2014; voir chapitre 5). Enfin, si de nombreuses études ont montré les liens importants entre les habitats portuaires, par exemple concernant les connectivités d'individus ou les connectivités

trophiques (Heery *et al.*, 2018; Henderson *et al.*, 2020), les études comparatives ou de connectivité entre habitats portuaires et habitats naturels avoisinants sont très rares, ce qui limite la compréhension fine des spécificités des milieux portuaires.

S'il ne fait aucun doute que les écosystèmes portuaires sont singuliers, de nombreuses questions de recherche restent donc en suspens (Serry *et al.*, 2022), en particulier pour éviter qu'ils fassent l'objet d'idées préconçues, notamment sur les questions de restauration écologique (voir chapitre 6). De plus, bien que les études en écologie urbaine se soient multipliées au cours des dernières décennies, les données restent insuffisantes pour dégager des tendances quantitatives entre différents types de milieux urbains (voir méta-analyses de Gittman *et al.*, 2016; Schaefer *et al.*, 2024) ou entre types de ports. D'importants efforts de recherche sont donc encore nécessaires pour appréhender le fonctionnement et les dynamiques spatio-temporelles de ces nouveaux écosystèmes (Ferrario *et al.*, 2016; Todd *et al.*, 2019; Bugnot *et al.*, 2019).

Chapitre 4

Les ports, un creuset d'évolutions induites par l'humain

Frédérique Viard, Céline Reisser

Les connaissances de l'écologie des écosystèmes* portuaires ne cessent de s'accroître. Elles soulignent les particularités environnementales des ports (voir chapitre 1) et des écosystèmes qui leur sont associés (voir chapitre 3). Ces conditions environnementales singulières suggèrent que des caractères (traits) et des phénotypes* différents de ceux existant en milieu naturel pourraient apparaître dans les habitats portuaires. Dans ce contexte, les questions posées sont nombreuses : les phénotypes présents dans les milieux portuaires sont-ils différents de ceux observés dans les autres environnements ? Confèrent-ils une plus grande valeur sélective* (ou *fitness*) aux populations qui les occupent ? Quelle est l'origine de ces phénotypes (plasticité phénotypique* ou déterminisme génétique) ? Quels sont les mécanismes permettant l'évolution adaptative* aux conditions portuaires ? Ces évolutions sont-elles partagées entre populations portuaires, c'est-à-dire existe-t-il des parallélismes* de réponses entre différents ports ? Quelles sont les conséquences de ces évolutions pour les populations occupant les milieux naturels ? Au cours de ce chapitre, nous dresserons un panorama des connaissances acquises à ce jour sur ces différents points. Les études dans ce domaine sont toutefois encore rares, alors qu'il y a déjà presque vingt ans, en 2006, Fabio Bulleri proposait que le milieu marin intègre pleinement l'écologie urbaine, déjà en plein essor. Les ports sont en effet de véritables laboratoires « à mer ouverte » pour l'étude d'évolutions induites par l'humain (Touchard *et al.*, 2023), à l'instar des villes, laboratoires à ciel ouvert dans les milieux urbains terrestres (Johnson et Munshi-South, 2017 ; Szulkin *et al.*, 2020).

» Le port, un environnement singulier propice à l'évolution d'adaptations spécifiques

Les ports, malgré leur diversité, ont des points communs : ils remplacent et fragmentent des habitats naturels, engendrant une série de modifications environnementales biotiques et abiotiques. Par ailleurs, les substrats qui les constituent sont artificiels, faits de béton, de plastique, d'acier, de gravats, et donc très différents de ceux des habitats naturels (voir chapitre 1).

L'architecture des ports est également complexe et, à l'interface terre-mer, les caractéristiques des masses d'eau qui les composent sont modifiées par rapport à la zone

côtière avoisinante (Cutroneo *et al.*, 2017), par exemple en matière de courantologie (ce sont souvent des milieux confinés) ou de salinité (avec des apports d'eau douce). Les ports sont aussi l'épicentre de nombreuses activités humaines, comme les activités de plaisance, de commerce maritime ou de pêche, qui induisent d'importantes pollutions chimiques ou plastiques (Sakellariadou, 2015). Les métaux lourds, les hydrocarbures et les polluants organiques persistants, comme les HAP, les PCB et les TBT, y sont en plus grande concentration qu'en milieu naturel, et sont parmi les substances les plus étudiées du fait de leur toxicité et de leur concentration dans les milieux portuaires. Les pollutions sonores, mais aussi lumineuses, s'ajoutent à ces perturbateurs chimiques à des seuils très supérieurs à ceux des habitats naturels. Les pollutions lumineuses sont connues pour engendrer des déséquilibres de nombreuses fonctions physiologiques (ex. : métabolisme, comportement alimentaire, reproduction ; Bumgarner et Nelson, 2021). Les perturbations* sonores des ports sont, quant à elles, à l'origine de la modification des comportements de nage (augmentation du mouvement), d'une augmentation du cortisol (hormone du stress), mais également d'une réduction du niveau de sensibilité acoustique (détection moins efficace d'un signal sonore), rendant les populations portuaires moins sensibles à certains signaux environnementaux, ce qui peut augmenter la mortalité de ces individus par prédation* (Cox *et al.*, 2018). De plus, l'entretien et le développement des zones portuaires sont aussi à l'origine de perturbations récurrentes, par exemple au moment des dragages*, qui remettent en suspension les contaminants présents dans les sédiments portuaires, mais aussi lors des opérations de nettoyage des pontons dans les ports de plaisance. Cette dynamique des conditions environnementales contraste avec la plus grande stabilité* des conditions environnementales en milieu naturel.

À ce biotope* portuaire est associée une biocénose* également originale, sans analogue dans les milieux naturels, avec notamment des espèces non indigènes* (ENI) en abondance (Mineur *et al.*, 2012 ; Ferrario *et al.*, 2017 ; voir chapitres 1 et 3). Les ports sont en effet des points privilégiés d'introduction d'espèces par les activités maritimes (Ulman *et al.*, 2019a ; voir chapitre 2). De plus, les ENI sont possiblement plus tolérantes aux conditions portuaires que les espèces autochtones, notamment vis-à-vis de la pollution (Piola et Johnston, 2008) ou des substrats, en particulier les espèces participant au *biofouling** des navires et des substrats artificiels (Briski *et al.*, 2018).

Depuis les travaux pionniers conduits par Connell (2000), il a été démontré que les habitats portuaires ne sont pas des analogues des habitats naturels voisins (voir chapitres 1 et 3). En comparaison, les ports présentent des caractéristiques extrêmement divergentes sur de nombreuses propriétés abiotiques et biotiques, par leur nature, leur intensité et la fréquence des perturbations. Ces paramètres forment un ensemble de pressions de sélection* différentielles sur les espèces colonisant les espaces portuaires. Ce sont par ailleurs des habitats qui sont confinés, fermés par des écluses, des portes ou des seuils, et qui devraient donc avoir des échanges limités de migrants et de flux de gènes* avec les populations occupant les habitats naturels adjacents. Enfin, les populations qui occupent ces habitats sont souvent denses, laissant penser que la dérive génétique* est limitée. Fortes pressions de sélection, faibles flux de gènes depuis d'autres habitats et grande taille de populations sont un ensemble de conditions optimales pour l'émergence d'adaptations*, y compris génétiques, aux conditions portuaires.

► Réponses adaptatives : de la plasticité aux adaptations génétiques

L'adaptation aux conditions environnementales spécifiques des environnements portuaires peut prendre plusieurs formes (figure 4.1). Le concept de « réponse adaptative » a en effet une définition très large qui inclut des processus plastiques à l'échelle de l'individu – plasticité phénotypique et acclimatation physiologique –, mais aussi des processus évolutifs à l'échelle de la population – adaptation génétique par sélection d'allèles* (variants génétiques) avantageux, ou certains mécanismes d'acclimatation héréditaires qui restent aujourd'hui non élucidés. Dans tous ces cas, la réponse adaptative implique une optimisation de la valeur sélective, qui traduit le succès de reproduction d'un individu dans le nouvel environnement.

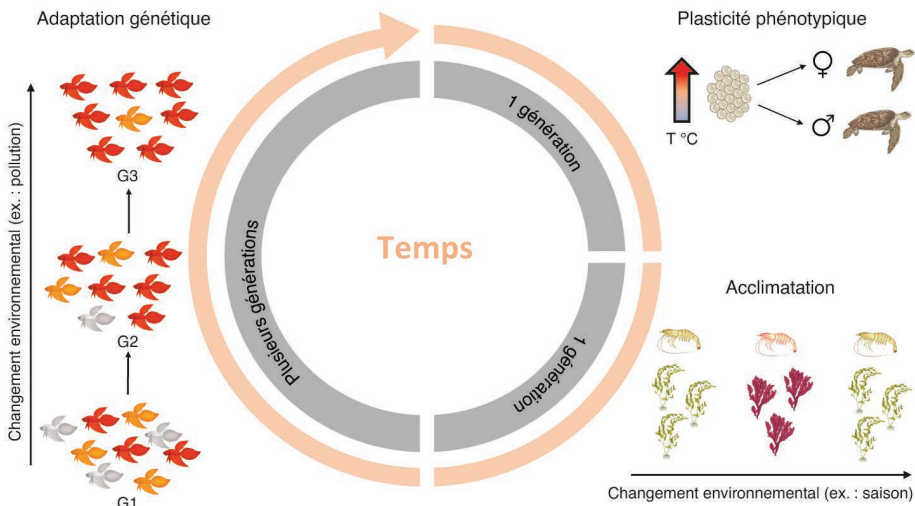


Figure 4.1. Les trois réponses adaptatives possibles face à des changements environnementaux. Les mécanismes de flexibilité phénotypique* (plasticité phénotypique et acclimatation) se déroulent à l'échelle de l'individu et durant son cycle de vie (une génération), alors que les processus évolutifs adaptatifs (c'est-à-dire génétiques) agissent à l'échelle de la population et se déroulent sur plusieurs générations.

Adaptation par plasticité

La plasticité phénotypique reflète la capacité d'un individu avec un génotype* donné à produire plusieurs phénotypes en fonction de son environnement natif ou durant son développement. Chaque version du phénotype maximise la valeur sélective des individus dans l'environnement correspondant. La plasticité phénotypique est considérée comme irréversible, l'individu s'engageant dans une voie de développement sans pouvoir revenir en arrière. L'escargot de mer intertidal *Nucella lapillus* en donne un parfait exemple. Chez cette espèce, et contre toute attente, les individus se trouvant dans des zones hydrodynamiquement exposées développent des coquilles plus fines que les individus se trouvant dans des zones protégées. L'épaisseur de la coquille est en réalité liée à la prédation par les crabes vivant dans les zones protégées.

Pascoal *et al.* (2012) ont montré que ce phénotype se développe suite à une réduction du taux de croissance des escargots sous la menace de la prédation. Un autre exemple de plasticité phénotypique concerne les espèces à détermination environnementale du sexe, comme les tortues (figure 4.1), dont les œufs fécondés prendront un chemin vers le sexe mâle ou femelle en fonction de la température du nid (Piau, 1982).

Adaptation par acclimatation

Contrairement à la plasticité phénotypique, l'acclimatation est réversible : elle est une réponse physiologique qui permet à un organisme de se rapprocher d'une valeur sélective optimale lors de la survenue d'un changement environnemental ou d'un stress. Elle implique une réponse coordonnée de l'organisme en deux phases, une première phase à court terme (quelques heures à quelques jours) de réponse aiguë au nouveau stress, suivie d'une phase à long terme de stress chronique avec une réorganisation physiologique de l'organisme. Cette réponse ne suppose pas de changements génétiques, mais repose sur des modifications épigénétiques*. Les modifications épigénétiques agissent comme des interrupteurs moléculaires : elles influencent l'accès ou non aux gènes, ce qui permet de moduler leur expression, facilitant la flexibilité phénotypique en réponse à des changements environnementaux (Abdelnour *et al.*, 2024). Les modifications épigénétiques sont de trois types : réarrangement/modification des histones le long de l'ADN (plus les histones sont proches, moins l'ADN est accessible pour la transcription des gènes), variation du taux de méthylation de l'ADN (une forte méthylation réduit en général l'expression des gènes adjacents), et présence ou non d'ARN non-codants (ARNnc) dans la cellule (certaines molécules d'ARN ne codent pas pour des gènes, mais agissent sur l'ADN, venant se « coller » à une section d'ADN ciblée, empêchant ainsi l'expression des gènes de cette région génomique).

Les modifications épigénétiques permettent par exemple aux crevettes hippolytes (*Hippolyte* spp.) de changer de couleur en fonction de leur habitat (Duarte *et al.*, 2016), et ce en trente jours, passant du rouge quand le substrat est dominé par les rhodophytes (algues rouges), au vert lorsque le substrat est dominé par des chlorophytes (algues vertes) (Green *et al.*, 2019) (figure 4.1). L'acclimatation est cependant un processus qui peut être énergétiquement coûteux pour l'organisme, et bien souvent une compensation physiologique doit avoir lieu afin de conserver un bon fonctionnement de l'organisme. Cela implique souvent un changement dans l'allocation énergétique de l'organisme résultant en une réduction de la durée de vie, de la croissance ou du succès reproductif (voir section « S'acclimater aux conditions portuaires »).

Adaptation génétique

Lors d'un stress chronique maintenu dans le temps et qui impacte de manière non négligeable la valeur sélective de la population (ex. : par son coût énergétique élevé), d'autres processus peuvent être mis en œuvre, en particulier des adaptations génétiques; on parle alors d'évolution adaptative. Des allèles bénéfiques peuvent être sélectionnés et transmis à la génération suivante, tout en limitant le coût énergétique de la réponse à l'environnement et, *in fine*, procurer une meilleure valeur sélective. Les individus porteurs de ces allèles, n'ayant plus à compenser autant que les non-porteurs, pourront investir de façon plus importante dans leur reproduction et leur survie. Ces allèles seront donc transmis en plus grand nombre à la génération

suivante lors de la reproduction de ces individus, et la fréquence des allèles génétiques bénéfiques augmentera dans la population jusqu'à atteindre un optimum, maximisant la valeur sélective globale de la population. L'adaptation génétique est donc un processus qui se déroule à l'échelle de la population et sur plusieurs générations (figure 4.1). Le temps nécessaire pour atteindre l'optimum varie en fonction de la force de la pression de sélection s'appliquant sur les individus, mais également en fonction du nombre d'allèles impliqués dans le contrôle du phénotype optimal, c'est-à-dire de la complexité de l'architecture génétique du trait ou du phénotype sur lequel s'exerce la sélection. En effet, moins il y a d'allèles qui contrôlent le phénotype optimal, plus rapide sera l'atteinte de la combinaison et des fréquences alléliques optimales.

Mettre en évidence les réponses adaptatives à l'environnement

Les réponses du vivant aux changements environnementaux sont donc diversifiées. Chacune permet l'augmentation de la survie et de la reproduction des individus, et ainsi

Tableau 4.1. Méthodes de détection de l'acclimatation et de l'adaptation.

Méthode	Mécanisme testé	Description
Transplantation	Flexibilité phénotypique ou adaptation génétique	La transplantation consiste à déplacer et comparer les réponses d'individus d'une même population (un même fonds génétique) dans des conditions environnementales différentes. Cette technique demande, pour être optimale, la création d'une cohorte génétiquement homogène (au moins sur deux générations), et nécessite une maîtrise du cycle de reproduction de l'espèce considérée. Il est possible d'utiliser des transplantations d'individus prélevés dans le milieu naturel, mais la plasticité mesurée pourrait être biaisée par l'expérience de vie de chaque individu et de ses parents (effet parental*).
Jardin commun	Adaptation génétique	Cette technique consiste à placer et comparer l'évolution d'individus de populations d'origines différentes dans des conditions environnementales similaires, pour mettre en évidence une différence de réponse indiquant une possible adaptation. Cette technique demande la reproduction des deux populations en laboratoire afin d'effacer les éventuelles traces d'acclimatation et de plasticité phénotypique, et nécessite donc une maîtrise du cycle de reproduction de l'espèce considérée.
Étude d'association génomique	Adaptation génétique	Si des études de jardin commun ne sont pas possibles, les études d'association génomique entre génotype et environnement (ou <i>genome environment association</i> , GEA) ou entre génotype et phénotype (ou <i>genome wide association study</i> , GWAS) permettent de détecter des allèles associés à des variables environnementales ou des phénotypes. Cette technique compare les fréquences alléliques de plusieurs populations, sur un gradient environnemental ou phénotypique, pour chercher une corrélation avec ces variables. Cette approche nécessite de connaître déjà bien les traits et/ou les paramètres environnementaux potentiellement impliqués dans l'adaptation.

l'optimisation de leur valeur sélective. De nombreuses études ont montré des différences de tolérance à un ou plusieurs facteurs environnementaux entre populations occupant des sites portuaires et non portuaires, notamment en réponse à la pollution (voir pour revue Alter *et al.*, 2021). Mais, dans la plupart des cas, distinguer quels processus sont réellement en œuvre, et en particulier mettre en évidence une adaptation génétique, est difficile en milieu marin, car cela implique de réaliser une suite d'expérimentations (figure 4.2).

Les expérimentations en jardin commun, en aquarium, ou les transplantations réciproques entre milieu naturel et portuaire sont particulièrement complexes, voire impossibles à réaliser (tableau 4.1), bien que certaines études tentent de contourner

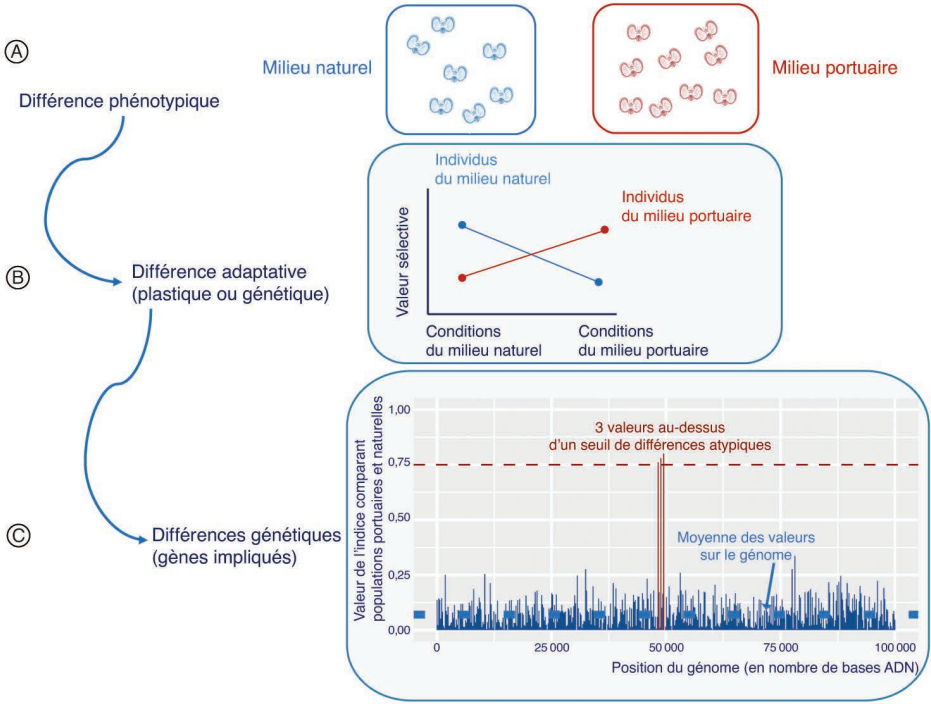


Figure 4.2. Du phénotype à la génomique haut-débit pour mettre en évidence des évolutions adaptatives. Plusieurs étapes, basées sur de l'observation et de l'expérimentation, sont nécessaires pour mettre en évidence une évolution adaptative, telle qu'une adaptation locale* au milieu portuaire.

A) En premier lieu, l'observation de phénotypes alternatifs entre milieu portuaire et milieu naturel suggère la présence d'une adaptation à l'environnement local. B) La nature adaptative est validée par des transplantations réciproques montrant que la valeur sélective des individus issus du milieu portuaire (en rouge) est plus grande lorsqu'ils sont placés dans ce milieu que dans le milieu naturel, et *vice versa* pour les individus issus du milieu naturel (en bleu). C) Afin d'invalider l'hypothèse de plasticité pour expliquer cette réponse, les différences de fréquences des allèles entre populations (portuaires et de milieu naturel) sont ensuite analysées, avec des approches de génomique haut-débit pour réaliser un « balayage du génome » ; si ce dernier montre certaines positions du génome avec un profil atypique (c'est-à-dire de fortes différences par rapport à ce qui est observé en moyenne dans le génome entre populations portuaires et de milieu naturel), l'hypothèse d'une base génétique expliquant les différences entre individus des deux environnements est confortée. D'autres étapes seront nécessaires pour identifier précisément les gènes impliqués et leur fonction.

ce problème en effectuant ces expérimentations entre zones portuaires plus ou moins perturbées (Gauff *et al.*, 2022a; Reisser *et al.*, 2025). Le calcul de l'héritabilité des traits mesurés, qui implique de travailler sur deux générations, est également ardu, car les cycles de vie des espèces marines sont difficilement maîtrisables en laboratoire (ex. : du fait de l'alternance entre stades larvaires pélagiques et stades adultes sessiles*, ou du fait d'une maturation sexuelle demandant plusieurs années).

Ces difficultés à mettre en évidence des adaptations génétiques ne sont d'ailleurs pas le fait des seules études en milieu marin. Dans leur revue concernant les évolutions adaptatives en milieu urbain, Lambert *et al.* (2021) soulignent que la mise en évidence d'une adaptation génétique implique l'identification de différences hérissables génétiquement déterminées et qui confèrent un avantage de valeur sélective en milieu urbain; ces auteurs n'ont trouvé que six taxons répondant à ces critères, dont le choquemort, *Fundulus heteroclitus*, un cas d'adaptation aux polluants que nous détaillerons plus loin.

►► S'acclimater aux conditions portuaires

Afin d'étudier la possible acclimatation d'une population à un environnement donné (ainsi que son coût physiologique), il est nécessaire de quantifier la réponse des individus à cet environnement par l'utilisation de marqueurs biologiques/physiologiques appelés « biomarqueurs ». Gauff *et al.* (2022a) ont notamment utilisé des transplantations réciproques sur un gradient de pollution et des biomarqueurs de la respiration de la communauté* d'espèces et de la composition métabolomique de deux espèces d'invertébrés pour mettre en évidence une réponse à différents taux de pollution et une adaptation locale* (par acclimatation ou adaptation génétique) de la communauté vivant en zone très polluée. D'autres études voulant caractériser la réponse des organismes aux conditions portuaires utilisent des biomarqueurs comme le taux d'accumulation de polluants (ex. : métaux lourds) dans les tissus, le taux de croissance, l'activité de détoxification du foie (EROD ou GST), mais également l'expression de certains gènes des réseaux moléculaires de détoxification hépatique, comme les gènes de la famille des cytochromes P450 (CYP), la glutathion S-transférase (GST) ou l'UDP-glucuronosyltransférase (UGT).

Ces techniques ont été utilisées pour montrer la présence d'une acclimatation des juvéniles de sars aux conditions portuaires de la rade de Toulon (Reisser *et al.*, 2025). La condition physiologique des juvéniles de sars ayant passé leur phase de croissance dans le port a été comparée à celle de juvéniles des zones naturelles environnantes, puis ces juvéniles ont été encagés dans la zone portuaire pour tester la présence d'une réponse différente, et donc la présence d'une acclimatation (figure 4.3). Cette étude a montré que les juvéniles du port suractivent les processus de détoxification par rapport aux juvéniles des zones naturelles (activité EROD), et montrent un changement dans les profils d'expression de gènes en lien avec la détoxification, parmi lesquels le CYP1A1 (figure 4.3A-B). Lors de l'encagement des juvéniles des zones naturelles en zone polluée, la restriction d'accès à la nourriture a amené à un changement de stratégie de la détoxification de la part de tous les juvéniles, qui sont passés du processus coûteux de l'activité EROD vers des processus moins coûteux, impliquant d'autres gènes de la famille des CYP450 (CYP2B6), des UGT (UGT-50, UGT-1A1) et la GST. L'expression de ces gènes est beaucoup plus forte pour les juvéniles encagés provenant

des populations naturelles que pour les juvéniles encagés provenant de la population portuaire, ce qui indiquerait que ces derniers se seraient acclimatés aux conditions portuaires. Par ailleurs, certains oncogènes (gènes dont l'expression augmente le risque de cancers) sont plus exprimés chez les juvéniles naturels encagés dans le port que chez les juvéniles ayant grandi dans le port (figure 4.3C).

Ces processus d'acclimation font appel à des modifications épigénétiques. De telles modifications épigénétiques ont été caractérisées chez les espèces marines lors d'études d'acclimation à de nombreux facteurs environnementaux. Chez l'ascidie *Ciona robusta*, une espèce originaire du Pacifique introduite dans de nombreux ports à travers le monde, les profils de méthylation de l'ADN de deux gènes, l'un impliqué dans les réponses aux variations de température et l'autre aux variations de salinité, ont été analysés dans plusieurs localités et ont révélé la présence d'une corrélation entre leur taux de méthylation et les valeurs de température et de salinité (Pu et Zhan, 2017). Coupé *et al.* (2020) ont, de leur côté, démontré l'effet de nanisme d'un cocktail de métaux persistants sur des juvéniles d'oursins. Les auteurs ont divisé une population produite en écloserie dans quatre sites autour de la baie de Toulon avec des taux de métaux lourds contrastés, et ont démontré que les individus ayant grandi dans la zone la plus concentrée en métaux lourds avaient une taille de test (coquille) réduite, illustrant le phénomène de compensation physiologique que l'acclimation entraîne sur l'organisme. Au niveau moléculaire, les auteurs ont également montré une surexpression des gènes de détoxification des ions métalliques (métallothionéines) et une tendance à la diminution de l'activité de l'ADN méthyltransférase (une enzyme assurant le maintien de l'intégrité génomique par la méthylation) avec l'augmentation de la concentration de métaux lourds, ce qui pourrait à long terme amener à une hypométhylation du génome et à l'apparition de mutations génétiques délétères pour l'organisme. Cette hypométhylation possible face à des polluants, notamment de type HAP, a été démontrée chez l'ombrine ocellée, *Sciaenops ocellatus* (Canizares-Martinez *et al.*, 2022).

Les modifications épigénétiques permettent donc aux populations de s'acclimater aux conditions stressantes des ports, et ces modifications peuvent être transmises aux futures générations, bien que les mécanismes impliqués dans cette hérédité soient à ce jour encore inconnus. Ce caractère héréditaire des modifications épigénétiques peut permettre une acclimation à long terme des populations. Néanmoins, l'acclimation n'est la plupart du temps pas suffisante pour permettre la survie des populations à long terme, à cause de son coût physiologique élevé (une surexpression de certains gènes suite à une hypométhylation est énergétiquement coûteuse pour la cellule). Kerambrun *et al.* (2012a) ont démontré qu'il existait un seuil critique au-delà duquel l'acclimation à la pollution est impossible chez le bar et le turbot. Les auteurs ont utilisé l'encagement de poissons pour mesurer les niveaux de plusieurs biomarqueurs dans quatre sites du port de Boulogne-sur-Mer, et dans un site de référence non pollué. L'acclimation et la survie des individus encagés ont été possibles grâce à une élévation de l'activité de détoxification de l'organisme (enzyme GST), ce qui a eu un coût physiologique traduit par une plus faible croissance et une condition physique dégradée dans les zones polluées. Cependant, l'acclimation n'a pas été un processus adaptatif suffisant pour maintenir en vie la population encagée de la zone la plus polluée de l'étude. Cette mortalité de l'ensemble des poissons semble indiquer, d'une part, que les niveaux de pollution des zones les plus polluées sont au-delà des capacités d'acclimation à long terme

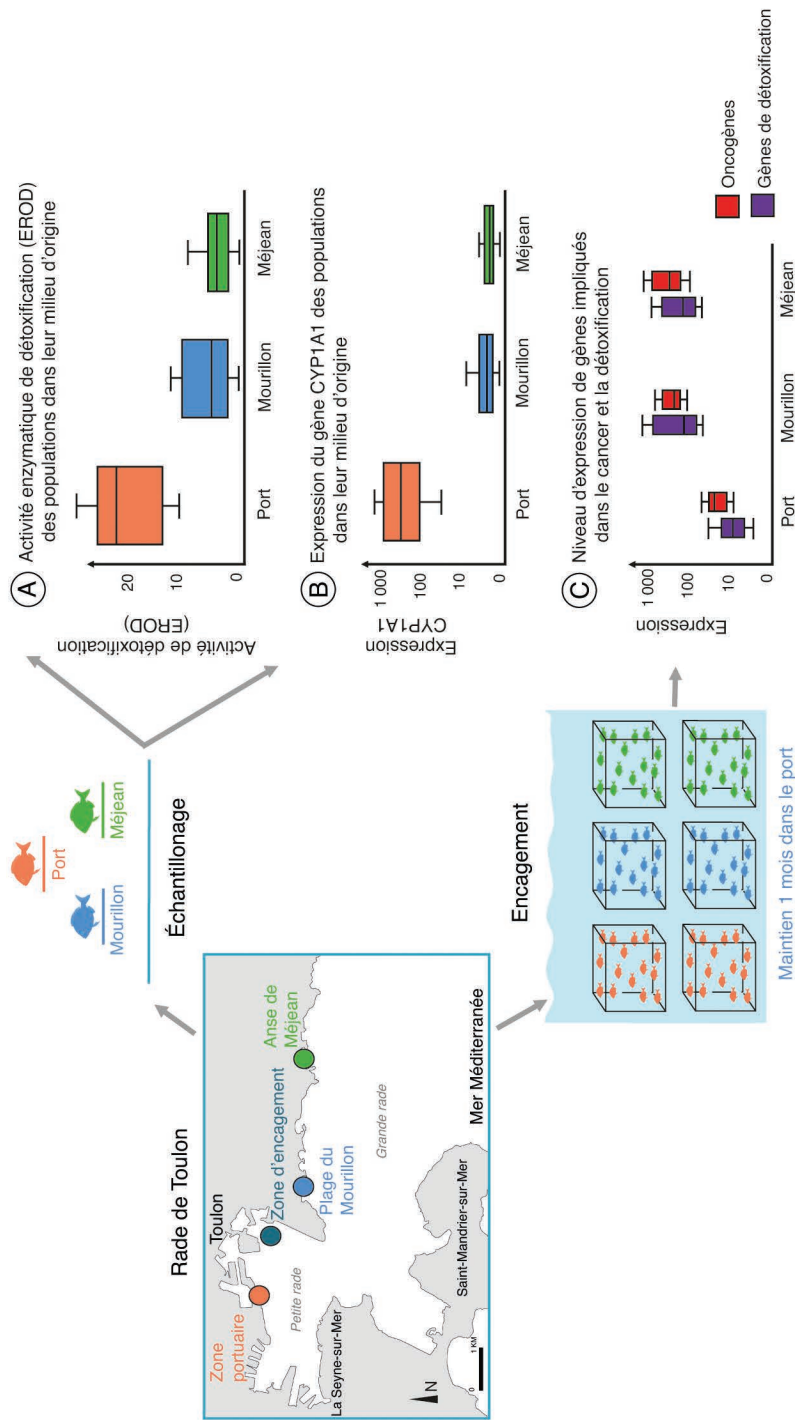


Figure 4.3. Expérience d'encagement de deux populations naturelles et d'une population portuaire de juvéniles de sars.

Le but est de caractériser l'impact des conditions portuaires sur les juvéniles et de mettre en évidence la présence possible d'une acclimatation. Les populations ont été échantillonnées. Une partie des individus a été utilisée pour obtenir des mesures physiologiques, notamment (A) la mesure de l'activité EROD pour la détoxification, et (B) la mesure de l'expression du gène CYP1A1, précurseur de l'activité EROD. L'autre partie des individus échantillonnés a été encagée dans la zone portuaire, et échantillonnée un mois plus tard. Les individus originaires du port montrent une acclimatation aux conditions portuaires, car leur réponse (notamment leur expression de gènes clés de la détoxification) est plus faible que celle des individus originaires des habitats naturels (C).

des individus des deux espèces de cette étude, et, d'autre part, que le *pool* génétique des individus utilisés dans cette étude ne contenait possiblement pas d'allèles bénéfiques qui auraient pu faire survivre certains individus et permettre leur sélection, ce qui aurait possiblement amené la population à une adaptation génétique locale, processus que nous allons maintenant développer.

► Les ports, témoins d'évolutions adaptatives contemporaines

Plasticité phénotypique et acclimatation sont des réponses rapides intragénérationnelles. Ce sont les mécanismes longtemps supposés être les plus importants pour permettre l'adaptation à des changements environnementaux rapides (Fox *et al.*, 2019), tels que ceux induits par les activités portuaires. Néanmoins, l'acclimatation a un coût et est parfois insuffisante pour permettre la survie des organismes. De plus, la vision de processus écologiques et physiologiques rapides s'opposant à des processus évolutifs lents a été complètement revisitée avec la découverte d'adaptations génétiques se produisant en quelques générations. Un des exemples les plus connus est celui de l'évolution de populations algales en réponse à la prédation par des rotifères (Yoshida *et al.*, 2003). D'autres cas de ce type d'évolution dite « contemporaine » ont été mis au jour dans les milieux urbains et en réponse à des pressions de sélection fortes, le plus souvent induites par l'humain (Hendry *et al.*, 2017).

Nous avons souligné la difficulté de mettre en évidence des adaptations génétiques chez les espèces marines. Néanmoins, il existe quelques exemples montrant que des processus d'adaptations génétiques aux conditions portuaires peuvent survenir. C'est le cas pour le bryzoaire encroûtant, *Watersipora subtorquata*, une espèce cosmopolite et abondante dans le *biofouling* portuaire. Les individus de cette espèce sont particulièrement tolérants à la pollution au cuivre, ce qui pourrait s'expliquer par de la plasticité phénotypique, un même génotype exprimant alors différents phénotypes de tolérance au cuivre selon l'environnement dans lequel ce génotype est placé. Cette espèce étant coloniale (figure 4.4), il est possible de pousser l'analyse et d'analyser la tolérance au cuivre pour un même génotype en utilisant différents zoïdes issus d'une même colonie, donc des clones, confrontés à différentes conditions. En réalisant cette expérience, McKenzie *et al.* (2012) ont montré l'existence d'une base génétique pour cette tolérance : des clones différents ne montrent pas une même tolérance, mais les organismes issus d'un même clone réagissent de la même façon, quelles que soient les conditions. Des approches expérimentales sur des organismes non clonaux sont également possibles. Par exemple, une base génétique pour la résistance au cuivre a été montrée, en réalisant des croisements entre individus et en exposant les descendants à différentes concentrations en cuivre, chez l'ascidie plissée *Styela clava*, une ascidie solitaire (et non clonale) (Galletly *et al.*, 2007).

Dans les deux exemples précédents, les mécanismes moléculaires n'ont cependant pas été élucidés. Ceux-ci l'ont en revanche été dans un autre cas, le plus rigoureux et détaillé à ce jour d'une évolution adaptative en milieu estuarien urbanisé. Ce cas d'étude est celui de l'adaptation aux polluants industriels du choquemort, *Fundulus heteroclitus*, un petit poisson qui vit dans des estuaires de la côte est des États-Unis. Une démarche complète (figure 4.2) mettant en œuvre des expériences en jardin commun, des mesures de valeur sélective et des approches génomiques et moléculaires a été menée. Décrites par Reid *et al.* (2016) et Whitehead *et al.* (2017), ces études ont été



Figure 4.4. Colonie du bryzoaire *Watersipora subtorquata*.

Une colonie est formée de zoïdes en contact (ici, sept zoïdes visibles par leurs tentacules formant un panache blanc) qui sont issus du bourgeonnement (reproduction clonale) d'un premier zoïde (ancestrule). L'ancestrule est, lui, issu de la métamorphose d'une larve produite par reproduction sexuée.

menées sur deux sites (l'un soumis à des polluants et l'un non soumis à des polluants) de quatre estuaires où se situent de grands ports industriels, trois au nord et un au sud des côtes atlantiques américaines (figure 4.5A). Des larves, produites après deux générations dans un environnement similaire, ont été exposées aux PCB de la même façon (expérience en jardin commun; tableau 4.1). La survie à sept jours des larves venant de populations des sites pollués est supérieure à celle des larves de populations issues de sites naturels non pollués, quel que soit l'estuaire. Ces deux populations sont respectivement tolérantes et sensibles aux PCB et aux hydrocarbures aromatiques halogénés (AH). Des études physiologiques ont montré que le phénotype de tolérance était associé à l'inactivation de la voie d'induction d'un cytochrome P450 (CYP1A), un biomarqueur classique de l'exposition aux polluants. Les similarités des modifications d'expression de gènes dans les populations tolérantes exposées aux polluants suggèrent l'évolution répétée vers un même phénotype adaptatif. Ces études montrent aussi une inhibition de la voie de signalisation du récepteur des AhR. Pour étudier les bases moléculaires de cette réponse adaptative, le génome de 384 individus provenant des huit sites a ensuite été séquencé. Quand on analyse l'ensemble du génome, les paires de populations les plus proches géographiquement sont les plus similaires, et ce quel que soit leur niveau de tolérance (figure 4.5B). Mais un balayage génomique (figure 4.2) montre que les mêmes gènes sont impliqués dans la tolérance dans tous les sites : les gènes AhR1a/2a, AIP et CYP1A ; un résultat convergeant avec les études phénotypiques précédentes.

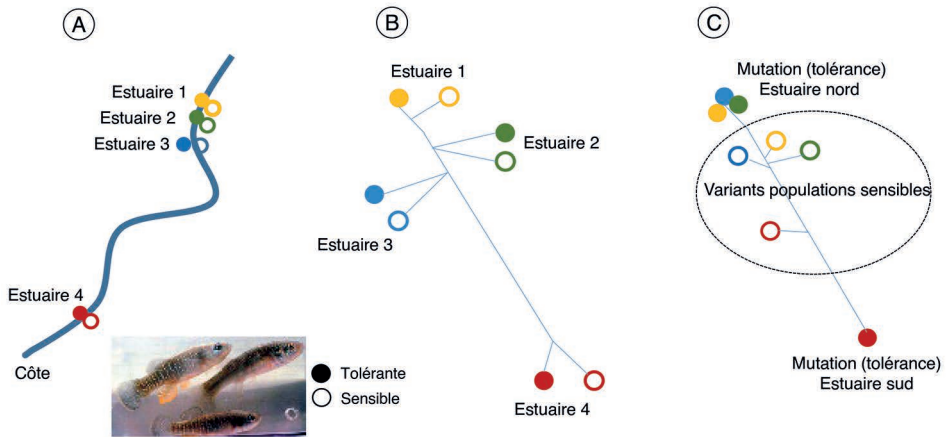


Figure 4.5. Évolution répétée d'une adaptation génétique chez le poisson *Fundulus heteroclitus* (photo).

Des populations sensibles (dans des sites non pollués) et tolérantes (dans des sites pollués) ont été décrites le long des côtes américaines dans des estuaires où d'importantes activités industrielles et portuaires existent (A). En utilisant l'information du génome entier, l'analyse génétique de ces populations montre la similarité génétique des populations d'un même estuaire, ici illustrée sur un arbre de distance génétique (B) (plus les points sont proches, plus les populations sont similaires). En revanche, si on se focalise sur la région du génome où se trouve le gène AIP, impliqué dans l'adaptation génétique à la pollution, l'arbre est très différent : les populations tolérantes du nord se regroupent entre elles, indiquant qu'elles partagent la même adaptation, possiblement dispersée par migration, alors que la population tolérante au sud est différente (C). La même réponse adaptative a donc eu lieu indépendamment au nord et au sud.

Ceci conduit à penser qu'il y a une évolution adaptative répétée pour la tolérance aux polluants industriels. Mais s'agit-il d'un parallélisme ? Oui d'un point de vue phénotypique, mais partiellement d'un point de vue génétique. En effet, pour les gènes AIP et CYP1A, les trois populations tolérantes au nord partagent la même mutation génétique, mais celle-ci n'est pas observée dans la population tolérante au sud. Concernant AhR1a et AhR2a, il y a une forme de convergence mais les allèles sont différents. Ainsi, toutes les populations des environnements pollués montrent une similarité phénotypique impliquant une tolérance aux mêmes polluants et des voies physiologiques communes, mais les bases génétiques ne sont pas tout à fait les mêmes pour toutes les populations. Bien qu'on ne puisse pas exclure la sélection répétée d'un même allèle dans les trois populations du nord, il est probable que les allèles bénéfiques soient apparus ou aient été sélectionnés dans une population, puis dispersés par migration de proche en proche dans les estuaires du nord. En revanche, la migration n'explique pas les différences avec la population du sud. En effet, si la migration depuis une population où l'adaptation génétique est apparue était responsable de toutes les populations tolérantes, ces dernières seraient toutes génétiquement similaires entre elles, ce qui n'est pas le cas (figure 4.5C).

Les études en milieu portuaire sont trop peu nombreuses pour savoir si l'évolution adaptative parallèle (parallélisme) est absente, rare ou commune. Les études menées dans les villes, milieu urbain terrestre, plus nombreuses, n'apportent également que des réponses partielles à ce sujet, comme souligné par Santangelo *et al.* (2020). La revue de la littérature réalisée par ces auteurs pour déterminer le type et les conditions d'émergence du parallélisme en réponse à l'urbanisation terrestre ou aquatique concerne

30 études correspondant à 18 espèces (dont celle sur le choquemort décrite précédemment). Conduites dans de multiples villes, elles sont des « répliques » expérimentaux du caractère urbain. Pour la grande majorité d'entre elles ($N = 14$), des formes d'évolution parallèle ont été documentées, avec des changements phénotypiques et/ou des adaptations génétiques. Mais rares sont les études qui combinent les deux, et leurs résultats sont alors contrastés. Théoriquement, le parallélisme est attendu en cas de pression de sélection très forte (comme avec des polluants industriels) et quand des allèles codant pour des adaptations préexistent dans les populations, ce qui est favorisé dans de grandes populations. Ces conditions sont souvent remplies par les espèces marines colonisant les milieux portuaires. De plus, les voies moléculaires de détoxification sont limitées, ce qui favoriserait les parallélismes au moins phénotypiques. Néanmoins, les facteurs pouvant limiter l'évolution parallèle sont également nombreux :

- la diversité des traits, permettant un accroissement de la valeur sélective dans un environnement donné;
- la complexité du déterminisme génétique des traits (c'est-à-dire traits polygéniques; plus le nombre de gènes contrôlant le phénotype de résistance est élevé, plus rare sera l'évolution parallèle);
- l'hétérogénéité spatio-temporelle de l'environnement (qui modifie l'intensité et la direction de la sélection, favorisant des allèles différents dans le temps);
- les flux de gènes entre des habitats urbains et naturels (qui facilitent la dispersion et l'acquisition des mutations bénéfiques dans d'autres populations sans avoir à recourir à l'évolution parallèle).

Ce dernier facteur est important à considérer, car les ports sont connectés par les courants marins mais aussi par les activités humaines qui transportent des organismes marins (par la navigation de plaisance, de commerce ou de pêche; voir chapitre 2). Ainsi, une même adaptation génétique pourrait être observée dans de multiples populations portuaires non pas parce qu'elle aurait émergé indépendamment (en parallèle), mais parce qu'elle aurait été transportée entre les ports.

Ces allèles avantageux peuvent prendre la forme de substitutions nucléotidiques (c'est-à-dire d'un changement de la séquence ADN), mais aussi d'un variant structural*, par exemple une insertion-délétion, une inversion ou une duplication d'un gène (Merot *et al.*, 2020). L'implication de variants structuraux est attendue dans les réponses évolutives rapides, car ils entraînent une modification importante du génome qui peut être à l'origine de fortes différences phénotypiques sur le plan fonctionnel. Dans l'exemple du choquemort, ce type de variant génétique a été mis en évidence avec une délétion entre les gènes AhR1a et AhR2a dans la population au sud, et une série de duplications du gène CYP1A dans les populations au nord (Reid *et al.*, 2016; Whitehead *et al.*, 2017). Mais ces adaptations génétiques spécifiques aux milieux portuaires préexistent-elles dans les populations, avant d'être sélectionnées par l'environnement? La question se pose, car l'adaptation génétique peut faire appel à des allèles avantageux déjà présents dans la population (c'est-à-dire une variation génétique préexistante*, ou *standing genetic variation*) ou à des allèles nouvellement apparus par mutation *de novo**. Cependant, les taux de mutation par génération sont généralement faibles chez les êtres vivants, et l'apparition d'une telle mutation avantageuse est très rare (Barrett et Schluter, 2008). De plus, la diversité génétique des organismes marins est très grande. Pour ces deux raisons, la sélection sur la variation génétique préexistante est considérée comme le mécanisme majeur dans les processus

d'évolution adaptative rapides (Hendry, 2013). La variation génétique préexistante est d'ailleurs le type de variation sélectionné dans la région AIP chez le choquemort (Reid *et al.*, 2016). Nous avons aussi évoqué la possibilité pour une population d'acquérir un nouvel allèle avantageux si ses individus se reproduisent avec des individus issus par migration d'une autre population qui aurait déjà acquis les allèles bénéfiques. Le phénomène par lequel les génomes de deux populations d'une même espèce, précédemment isolées, se « mélangent » suite à la migration et à la reproduction de leurs individus s'appelle l'*admixture*, terme anglais que l'on peut traduire en français par « métissage ». Ce processus peut également se produire entre individus de deux espèces différentes quand ces dernières sont encore capables de se croiser. Dans ce cas, il est question d'introgression*, avec le passage de gènes d'une espèce à une autre suite au croisement entre individus des deux espèces parentales et de leurs descendants sur plusieurs générations successives. Ce processus fait l'objet de la section suivante.

► Les ports, un *melting pot* permettant brassage génétique et hybridation

Les ports sont un lieu de brassage, comme en atteste la proportion importante d'ENI dans leurs eaux (voir chapitre 1). Le développement des grandes routes maritimes industrielles de ces deux derniers siècles (voir chapitre 2) a ainsi augmenté la probabilité de contacts entre espèces auparavant séparées, par exemple occupant des océans distincts. Ces migrations, dites « anthropiques »*, créent dans les milieux portuaires une opportunité de coexistence d'individus appartenant à des lignées évolutives, voire à des espèces différentes. L'hybridation et l'introgression, c'est-à-dire les flux de gènes résultant de la reproduction entre ces lignées ou espèces, peuvent être à l'origine de génomes remaniés dont certains présenteront un avantage dans le milieu portuaire. Ce processus prend le nom d'« hybridation anthropique »*, car l'hybridation n'a été possible que par l'intervention humaine, ici le transport d'une lignée ou espèce (McFarlane et Pemberton, 2019; Ottenburghs, 2021).

Un exemple de ce phénomène concerne les moules du genre *Mytilus*. En Europe, ce genre comporte trois espèces, *M. galloprovincialis* (divisée en plusieurs lignées génétiquement divergentes, dont une lignée atlantique et une lignée méditerranéenne), *M. edulis* et *M. trossulus*. Ces espèces, bien que génétiquement divergentes, n'ont pas d'isolement reproductif complet et ont tendance à s'hybrider dans les zones où elles coexistent. Dans cinq ports commerciaux français et certains ports de plaisance adjacents, une lignée spécifique à la zone portuaire, appelée « moules des docks », a été détectée. Elle résulte de flux de gènes entre, d'une part, l'espèce méditerranéenne *M. galloprovincialis* et, d'autre part, l'espèce atlantique *M. edulis* ou la lignée atlantique de *M. galloprovincialis* (Simon *et al.*, 2020). Les individus de la lignée issue de l'introgression entre *M. galloprovincialis* et *M. edulis* sont très similaires entre eux, possédant tous environ 30-40 % de leur génome de type *M. edulis* et 60-70 % de type *M. galloprovincialis* (figure 4.6). Cette similarité génétique des moules des docks dans différents ports très éloignés les uns des autres (ex. : de Rotterdam à Saint-Nazaire), alors que cette lignée reste confinée aux zones portuaires (c'est-à-dire qu'elle ne colonise pas les habitats naturels adjacents), suggère que leur origine serait unique : il y aurait eu un événement d'hybridation suite à l'introduction par le trafic maritime de la moule méditerranéenne *M. galloprovincialis* dans un premier port (inconnu à ce

jour) en Manche ou en mer du Nord, puis cette nouvelle lignée aurait été dispersée dans d'autres ports par le trafic maritime. Sa restriction aux zones portuaires n'est pas encore bien comprise, mais elle pourrait être due soit à un choix limité d'habitats dans le port, soit à une pression sélective qui rend cette lignée adaptée à l'environnement portuaire, mais pas à l'environnement naturel, soit à la faible pression de propagules* de ces populations portuaires dans les populations naturelles (c'est-à-dire que les larves produites par les moules des docks sont « diluées » parmi toutes celles émises par les très grandes populations de moules locales *M. edulis*) des habitats naturels adjacents. Ces hypothèses sont encore à explorer en détail, notamment pour déterminer quel pourrait être l'avantage aux conditions portuaires conféré aux moules des docks.

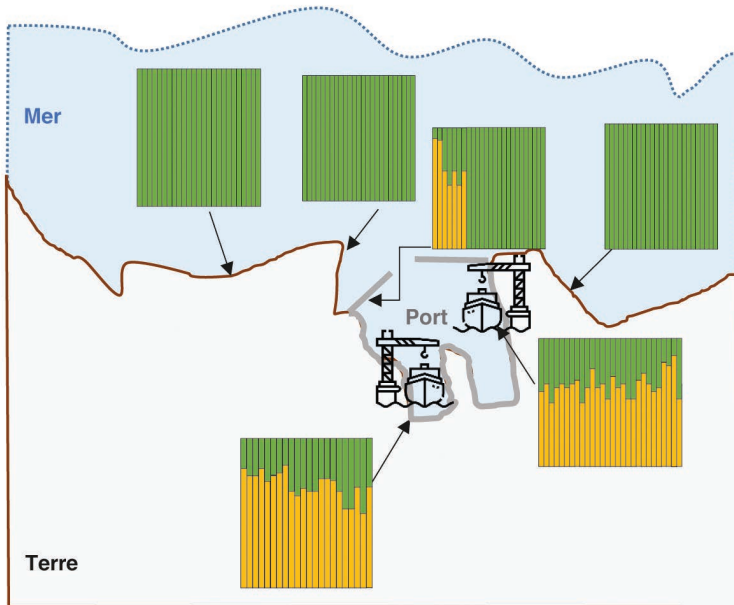


Figure 4.6. Composition génétique des populations de moules trouvées dans les grands ports et dans le milieu naturel.

Chaque bloc coloré représente une population ; il est composé de barres, chacune représentant un individu avec des couleurs indiquant son ascendance relative à l'espèce locale *M. edulis* (en vert) ou à l'espèce introduite *M. galloprovincialis* (en jaune). Les individus appartenant à la lignée des moules des docks ont tous une ascendance partagée entre les deux espèces parentales, et sont trouvés uniquement à l'intérieur des zones portuaires.

Cette introgression avec une espèce locale, post-introduction de l'espèce *M. galloprovincialis*, n'est pas la seule documentée. En effet, Popovic *et al.* (2019) ont mis en évidence deux introductions indépendantes de cette espèce dans l'hémisphère sud, en Australie, qui se sont elles aussi poursuivies par une introgression avec l'espèce locale *M. planulatus* dans deux baies, dont Sydney Harbour, connue pour son importante activité portuaire. Aucun individu purement *M. planulatus* ou *M. galloprovincialis* n'a été identifié, suggérant un important métissage entre les deux espèces.

Dans le cas des moules, une nouvelle lignée est apparue, mais l'introgression entre espèces peut aussi conduire à des changements plus subtils, comme illustré par le cas

des ascidies du genre *Ciona*. Là encore, l'histoire démarre par l'introduction d'une ENI, l'ascidie *C. robusta*, originaire du Pacifique (Asie), qui a été introduite dans de nombreuses régions du monde dans des environnements portuaires. Cette espèce a notamment été introduite vers la fin du xx^e siècle dans l'océan Atlantique, qui est l'aire de distribution de l'ascidie européenne *C. intestinalis*, elle aussi commune dans les ports. Ces deux espèces ont évolué indépendamment depuis trois millions d'années, l'une dans le Pacifique et l'autre dans l'Atlantique. Mais la dispersion assistée par l'humain de *C. robusta* a permis le contact récent entre ces deux espèces. Encore capables de se croiser, même difficilement, quelques gènes de l'espèce du Pacifique sont passés dans le génome de l'espèce atlantique et y sont restés (Le Moan *et al.*, 2021 ; Touchard *et al.*, 2024) (figure 4.7).

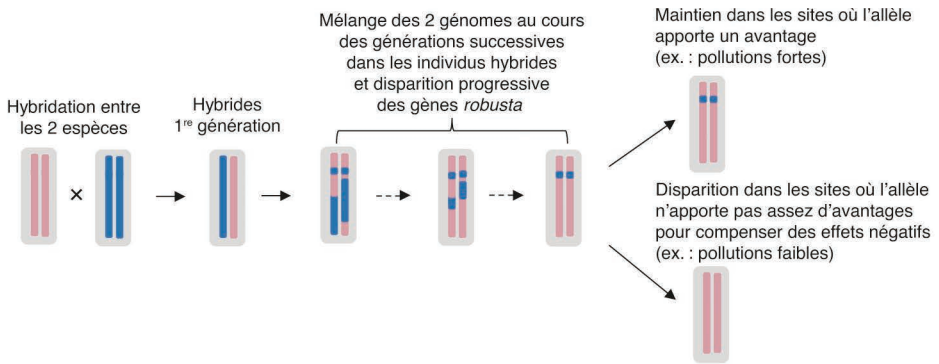


Figure 4.7. Schéma synthétique de l'introgression localisée et adaptative d'un gène d'une espèce donneuse (en bleu) vers une espèce receveuse (en rose), tel que décrit chez l'espèce *Ciona intestinalis*, introgressée par l'espèce *C. robusta* introduite par l'humain dans des ports où était présente *C. intestinalis*.

Chaque petit bloc représente un individu avec deux chromosomes homologues (l'un d'origine maternelle et l'autre d'origine paternelle). Les hybrides de première génération sont tous composés d'un chromosome hérité du père *robusta* et d'un chromosome hérité de la mère *intestinalis*. Au cours des reproductions suivantes, les deux se mélangent (par recombinaison), mais la plupart des combinaisons de gènes *edulis-robusta* sont contre-sélectionnées (l'individu ayant ces combinaisons incompatibles ne survit pas ou ne se reproduit pas), et ces combinaisons disparaissent peu à peu de la population. Le génome devient peu à peu majoritairement d'origine *intestinalis*, sauf à proximité du gène de la famille des cytochromes P450, où le variant génétique d'origine *robusta*, caractérisé par de multiples copies de ce gène, procure un avantage dans certaines populations, dans lesquelles il se maintient alors.

Des techniques basées sur l'analyse des génomes ont montré que ces gènes, tous localisés dans une toute petite région du génome de *C. intestinalis*, sont soumis à une sélection positive et qu'ils confèrent un avantage adaptatif aux individus portuaires étudiés (Fraïsse *et al.*, 2022). Au centre de la petite région du génome concernée, appelée « îlot d'introgression », se trouve un gène de la famille des cytochromes P450, impliqués dans des processus de détoxification, et donc jouant probablement un rôle vis-à-vis de la tolérance aux pollutions chimiques en milieu portuaire. Ainsi, l'introduction d'une espèce du Pacifique dans l'Atlantique a permis à l'espèce locale de mieux s'adapter aux conditions portuaires : il s'agit donc d'une introgression de l'espèce *robusta* vers l'espèce *intestinalis* qui est adaptative, puisque l'introgression confère un avantage à l'espèce receveuse. En observant à 40 générations d'intervalle la fréquence

et la distribution des allèles *robusta* chez des individus *intestinalis*, Touchard *et al.* (2024) ont montré que cette distribution et ces fréquences sont stables au cours du temps : la proportion de *C. intestinalis* introgressées est faible là où elle était faible, mais elle reste grande là où elle était grande. Or, si le gène *robusta* était inconditionnellement avantageux, il se serait propagé partout. Ce n'est pas le cas, ce qui indique qu'il existe un avantage adaptatif mais pas dans tous les ports. L'adaptation est donc locale. Il est possible que, sous certaines conditions, par exemple des ports peu pollués, il existe pour un individu *C. intestinalis* un coût à posséder ce gène *robusta* qui ne soit pas contrebalancé par le gain à le posséder. Le cas de la cione n'est pas unique, en témoignent les poissons du genre *Fundulus*. En effet, nous retrouvons ici le choquemort déjà évoqué, mais aussi une autre espèce, nommée *F. grandis*, qui vit dans le golfe du Mexique et qui présente elle aussi une adaptation aux environnements portuaires. Or il se trouve qu'il s'agit de la même adaptation génétique chez les deux espèces. Oziolor *et al.* (2019) ont montré que, selon toute vraisemblance, cette adaptation avait été transmise par introgression du choquemort vers sa congénère du golfe du Mexique. Là encore, une introgression adaptative*.

Ces trois exemples des moules, des ciones et des choquemorts ne sont pas sans rappeler les nombreux cas d'hybridations anthropiques documentés dans la littérature chez les animaux et les plantes terrestres (McFarlane et Pemberton, 2019), notamment dans le cas d'évolution rapide de processus de résistance aux insecticides comme chez des moustiques (Norris *et al.*, 2015) ou des papillons (Valencia-Montoya *et al.*, 2020). Ils soulignent l'importance des migrations et des hybridations anthropiques sur les trajectoires évolutives des espèces marines (Viard *et al.*, 2020), y compris pour leur permettre de s'adapter aux environnements portuaires.

►► Pour conclure

Les études d'adaptation, et en particulier d'évolution adaptative, aux systèmes portuaires ne sont pas encore nombreuses, et le manque de connaissance persiste quant aux conditions de leur émergence. Néanmoins, celles réalisées à ce jour permettent d'ores et déjà d'apporter quelques réponses aux questions posées en introduction de ce chapitre. Ces études montrent que des adaptations spécifiques au milieu portuaire ont bien lieu, et ce par des mécanismes diversifiés (acclimatation, plasticité, évolution génétique). Elles ont aussi mis en évidence des phénotypes partagés entre populations portuaires qui se distinguent des habitats naturels, notamment en relation avec des capacités à tolérer ou à résister à des seuils de pollution élevés. Une originalité des milieux portuaires est le rôle important joué par le brassage d'individus ou d'espèces et les flux de gènes qui en découlent. Ceux-ci permettent de mobiliser de la variation génétique préexistante dans d'autres populations ou espèces et de diffuser rapidement des allèles conférant un avantage adaptatif à ces habitats particuliers. Ainsi, même si ces observations préliminaires doivent être affinées et généralisées à d'autres taxons et types de ports, elles permettent déjà de proposer qu'il existe une évolution possible vers un « phénotype et/ou un génotype marin urbain », facilitée par des pressions de sélection multiples et simultanées, ce qui pourrait conduire à l'émergence d'un « syndrome de portuarisation », tel que défini par Touchard *et al.* (2023), à l'instar des « syndromes de domestication » décrits chez les plantes cultivées.

Une nouvelle question s'impose alors : à quelle échelle, temporelle et spatiale, ces adaptations pourront-elles se maintenir ? Cette question prend un tour particulier si on considère les habitats naturels voisins des ports, et les populations qui les occupent. En effet, même si l'intensification des constructions en mer ne cesse de s'accroître (Bugnot *et al.*, 2021), les substrats naturels dominent dans la zone côtière et donc entourent les zones portuaires. Ainsi, les populations occupant l'habitat portuaire peuvent potentiellement s'en échapper et coloniser les habitats naturels. Quel sera alors le devenir des individus adaptés aux conditions portuaires dans les habitats naturels ? Les mutations acquises pour s'adapter aux conditions portuaires seront-elles avantageuses ou neutres en milieu naturel, ou seront-elles délétères ? Il s'agit là d'un pan entier de connaissances encore à défricher, et le peu d'études disponibles ne permet pas de répondre à la question. En effet, les études analysant de concert populations naturelles et portuaires restent très rares. Elles sont pourtant nécessaires, en particulier pour identifier les risques potentiels qui pourraient être induits par des migrations d'individus depuis les ports vers les populations naturelles. Une introgression des mutations portuaires dans les populations naturelles adjacentes pourrait réduire la valeur sélective des individus hybrides, et donc compromettre leur survie, et la survie de la population naturelle *in fine*. La question se pose pour le choquemort par exemple, notamment pour les populations ayant acquis la délétion entre les deux copies du gène AhR. En effet, ce gène a d'autres fonctions que celle de la détoxification dans la physiologie des poissons. Il intervient entre autres dans la reproduction, le système immunitaire et la fonction cardiovasculaire (Whitehead *et al.*, 2017), et de ce fait, il est logique de penser que sa disparition du génome peut engendrer des problèmes physiologiques affectant la valeur sélective et ultimement la survie d'un individu.

Dès lors, les ports ne sont-ils pas des pièges évolutifs autant qu'écologiques (voir chapitre 6) pour les espèces occupant les ports et les habitats naturels ? Concernant les espèces introduites, ces piègeages pourraient limiter leur expansion. En revanche, pour les espèces indigènes, ils pourraient constituer un risque, en particulier quand les ports sont proposés comme des « refuges » pour renforcer leurs populations (voir chapitre 6). Ces questions prennent d'autant plus d'importance qu'une « trame grise », à l'instar des trames vertes et bleues (concepts utilisés pour décrire les continuités écologiques en milieu terrestre et aquatique), se déploie actuellement au-delà des côtes, en mer, avec la construction d'éoliennes en mer, de ports *offshore* ou même de villes artificielles construites en mer. Ces infrastructures créent un réseau de plus en plus vaste et dense d'habitats marins artificiels. Cette trame grise a de grandes chances de faciliter et d'augmenter le contact entre des populations autrefois isolées, pouvant ainsi affecter la diversité génétique, propager les phénotypes/génotypes marins urbains dans d'autres populations, et peut-être mettre en danger les populations naturelles environnantes. Il serait donc aujourd'hui nécessaire de prendre en compte les processus évolutifs urbains lors de la mise en place de « solutions » d'ingénierie écologique ou de mesures compensatoires en mer et sur les côtes.

Chapitre 5

Méthodes et techniques d'observation des écosystèmes marins portuaires

Marie-Pierre Halm-Lemeille, Cécile Massé, Florence Menet, Audrey Bruneau

Le port constitue un écosystème* particulier, façonné par la main de l'humain et haut lieu d'activités anthropiques*. Selon Merrien (2021), il existait, en 2021, 13 709 ports maritimes répartis dans 187 pays. Cependant, le dénombrement des ports conduit à des résultats différenciés selon les critères retenus (voir chapitre 8). Ces nombres cachent une grande diversité dans leur statut juridique (privé, public, autonome), leur fonctionnalité (ex. : pêche, commerce, plaisance, militaire, marina) ou encore leur localisation (ex. : maritimes, fluviaux, lacustres, à sec ; voir chapitre 1). De plus, en fonction de leur configuration, les ports intègrent des aménagements variés tels que bassins, écluses, brise-lames, quais, pontons, cales et passerelles fixes ou flottantes, situés à l'intérieur de leur enceinte. Les systèmes portuaires sont également connectés aux écosystèmes naturels. Les pressions exercées par et sur ces systèmes ne se limitent donc pas à la seule enclave portuaire, mais touchent aussi les milieux naturels adjacents. Ainsi, les ports exercent une pression majeure sur les écosystèmes marins, constituant des sources importantes de contaminants chimiques et de nutriments, de pollution lumineuse et sonore, ainsi que des voies d'entrée pour les espèces non indigènes* (ENI) (voir chapitre 1).

Les pressions exercées par le milieu portuaire croissent et évoluent. Par exemple, aux contaminants chimiques historiques tels que les hydrocarbures, les métaux lourds et les organoétains, s'ajoutent constamment de nouvelles substances, comme les retardateurs de flamme, les substances per- et polyfluoroalkylées (PFAS), des produits phytosanitaires et pharmaceutiques et leurs résidus, ou encore toutes sortes de plastiques. L'augmentation du trafic maritime au cours des dernières décennies a également conduit à une hausse des introductions d'ENI, cette voie d'introduction étant dominante à l'échelle mondiale (Bailey *et al.*, 2020) (voir chapitre 2). En outre, le changement climatique vient accentuer ces pressions en modifiant par exemple les cycles biogéochimiques des contaminants (Stauber *et al.*, 2016 ; Maulvault *et al.*, 2019) ou en accélérant les introductions d'ENI et en favorisant leur établissement (Occhipinti-Ambrogi, 2007).

Il est donc crucial de mettre en place une observation des milieux portuaires, afin de suivre les pressions anthropiques qui s'y manifestent et leurs impacts sur les organismes aquatiques et les communautés* biologiques. Néanmoins, du fait des spécificités de

l'habitat portuaire (voir chapitre 1), la surveillance ou l'observation de ce milieu nécessitent l'utilisation d'outils appropriés à cet environnement particulier, aux pressions qui s'y exercent et aux enjeux environnementaux associés. Les méthodes et les outils classiques d'observation des écosystèmes marins peuvent être utilisés, mais ils doivent être parfois adaptés pour mieux prendre en compte les caractéristiques et la typicité des ports telles que la difficulté d'accès, la turbidité de l'eau ou la pollution du milieu.

Ainsi, les objectifs de ce chapitre sont de présenter des méthodes et des techniques d'observation pouvant être utilisées dans les ports pour permettre le suivi de leur écosystème.

► Suivis environnementaux en zone portuaire

Les suivis environnementaux dans les ports peuvent se classer en trois catégories : des suivis dans le cadre de programmes de surveillance réglementaire (voir chapitre 7), des suivis dans le cadre d'observatoires à différentes échelles spatio-temporelles, et des suivis dans le cadre d'études et de programmes de recherche, nombreux et très variés.

Réseaux de suivis environnementaux réglementaires

L'importance de l'environnement, en particulier la question du changement climatique, contraint progressivement les acteurs du monde maritime et portuaire à réduire ou à compenser leur empreinte environnementale (Ferrario *et al.*, 2022). Dans le cadre des programmes de surveillance réglementaire, plusieurs suivis peuvent être mis en place en zone portuaire. S'ils varient en fonction des pays, on peut trouver certaines similitudes.

Dans la plupart des directives, du moins au niveau européen, les ports sont considérés comme des pressions qui peuvent affecter les milieux naturels adjacents. Afin de garantir le maintien ou l'atteinte du bon état des masses d'eau, ces pressions doivent donc être suivies et maîtrisées. Ainsi, en France, à l'instar des programmes de surveillance et d'observation des zones littorales pour le suivi environnemental et/ou sanitaire (comme le Réseau de contrôle microbiologique [REMI⁶], le Réseau d'observation et de surveillance du phytoplancton* et de l'hydrologie dans les eaux littorales [Rephy⁷], le Réseau d'observation de la contamination chimique [Rocch⁸], et le Réseau national d'observation de la macrofaune benthique [BenthOBS⁹]), des programmes de surveillance spécifiques aux zones portuaires ont été développés. Le réseau le plus connu est le Réseau national de surveillance de la qualité des eaux et des sédiments des ports maritimes (Repom), créé en 1997 avec l'objectif d'acquérir une connaissance globale de la qualité des eaux et de détecter d'éventuels problèmes de pollution. Si, à l'origine, le réseau prenait en compte les contaminations microbiologiques et des paramètres physico-chimiques simples (tableau 5.1), l'amélioration des rejets sanitaires a permis son évolution en 2010 pour se concentrer uniquement sur la qualité chimique des sédiments, en intégrant les substances prioritaires définies par la Directive-cadre sur

6. <https://coast.ifremer.fr/Reseaux-de-surveillance/Environnement/REMI-REseau-de-contrôle-Microbiologique>

7. <https://coast.ifremer.fr/Reseaux-de-surveillance/Environnement/REPHY-la-surveillance-du-phytoplancton-et-des-phycotoxines>

8. <https://coast.ifremer.fr/Reseaux-de-surveillance/Environnement/ROCCH-Reseau-d-Observation-de-la-Contamination-CHimique-du-littoral>

9. <https://www.benthobs.fr/>

l'eau (DCE) et la Convention pour la protection du milieu marin de l'Atlantique Nord-Est, ou convention Oskar (« Oslo-Paris »). En 2014, le Repom a été intégré aux réseaux de surveillance de la Directive-cadre stratégie pour le milieu marin (DCSMM) pour la définition du bon état écologique des eaux marines au titre du descripteur 8 relatif aux contaminants. Aujourd'hui, la surveillance régulière du Repom permet ainsi d'avoir une image de la contamination des sédiments portuaires et de son évolution.

Tableau 5.1. Paramètres suivis par le réseau Repom.

	Type de donnée	Paramètres observés/mesurés
Programme eau (1997-2010)	Physico-chimie	Température, salinité, oxygène dissous, matière en suspension, transparence
	Sels nutritifs	Ammonium, orthophosphates, nitrates, turbidité
	Micro-organismes	<i>Escherichia coli</i> , streptocoques fécaux
Programme sédiment (2010-aujourd'hui)	Descriptif du sédiment	Granulométrie, teneur en eau, carbone organique total
	Contaminants chimiques	Métaux lourds, hydrocarbures totaux, PCB, HAP, TBT et produits de dégradation, pesticides, composés bromés, dioxines et furanes, phénols, phtalates...

L'approche du Repom est généralement utilisée dans le cadre de suivis environnementaux d'aménagements portuaires ou d'activités de type dragage*/clapage. Néanmoins, dans ce cadre, elle doit être complétée systématiquement par un diagnostic spécifique aux études d'impacts pour des travaux sur le domaine public maritime.

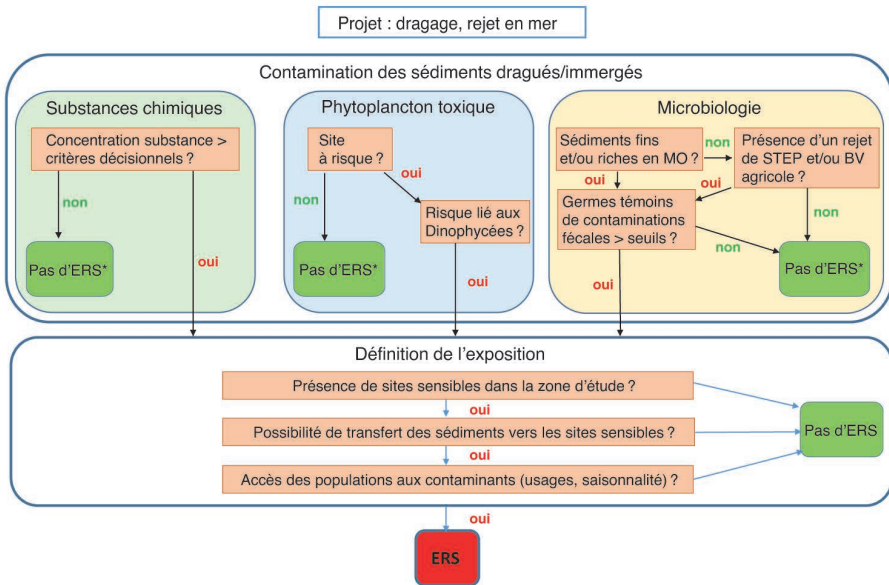


Figure 5.1. Logigramme de l'évaluation des risques sanitaires dans le cas de contaminations des sédiments de dragage.

* Pour le critère sélectionné. ERS : évaluation des risques sanitaires; MO : matière organique; STEP : station d'épuration; BV : bassin versant.

En effet, ce type de travaux entraîne une remise en suspension, voire l'enlèvement de contaminants divers (chimiques, microbiologiques), et nécessite donc une évaluation spatiale plus fine que celle généralement adoptée par le Repom. Les données acquises permettent ainsi d'alimenter l'état initial de l'étude ou la caractérisation des sources en vue d'une évaluation du risque sanitaire (ERS) et peuvent être comparées aux données du Repom disponibles (Geode, 2014). L'évaluation du risque sanitaire revêt une importance particulière dans le cadre des opérations de dragage, allant bien au-delà du simple suivi des contaminants chimiques effectué dans le cadre du Repom. Comme l'illustre le logigramme d'ERS (figure 5.1), cette approche prend en compte des paramètres spécifiques tels que les micro-organismes d'intérêt sanitaire (bactéries et virus entériques, bactéries non entériques), les espèces de phytoplancton toxiques (*Dinophysis* sp., *Alexandrium* sp., *Pseudo-nitzschia* sp.), ainsi que la présence éventuelle de leurs kystes, en raison du risque de dissémination géographique de ces algues toxiques.

Suivis et surveillance des espèces non indigènes et de la biodiversité marine portuaire

Les suivis des organismes vivant en milieu portuaire répondent principalement à deux objectifs : d'une part, détecter et caractériser les pollutions à travers des dispositifs de biosurveillance (voir section « Le suivi des communautés et de la contribution des ENI ») et, d'autre part, surveiller l'introduction et l'établissement d'ENI. Les suivis de la biodiversité portuaire, dont les ENI, peuvent également s'inscrire dans un troisième cadre, celui des projets de recherche dédiés à l'étude de l'écologie portuaire (voir chapitres 3 et 4) ou à des initiatives de restauration écologique au sens large (voir chapitre 6).

Avec la prise de conscience globale des pressions exercées sur la biodiversité par les ENI, il y a eu une montée en puissance des recommandations, mais aussi des réglementations à ce sujet, illustrées notamment en Europe par le règlement n° 1143/2014 du 22 octobre 2014 relatif à « la prévention et à la gestion de l'introduction et de la propagation des espèces exotiques envahissantes* (EEE) », mais aussi par la DCSMM. En milieu marin, du fait du rôle primordial des ports comme points d'introduction et d'établissement des ENI, les programmes de surveillance des ENI dans les zones portuaires ont vu le jour un peu partout dans le monde depuis plusieurs années. C'est l'Australie qui a ouvert la voie avec la publication d'un rapport décrivant comment suivre les différentes communautés biologiques dans les ports avec l'objectif d'y surveiller l'arrivée, l'établissement et le développement des ENI (Hewitt et Martin, 1996). Une révision de ce protocole, publiée en 2001 (Hewitt et Martin, 2001), a inspiré d'autres protocoles de par le monde.

Avec l'arrivée de la DCSMM, adoptée en 2008, de la convention BWM*, entrée en vigueur en 2017, et des conventions des mers régionales, l'Europe a également entamé une démarche visant à suivre et surveiller les ENI marines. Ainsi, un des 11 descripteurs d'état ou de pression sur la biodiversité de la DCSMM est dédié aux ENI (descripteur D2), avec comme indicateur principal pour ce descripteur l'évolution au cours du temps du nombre de nouvelles ENI répertoriées. Néanmoins, les protocoles de surveillance associés en sont encore aujourd'hui pour la plupart au stade d'études pilotes pour mettre en place des suivis pérennes, comme aux Pays-Bas (Gittenberger *et al.*, 2014), en Norvège (Husa *et al.*, 2024) ou en France (Massé *et al.*, 2023a).

D'une façon générale, si la surveillance des ports est encore limitée en France (voir chapitre 7), d'autres pays servent d'exemple et proposent depuis plusieurs années des protocoles standardisés d'observation des communautés portuaires, y compris en réponse à des cadres réglementaires. En Europe, c'est essentiellement à partir des pays du Nord que ces observations portuaires se sont développées, avec des protocoles proposés conjointement par les conventions Helcom (convention de Helsinki) et Oskar dès 2013 (Helcom/Oskar, 2013) et utilisés dans le cadre des procédures de demande de dérogation à la convention BWM.

Outre ces suivis liés à des réglementations, l'étude de la biodiversité dans les habitats portuaires fait l'objet de travaux de recherches de plus en plus fréquents, comme l'indique le nombre croissant de publications sur le sujet depuis 2016 (Madon *et al.*, 2023). Les zones portuaires, souvent qualifiées d'« habitats urbains », peuvent en effet aider à comprendre les processus écologiques au sein des communautés soumises à des gradients marqués de pressions anthropiques comme la pollution chimique, organique, lumineuse ou sonore. La structure des ports propose une multitude d'habitats, et donc la présence d'espèces endo- ou épibenthiques, pélagiques, qu'elles soient animales ou non. Toutes les techniques de suivi de ces communautés peuvent donc être mises en œuvre dans les enceintes portuaires afin de surveiller les communautés et/ou les ENI. Concernant plus spécifiquement les ENI, c'est une composante importante de ces communautés portuaires (voir chapitre 1), majoritairement des communautés des substrats durs (macrofaune et flore), nombreuses dans les ports, qui est étudiée. Les infrastructures artificielles sont connues pour abriter un plus grand nombre d'ENI que les substrats durs naturels (Airolidi *et al.*, 2015). Les suivis sont alors réalisés au niveau des pontons, des bouées, des piliers, des quais, des digues, dans les chenaux ou encore sur les navires. Les données acquises grâce à ces suivis peuvent être utilisées afin de calculer des indicateurs de l'état écologique des ports. Ces derniers ne sont pas forcément spécifiques aux habitats portuaires, mais peuvent y être utilisés.

Bien qu'encore peu ou insuffisamment développés en routine, ces programmes de suivi et surveillance sont essentiels comme dispositifs d'alerte et prévention, mais aussi pour évaluer l'efficacité des mesures prises pour prévenir les introductions d'espèces. En effet, bien que les ports soient des zones souvent semi-fermées, comme pour le milieu marin naturel, il est difficile, voire impossible d'y éradiquer une ENI une fois établie (voir, par exemple, Ojaveer *et al.*, 2018; Giakoumi *et al.*, 2019). Limiter cette pression biologique passe par la prévention, les actions de biosécurité et la réglementation pour réduire le nombre de nouvelles introductions (voir chapitre 7). Il s'agit ici entre autres de former les gestionnaires de ports à cette problématique, de sensibiliser les professionnels et les plaisanciers, et de réglementer, comme cela a été fait par l'OMI pour les eaux et les sédiments de ballast. L'effet de cette prévention et de ces mesures pourra alors être mesuré par des programmes de surveillance dédiés aux sites portuaires.

Observatoires des milieux portuaires

En parallèle des suivis réglementaires, le développement d'approches de gestion dans lesquelles les facteurs économiques et environnementaux prenant en compte comme variable le développement du port a permis la mise en place d'observatoires portuaires. Un observatoire sert à produire des connaissances, à structurer des jeux de données et à les pérenniser (Foulquier *et al.*, 2023). Il pose un cadre notamment pour l'appui des

politiques publiques, par exemple pour en évaluer l'efficacité, et fait intervenir plusieurs acteurs, dont des scientifiques et des gestionnaires, dans une démarche de partage d'expérience et de coconstruction¹⁰. Les données issues des observatoires complètent parfois les données des réseaux de surveillance (Bouchoucha *et al.*, 2021). Un observatoire portuaire repose sur différents outils d'observation dont le choix dépend, d'une part, des enjeux environnementaux et, d'autre part, des objectifs de développement portuaire. La grande majorité de ceux déployés à l'heure actuelle en zones portuaires concernent des données de physico-chimie, et le suivi des communautés biologiques n'est généralement que peu pris en compte.

Un exemple d'observatoire en milieu portuaire est le programme de suivi ROM 5.1 en Espagne (Ondiviela *et al.*, 2007 ; 2012). Il propose un suivi de la qualité des eaux portuaires et se place en lien direct avec la DCE en incluant une caractérisation des masses d'eau fortement modifiées, une évaluation des risques (évaluation de l'exposition) ainsi qu'une surveillance environnementale basée sur la qualité chimique et des indicateurs physico-chimiques représentatifs d'une altération de la qualité du milieu (nutriments, chlorophylle) sur deux compartiments : l'eau et le sédiment. Le suivi repose sur l'hypothèse que l'eau et les sédiments fournissent des informations différentes mais complémentaires, l'eau étant représentative de perturbations* « immédiates », tandis que les sédiments fournissent un enregistrement des perturbations historiques. Les indicateurs sont évalués en comparant les mesures de concentrations avec des conditions de référence et des seuils de sécurité.

Des organismes de recherche indépendants peuvent également être à l'origine de la mise en place d'observatoires. Par exemple, au Canada, l'Institut nordique de recherche en environnement et en santé au travail (Inrest) a lancé en 2013 un observatoire environnemental de la baie de Sept-Îles, le premier port minéralier d'Amérique du Nord situé au Québec. Cet observatoire vise à favoriser l'acceptation sociale des activités industrielles et portuaires, tout en contribuant à la préservation et à la résilience du socio-écosystème local. Il contribue à l'acquisition des données environnementales sur le long terme, qui servent à la fois pour le diagnostic, la prédiction des impacts environnementaux et le suivi de l'évolution écologique de la baie de Sept-Îles. Cet observatoire intègre la surveillance de la qualité des eaux, des sédiments, des ressources benthiques (macroalgues et macrofaune) ainsi que des études sur les cétacés (Carrière *et al.*, 2024). Cela a permis le développement d'un modèle de gestion préventive en zone portuaire, le modèle Enviro-Actions, qui vise à agir, prévenir et communiquer en amont de tout dépassement des normes en vigueur. La transmission des alarmes pour les différents paramètres surveillés permet aussi la mise en place d'actions préventives (Ferrario *et al.*, 2022). En associant les données recueillies à des modèles prédictifs, il est en effet possible d'anticiper les impacts des activités portuaires et des changements environnementaux futurs, et ainsi de favoriser la durabilité de ces milieux complexes.

En France, le monde de la recherche s'est également mobilisé autour de zones ateliers (ZA) ou avec la création des dispositifs « Observatoires hommes-milieus » (OHM). Ces dispositifs associent la production de savoir des scientifiques aux besoins des acteurs territoriaux, avec une implication de ces derniers aussi bien dans le pilotage et

10. <https://www.topos-urba.org/lobserver-est-une-demarche-collective>

la définition stratégique des observatoires que dans la restitution des résultats obtenus, constituant ainsi une brique de la recherche participative. Il existe 16 ZA et 13 OHM à ce jour. Parmi eux, l'OHM Littoral Caraïbe de la Guadeloupe (Foulquier *et al.*, 2023), créé en 2016, s'organise autour de l'anthropisation littorale de la zone de Petit Cul-de-sac marin. La gestion collective de la biodiversité, la santé et la résilience d'écosystèmes emblématiques (mangroves, récifs) représentent des thématiques clés développées au sein de cet OHM, qui s'intéresse également à la thématique « portuaire » et à l'évolution de son socio-écosystème. De même pour l'OHM Littoral méditerranéen, créé en 2012. Cet OHM s'est construit sur le constat d'une pression anthropique massive (urbanisation, tourisme, transport) s'exerçant sur le littoral méditerranéen dans un contexte de mise en place de gestion intégrée des zones côtières (GIZC). Les ports sont un des quatre systèmes socio-écologiques sur lesquels l'OHM développe des études interdisciplinaires de l'urbanisation et des pressions anthropiques sur les littoraux méditerranéens français.

Il est intéressant de souligner que, dans le cadre de certains observatoires des milieux portuaires, en particulier lorsqu'ils sont instaurés dans une démarche de certification (voir chapitre 8), les ports ne sont plus uniquement perçus comme une source de pression sur l'environnement. Ils peuvent être considérés comme de véritables écosystèmes à part entière, en interaction avec des espaces plus ou moins naturels, parfois visés par des actions d'atténuation des pressions ou de restauration (voir chapitre 6).

► Outils pour la surveillance et l'observation en milieu portuaire

Les techniques et les outils classiquement utilisés pour l'observation de la qualité des eaux côtières peuvent être adaptés au contexte portuaire, bien que certaines spécificités liées à ces milieux exigent parfois des ajustements. Une variété d'équipements de prélèvement est disponible pour surveiller les paramètres physico-chimiques du milieu (ex. : température, salinité, pH, turbidité, niveaux de contamination) ainsi que les communautés biologiques marines. Ils permettent de réaliser des prélèvements d'eau (ex. : bouteilles Niskin, flacons), des prélèvements de sédiments (ex. : bennes, carottiers) ou d'organismes vivants (ex. : filets à plancton, collecteurs passifs). Les principaux outils sont référencés dans le tableau 5.2, puis sont développés dans les parties suivantes.

Outils de suivi de la contamination chimique

Les outils de mesure de la contamination chimique en zone portuaire ne diffèrent pas fondamentalement de ceux utilisés en zone marine côtière naturelle. Bien souvent, des mesures directes dans la colonne d'eau sont réalisées. Pour cela, un échantillon d'eau est prélevé et envoyé à l'analyse après filtration (mesure sur eau filtrée) ou pas (mesure sur eau brute). La mesure directe des contaminants dans l'eau repose sur des techniques analytiques qui, bien qu'ayant beaucoup progressé ces dernières années, restent complexes et onéreuses. De plus, la forte variabilité du milieu marin, y compris en zone portuaire, peut limiter la pertinence d'une mesure ponctuelle réalisée dans la colonne d'eau (figure 5.2). C'est pourquoi l'utilisation de matrices intégratrices, qu'elles soient biologiques ou non, a rapidement été adoptée dans les réseaux de surveillance de la contamination chimique en milieu marin. Ces techniques ont de plus l'avantage

de concentrer les contaminants dans la matrice, ce qui facilite leur analyse, même quand ils sont à l'état de «traces». Cette approche est aujourd'hui largement généralisée, notamment en milieu portuaire. Trois grandes catégories de matrices sont utilisées de manière courante : les matrices biologiques, les sédiments et les échantillonneurs passifs intégratifs (EPI).

Tableau 5.2. Outils et méthodes de prélèvements permettant de suivre les paramètres physico-chimiques de l'environnement et les communautés biologiques.

		Cibles
Plongée (quadrats, transects, etc.)	Suivis <i>in situ</i> et prélèvements : épifaune, flore, ichtyofaune	
Bouteille Niskin ou flacons	Paramètres chimiques de l'eau : température, salinité, oxygène dissous, matières en suspension, pH, contaminants chimiques hydrophiles, etc. Suivis des communautés pélagiques : procaryotes, phytoplancton, ADNe Temps de résidence : ponctuel	
Bennes ou carottiers	Suivis physiques et chimiques du sédiment : granulométrie, carbone organique total, contaminants métalliques et organiques hydrophobes, pH, nutriments, microbiologie, kystes phytoplanctoniques, etc.	
Filets à plancton	Suivis des communautés pélagiques : phytoplancton et zooplancton (dont stades larvaires planctoniques)	
Pompes péristaltiques	Paramètres chimiques de l'eau : température, salinité, oxygène dissous, matières en suspension, pH, contaminants chimiques hydrophiles, etc. Suivis des communautés biologiques : ADNe	






		Cibles
Collecteurs passifs (ex. : plaques)	Suivis des communautés benthiques de substrat dur : épifaune et flore des substrats durs	
Cages/pièges	Suivis des communautés : épifaune mobile	
Coquillages (<i>mussel watch</i> , espèce sentinelle)	Contaminants chimiques dans l'eau et la matière en suspension : métaux et métalloïdes, contaminants organiques, microplastiques, etc. Contaminants microbiologiques dans la colonne d'eau et la matière en suspension : bactéries, virus Temps de résidence : ± 6 mois	
Échantillonneur passif microbiologique	Contaminants microbiologiques dans l'eau : bactéries, virus (SARS CoV-2, norovirus, OsVH-1) Temps de résidence : 48 h à 15 jours	
Pocis (EPI)	Contaminants chimiques dans l'eau : molécules organiques polaires à semi-polaires ($\log K_{ow} < 3$) du type pesticides et résidus pharmaceutiques Temps de résidence : quelques jours à 3 semaines	
Chemcatcher (EPI)	Contaminants chimiques dans l'eau : molécules organiques apolaires, HAP, PCB, métaux, radionucléides Temps de résidence : quelques jours (15 jours recommandés)	

Tableau 5.2. (suite)

Cibles	
DGT (EPI)	<div>Contaminants chimiques dans l'eau : métaux et métalloïdes : Pb, Cd, Ni, Cu, Co, Fe, Mn, Cr, Zn, Al, Mn selon la phase d'absorption Temps de résidence : quelques jours (2 à 5 jours recommandés)</div> 
Lo DGT (EPI)	<div>Contaminants chimiques dans l'eau : hormones (œstradiol, progestérone, androstérone) et résidus pharmaceutiques Temps de résidence : quelques jours (14 jours recommandés)</div> 
SBSE (EPI)	<div>Contaminants ciblés dans l'eau : organiques hydrophobes (HAP, PCB, pesticides organochlorés) Temps de résidence : exposition de 16 h dans un échantillon ponctuel d'eau (préconcentration)</div> 

EPI : échantillonneur passif intégratif.

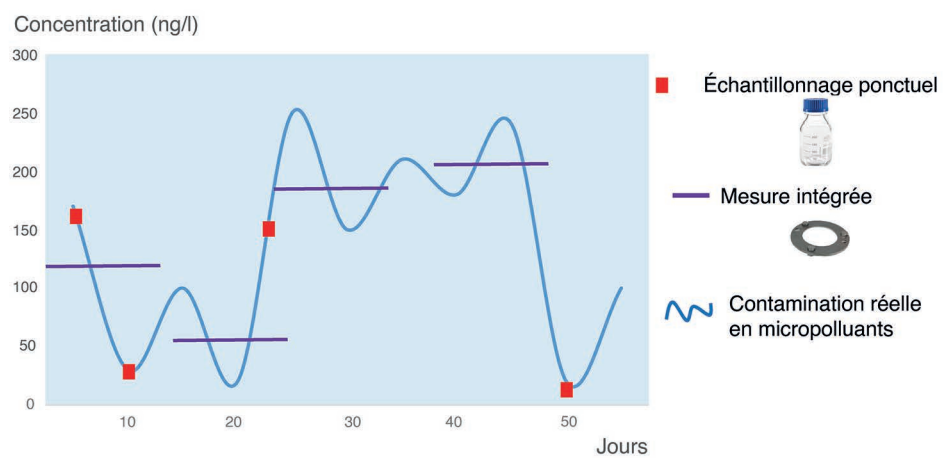


Figure 5.2. Graphique illustrant la différence d'information acquise par le biais d'un échantillonnage ponctuel *versus* un échantillonnage passif. L'échantillonneur passif intègre l'information dans le temps, tandis qu'un échantillon ponctuel donne une information à un moment donné.

Suivi de la contamination chimique dans le milieu

En zone portuaire, comme dans toutes les zones marines, le suivi de la contamination chimique dans le milieu peut se faire dans deux compartiments : le sédiment et la colonne d'eau.

Le suivi de la contamination dans les sédiments repose sur la capacité de nombreux contaminants chimiques, tels que les métaux et les polluants organiques persistants (POP), à s'adsorber de manière plus ou moins irréversible à la surface des particules qui sédimentent (voir chapitre 1). En fonction des vitesses de sédimentation, des phénomènes de remise en suspension ou de bioturbation, la couche superficielle des sédiments peut refléter plusieurs années de contamination, offrant ainsi une archive intégrée de la contamination passée. Des mesures de contaminants chimiques dans les sédiments portuaires sont aujourd'hui réalisées en routine, dans le cadre de réseaux comme le Repom ou dans le cadre d'opérations de dragage.

La mesure directe des contaminants dans l'eau n'étant pas toujours adaptée aux besoins des gestionnaires de ports, les EPI, parfois appelés « échantillonneurs passifs », offrent une alternative pertinente. Il existe différents types d'EPI (voir exemples dans le tableau 5.2) et leur utilisation dépend des composés ciblés et de leur forme chimique (ou spéciation). Le principe de fonctionnement des EPI repose soit sur la diffusion passive, soit sur la partition chimique. Ils exploitent la capacité de certains matériaux, comme des membranes polymères, des gels, des résines, à adsorber ou absorber les contaminants présents dans l'eau environnante. Lors de la phase d'immersion de l'EPI, ces derniers se concentrent dans le matériau suivant les lois de la thermodynamique (équilibre entre l'eau et le matériau) ou de la cinétique (accumulation progressive au fil du temps). L'un des principaux avantages des EPI est leur capacité à fournir une concentration moyenne, atténuant ainsi l'influence des variations ponctuelles souvent observées dans les milieux marins. De plus, ils sont faciles à déployer, y compris dans des environnements complexes, et peuvent être manipulés par des équipes non spécialisées après une formation de base. Cependant, bien que l'utilisation des EPI soit en constante progression, leur capacité à couvrir l'ensemble des substances chimiques d'intérêt reste encore limitée. À ce jour, ces dispositifs ne permettent pas de se substituer totalement aux méthodes classiques de prélèvement et d'analyse chimique, qui restent nécessaires pour certaines substances ou situations spécifiques.

Suivi de la contamination chimique dans les organismes vivants

L'alternative aux mesures de la contamination chimique dans le milieu est la mesure dans les organismes vivants, ou biote. L'utilisation des organismes vivants pour le suivi de la contamination chimique n'est pas nouvelle. Dès les années 1970, le professeur Edward D. Goldberg lançait Mussel Watch, le premier réseau de suivi de la contamination chimique utilisant les mollusques bivalves filtreurs comme sentinelles. Les mollusques bivalves constituent d'excellents candidats comme organismes sentinelles de la contamination chimique en milieu marin, notamment pour le suivi des métaux et des POP. Leur large répartition géographique dans les mers du globe, leur caractère sédentaire, qui les rend représentatifs d'une localisation précise, et leur capacité à concentrer les contaminants chimiques (métaux et POP), avec des facteurs de bioaccumulation allant de 100 à 100 000, facilitent considérablement les analyses par rapport à celles effectuées directement dans l'eau (Bouchoucha *et al.*, 2021).

De plus, les dosages réalisés sur les bivalves apportent des informations cruciales sur la biodisponibilité des contaminants. Leur faible activité métabolique, comparée à celle des crustacés et des poissons, ainsi que leur robustesse face à des environnements pollués ou présentant des caractéristiques physico-chimiques extrêmes, en font des espèces indicatrices de choix. Plusieurs espèces de bivalves peuvent également être transplantées aisément (Briand *et al.*, 2023), ce qui accroît leur utilité dans les programmes de surveillance, le tout à des coûts relativement faibles. C'est pourquoi ils sont aujourd'hui très largement utilisés en France et dans le monde pour le suivi de la contamination chimique des masses d'eau marine, mais également des ports (Bouchoucha *et al.*, 2021).

Malgré l'intérêt que présentent les mollusques bivalves pour la surveillance de la contamination chimique, certaines limites subsistent. Tous les contaminants posant un risque environnemental ne peuvent pas être suivis à l'aide de ces organismes : certains contaminants sont solubles dans l'eau de mer et/ou ne sont pas bioaccumulés, alors que d'autres peuvent être métabolisés par les bivalves. Dans de tels cas, les mesures réalisées directement dans l'eau ou par l'utilisation d'EPI restent des options préférentiellement choisies. Par ailleurs, la relation entre la concentration des contaminants dans le milieu et dans la chair des bivalves est influencée par de nombreux facteurs, tant intrinsèques qu'extrinsèques. Parmi eux figurent le statut reproducteur, l'état nutritionnel, la température, la salinité, la turbidité et la présence d'autres contaminants qui peuvent altérer les processus métaboliques des organismes. Ces variations rendent parfois complexes les comparaisons spatio-temporelles des concentrations mesurées dans les tissus des bivalves. Pour pallier ces difficultés, il est essentiel de contrôler certains paramètres biologiques afin d'assurer la fiabilité des interprétations.

Biosurveillance

Si les analyses chimiques révèlent la présence de contaminants dans un compartiment spécifique, elles sont limitées à une liste prédéfinie de molécules recherchées et ne permettent pas de mesurer les effets de ces substances sur les organismes vivants. La biosurveillance consiste à utiliser le vivant (tout niveau d'organisation possible, de la cellule à la communauté) pour surveiller l'évolution de la qualité du milieu et ses effets. Au niveau portuaire, la surveillance de l'état de santé des organismes passe essentiellement par l'utilisation d'espèces bio-indicatrices (ou sentinelles) ou de biomarqueurs.

La bio-indication s'intéresse à des espèces ou groupes d'espèces dont la sensibilité à la dégradation de l'état de l'eau (présence de polluants, eutrophisation) et/ou de l'habitat permet d'obtenir une évaluation écologique globale de l'état du milieu. Les paramètres étudiés sont, à titre d'exemple, l'occurrence, l'abondance, la biomasse, le comportement ou encore les traits de vie des espèces. La richesse taxonomique, les abondances, la présence/absence, la sensibilité/tolérance de ces espèces ou de certains groupes d'espèces peuvent contribuer aux calculs d'indices biologiques reflétant une certaine qualité de l'eau et un impact des différentes pressions (Dimitriou *et al.*, 2020; Guerra-García *et al.*, 2021). Bien que certains indices aient été développés dans le but de mettre en évidence des effets de pollutions chimiques ou d'enrichissement en matière organique, cette approche ne permet pas l'identification des substances responsables de l'impact et, *de facto*, d'établir des plans de gestion.

L'utilisation de biomarqueurs (tableau 5.3) participe à l'évaluation du risque lié à la contamination chimique. Les biomarqueurs correspondent à des réponses biologiques (du niveau infracellulaire au niveau tissulaire) des individus exposés (le plus souvent des espèces bio-indicatrices) à un certain type de contaminants (Garric *et al.*, 2010). Ces biomarqueurs sont étudiés sur des organismes dont la physiologie est bien connue et nécessitent au préalable une bonne validation de la représentativité de la mesure. On distingue classiquement les biomarqueurs d'exposition, qui indiquent la présence d'un contaminant au sein de l'organisme (ex. : Mussel Watch décrit plus haut), des indicateurs d'effets, qui reflètent l'effet toxique ou subléthal du contaminant sur l'organisme (Luna-Acosta, 2017). L'étude de ces biomarqueurs se fait à partir de mesures sur des organismes autochtones prélevés dans l'environnement ou exposés artificiellement dans des cages adaptées (méthode connue sous le nom de « caging »).

Tableau 5.3. Biomarqueurs biochimiques et cellulaires utilisés couramment dans un contexte de biosurveillance en milieu marin.

	Biomarqueurs	Effets	Substances chimiques
Biomarqueurs d'exposition	CYP, activité EROD, glutathion S-transférase	Induction enzymatique	Pesticides organochlorés, PCB, dioxines, HAP...
	Protéines multi-xénobiotiques, résistance (MXR)	Induction/inhibition	Substances organiques (HAP, PCB, métabolites...)
	Acétylcholinestérase	Inhibition	Pesticides (organophosphorés, carbamates)
	Vitellogénine, imposex	Induction chez le mâle	Perturbateurs endocriniens
	Métallothionéines, protéines de stress	Induction	Métaux, autres xénobiotiques
	Domage ADN, adduits ADN	Occurrence	Mutagènes, génotoxiques
Biomarqueurs d'effets	Domage ADN	Occurrence	Mutagènes, génotoxiques
	Acétylcholinestérase	Inhibition	Pesticides (organophosphorés, carbamates)
	Peroxydation lipidique, enzymes antioxydantes	Induction/inhibition	Non spécifique
	Intégrité lysosomale	Diminution	

Un des biomarqueurs probablement les plus connus développé dans un cadre d'observation portuaire reste sans doute l'imposex. L'imposex est un phénomène biologique anormal observé principalement chez les mollusques gastéropodes marins, où les femelles développent des caractéristiques sexuelles masculines, telles qu'un pénis et un canal déférent. Ce phénomène est causé par une exposition à des substances chimiques perturbatrices endocriniennes, notamment les composés organostanniques comme les TBT, utilisés autrefois dans les peintures *antifouling** pour les coques de bateaux (voir chapitre 2). Ce biomarqueur a notamment été mis en place pour étudier l'impact de ces peintures, et plus particulièrement du TBT, fortement présent en milieu portuaire (Anastasiou *et al.*, 2016; Birchenough *et al.*, 2002). À ce jour, ce biomarqueur est employé dans un cadre plus large, le long du littoral, afin

d'évaluer la présence d'éventuels perturbateurs endocriniens. L'utilisation de ces biomarqueurs reste néanmoins généralement assez « confidentielle », et principalement dans un cadre de recherche (mais voir Pillet *et al.*, 2023). Il est intéressant de noter que tous les outils présentés jusqu'ici sont mobilisés dans un cadre d'évaluation *a posteriori*, autrement dit pour le suivi d'un état de santé lorsque l'environnement et les organismes sont déjà soumis à la pression anthropique. Dans certains cas, des tests *a priori* peuvent être réalisés (encadré 5.1).

Encadré 5.1. Évaluation de la qualité des sédiments de dragage

En parallèle de ces suivis, les ports peuvent être amenés, dans des situations d'évaluation d'impact (ex. : sédiments de dragage, construction de digues), à mettre en place un certain nombre de tests que l'on qualifie ici d'« *a priori* ». Il s'agit de démontrer que les actions futures n'entraînent pas d'effets sur les organismes de l'environnement. Dans ce cadre, les ports utilisent plus fréquemment les bio-essais sur sédiments, qui sont aussi recommandés par le Groupe d'étude et d'observation sur le dragage et l'environnement (Geode) dans les dossiers d'évaluation de la qualité des sédiments de dragage. S'ils sont généralement standardisés et relativement simples à réaliser, ils présentent l'inconvénient d'être peu représentatifs des conditions environnementales. Ils permettent néanmoins d'évaluer les réponses biologiques chez les organismes exposés à une matrice, le sédiment par exemple, au mélange de contaminants présents, et de prédire un éventuel risque. Afin d'avoir une évaluation la plus complète possible et la meilleure représentativité de l'ensemble des contaminants associés au milieu, il est préférable de réaliser un ou plusieurs bio-essais sur le sédiment total (ou phase solide) et sur un éluatriat (phase liquide du sédiment). De plus, afin d'assurer la pertinence de ces bio-essais, ceux-ci doivent porter sur des espèces représentatives du milieu de dragage ou de clapage, et devraient être utilisés en « batterie » (c'est-à-dire en combinaison de bio-essais). Cette batterie devrait inclure des bio-essais sur des espèces de différents niveaux trophiques* du milieu, mais aussi des bio-essais testant une exposition aiguë (exposition forte mais brève) et une exposition chronique (exposition moins forte mais longue). Pour l'évaluation de la toxicité des sédiments marins, les bio-essais standardisés (normés) recommandés par Geode et/ou Oskar sont les suivants :

- effet inhibiteur sur la luminescence d'*Aliivibrio fischeri* (anciennement *Vibrio fischeri*) dans des échantillons d'eau (norme NF EN ISO 11348-3) ou de sédiment (Doe *et al.*, 2005);
- inhibition de la croissance des algues marines avec *Skeletonema* sp. et *Phaeodactylum tricornutum* (norme NF EN ISO 10253);
- toxicité létale aiguë vis-à-vis de copépodes marins (norme FD ISO 14669); organismes d'essai : *Acartia tonsa* Dana, *Tisbe battagliai* Volkmann-Rocco, *Nitokra spinipes* Boeck;
- toxicité aiguë des sédiments marins et estuariens vis-à-vis des amphipodes (norme NF EN ISO 16712); organismes d'essai : plusieurs espèces atlantiques dont *Corophium volutator* ou *C. arenarium*, plusieurs espèces pacifiques dont *Rhepoxynius abronius*, et une espèce méditerranéenne, *C. orientale*;
- toxicité d'échantillons aqueux sur le développement embryo-larvaire de l'huître creuse (*Magallana gigas*) et de la moule (*Mytilus edulis* ou *M. galloprovincialis*) (NF ISO 17244);
- toxicité aiguë vis-à-vis de poissons (Oskar, 260/2006); organismes d'essai : juvéniles de turbot (*Scophthalmus maximus*) ou de pétote (*Cyprinodon variegatus*).

Le suivi des communautés et de la contribution des espèces non indigènes

Les techniques d'observation *in situ*, depuis la surface ou par plongée, le grattage des structures artificielles du port (ex. : pontons) ou de plaques immergées servant de collecteurs passifs, sont les plus retrouvées dans la littérature traitant des communautés présentes dans les ports, souvent avec l'objectif d'identifier les ENI présentes, et toutes ces techniques sont recommandées par les réglementations citées plus haut (ex. : Ferrario *et al.*, 2017 ; 2024 ; Tempesti *et al.*, 2020 ; Leclerc *et al.*, 2024). Outre ces méthodes classiquement utilisées, d'autres plus exploratoires peuvent être utilisées pour suivre les communautés portuaires et sont décrites ci-dessous.

Technique d'observation en plongée ou par vidéo

Traditionnellement, les suivis des communautés portuaires reposent sur des observations directes. De très nombreuses études ont eu recours à la plongée hyperbare ou en apnée pour le suivi des communautés portuaires (ex. : Bouchouca *et al.*, 2016 ; Mercader *et al.*, 2017 ; Gauff *et al.*, 2023 ; Leclerc *et al.*, 2024). Les plongeurs procèdent alors à un comptage des organismes et consignent les observations, telles que les espèces présentes, leur taille, le pourcentage de recouvrement ou encore le nombre d'individus rencontrés. Ces relevés sont généralement effectués sur des zones d'étude délimitées, comme des quadrats ou le long de transects, parcourus à une vitesse de nage lente pour maximiser la précision des observations.

Les observations réalisées rendent alors possible le calcul d'indicateurs écologiques tels que la richesse spécifique ou l'abondance dans le cas de méthodes quantitatives. Il est aussi possible de réaliser des inventaires semi-quantitatifs en temps limités (appelés *Rapid assessment surveys* [RAS]) dans lesquels la comparaison entre les points ou moments d'observations sera calibrée par le temps passé à l'observation (et non l'espace comme dans le cas de quadrats). Bien que cette méthode nécessite de savoir reconnaître les espèces recherchées, sa simplicité de mise en œuvre en fait une méthode largement utilisée et recommandée pour des suivis comparables entre les différents ports et au cours du temps (Arenas *et al.*, 2006 ; Bishop *et al.*, 2015 ; O'Shaughnessy *et al.*, 2023). Même si elles sont encore très largement utilisées, les approches en plongée posent néanmoins des difficultés en zone portuaire : elles mobilisent sur le terrain des plongeurs possédant de solides connaissances en taxonomie et les exposent à un environnement potentiellement dangereux (contamination chimique, contamination biologique, risques liés à la navigation). Par ailleurs, la turbidité de ces zones rend parfois les comptages en plongée difficiles.

Le développement des technologies vidéo, de la miniaturisation et du traitement d'images permet aujourd'hui de s'affranchir, dans certains cas, de la présence de plongeurs. Par exemple, les technologies de vidéo rotatives aident au suivi des communautés à partir d'un plan d'échantillonnage prédéfini (Pelletier *et al.*, 2021 ; 2022), tout en donnant des indications sur les habitats associés. Si ces techniques ont fait leurs preuves sur certains habitats, dont les aires marines protégées, il faut souligner que leur mise en œuvre reste dépendante de contraintes réglementaires d'accès, mais aussi des conditions de visibilité. Néanmoins, des progrès considérables ont été réalisés sur les capteurs au cours des dernières années, et l'utilisation de la vidéo en milieu portuaire tend à se développer, y compris pour le suivi d'ENI (Álvarez *et al.*, 2024 ; Chebaane *et al.*, 2022).

Détection d'espèces et analyse des communautés par ADN environnemental

Étonnamment, la biodiversité dans les ports maritimes reste encore mal connue (voir chapitre 3). Selon une étude récente, respectivement 0,01 et 0,03 % des ports maritimes commerciaux et récréatifs du monde ont été étudiés (Madon *et al.*, 2023). En outre, la grande majorité des études portuaires sur la biodiversité s'est concentrée sur la détection des ENI ou des organismes benthiques, alors que peu d'études s'intéressent aux communautés de poissons par exemple (mais voir Leclerc et Viard, 2018, pour une étude de la prédation* impliquant les poissons). Les difficultés inhérentes aux observations *in situ* citées précédemment ont probablement constitué un frein à cette étude de la biodiversité portuaire. Dans ce cadre, les techniques basées sur l'utilisation d'ADN environnemental (ADNe), qui se développent depuis une dizaine d'années en milieu marin dont portuaire, s'avèrent particulièrement prometteuses pour l'évaluation de la qualité biologique des eaux, que ce soit pour obtenir des indices de biodiversité, pour identifier des espèces d'intérêt (ex. : toxiques, invasives), y compris en milieu portuaire (Aglieri *et al.*, 2023; Rey *et al.*, 2020), ou pour accompagner des politiques publiques et réglementaires (Darling *et al.*, 2017).

L'ADNe est l'ensemble des ADN présents dans un échantillon prélevé dans l'environnement (air, sol, eau, sédiment). Il s'agit de l'ADN contenu dans des cellules présentes dans l'environnement (ADN intracellulaire), mais aussi d'ADN libre (extracellulaire) libéré avec la dégradation des cellules. Tous les organismes vivants laissent des traces d'ADN dans leur environnement, qu'ils soient des microbes, des algues, des poissons, etc. En milieu marin, l'ADNe peut être obtenu à partir de prélèvements d'eau ou de sédiment (Rey *et al.*, 2020). On utilise également d'autres types d'échantillons, tels que des prélèvements avec des filets à plancton (Couton *et al.*, 2019) ou encore des grattages de substrats (collecteurs passifs, pontons; Zarcero *et al.*, 2024), pour obtenir des ADN des assemblages d'espèces contenues dans la matrice échantillonnée (et on parlera alors plutôt d'ADN massal, ou ADNm).

Ces ADNe et ADNm extraits à partir des prélèvements réalisés dans le milieu sont ensuite utilisés de deux façons : soit par des techniques ciblées (ex. : par PCR quantitative) qui seront optimisées afin de détecter la présence et l'abondance d'une espèce donnée, soit par des techniques non ciblées (ex. : metabarcoding), qui permettront d'avoir une liste d'espèces présentes dans le milieu pour analyser globalement les communautés. Le metabarcoding s'appuie sur des technologies de séquençage haut-débit pour obtenir la séquence de tous les ADN contenus dans l'échantillon initial, ces ADN regroupant une multitude d'organismes et d'espèces; ensuite, les milliers, voire les millions de séquences obtenues sont comparés aux séquences présentes dans des bases de données qui font la correspondance entre une séquence donnée et un nom d'espèce. Ainsi, cette technique permet d'identifier les êtres vivants qui résident ou ont résidé temporairement dans le site étudié, y compris des espèces rares et/ou des EEE (Rey *et al.*, 2020; Couton *et al.*, 2022) dont l'ADN n'a pas encore été dégradé.

Dans un objectif de surveillance biologique de l'environnement, l'ADNe peut donc être utilisé pour la détection d'espèces cibles (ex. : une ENI; Leblanc *et al.*, 2020), l'inventaire de la biodiversité (pour par exemple comparer les communautés entre ports; Andres *et al.*, 2023) et le calcul d'indices pour l'évaluation biologique globale (indices

biotiques; Ibabe *et al.*, 2021). La surveillance environnementale fondée sur l'ADNe présente plusieurs avantages : elle évite le prélèvement d'organismes dans le milieu. Elle est donc non invasive et non destructrice, tout en échantillonnant l'ensemble des organismes de l'environnement. Elle ne repose pas sur l'expertise taxonomique, aujourd'hui malheureusement rare. Elle permet l'analyse d'un très grand nombre d'échantillons prélevés dans un laps de temps resserré. De plus, les ADNe peuvent être conservés pour de futures analyses et bénéficier des évolutions technologiques rapides dans le domaine du séquençage haut-débit. Néanmoins, à ce stade, certains verrous scientifiques persistent, notamment l'impossibilité d'une évaluation quantitative de la biodiversité avec les approches par metabarcoding, la présence de faux positifs (ex. : traces d'ADN provenant des activités de pêche, d'individus non présents sur site mais dont l'ADN, selon sa durée de vie, peut être transporté par les courants, ou encore d'espèces d'eau douce en lien avec les effluents) et surtout de faux négatifs (ex. : non-détection d'une ENI alors qu'elle est présente) qui pénalisent l'utilisation de cette seule approche à des fins de biosurveillance (Couton *et al.*, 2022). Des efforts de standardisation doivent également être faits pour contribuer à l'implémentation de cette technique dans les protocoles récurrents ou réglementaires mis en place par les gestionnaires et les parties prenantes. Enfin, les indices permettant l'évaluation de l'état écologique ne sont pas toujours transposables directement aux résultats des suivis utilisant l'ADNe. Dans ce contexte, récemment, Ibabe *et al.* (2021) ont proposé d'adapter un indicateur d'état de la biodiversité dans les ports, prenant en compte les invasions biologiques et utilisant des données issues de metabarcoding : le Blue-gNIS.

Techniques bioacoustiques

Le problème de la pollution sonore dans les écosystèmes marins, et plus particulièrement au sein des ports, a été mentionné dans le chapitre 1. Toutefois, le son sous-marin ne provient pas uniquement des activités humaines. Il inclut également des sons d'origine géophysique (pluie, vent, vagues) ainsi que des sons émis par les organismes vivants. Contrairement à une idée répandue, les cétacés ne sont pas les seuls animaux à émettre des sons : les invertébrés, en particulier les crustacés et de nombreux poissons, contribuent également de manière significative au paysage sonore sous-marin. Ces sons biologiques jouent souvent un rôle dans des interactions sociales telles que l'identification, la parade nuptiale, la défense du territoire ou encore la cohésion des bancs. Pris ensemble, les sons émis par les organismes marins vivants (communément appelés « biophonie ») reflètent la biodiversité spécifique d'un environnement ou d'un habitat donné. L'étude de la biophonie permet de suivre l'état de santé d'un environnement et de suivre son évolution dans le temps (diversité, abondance, comportement, répartition des animaux). Il a en effet été démontré que la diversité acoustique des sons est fortement corrélée à la biodiversité du milieu (Lossent *et al.*, 2016). En outre, l'enregistrement de la signature acoustique offre l'avantage de détecter des espèces difficilement observables, soit en raison de la turbidité de l'eau, soit parce qu'elles se cachent dans des anfractuosités ou qu'elles sont actives de nuit. Cette technologie se révèle particulièrement prometteuse pour le suivi de la biodiversité portuaire (Bertucci, 2024), à condition que les bruits anthropiques n'éclipsent pas les sons biologiques.

Dans le port de Charleston (Caroline du Sud, États-Unis), le son a été utilisé pour l'étude de l'état des habitats portuaires. Les résultats ont montré une variation de la

signature acoustique biologique en fonction de l'intensité et de la nature des bruits anthropiques, soulignant l'importance de prendre en compte les dynamiques sonores pour mieux comprendre et gérer les écosystèmes portuaires.

►► Apport des sciences participatives et citoyennes

L'observation et la surveillance du milieu marin restent, de manière générale, des activités coûteuses tant sur le plan financier qu'en termes de temps. La mise en œuvre des nombreux suivis nécessaires à l'évaluation de la qualité du milieu est un défi qui bénéficie de l'apport des sciences participatives (voir chapitre 7). Afin de pallier les besoins d'observation, mais également dans l'objectif d'une science plus en lien et coconstruite avec les préoccupations citoyennes, le concept de sciences participatives et citoyennes prend une place de plus en plus importante (OPEN, 2024). En France, la loi du 22 juillet 2013 (art. 6) relative à l'enseignement supérieur et à la recherche encourage le renforcement des interactions entre science et société (Foulquier *et al.*, 2023). Cette démarche réglementaire incite les chercheurs à intégrer le grand public dans leurs travaux scientifiques. La participation citoyenne peut se manifester sous diverses formes : contribution à la collecte de données, recherche communautaire ou recherche participative (Foulquier *et al.*, 2023).

En France, les initiatives de sciences participatives axées sur le milieu marin abordent encore peu les problématiques portuaires. Sur les 196 observatoires de biodiversité recensés en 2024 sur le site des Observatoires participatifs des espèces et de la nature (OPEN), seuls 71 concernent le milieu marin et littoral, et aucun n'est spécifiquement dédié aux écosystèmes portuaires. Les initiatives de sciences participatives sont majoritairement axées sur les zones touristiques (plages), les mammifères marins et les grands poissons. Les ports, souvent perçus comme des lieux pollués et exclusivement dévolus aux activités anthropiques, souffrent également de restrictions d'accès qui limitent les possibilités d'actions participatives. Quelques projets, comme Objectif Plancton, incluent toutefois les ports de plaisance (Gallut *et al.*, 2024), mais ils restent rares.

Avec un encadrement professionnel, il est néanmoins possible d'impliquer des non-professionnels dans l'observation de la biodiversité portuaire. Un exemple est l'association Port-Vivant au Havre, qui organise des plongées dans certains bassins du Grand Port maritime de la ville. Les observations réalisées par les plongeurs amateurs sont à l'origine d'un nombre important de détections de nouvelles ENI dans cette zone (Breton, 2014). Plus récemment, plusieurs réseaux Alien, dédiés aux ENI, ont vu le jour en France. Ces derniers peuvent être à l'origine d'observations dans les ports soit de manière opportuniste, soit dans le cadre de projets encadrés par des scientifiques. Une initiative a ainsi été coordonnée par le Centre permanent d'initiatives pour l'environnement (CPIE) Bassin de Thau dans le cadre du programme Réseau Alien Occitanie pour faire participer les plaisanciers à une enquête sur leurs pratiques et à l'échantillonnage du *biofouling** présent sur les coques de leur navire pour une analyse par metabacording des espèces présentes (F. Viard, données non publiées ; voir chapitre 7).

►► Pour conclure

Que ce soit pour répondre à des obligations réglementaires, dans le cadre d'observatoires ou pour des besoins spécifiques d'études scientifiques, même si ces suivis

s'inspirent de ceux réalisés en routine en milieu marin, ils nécessitent parfois des adaptations pour être réalisés dans les ports. Les principales pressions portuaires visées par les réglementations actuelles sont historiquement les contaminants chimiques, tandis que les ENI n'ont été intégrées que plus récemment comme enjeu prioritaire.

Comme pour tous les milieux marins, les outils d'observation des systèmes portuaires évoluent. La marinisation de capteurs initialement terrestres, l'arrivée de technologies nouvelles et les possibilités d'analyses désormais offertes par l'intelligence artificielle transforment en profondeur la manière dont cette observation est abordée. De mesures ponctuelles, nous nous dirigeons de plus en plus vers la mise en place de systèmes automatisés qui traitent l'information *in situ* et génèrent des alertes préventives (Carrière *et al.*, 2024). Le suivi des paramètres chimiques, défini réglementairement, doit également évoluer. De plus en plus de substances polluantes se retrouvent dans le milieu portuaire, venant affecter son fonctionnement et menacer les écosystèmes adjacents. Ces substances doivent être suivies de manière plus fréquente, plus exhaustive et plus approfondie. Il est néanmoins illusoire, ne serait-ce que pour des raisons budgétaires, d'envisager de suivre toutes les substances. Les suivis ciblés pourraient être complétés en routine par des tests écotoxicologiques.

Ces derniers permettent de suivre les effets de contaminants chimiques sur les biocénoses*, mais sont peu intégrés au suivi réglementaire des contaminations portuaires. Ainsi, les tests écotoxicologiques pourraient être proposés plus systématiquement en complément de mesures classiques de bioaccumulation. Par ailleurs, un travail de recherche est en cours en France pour proposer une révision des recommandations sur l'évaluation de la toxicité des sédiments de dragage, basée sur l'intégration d'une batterie de bio-essais écotoxicologiques au processus de diagnostic, comme c'est le cas dans d'autres pays européens. Dans le cas des ENI, dont de nouvelles introductions ne cessent d'être détectées chaque année, les recherches intégreront la compréhension de leur dynamique dans les ports et entre les ports. Ceci rendrait possible la comparaison des communautés entre les différentes infrastructures et dans un contexte environnemental et maritime en pleine évolution (importance du trafic, changement global, etc.).

D'autres paramètres, tels que le bruit sous-marin d'origine anthropique, bien que suivis dans d'autres habitats dans le cadre de la DCSMM ou la pollution lumineuse, ne sont pas encore suivis de manière systématique dans les ports. Pourtant, à l'image du bruit, ils peuvent avoir des conséquences néfastes sur une multitude d'espèces, contribuant ainsi à la dégradation de la biodiversité marine. Des mesures opérationnelles ou alternatives peuvent être soutenues par les ports pour réduire ces pressions. Par exemple, le port de Vancouver-Fraser (Boué, 2023) encourage la réduction de la vitesse des navires, l'évitement de zones sensibles pour la faune marine, ou encore l'optimisation technologique pour la réduction du bruit ou des gaz à effet de serre.

De nombreux ports à travers le monde ont aujourd'hui pleinement saisi les enjeux liés à une observation régulière de leur milieu marin. Grâce à ces observatoires, les ports pourraient devenir des sites d'observation privilégiés, véritables laboratoires permettant à la fois d'étudier l'impact de pressions nouvelles et d'envisager des méthodes de réduction. Si des démarches sont déjà en cours pour la réhabilitation ou la diminution de l'empreinte écologique des ports, une standardisation et une étude plus précise de l'écologie des zones portuaires restent nécessaires.

Chapitre 6

Ingénierie écologique en zone portuaire

Marc Bouchoucha, Sylvain Pioch¹¹

À l'échelle mondiale, l'artificialisation* du milieu marin, c'est-à-dire le développement des infrastructures pour la protection des côtes (telles que les digues, les brise-lames et les épis), des installations pour les activités nautiques (comme les jetées et les pontons) ou encore des structures pour la fourniture d'énergie et de ressources (notamment les plates-formes pétrolières et gazières, et les éoliennes *offshore*), représente une pression majeure sur les zones côtières (Pioch et Desse, 2023). Les ports occupent une place prédominante dans la destruction de ces espaces littoraux : en 2018, ils représentaient 4 500 km² sur les 32 000 km² de milieux marins artificialisés dans le monde (soit 14 %), et ce chiffre ne cesse d'augmenter (Bugnot *et al.*, 2021).

► Les ports, une pression majeure sur les écosystèmes marins

Lors de la construction, l'agrandissement ou la réfection d'un port, les habitats marins naturels, généralement répartis en mosaïques hétérogènes, sont remplacés par des structures artificielles en béton, en plastique ou en acier, plus homogènes et moins complexes, engendrant ainsi une perte nette d'habitats pour de nombreuses espèces marines. En effet, une perte nette d'habitat désigne la disparition d'un habitat naturel qui n'est pas compensée par la création ou la restauration d'un habitat équivalent en matière de surface, de qualité écologique et de fonctionnalités pour les espèces qui y vivent. Or, bien que certains habitats artificiels, par leurs caractéristiques spécifiques, créent des biotopes* imitant partiellement, voire totalement les traits des environnements naturels (Firth *et al.*, 2023), de très nombreuses études montrent que les structures artificielles, comme les digues, les jetées, les pontons, peuvent induire un changement dans la composition spécifique (Moschella *et al.*, 2005), dans les abondances (Chapman, 2003), dans la structure en taille et les capacités reproductives des populations (Moreira *et al.*, 2006) ainsi que dans les interactions compétitives entre les espèces (Iveša *et al.*, 2010; Jackson *et al.*, 2008). Il y a donc bien une perte nette d'habitats pour de nombreuses espèces. Par ailleurs, les propriétés des habitats artificiels influencent le recrutement* et la distribution des différents stades de développement des espèces (Joubert *et al.*, 2023) qui recherchent des caractéristiques

11. Les auteurs tiennent à remercier Catherine Dafforn, professeur de l'University of Massachusetts Boston, pour la relecture de ce chapitre, ses commentaires et ses précieux conseils.

biotiques et physico-chimiques spécifiques (Gauff *et al.*, 2023). À titre d'exemple, les poissons adultes seront plus présents sur les ouvrages exposés à des conditions d'agitation élevées avec des cavités de grande taille (brise-lames ou digues jouant le rôle de « récifs » artificiels par défaut), alors que les juvéniles seront attirés par des conditions d'agitation faibles, dans les secteurs les plus abrités par les petits fonds disposant de cavités plus petites (figure 6.1) (Ruitton, 1999). Les ports engendrent donc une redistribution spatiale des espèces et de leurs stades de vie.



Figure 6.1. Image générée par une intelligence artificielle représentant une zone portuaire divisée en trois secteurs hydrodynamiques* distincts. Ces secteurs donnent naissance à trois types d'habitats aux caractéristiques biophysiques spécifiques, favorisant ainsi des espèces et des stades de développement différents.

L'impact des zones portuaires sur les écosystèmes* naturels ne se limite pas aux structures construites. En raison de la présence fréquente de brise-lames, qui modifient les échanges hydrodynamiques et retiennent les contaminants, ces zones tendent à accumuler diverses formes de contaminations, tant microbiologiques que chimiques (Darbra *et al.*, 2004) (voir chapitre 1). Ces contaminations impactent les sédiments et la colonne d'eau à l'intérieur et à proximité des ports (Falandysz *et al.*, 2002; Neira *et al.*, 2011; Carić *et al.*, 2021) et peuvent perturber les organismes vivants. Les contaminants chimiques affectent la physiologie, la croissance, la santé, le comportement et la survie des organismes marins (Rowe, 2003; Kerambrun *et al.*, 2012b; Laroche *et al.*, 2002; Marchand *et al.*, 2003). L'exposition à des contaminants chimiques peut également induire une baisse significative de leur fonction* d'alimentation (Stephens *et al.*, 2000). Par ailleurs, un effet subléthal de l'exposition

chronique des organismes à des contaminants chimiques est une modification dans l'allocation de leur énergie, qui est alors préférentiellement utilisée pour résister au stress chimique plutôt qu'au maintien des fonctions vitales ainsi qu'à la croissance. Ces deux réponses ont un effet négatif sur l'état de santé global des individus (Rowe, 2003) (voir chapitre 4). Ainsi, même si les contaminants chimiques sont en deçà des concentrations létales aiguës, l'exposition chronique à ces derniers peut avoir des conséquences sur la survie des organismes et sur leurs capacités reproductrices à moyen et à long terme, avec des conséquences négatives sur le renouvellement des populations (Mayer-Pinto *et al.*, 2015).

En outre, la construction d'un port modifie profondément les courants locaux (Martin *et al.*, 2005) et crée un nouvel environnement sonore, olfactif et lumineux artificiel avec des incidences étendues (Bugnot *et al.*, 2021). Or, parmi les facteurs permettant aux larves des organismes marins de sélectionner leur habitat lors de l'installation benthique, les sons (Simpson *et al.*, 2005 ; Mann *et al.*, 2007), les odeurs (Atema *et al.*, 2002 ; Gerlach *et al.*, 2007 ; Paris *et al.*, 2013) ou encore la lumière (McLeod et Costello, 2017) sont les *stimuli* les plus fréquemment cités. Les modifications physiques indirectes engendrées par la construction des ports influencent donc directement l'installation des larves en zone littorale.

Enfin, les ports sont des voies d'entrée privilégiées pour des espèces non indigènes* (ENI) *via* les eaux de ballast ou le *biofouling** sur les coques des navires (Firth *et al.*, 2017). Or les ouvrages artificiels sont souvent moins favorables à la colonisation par les espèces indigènes que les habitats naturels (Airolidi *et al.*, 2015). Ainsi, les structures portuaires servent souvent de points chauds pour les ENI (voir chapitre 2).

Face à la pression économique et au dogme de la croissance, l'humanité est confrontée à un dilemme : comment entretenir ou développer les espaces portuaires d'une part, et préserver les écosystèmes côtiers et leurs services écosystémiques essentiels d'autre part ?

Pour concilier ces impératifs, de nombreux pays tentent des approches visant à limiter l'impact des infrastructures « grises » – construites sans considération écologique – sur les écosystèmes marins côtiers (Firth *et al.*, 2024). Ainsi, plusieurs projets visant à réduire les impacts négatifs des aménagements, basés sur les principes de l'ingénierie écologique, ont été lancés à travers le monde, notamment en France (Pioch et Desse, 2023). Cependant, ces approches incarnent-elles un véritable espoir pour la conservation de la biodiversité marine ? Ne sont-elles que de simples outils de communication, voire une façade de *greenwashing*, et donc potentiellement de véritables chevaux de Troie destinés à masquer un aménagement destructeur de l'environnement, comme le craint une partie de la communauté scientifique internationale (Firth *et al.*, 2020) ? Pour répondre à ces questions, il est nécessaire de bien comprendre, dans un premier temps, les notions d'ingénierie écologique et de restauration appliquées aux zones portuaires.

► Ingénierie écologique et restauration : les concepts

Dans la pratique courante, le terme « restauration écologique » est fréquemment employé de manière inappropriée, souvent pour simplifier la communication entre les experts et le grand public, et malheureusement parfois à des fins promotionnelles

opportunistes. Il englobe de manière floue diverses interventions environnementales visant à réparer des dommages, corriger des dysfonctionnements, créer ou améliorer des conditions existantes, s'éloignant ainsi de la définition mondialement partagée de la restauration écologique donnée par la Society for Ecological Restoration (SER) en 2004. La confusion des termes conduit donc inévitablement à un manque de clarté sur les finalités des projets et l'évaluation de leur efficacité.

Selon la SER, il est tout d'abord essentiel de bien distinguer trois termes : «restauration», «réhabilitation» et «réaffectation». Ils ont tous en commun le préfixe «re-», qui insiste sur la notion de réparation des erreurs du passé, mais ils se différencient par la trajectoire et les références utilisées pour définir les objectifs des interventions (Aronson *et al.*, 2016) (figure 6.2).

Dans le cadre de la réaffectation ou de la création d'écosystèmes, l'écosystème antérieur n'est pas utilisé comme référence, souvent parce qu'il est inconnu, irrécupérable ou jugé, parfois à tort, moins productif. L'objectif est alors de modifier cet écosystème pour l'utiliser à d'autres fins que celles de son état initial, en développant de nouvelles fonctions écologiques ou de nouveaux services écosystémiques jugés pertinents par les parties prenantes. Un exemple de réaffectation est la mise en place de récifs artificiels en béton sur des fonds marins meubles pour favoriser le développement d'espèces de substrats durs, avec des conséquences potentiellement négatives sur les organismes des substrats meubles.

L'objectif de la réhabilitation est de retrouver certaines des principales fonctions écologiques d'un état antérieur connu de l'écosystème, sans nécessairement suivre sa trajectoire naturelle. Cette approche met l'accent sur la réparation, la récupération de processus écologiques prédéfinis et les services écosystémiques associés. En milieu marin côtier, les opérations de réhabilitation peuvent inclure par exemple la transplantation d'espèces reconnues pour leur rôle crucial dans les processus de filtration de la colonne d'eau, de séquestration du carbone, de lutte contre l'érosion côtière (Chapman et Underwood, 2011), ou encore la création d'habitats juvéniles pour soutenir la production d'espèces d'intérêt halieutique (Thierry, 1988).

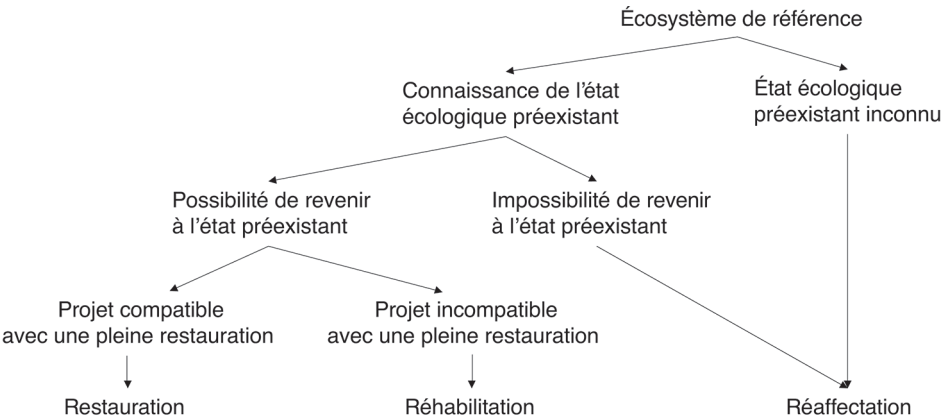


Figure 6.2. Logigramme de différenciation entre les concepts de restauration, de réhabilitation et de réaffectation des écosystèmes.

Enfin, la restauration écologique *sensu stricto* vise à rétablir un écosystème préexistant dans toutes ses dimensions, incluant sa structure, sa composition, ses fonctions écologiques et sa dynamique temporelle. Son objectif est de permettre à l'écosystème de fonctionner et d'évoluer comme s'il n'avait jamais été perturbé, suivant une trajectoire de rétablissement connue ou compatible avec un contexte de changement global. Ainsi, la restauration écologique accompagne, accélère et facilite la récupération des écosystèmes dégradés, endommagés ou détruits. L'objectif ultime est que l'environnement se régénère de manière autonome et naturelle après l'intervention initiale, sans recours à des interventions répétées, grâce à la remise en place de processus d'autorégénération. Par exemple, la transplantation d'herbiers, espèces reconnues comme fondatrices d'un écosystème de référence, d'une zone saine vers une zone où les causes de destruction ont été identifiées et maîtrisées peut accélérer le retour à une trajectoire naturelle de rétablissement.

L'expression « ingénierie écologique » allie deux concepts en apparence dissociés : l'ingénierie, issue de l'ingéniosité humaine, et l'écologie, qui reconnaît à la nature ses propres lois et mécanismes. Cette association peut sembler paradoxale, car elle propose d'utiliser des interventions humaines intelligentes pour restaurer les processus naturels des écosystèmes, réputés imprévisibles. Comme pour la restauration, la littérature scientifique présente plusieurs définitions de l'ingénierie écologique, évoluant avec le temps et variant selon les auteurs. En 2003, Mitsch et Jørgensen définissent l'ingénierie écologique comme un « concept soutenant les écosystèmes, intégrant la société humaine et l'environnement naturel au bénéfice des deux parties ». Cette définition est particulièrement intéressante, car elle insiste sur la réciprocité qu'il existe entre le fonctionnement des écosystèmes et les bénéfices pour l'humain. Aujourd'hui, l'une des définitions les plus abouties et complètes de l'ingénierie écologique est celle établie par le Manifeste de la recherche pour l'ingénierie écologique (Rey *et al.*, 2014) : « L'ingénierie écologique désigne les savoirs scientifiques et les pratiques, y compris empiriques, mobilisables pour la gestion de milieux et de ressources, la conception, la réalisation et le suivi d'aménagements ou d'équipements inspirés de, ou basés sur les mécanismes qui gouvernent les systèmes écologiques. Elle fait appel à la manipulation, le plus souvent *in situ*, parfois en conditions contrôlées, de populations, de communautés* ou d'écosystèmes, au pilotage de dynamiques naturelles et à l'évaluation de leurs effets désirables ou indésirables. C'est une ingénierie centrée sur le vivant envisagé comme moyen ou comme objectif de l'action. » Le concept d'ingénierie écologique englobe celui de restauration écologique, mais aussi les notions de réaffectation, de création d'écosystèmes, de réhabilitation ou encore de gestion.

►► Quelle ingénierie écologique en zone portuaire ?

À la lumière de ces définitions, il apparaît clairement que la notion de restauration est souvent en contradiction avec celle de port, en raison des multiples pressions humaines qui y sont exercées et qu'il n'est pas envisagé d'éliminer. L'objectif de rétablir une trajectoire écologique de référence impliquerait, dans la plupart des cas, une déconstruction du port lui-même. Il est donc plus pertinent de parler de réhabilitation ou de création de certaines fonctions écologiques et/ou services écosystémiques. Dans certains cas, cet objectif peut même s'avérer trop ambitieux. C'est alors l'atténuation, c'est-à-dire la réduction de l'impact environnemental, qui devient le but recherché.

Il convient cependant de noter qu'il existe tout de même dans le monde quelques exemples récents d'arrêt d'activités portuaires, ou de très grands ports qui préservent dans leur enceinte des espaces relativement naturels et où la notion de restauration peut encore être pertinente. Ces cas très particuliers demeurent toutefois relativement rares dans le monde.

L'ingénierie écologique en zone portuaire représente généralement une évolution dans la gestion des infrastructures portuaires, en cherchant à y intégrer des aspects écologiques pour le développement de la biodiversité marine, souvent liés à des services écosystémiques spécifiques tels que la productivité des pêcheries, la séquestration du carbone, le maintien de la clarté de l'eau et/ou le cycle des nutriments (Chapman et Underwood, 2011). L'objectif est de développer des fonctions écologiques tout en répondant aux exigences socio-économiques traditionnelles. Les solutions techniques proposées par cette ingénierie, combinant génie civil et écologie, reposent sur un principe globalement constant : accroître la surface et/ou la complexité des habitats sur les substrats durs artificiels, à différentes échelles (du millimètre au mètre). Cela se fait en modifiant le design des structures, en utilisant des processus additifs (fixation de structures protubérantes) ou soustractifs (forage, retrait de substrats). Les approches additives peuvent porter sur le substrat à la fois abiotique et biotique, avec « l'ensemencement » ou le bouturage d'organismes vivants formant l'habitat tels que les balanes, les bivalves, les algues érigées, les algues corallines ramifiées ou les coraux (Dafforn *et al.*, 2012; Ferse *et al.*, 2013; Perkol-Finkel *et al.*, 2012; Wilkie *et al.*, 2012). Notons que l'amélioration de la complexité des structures portuaires se fait idéalement au moment de leur conception, mais, pour les dizaines de milliers d'ouvrages déjà en place dans le monde, il est également possible de l'envisager *a posteriori* en venant greffer des structures artificielles plus ou moins complexes (figure 6.3). Actuellement, les opérations d'ingénierie écologique en milieu portuaire se concentrent principalement sur la structure physique de l'habitat, et négligent souvent d'intégrer l'impact des divers types de pollutions (ex. : chimique, sonore, lumineuse) sur les organismes marins.

» Succès et limites de l'ingénierie écologique en zone portuaire

Les actions d'ingénierie écologique en zone portuaire ont connu au cours des dernières années un véritable engouement chez les décideurs et les gestionnaires de ports du monde entier, notamment en France, avec des succès, mais aussi certaines limites (Firth *et al.*, 2024; Pioch et Desse, 2023). De nombreux projets ont été lancés à travers le monde, des entreprises ont été créées et ont développé leur expertise, et une nouvelle filière d'ingénierie s'est structurée. La certification « Ports propres actifs en biodiversité », spécifiquement dédiée aux ports de plaisance, a été introduite en France en 2018, et, à ce jour, 59 ports français bénéficient de cette reconnaissance.

Une forme de prudence persiste néanmoins à l'égard de ces projets, particulièrement au sein de la communauté scientifique et chez certains gestionnaires. Aujourd'hui, la majorité des travaux réalisés consiste encore en l'ajout expérimental d'éléments d'habitat aux infrastructures existantes à petite échelle (mais voir Bishop *et al.*, 2022), de quelques centimètres à quelques dizaines de mètres (Strain *et al.*, 2018), et il y a relativement peu de tentatives d'écoconception de ces éléments lors du développement

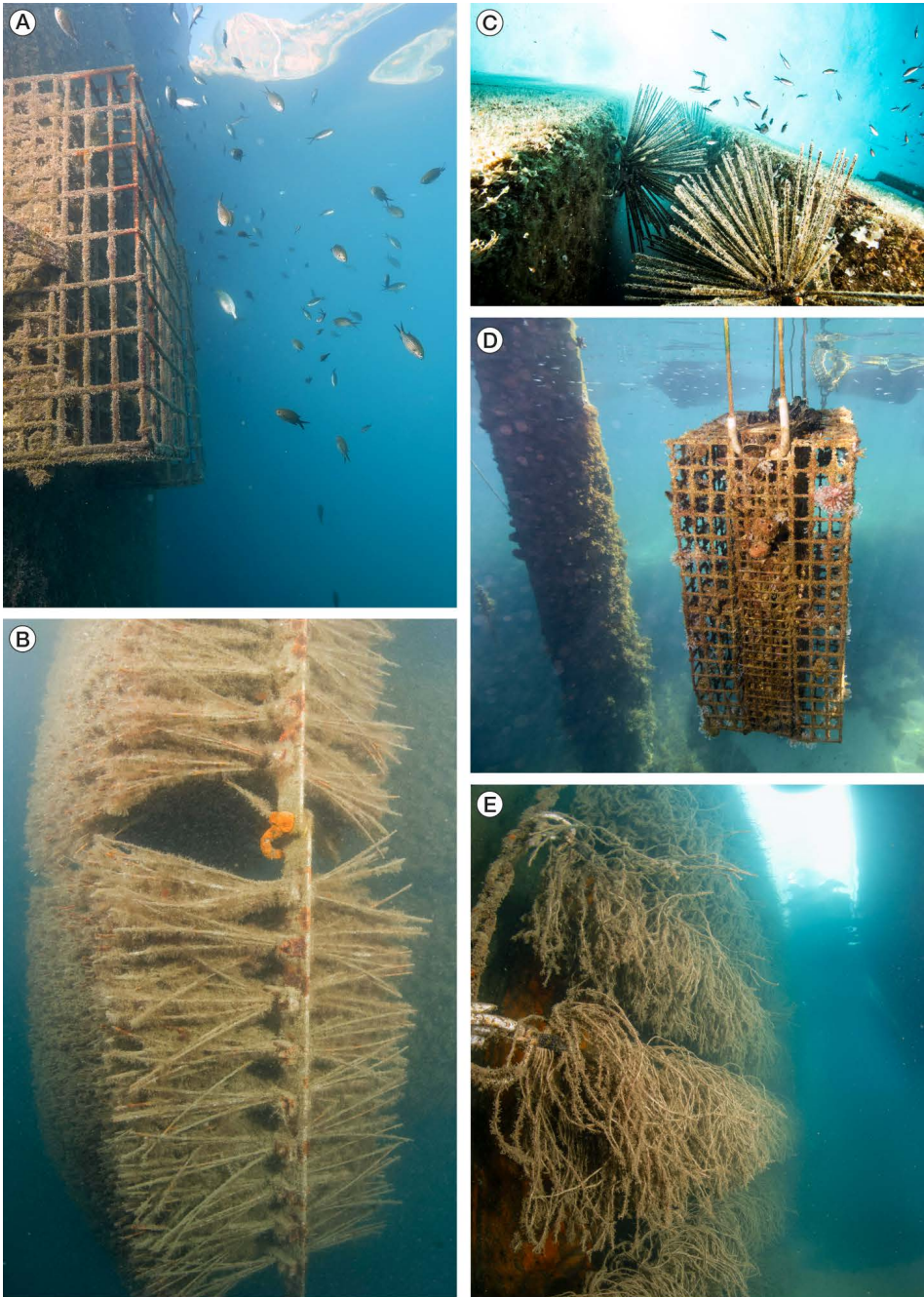


Figure 6.3. Exemples de microstructures installées sur les ouvrages portuaires en vue d'augmenter leur complexité structurale.

A) et D) Module « Biohuts » ; B) Module « Re-fish » ; C) Module « Oursin » ; E) Module « Roselière », fixé sur les quais. Différents matériaux naturels (ex. : coquilles d'huîtres) ou artificiels (ex. : polymères plastiques, acier galvanisé) sont utilisés.

de nouvelles infrastructures (Chapman et Blockley, 2009; Firth *et al.*, 2014) ou encore à des échelles spatiales importantes, de plusieurs centaines de mètres à plusieurs kilomètres (Firth *et al.*, 2024). Plusieurs raisons expliquent ce constat.

Pour les parties prenantes, l'absence de preuves tangibles concernant l'efficacité des solutions d'ingénierie écologique, au regard de leur coût, constitue le principal obstacle au développement de projets d'envergure (Kabisch *et al.*, 2016; Evans *et al.*, 2017; Ershad Sarabi *et al.*, 2019), notamment en zone portuaire. La notion même de succès d'une opération (ou de son efficacité) n'est d'ailleurs pas toujours consensuelle, ce qui complique parfois le dialogue entre gestionnaires, scientifiques et porteurs de solutions techniques. En effet, il va sans dire qu'une opération est considérée comme réussie lorsqu'elle atteint ses objectifs (Salaün *et al.*, 2022). Or, trop peu d'opérations d'ingénierie écologique en zone portuaire sont fondées sur des objectifs écologiques clairs, précis et quantifiés, définis au préalable. En général, seuls des indicateurs tels que le nombre de mètres linéaires réaffectés, le nombre d'individus transplantés ou encore de mètres cubes d'habitats installés sont utilisés pour définir et dimensionner les projets, sans lien évident avec les gains écologiques précis en matière d'espèces cibles, de fonctions et d'habitats attendus. Bien sûr, formuler des objectifs écologiques quantitatifs n'est pas sans difficulté. Cela repose nécessairement sur une comparaison avec un écosystème de référence.

Dans l'ouvrage *Restauration écologique des nurseries des petits fonds côtiers de Méditerranée* (Lenfant *et al.*, 2015), l'écosystème de référence est défini comme «une approximation de l'état souhaitable, une norme choisie parmi plusieurs états alternatifs possibles et accessibles par une succession d'étapes appelées trajectoires. L'écosystème de référence va donc être l'objectif final vers lequel on souhaite tendre». L'objectif d'une opération doit alors s'exprimer comme l'état que l'on souhaite atteindre au bout d'un temps défini, mesuré à l'aide de métriques adaptées. L'écart entre l'état final et la référence est l'hystérésis (Elliott *et al.*, 2007). Malheureusement, l'utilisation d'une telle référence n'est pas toujours possible. En effet, certains écosystèmes fortement modifiés par l'humain, comme la plupart des zones portuaires, présentent des conditions ou des combinaisons d'organismes qui n'existent pas naturellement. Par conséquent, les comparer à une zone naturelle ou leur définir un état «souhaitable» n'a pas de sens. Il est alors nécessaire de rechercher un autre type de référence. La situation initiale peut être utilisée; on parle alors de référence d'écart. L'objectif de l'opération ne se définit plus en termes d'atteinte d'un état «idéal», mais d'amélioration par rapport à un état jugé dégradé. Dans ce cas, l'opération s'apparente davantage à une réaffectation ou à une atténuation qu'à une réhabilitation, mais en aucun cas à une restauration.

L'ingénierie écologique en zone portuaire soulève également des enjeux éthiques qui questionnent chaque acteur sur sa propre conception de la nature. S'impliquer dans l'ingénierie écologique dans un port suppose d'accepter que la «nature urbaine» puisse jouer un rôle écologique, peut-être à terme aussi important que des espaces naturels. Autrement dit, cela revient à reconnaître que la résilience future de l'environnement marin peut dépendre en partie de systèmes urbains artificiels comme les ports. Bien que soumis à des conditions de stress importantes, les ports abritent déjà une diversité taxonomique (nombre d'espèces) conséquente (voir chapitre 3). Par exemple, le port de Sydney compte plus de 600 espèces de poissons, tandis que celui de Hong Kong se distingue par plus de 5000 espèces recensées (Katherine Dafforn, comm. pers.).

Cette biodiversité a souvent été ignorée des inventaires, et la prendre en compte peut mener à un changement de paradigme remettant en question l'image irénique d'une « nature sauvage » portée par une partie des défenseurs de la nature. Cela suscite aujourd'hui des oppositions vives qui freinent certaines initiatives.

Dans le contexte actuel, il est essentiel de concilier les avancées scientifiques avec leur acceptabilité éthique. Pour l'ingénierie écologique, il est donc plus important que jamais d'adopter une approche objective, rigoureuse et éclairée, permettant d'évaluer les progrès, d'identifier les risques et les limites, et de définir les conditions propices à une application responsable et bénéfique à la fois pour l'humain et la nature.

Des retours d'expérience encourageants

La plupart des travaux scientifiques publiés à ce jour ont souligné les effets généralement positifs des actions d'ingénierie écologique en zone portuaire, justifiant ainsi l'enthousiasme qui entoure aujourd'hui leur développement. Cependant, il est important de souligner que cette vision n'est pas sans biais. En effet, les publications, qu'il s'agisse d'articles scientifiques ou de littérature grise, tendent à mettre en avant les succès beaucoup plus souvent que les échecs, créant ainsi ce qui peut être considéré comme un biais positif.

Malgré ce possible biais, de nombreux résultats positifs sur l'abondance ou la présence d'espèces cibles permettent d'affirmer que l'ingénierie écologique en zone portuaire est plus qu'un simple mirage. Une méta-analyse approfondie de 109 études menée à l'échelle mondiale (Strain *et al.*, 2018) a permis de constater que la plupart de ces actions d'ingénierie, à quelques exceptions près, contribuent à accroître significativement l'abondance ou le nombre d'espèces dans un ou plusieurs des groupes fonctionnels étudiés. Une autre étude, menée dans 14 zones portuaires dans le monde, a montré que la richesse spécifique, c'est-à-dire le nombre total d'espèces, pouvait être près de trois fois supérieure sur des modules complexes écoconçus que sur des structures classiques lisses (Strain *et al.*, 2021). D'autres recherches enfin ont conclu que la mise en place de microrécifs artificiels dans des marinas (Bouchoucha *et al.*, 2016; Patranella *et al.*, 2017) ou de grands ports (Mercader *et al.*, 2017; Joubert *et al.*, 2023) entraînait une multiplication par deux de l'abondance locale des juvéniles de poissons.

L'efficacité de ces actions peut cependant varier considérablement selon les espèces concernées, les contextes environnementaux, mais aussi les dimensions spatiales et temporelles de l'intervention. Ainsi, ces interventions présentent une gamme de gains écologiques allant de très positifs à neutres (Strain *et al.*, 2018; O'shaughnessy *et al.*, 2020; Strain *et al.*, 2021), avec des effets allant du positif au négatif quand on s'intéresse à certains groupes fonctionnels particuliers (Strain *et al.*, 2021). Les effets positifs de ces actions sont généralement plus marqués dans les environnements où les facteurs de stress biotiques et abiotiques sont importants, et tendent à diminuer dans des conditions plus stables (Bertness et Callaway, 1994).

La deuxième raison de la variabilité des résultats réside dans le fait que l'impact de la complexité structurelle sur un groupe particulier d'espèces dépend principalement de la correspondance entre les niches écologiques des espèces et les microhabitats disponibles (Tews *et al.*, 2004). En d'autres termes, toutes les espèces n'ont pas les mêmes besoins. Par exemple, l'intégration d'éléments créant un milieu frais et ombragé qui

retient l'eau dans une structure portuaire, tels que les cuvettes en béton baptisées «*rockpools*», peut avantageusement bénéficier aux invertébrés sensibles au stress de dessiccation, mais peut être préjudiciable aux espèces d'algues qui requièrent un niveau minimal de lumière pour la photosynthèse (Strain *et al.*, 2021). De même, les petits interstices formés par certains modules complexes peuvent offrir aux espèces de petite taille une protection contre les grands prédateurs, mais ils ne sont d'aucune aide pour les espèces de grande taille, ou pour celles qui sont ciblées par des prédateurs de petite taille (Strain *et al.*, 2018). L'utilisation d'une seule solution technique, c'est-à-dire la création d'une seule niche artificielle, ne peut donc pas favoriser toutes les espèces. Ainsi, à l'échelle du site, il est souvent nécessaire de combiner plusieurs types de solutions, offrant différents degrés de complexité, pour favoriser la biodiversité.

Par ailleurs, les gains écologiques associés aux opérations d'ingénierie écologique ne sont pas constants au cours du temps. Bishop *et al.* (2022) ont ainsi montré que 6 mois après leur installation dans le port, la plupart des structures complexes, quelle que soit leur forme, améliorent la richesse spécifique et l'abondance des organismes par rapport à des témoins lisses. Après 24 mois, seules quelques structures conservent un avantage. Des suivis écologiques trop courts dans le temps peuvent donc conduire à une vision tronquée de l'efficacité des actions (Vozzo *et al.*, 2024). Ce constat est également vrai pour les suivis des impacts des ENI (voir ci-après et chapitre 3).

Un impact à grande échelle qui reste à démontrer

Bien qu'ils démontrent souvent des bénéfices pour la biodiversité à l'échelle très locale, les projets d'ingénierie écologique nécessitent des évaluations approfondies pour confirmer leur efficacité à moyenne ou à grande échelle (Firth *et al.*, 2024). Cette évaluation est particulièrement cruciale lorsque ces projets visent à réhabiliter une fonction écologique ou des bénéfices en termes de services écosystémiques.

Un exemple typique concerne les projets qui visent à réhabiliter ou à créer des zones de nourriceries de poissons en milieu portuaire (Bouchoucha *et al.*, 2016; Mercader *et al.*, 2017; Patranella *et al.*, 2017). En installant des nourriceries artificielles au sein des ports, l'objectif est d'augmenter les taux de survie des juvéniles en leur proposant des habitats les protégeant de la prédation*. Un impact positif sur les populations de poissons à une échelle spatiale moyenne, couvrant généralement quelques kilomètres autour des zones portuaires, est ainsi recherché. En France, une initiative pionnière en ce domaine a débuté en 2011 avec le projet «Gestion des infrastructures pour la restauration écologique du littoral» (Girel), dirigé par le Grand Port maritime de Marseille, cofinancé par l'Agence de l'eau Rhône-Méditerranée et Corse et labellisé par le pôle de compétitivité Mer PACA. Les résultats ont été remarquables en termes de nombre d'espèces de juvéniles de poissons et d'abondance observés sur les nourriceries artificielles comparativement aux structures classiques en place (Mercader *et al.*, 2017). De telles initiatives se sont également multipliées à l'échelle mondiale, avec généralement le même type de résultats (Selfati *et al.*, 2018). Or, peu de travaux ont cherché à évaluer si elles parvenaient à atteindre leurs objectifs, c'est-à-dire avoir un impact positif sensible sur les populations de poissons. Pour l'évaluer, il est donc crucial d'analyser leur impact sur les populations de poissons à une échelle appropriée, et la réalisation de suivis locaux, si elle est nécessaire, est insuffisante. La modélisation numérique peut être d'une aide précieuse, car elle permet, entre autres, de prédire et

de comparer l'impact de différentes mesures de gestion sur les dynamiques de populations de poissons d'espèces cibles (souvent d'intérêt halieutique ou protégées) et d'espèces indésirables (souvent non indigènes).

Relevons une étude qui a été menée dans les rades de Toulon et Hyères (Var, France) en utilisant le simulateur spatialisé de pêcheries complexes ISIS-Fish¹², avec le sar commun (*Diplodus sargus*) comme espèce modèle (Joubert *et al.*, 2025). Elle a montré que l'installation de nourriceries artificielles dans les ports de la rade de Toulon peut potentiellement soutenir les populations de poissons, ainsi que les activités de pêche, mais seulement si elle est faite à une grande échelle. En effet, l'installation de ces habitats juvéniles artificiels sur un linéaire de 6 km d'ouvrages portuaires (sur les 60 km disponibles) pourrait entraîner une augmentation d'environ $8 \pm 1,4\%$ de la population de sar commun sur un territoire d'environ 105 km². Ce résultat est positif, mais il se heurte à la réalité de la plupart des projets actuels qui se concentrent sur quelques dizaines à quelques centaines de mètres linéaires (Bouchoucha *et al.*, 2016; Patranella *et al.*, 2017; Selfati *et al.*, 2018), rendant leurs effets sur les populations de poissons probablement non significatifs.

Il est donc contre-productif, à ce jour, et dans les conditions d'utilisation actuelles, d'envisager de substituer ou de remplacer les financements des mesures de réglementation ou de protection des populations au profit de projets d'ingénierie écologique sans une évaluation des ratios coûts/gains écologiques plus précise à long terme. Ces initiatives peuvent être considérées comme des mesures de gestion complémentaires dont les effets pourraient être synergiques. L'étude de Joubert *et al.* (2025) met d'ailleurs en évidence que le couplage d'actions d'ingénierie écologique en zone portuaire avec un renforcement de la réglementation est plus efficace que la mise en œuvre de ces mêmes mesures séparément.

Les risques liés à l'ingénierie écologique en zone portuaire

Risques associés aux espèces non indigènes

Parmi les risques associés à l'ingénierie écologique en zone portuaire, le développement d'ENI est probablement le plus préoccupant. Comme indiqué dans les chapitres 1 et 2 de cet ouvrage, les communautés benthiques qui se développent sur les substrats artificiels des ports peuvent abriter une grande diversité et abondance d'ENI. Pour réduire le risque de développement et de propagation des ENI, il est souvent recommandé d'augmenter la complexité des structures portuaires, en mimant les biotopes naturels, pour favoriser des mécanismes visant à préserver ou à améliorer les espèces indigènes (Strain *et al.*, 2021). L'hypothèse sous-jacente est que les espèces natives coloniseront davantage les structures, exerçant ainsi une résistance biotique compétitive contre les ENI envahissantes (hypothèse de la résistance biotique; Elton, 1958; voir chapitre 3) en occupant les niches écologiques disponibles (Firth *et al.*, 2016b; Dafforn, 2017; Bishop *et al.*, 2022). Cependant, cette hypothèse suscite une controverse lorsqu'elle est appliquée aux zones portuaires confinées ou contaminées (Jeschke *et al.*, 2012). Par exemple, les contaminants chimiques comme le cuivre, largement présents dans les peintures antisalissures utilisées en zone portuaire, peuvent avoir un impact négatif sur la biodiversité indigène (Dafforn *et al.*, 2011), et donc accroître

12. <http://isis-fish.org>

la richesse et l'abondance relative des ENI (Piola *et al.*, 2009; Marraffini *et al.*, 2017). Dans de telles circonstances, accroître la complexité des structures portuaires pourrait avoir des effets contre-productifs en favorisant l'expansion du nombre d'ENI. Cela a été illustré lors d'une étude menée dans le port de Toulon (Var, France) sur des habitats artificiels pour les juvéniles de poissons (Gauff *et al.*, 2023). L'étude a mis en évidence que les habitats artificiels mis en place sont colonisés par des communautés significativement différentes de celles d'ouvrages nus, et qu'elles abritent un plus grand nombre d'ENI. Il semble cependant possible de réduire le risque lié aux ENI en portant une attention au type de complexité créé, à la nature des matériaux utilisés et au choix du type et de la localisation des structures portuaires visées, mais aucune étude à ce jour n'identifie clairement ces critères.

Risques associés aux matériaux

Le choix des matériaux utilisés dans les projets d'ingénierie écologique en zone portuaire peut avoir un impact significatif sur l'écosystème marin environnant. Or le mantra de toute activité s'apparentant de près ou de loin à de la restauration écologique devrait être « ne pas nuire » (Cooke *et al.*, 2018), et la préexistence de multiples perturbations* anthropiques* en milieu portuaire ne devrait pas justifier l'ajout d'une perturbation supplémentaire. Des matériaux naturels, ou *a minima* sans risque polluant après dégradation, devraient donc être utilisés pour les projets d'ingénierie écologique. Parmi les matériaux utilisés en ingénierie écologique portuaire, les plastiques sont ceux qui suscitent le plus de débats. La pollution plastique représente un enjeu environnemental majeur à l'échelle mondiale (Welden, 2020). Alors que les nations du monde entier redoublent d'efforts pour minimiser les déchets plastiques dans l'environnement (Horejs, 2020), il apparaît aujourd'hui contradictoire de promouvoir l'utilisation de structures en plastique dans des projets environnementaux. Par ailleurs, des travaux ont mis en évidence que les matières plastiques pouvaient favoriser le développement des ENI (Glasby *et al.*, 2007; Pinochet *et al.*, 2020).

Risque de création de pièges écologiques

Enfin, nous avons vu précédemment que, pour que des interventions écologiques soient perçues comme un outil efficace de réhabilitation ou de réaffectation, il est crucial que les populations établies sur les structures complexes, créées ou installées, contribuent de manière positive au maintien, voire à la croissance nette, d'une population. C'est notamment vrai lorsque les projets ciblent spécifiquement les populations de poissons. Cela signifie que les individus qui s'installent sur ces structures doivent pouvoir survivre jusqu'à l'âge de la reproduction et contribuer à la population en bouclant leur cycle de vie (Stephens et Pondella, 2002).

Or les ports sont le réceptacle de multiples pollutions (voir chapitre 1) qui peuvent entraîner une augmentation de la mortalité juvénile et une diminution de la condition physique, en particulier des poissons. La situation dans laquelle un animal choisit de préférence un habitat de moindre qualité, entraînant une diminution de sa condition physique, peut être qualifiée de « piège écologique » (Hale et Swearer, 2016). Selon Robertson et Hutto (2006), il existe deux types de pièges écologiques : le « piège sévère », lorsqu'un individu préfère un habitat de mauvaise qualité, entraînant par exemple une mortalité élevée ou un état de santé dégradé, et le « piège à préférences égales », lorsque l'individu montre une préférence égale pour un habitat de

bonne qualité et de mauvaise qualité. Compte tenu de leurs caractéristiques physico-chimiques (voir chapitre 1), la création d'habitats artificiels attractifs dans des ports, à proximité d'habitats naturels non saturés, présente donc le risque de constituer un piège écologique potentiel, à préférences égales ou sévère, avec des conséquences néfastes pour les populations locales. Il convient également de souligner, comme abordé au chapitre 4, que des phénomènes d'acclimatation ou d'adaptation* au milieu portuaire peuvent émerger, entraînant des modifications des populations qui affectent potentiellement leur aptitude à conserver la même valeur sélective dans leur environnement naturel, ce qui renforce le risque de création de pièges écologiques.

Nous avons mentionné plus haut dans ce chapitre que la plupart des projets d'ingénierie écologique portuaires se concentrent aujourd'hui sur la structure physique de l'habitat, sans aborder la problématique des diverses formes de pollutions (chimique, bactériologique, sonore, lumineuse, etc.). Afin de ne pas devenir des pièges écologiques et, idéalement, d'être efficaces, ces projets doivent être réalisés dans des zones où les niveaux de pollution sont bas et les sources maîtrisées. Le corollaire est qu'un projet qui viserait à limiter l'installation des organismes vivants dans les zones les plus impactées par les pollutions au profit de zones naturelles, ou moins impactées, pourrait avoir un effet bénéfique au niveau des populations. En résumé, il conviendrait de proscrire la mise en œuvre de projets d'ingénierie écologique dans les zones portuaires présentant des niveaux de pressions environnementales particulièrement élevés.

► L'ingénierie écologique en zone portuaire, un outil de compensation en milieu marin ?

En France, à ce jour, les projets d'ingénierie écologique en zone portuaire, tels que présentés dans ce chapitre, s'inscrivent principalement dans des démarches volontaires ou des initiatives expérimentales. Pourtant, l'idée de les mobiliser comme mesures compensatoires aux atteintes portées au milieu marin lors de projets de construction ou d'extension portuaire suscite un intérêt croissant. Pour comprendre les limites actuelles de cette approche, il convient de rappeler le cadre réglementaire qui encadre la compensation environnementale en milieu marin.

La compensation écologique, inscrite dans la séquence réglementaire ERC, est fondée sur le principe du pollueur-payeur. Elle a pour objectif de garantir une « non-perte nette » de biodiversité (voir chapitre 7). Elle ne peut être mise en œuvre que dans un cadre strict, impliquant des actions de restauration, de réhabilitation ou de gestion des milieux naturels, conformément aux obligations réglementaires du maître d'ouvrage.

Cadre institutionnel de la compensation en milieu marin en France

En France, il existe trois catégories de dégradation pouvant entraîner une action de réparation du milieu marin : les dégradations autorisées, les dégradations non autorisées avec auteur identifiable, les dégradations non autorisées « sans auteur » identifiable.

Schématiquement, les réparations qui découlent de ces dégradations peuvent quant à elles se classer dans deux catégories :

- les réparations *ex ante* dans le cas d'une dégradation autorisée, c'est-à-dire soumise à autorisation dans le Code de l'environnement au titre des mesures compensatoires dans le cadre de la séquence ERC ;

– les réparations *ex post* faisant suite à une dégradation non autorisée, et hors champ d'application de l'évaluation environnementale.

La construction et l'extension de structures portuaires entrent dans le cadre des réparations *ex ante*. En France, la réparation *ex ante* est mise en œuvre en réponse à des dégradations autorisées par la loi n° 76-629 du 10 juillet 1976 sur la protection de la nature. Ce texte qui instaure l'évaluation environnementale a vu son régime de mise en œuvre considérablement modifié ces quinze dernières années, notamment par les lois Grenelle I (2009) et II (2010), puis la loi pour la reconquête de la biodiversité, de la nature et des paysages (loi RBNP n° 2016-1087 du 8 août 2016). Cette loi RBNP introduit un principe nouveau de « pas de perte nette » de biodiversité (PPN) qui constitue l'une des principales évolutions dans le cadre de la compensation d'impacts autorisés (Pioch et Desse, 2023).

La compensation repose sur le principe d'équivalence, selon lequel toute perte en nature doit être compensée par un gain équivalent en nature afin de maintenir un niveau moyen de biodiversité constant. Le Commissariat général au développement durable (CGDD) assure que la compensation écologique est mise en œuvre de manière efficace et conforme aux exigences légales et aux objectifs de préservation et de restauration de la biodiversité (CGDD, 2021 ; 2023). Certains pays adoptent une approche encore plus ambitieuse en matière de compensation écologique. Par exemple, en Grande-Bretagne, toute atteinte à la biodiversité doit être compensée par un gain net de 10 % en faveur des écosystèmes.

Limites de la compensation écologique en milieu marin en France en 2024

En France, il semble y avoir un problème majeur concernant l'application des mesures compensatoires en milieu marin en général. Une analyse de 55 études d'impact environnemental réalisées de 2003 à 2015 (Jacob *et al.*, 2016a) pour des travaux en mer en France métropolitaine et dans les départements et territoires d'outre-mer a révélé que seulement 15 % des projets incluaient des mesures compensatoires pour réparer des dégradations autorisées. Dans la plupart des cas, le recours à la compensation a lieu lorsqu'il y a des impacts sur des espèces protégées ou sur des habitats jouant un rôle fonctionnel essentiel. Les mesures compensatoires sont alors suggérées à titre expérimental. En outre, comme le soulignent Jacob *et al.* (2016a), les mesures compensatoires en milieu marin pour des pertes significatives demeurent souvent des compensations « sur le papier », sans contrôle ni vérification de leur mise en œuvre une fois les autorisations de projets obtenues. La consultation de la base de données des mesures compensatoires nationales GéoMCE faisait état au 1^{er} janvier 2023 d'une seule mesure compensatoire en milieu marin (Le Texier *et al.*, 2024).

En l'état actuel des choses, les contraintes techniques, écologiques, sociales et de gouvernance réduisent aujourd'hui fortement les possibilités de mise en place de mesures compensatoires en milieu portuaire. Parmi elles, l'absence d'évaluation des bénéfices écologiques à moyenne et grande échelle de tels projets demeure un point bloquant. Pour avancer, il est donc impératif non seulement de mieux évaluer les gains des projets, mais également d'adopter une approche systémique qui intègre la prise en compte des pressions en amont, renforce la gouvernance environnementale et améliore les politiques publiques. Les leçons tirées des pratiques internationales,

comme aux États-Unis avec un cadre réglementaire appliqué plus rigoureusement depuis les années 1990 (Levrel *et al.*, 2015), offrent des pistes pour améliorer la transparence, l'évaluation des gains écologiques et la participation publique. En parallèle, la demande croissante de la société civile pour une meilleure conservation de l'environnement pourrait stimuler des innovations telles que le financement vert (crédits biodiversité) ou participatif, le mécénat pour soutenir des projets de renaturation plus ambitieux ou, enfin, dans le cadre d'une compensation par l'offre, promouvoir de futurs sites naturels de compensation, de restauration et de renaturation (SNCRR) en mer ambitieux (Pioch *et al.*, 2021).

►► Pour conclure

Le débat sur l'intérêt et le rôle de l'ingénierie écologique en zone portuaire est loin d'être épuisé. Aujourd'hui, les enjeux écologiques et économiques sont considérables : le nombre et la taille des zones portuaires dans le monde ne cessent de croître à un rythme effréné, et nous faisons simultanément face à une crise écologique sans précédent. Du point de vue de la préservation de la biodiversité et des écosystèmes, la solution optimale serait de ralentir, voire d'arrêter cette expansion ; les solutions palliatives que nous mettons en place ne sont jamais aussi efficaces que la protection des processus naturels. Toutefois, soyons pragmatiques, à court terme, les impératifs économiques l'emportent encore sur les préoccupations écologiques. Dans ce contexte, l'ingénierie écologique peut être perçue comme un aveu d'échec face à notre incapacité à protéger ce qui devrait l'être. D'un autre côté, pour certains ports engagés dans une baisse de leurs impacts sur l'environnement (ex. : pollutions, bruits, lumière), l'ingénierie écologique représente également un moyen d'atténuer les impacts négatifs hérités du passé.

Qu'il s'agisse de gestionnaires, de bureaux d'études, de services de l'État, de développeurs de solutions, d'organisations non gouvernementales (ONG), de pêcheurs professionnels, de plaisanciers, etc., de nombreuses parties prenantes s'intéressent aujourd'hui à la question de l'ingénierie écologique en zone portuaire. Véritable solution ou *greenwashing*, le message général qui en résulte n'est pas toujours intelligible. La science est là pour apporter un éclairage indépendant et précis : il existe en effet aujourd'hui des faits incontestables, positifs comme négatifs, sur lesquels il est possible de s'appuyer et que nous avons tenté de mettre en évidence tout au long de ce chapitre afin de progresser.

Le nombre de cas pour lesquels l'ingénierie écologique en zone portuaire peut relever de la restauration *sensu stricto* est actuellement anecdotique. Dans la plupart des cas, ces activités relèvent de l'atténuation ou de la création, parfois de la réhabilitation. Utiliser le terme « restauration » dans les zones portuaires relève donc d'un abus de langage pouvant induire les gestionnaires et le grand public en erreur. Par ailleurs, compte tenu des incertitudes soulignées dans ce chapitre, il est évident que, pour utiliser l'ingénierie écologique comme mesure compensatoire dans des projets portuaires, un effort substantiel est nécessaire pour approfondir les connaissances. Cela ne justifie néanmoins pas l'inaction. « Verdir » les ports et réduire leurs impacts négatifs sur l'environnement marin restent un objectif louable en soi. L'idée n'est pas de revenir à un état naturel mais, un peu à l'image des toits végétalisés ou de certains parcs et jardins en ville, de créer des îlots de biodiversité qui, d'une

part, contribuent de façon immatérielle au bien-être des usagers et des populations riveraines et, d'autre part, soutiennent la conservation des écosystèmes marins en général (Fairchild *et al.*, 2018).

Pour atteindre leurs objectifs, les projets d'ingénierie écologique en zone portuaire doivent impérativement être assortis de mesures de gestion visant la suppression ou la réduction des pressions. Cette règle de base, parfois oubliée, est régulièrement rappelée par de nombreux chercheurs et des organismes comme la SER. Les projets qui affichent aujourd'hui des résultats positifs sont ceux réalisés dans les zones les plus ouvertes et les moins polluées des ports, comme les avant-ports et les *seawalls*, plutôt que dans les zones plus confinées, souvent polluées. Dans les secteurs les plus perturbés, là où les pressions ne sont pas maîtrisées, il serait même préférable de ne pas attirer les espèces, afin d'éviter de créer des pièges écologiques, ce qui serait contre-productif (voir chapitre 4).

Même si les zones portuaires sont des environnements perturbés, il semble essentiel, tant pour des raisons écologiques qu'éthiques, que les matériaux utilisés dans les projets d'ingénierie écologique en zone portuaire soient non polluants ou naturels si possible. L'utilisation de matières ne répondant pas à ces critères devrait être évitée.

Utilisée judicieusement en respectant les précautions ci-dessus, l'expérience montre que l'ingénierie écologique en zone portuaire peut être envisagée comme un outil pertinent, complémentaire à la protection et à la réglementation environnementale, pour contribuer à la conservation de la biodiversité côtière. Ces opérations doivent donc être encouragées, accompagnées, évaluées et étendues pour être aussi efficaces que possible sur les plans écologique et économique. Beaucoup de travaux de recherche restent encore à faire pour quantifier leur efficacité à grande échelle et les dimensionner correctement. Il est donc prématuré de la considérer comme la solution miracle pour les écosystèmes marins, et en aucun cas aujourd'hui comme une solution de compensation pour des dégradations d'habitats naturels.

Chapitre 7

Biodiversité marine : régulation des usages et sensibilisation des usagers

*Hélène Rey Valette, Florence Menet, Cécile Massé,
Éric Foulquier, Coraline Jabouin¹³*

Les ports sont soumis à une réglementation très diversifiée qui englobe des normes internationales, nationales, et parfois régionales. Les mesures ne se limitent pas aux seuls aspects environnementaux, mais s'étendent à la gestion des infrastructures, des transports et des services portuaires. Les cartographies des réglementations portuaires sont dès lors très complexes en fonction des thématiques, et quasi impossibles à restituer de façon exhaustive. Au niveau européen, les activités portuaires sont principalement réglementées sous l'angle économique (droit, redevances portuaires, concurrence, transport ou sécurité). D'un point de vue environnemental, les réglementations existantes considèrent le port comme une pression pouvant impacter les milieux annexés et sont peu orientées vers la protection de l'écosystème* marin portuaire en lui-même. Outre les crises ponctuelles mais récurrentes telles les marées noires, c'est d'abord et surtout la problématique de la qualité des eaux portuaires qui a été privilégiée. Ainsi, les premières réglementations environnementales concernent l'adoption en 1973 de la convention Marine Pollution (Marpol) par l'OMI. La question de la qualité de l'air donne aussi lieu à des préoccupations croissantes, avec les zones d'émissions contrôlées¹⁴ dans lesquelles les navires doivent utiliser des carburants désoufrés. Enfin, les incitations réglementaires vis-à-vis des espèces non indigènes* (ENI) interviennent plus récemment, avec des mesures relatives aux eaux de ballast puis à la gestion du *biofouling**. Concernant les ENI, l'accent est mis sur le fait que les zones portuaires constituent des lieux stratégiques pour lutter contre ces processus, aussi bien en matière de suivi que de sensibilisation. Soulignons que les stratégies de gestion environnementale sont fonction de la gouvernance des ports, largement influencée par les régimes juridiques (ex. : concessions, ports autonomes, gestion en régie, gestion déléguée), leur nature (commerce, pêche et plaisance) et leur taille, qui conditionnent leurs ressources budgétaires.

Au sens large, la qualité environnementale des écosystèmes portuaires suppose des changements de comportement des usagers qui peuvent relever de deux types de

13. Les auteurs tiennent à remercier Sylvain Pioch, maître de conférence à l'université de Montpellier Paul-Valéry, pour sa participation à la rédaction de l'encadré 7.1 sur la séquence « éviter-réduire-compenser » en milieu portuaire.

14. Le principe de ces zones est adopté en 1997. Quatre zones sont actuellement mises en place : les trois façades maritimes des États-Unis et la façade Manche-mer du Nord de l'Europe.

processus. Il peut s'agir d'incitations ou de réglementations diverses plus ou moins ciblées et plus ou moins contraignantes, souvent associées à des systèmes de suivi et de contrôle et dont l'efficacité est fortement dépendante des modalités de mise en œuvre, c'est-à-dire de la gouvernance de ces dispositifs de régulation. Dans l'idéal, il est recommandé que ces régulations soient coconçues à travers des processus de concertation qui associent le plus largement possible les usagers et l'ensemble des parties prenantes. Par ailleurs, il s'agit aussi de développer des actions visant à renforcer ou à susciter des motivations intrinsèques en faveur d'un changement de comportement favorable à la qualité de ces écosystèmes. Il s'agit alors d'actions très diverses que l'on peut regrouper sous le vocable général de « sensibilisation », avec des formats liés aux thématiques et aux types d'acteurs, sachant que ces mesures de sensibilisation ne se substituent pas aux mesures de régulation. Bien au contraire, les deux types de mesures doivent intervenir conjointement. Il convient en effet d'intervenir à la fois sur la régulation des impacts et sur la régulation des causes de ces impacts, qui impliquent plus largement des changements de comportement et souvent de référentiel.

» La dimension « régulation des impacts »

Un cadre réglementaire qui s'enrichit progressivement

Historiquement, la pollution a été la première thématique environnementale portuaire à susciter des préoccupations, et donc à engendrer des suivis. Entre les années 1950 et le début des années 1970, la pollution marine est en effet progressivement reconnue comme un problème environnemental mondial critique. Les ports, et principalement les grands ports de commerce, sont particulièrement concernés par les rejets en mer, que ce soit de déchets, de résidus de carburant ou plus largement de substances chimiques. L'OMI élargit son mandat initialement axé sur la sécurité maritime pour répondre à ces nouvelles préoccupations environnementales. Plusieurs conventions internationales émergent alors, dont deux majeures : la convention de Londres en 1972, focalisée sur la prévention de la pollution par l'immersion de déchets en mer, et la convention Marpol en 1973, amendée en 1978, qui devient l'un des cadres les plus complets pour la prévention des pollutions causées par les navires. Même si elle concerne en premier lieu le trafic maritime, la convention Marpol est cruciale pour les ports. En effet, elle impose des normes strictes de traitement des rejets et déchets générés par les navires et encourage la mise en place d'infrastructures portuaires adaptées. Cette législation s'applique notamment aux rejets d'hydrocarbures, de substances liquides nocives, d'eaux usées et d'ordures provenant des navires faisant escale.

La pollution atmosphérique, due aux émissions des navires lors de leurs escales portuaires, est également prise en compte, particulièrement depuis l'extension de Marpol en 1997 qui introduit des réglementations sur les émissions de soufre et autres polluants atmosphériques. Une autre directive qui complète le volet réglementaire européen sur la pollution liée aux ports est la Directive-cadre sur l'eau (DCE) (2000/60/CE), qui impose, quant à elle, une bonne qualité des masses d'eau côtières et de transition. Elle a été renforcée par la Directive-cadre stratégie pour le milieu marin (DCSMM) (2008/56/CE), adoptée en juin 2008. La DCSMM permet la mise en place des Plans d'action du milieu marin afin que les différents États membres puissent atteindre le « bon état » des eaux marines et côtières. Aujourd'hui, en Europe, la DCSMM constitue le fondement environnemental de la politique maritime intégrée

(PMI) communautaire. Elle engage les États membres à adopter une approche de gestion durable des milieux marins et des activités humaines qui les affectent, en s'appuyant sur le concept d'écosystème. Traduites en droit français dans le Code de l'environnement, ces directives DCE et DCSMM fournissent un cadre clair pour l'action, fixent des objectifs mesurables, et exigent une mise en œuvre et un suivi concret pour protéger et améliorer l'état des milieux marins.

Parmi les sources de pollution, la gestion des eaux de cales, eaux grises ou noires, ou des rejets des zones de carénage constitue une préoccupation pour les gestionnaires, dans la mesure où ce type de contamination peut impacter la qualité des zones sensibles proches, par exemple des eaux de baignade lorsque des plages se trouvent à proximité ou des zones conchylicoles. Ils se trouvent alors dans l'obligation (Directive 2006/7/CE, gestion de la qualité des eaux de baignade) d'évaluer les risques sanitaires et chimiques et de définir les actions à mettre en œuvre pour remédier aux contaminations éventuelles. Un autre exemple de sujet majeur autour de la pollution des ports concerne la gestion des opérations de dragage* (entretien du port, chenaux), avec une remise en suspension possible des contaminants, des particules sédimentaires, et un impact sur la faune environnante (voir chapitre 1). La gestion des sédiments contaminés issus des opérations de dragage portuaires est entrée dans la liste des priorités portuaires, notamment dans la convention Oskar (Oslo-Paris), tout en introduisant les principes du « pollueur-payeur » et de précaution. En France, ces textes sont traduits dans le Code de l'environnement. Ils régissent les immersions de sédiments après des analyses de risque environnemental. Le Groupe d'étude et d'observation sur le dragage et l'environnement (Geode), créé en 1991, a ainsi établi des seuils de gestion relatifs à la contamination des sédiments selon les définitions de la convention de Londres et de la convention Oskar : le niveau de référence N1 est celui au-dessous duquel l'immersion peut être autorisée sans étude particulière, et au-dessus duquel une étude plus approfondie peut être nécessaire selon le degré de dépassement et le projet considéré (immersion autorisée). Le niveau N2 est celui au-dessus duquel l'immersion est susceptible d'être interdite, excepté les cas où elle constitue l'option la moins préjudiciable pour l'environnement.

Ces niveaux de gestion reposent sur des analyses pluriannuelles des concentrations en métaux dans les sédiments, permettant de distinguer les apports anthropiques* des niveaux naturels, ou sur des critères de qualité existants pour les substances organiques. Dernièrement en France, la loi Économie bleue (2016-816, art. 85) stipule qu'« à partir du 1^{er} janvier 2025, le rejet en mer des sédiments et résidus de dragage pollués est interdit. Une filière de traitement des sédiments et résidus et de récupération des macrodéchets associés est mise en place. Les seuils au-delà desquels les sédiments et résidus ne peuvent être immergés sont définis par voie réglementaire ». Suite à une étude pilotée par le ministère chargé de l'Environnement, des seuils N3 d'interdiction d'immersion en mer des sédiments et résidus de dragage ont été définis dans l'arrêté du 24 mars 2024 et sont applicables à partir du 1^{er} janvier 2025.

Au-delà des questions liées aux pollutions, les projets d'aménagement portuaire sont également encadrés par des réglementations européennes et nationales portant sur la protection de la biodiversité. En particulier, la directive Habitats-Faune-Flore (92/43/CEE) et la directive Oiseaux (2009/147/CE) imposent des exigences strictes lorsqu'un projet est susceptible d'affecter des espèces ou des sites protégés. Dans ces cas, une évaluation des incidences est obligatoire, et peut conduire à la nécessité de solliciter

une dérogation au régime de protection des espèces (art. L. 411-1 et suivants du Code de l'environnement). Ces enjeux ont concerné de nombreux projets récents, notamment à Bastia, Dunkerque ou en Guadeloupe, où la présence de posidonie, d'espèces benthiques sensibles ou de tortues marines a imposé des ajustements importants et des procédures dérogatoires. Cette évolution souligne l'élargissement du cadre réglementaire portuaire, désormais tourné vers une prise en compte plus globale des enjeux écologiques. À ce titre, les ports sont pleinement concernés par la séquence «éviter-réduire-compenser» (ERC), avec des déclinaisons spécifiques aux milieux marins (encadré 7.1).

Encadré 7.1. La séquence «éviter-réduire-compenser» en milieu portuaire : solutions et difficultés

La séquence ERC est une démarche hiérarchique issue de la réglementation liée aux études d'incidences (études d'impact) sur l'environnement (loi du 10 juillet 1976 relative à la protection de la nature). Elle vise à limiter les impacts environnementaux des activités humaines au niveau des projets d'aménagements ou des documents de planification. Cette séquence repose sur trois étapes : éviter les atteintes à l'environnement, réduire celles qui n'ont pas pu être évitées, puis compenser par équivalence écologique les impacts résiduels. La compensation relève donc d'une logique de réparation *ex ante* des impacts résiduels significatifs afin qu'il n'y ait «pas de pertes nettes» (PPN) de biodiversité (art. L. 163-1 du Code de l'environnement). Ce cadre s'applique au milieu marin comme au milieu terrestre. Néanmoins, l'application de la séquence ERC au milieu marin semblerait plus complexe à mettre en œuvre pour les maîtres d'ouvrage, et on ne recense encore que peu de mesures compensatoires, notamment celles enregistrées dans la base de données GéoMCE (Le Texier *et al.*, 2024). Une des principales difficultés tient à l'évaluation de l'équivalence environnementale pour le «zéro perte nette de biodiversité» en milieu marin. En effet, le guide méthodologique dédié au milieu marin (CGDD, 2023) souligne :

- la complexité de ce milieu du fait de l'importance de la connectivité des habitats, de la mobilité des espèces, et du caractère diffus des pressions;
- le caractère encore souvent parcellaire de la connaissance scientifique de ce milieu;
- le temps de réponse plus long des actions écologiques en milieu marin;
- l'impossibilité d'acquisition foncière du domaine public maritime.

Son application en milieu portuaire, par exemple dans le cadre d'extensions d'infrastructures, s'inscrit ainsi dans un cadre réglementaire strict qui intègre la réalisation d'une évaluation environnementale obligatoire pour tout projet susceptible d'affecter l'environnement (construction, aménagement, extension, etc.) (loi n° 2006-1772 du 30 décembre 2006 sur l'eau et les milieux aquatiques, LEMA). Dans ce cadre, ce sont l'ensemble des impacts qui doivent être envisagés, à savoir l'air, le bruit, l'eau, les sols, la santé des populations humaines et non humaines.

Éviter : une approche stratégique prioritaire dès la conception des projets

L'évitement consiste à limiter au maximum les impacts environnementaux en amont, en choisissant des solutions alternatives non impactantes telles que :

- la sélection des sites : éviter les zones sensibles (ex. : herbiers de posidonie, récifs coralligènes, nurseries halieutiques);
- l'optimisation de la conception des infrastructures : privilégier la réhabilitation et l'optimisation des infrastructures existantes plutôt que l'expansion portuaire;
- la prévention des impacts sur les milieux biophysiques : étudier la dynamique sédimentaire pour anticiper l'érosion et l'envasement pour éviter le dragage.

Réduire : atténuer les effets des aménagements et des activités portuaires

Lorsque l'évitement total n'est pas possible, il est crucial de mettre en œuvre des mesures de réduction des impacts lors de la phase de construction (ex. : lors du creusement des bassins) ou d'exploitation (ex. : en lien avec le trafic maritime se développant dans le port) telles que :

- la réduction des contaminations chimiques, organiques et bactériologiques : mise en place de dispositifs de filtration des eaux pluviales et de traitement des rejets industriels et portuaires ;
- l'atténuation du bruit sous-marin : adoption de technologies limitant la propagation des ondes sonores, comme les écrans de bulles ou l'optimisation des trajectoires de navigation (notamment en matière d'itinéraire ou de vitesse) ;
- l'intégration de structures écoconçues : mise en place de quais et de digues écoconçus, intégrant une complexité favorisant la recolonisation par les organismes marins (voir chapitre 6).

Le guide méthodologique dédié au milieu marin (CGDD, 2023) insiste sur la nécessité de renforcer les connaissances scientifiques et de diversifier les mesures de réduction, incluant des actions préventives et curatives contre les espèces exotiques envahissantes* (EEE).

Compenser : une mise en œuvre complexe et aux retours incertains

Si, malgré les efforts d'évitement et de réduction, certains impacts résiduels subsistent, il est nécessaire de mettre en place des mesures de compensation sur le principe de PPN. Or, en milieu marin, et donc y compris en milieu portuaire, ces mesures se heurtent à plusieurs défis spécifiques explicités dans le chapitre 6 (voir également Levrel, 2017). L'hétérogénéité des méthodes de dimensionnement des compensations et le manque de protocoles standardisés imposent une vigilance accrue sur le suivi écologique et l'adaptabilité des mesures mises en œuvre (Jacob *et al.*, 2016a). Lorsque de telles mesures sont mises en place, un suivi renforcé doit les accompagner pour s'assurer de leur efficacité dans la durée, ce qui n'est pas toujours le cas dans les faits et implique des efforts au niveau des suivis et des bases de données (voir chapitre 6). La priorité doit donc être donnée à l'évitement, la réduction et plus encore la compensation ne pouvant être que des recours aux résultats parfois encore incertains. Une piste intéressante est également le recours aux sites naturels de compensation (encore très difficile en milieu marin), restauration et renaturation (SNCRR) par leur capacité à proposer des mesures compensatoires dont les gains sont déjà obtenus avant toute destruction (Pioch *et al.*, 2021).

Pour renforcer l'efficacité et la mise en œuvre opérationnelle de la séquence, plusieurs pistes sont à suivre telles que l'amélioration de la planification stratégique à grande échelle, l'élargissement des connaissances écologiques en milieux marins afin de mieux anticiper et évaluer les impacts, la standardisation des méthodologies de calcul des gains et des pertes de biodiversité, la réalisation de suivis indépendants des mesures compensatoires, et une meilleure implication des parties prenantes dès la conception du projet.

L'ensemble de ces caractéristiques réglementaires font que les ports sont de plus en plus soumis à un régime de responsabilité. Ils peuvent être tenus responsables des dommages causés à l'environnement. Par exemple, en cas de pollution, si l'accident affecte des habitats ou des espèces protégées, il peut leur être demandé de prendre en charge la restauration des espaces ou des mesures compensatoires afin de respecter

le principe de zéro perte nette de biodiversité. De ce fait, le gestionnaire de port doit prouver que ses équipements ne portent pas atteinte à l'environnement marin. Il doit anticiper d'éventuels accidents, prévoir comment traiter la pollution induite et s'assurer que les déchets dangereux collectés suivent des filières de traitement adaptées.

Un cadre réglementaire plus récent pour la régulation des espèces non indigènes et de la biodiversité

Les ports représentent également des espaces privilégiés d'introduction, puis de propagation des ENI (voir chapitres 1 et 2). En conséquence, ils sont directement concernés par l'ensemble des réglementations encadrant ces espèces. Bien qu'il n'existe à ce jour aucune surveillance réglementaire spécifique des ENI dans les ports, ces réglementations recommandent vivement la surveillance de ces zones sensibles ainsi que des navires qui y transitent.

À l'échelle internationale, la convention BWM* a été adoptée en 2004 par l'OMI. Entrée en vigueur en 2017, elle stipule que les navires ne peuvent rejeter leurs eaux et sédiments de ballast dans les ports que si la concentration d'organismes viables ne dépasse pas les seuils définis ci-dessous. Cela nécessite un plan de gestion et un système de traitement. Le respect de cette réglementation doit être vérifié par des contrôles des eaux de ballast directement. Le seuil est de moins de 10 organismes supérieurs à 50 µm viables/m³ d'eau et de moins de 10 organismes inférieurs à 50 µm viables/ml d'eau. Bien que la surveillance soit essentielle pour évaluer l'efficacité de cette mesure, le transport par ballast reste le principal objet de surveillance, sans réglementation actuelle sur le *biofouling*.

Au niveau européen, la DCSMM inclut des objectifs pour limiter les introductions d'ENI. Un programme de surveillance vise à acquérir les données nécessaires à l'évaluation de l'efficacité des mesures en termes d'atteinte ou de maintien du bon état écologique. De plus, des recommandations méthodologiques pour surveiller les habitats portuaires émergent des travaux des conventions des mers régionales telles que Helcom (convention de Helsinki) et la convention Oskar. Enfin, le règlement européen UE1143/2014 sur la prévention et la gestion des EEE impose aux États membres d'établir des listes d'espèces nationales et de mettre en œuvre un système de surveillance ciblant les espèces préoccupantes, dont trois espèces marines qui figurent dans le dernier règlement d'exécution (UE 2022/1203) : le crabe chinois *Eriocheir sinensis*, le poisson-chat rayé *Plotosus lineatus* et l'algue brune japonaise *Rugulopteryx okamurae*.

Faisant suite à la gestion des eaux de ballast, les premières mesures sur le *biofouling* sont plus tardives. Soulignons qu'en ralentissant les bateaux, la régulation du *biofouling* concerne également la problématique des impacts du CO₂ et les enjeux récents de décarbonation. Ces mesures émergent en 2014 avec le règlement européen sur la prévention et la gestion de l'introduction et la propagation des EEE, et sont traduites en France dans le Code de l'environnement. Ces mesures induisent des processus volontaires de certifications spécifiques qui se sont développés à partir de 2019 à l'échelle européenne, en particulier avec l'Alliance verte et Surfrider Foundation Europe. Ces processus obligent à une évaluation annuelle des performances environnementales avec un critère dédié aux ENI. Cette certification impose

des actions de sensibilisation des armateurs à la gestion du *biofouling*. Les mesures proposées par l'Alliance verte, moins fortes qu'en Amérique du Nord, concernent la réalisation d'échantillonnages scientifiques et la tenue d'un registre des ENI. À la suite des actions menées en France dès 2010, diverses réglementations de l'encrassement biologique des bateaux ont été mises en place dans plusieurs pays anglo-saxons : États-Unis (États de Californie et de Washington; McClary *et al.*, 2017), Nouvelle-Zélande, Canada (Simard *et al.*, 2017), Australie (Martínez-Laiz *et al.*, 2019). Ainsi, l'Australie a élaboré un plan de biosécurité (2018-2023) qui s'accompagne de moyens de surveillance, d'un guide d'intervention en cas d'introduction, d'actions de recherche et de communication. Ce plan a été renforcé en 2021 par l'obligation pour les navires étrangers de fournir des informations sur leur gestion des biosalissures, notamment les dates de nettoyage. Il s'agit de contrôler le niveau d'encrassement avant l'entrée des unités. Cependant, malgré l'intérêt et le développement des méthodes de barcoding, de metabarcoding et d'autres techniques basées sur l'étude d'ADNe (voir chapitre 5), le suivi des ENI est contraint par les difficultés d'identification de ces espèces au stade larvaire et par le manque de moyens et de scientifiques pour effectuer ces suivis (OFB-UICN-Centre de ressources EEE, 2020).

Au moins deux raisons expliquent le caractère lacunaire de la gestion environnementale dans les ports de commerce. La première est technique. Pour assurer ces suivis et la prise en charge de ces problématiques environnementales, le port a besoin d'outils de diagnostic, d'évaluation et de traitement des flux. Tous les ports ne disposent pas des équipements adéquats pour traiter les eaux de ballast ou les boues et autres résidus de cuves et de cales. Il faut dès lors les transporter à terre vers des installations dédiées. Et la tendance est donc désormais à l'équipement des navires eux-mêmes pour traiter de manière autonome leurs émissions et leurs fluides. Le Protocole de Londres, négocié en 1996 à l'OMI et entré en vigueur dix ans plus tard, met en œuvre l'interdiction de rejets en mer sans autorisation préalable. Il engage de fait une modernisation de la flotte et tend à mieux répartir la charge de l'écologisation du secteur, entre les ports et leurs usagers. La seconde raison est de nature économique : cette écologisation nécessite des moyens, humains techniques et, par conséquent, financiers. Dans un monde portuaire où la compétitivité, centrée sur le coût de l'escale, est érigée en dogme, l'intégration des paramètres environnementaux dans le modèle économique des établissements est une condition essentielle de leur écologisation. Au regard du caractère globalisé de l'activité, une telle perspective devrait être envisagée à des échelles *a minima* régionales ou à celle des façades, où se jouent les concurrences qui constituent souvent l'argument majeur pour contenir des charges environnementales supplémentaires.

Tandis que l'ensemble de ces actions concerne l'encrassement des bateaux, celui des infrastructures portuaires constitue encore un important angle mort des régulations. De même, l'essentiel des efforts et des suivis concerne les coques, au détriment des niches ou des cavités dont le rôle est pourtant attesté, y compris sur les bateaux de course qui effectuent des carénages très réguliers (Peters *et al.*, 2019). À partir de ces initiatives, sur la base des travaux déjà menés pour les eaux de ballast, l'OMI, en coopération avec le Fonds pour l'environnement mondial (FEM) et le Programme des Nations unies pour le développement (PNUD), a lancé en 2018 la négociation d'une convention internationale. Celle-ci s'articule avec le projet GloFouling Partnerships, qui vise à harmoniser et à étendre le contrôle et la régulation de

l'encrassement biologique des bateaux¹⁵. On peut aussi citer l'association Engaged for the Ocean¹⁶, qui a créé un label de certification environnementale pour rassembler les acteurs de la préservation des océans et financer les actions, avec un volet spécifique dédié aux ports.

Depuis 2019, dans le cadre de la DCSMM, l'unité PatriNat, centre national d'expertise et de données sur la patrimoine naturel (OFB, MNHN, CNRS et IRD), met en œuvre la surveillance et le suivi des communautés* et des ENI ainsi que de quelques sites¹⁷. Toutefois, au-delà du manque de sensibilisation et de moyens (Observatoire des ports de plaisance, 2018), la présence d'infrastructures modernes de carénage dans les ports n'est pas la règle, et certains ports en France métropolitaine n'en ont pas (Vye *et al.*, 2020). Selon ces mêmes auteurs, de nombreuses mesures innovantes pourraient être envisagées pour renforcer le contrôle des ENI dans les ports. Ils évoquent une dizaine de mesures plus ou moins coûteuses qui relèvent d'équipements (pontons rotatifs, lavage en boucle fermée) ou de pratiques telles que la mise en place de postes de quarantaine *offshore*. On peut citer quelques exemples. En janvier 2023, un bateau de croisière n'a pu accoster en Australie et en Nouvelle-Zélande du fait d'un *biofouling* trop important. Cette interdiction d'accostage a aussi été décrétée en France (novembre 2022) à l'encontre d'un navire avec un pavillon du Liberia qui ne respectait pas la convention BWB. De même, aux îles Galápagos en Équateur, il existe une vérification des bateaux étrangers à leur arrivée (Carlton *et al.*, 2019). En France, 16 centres de sécurité des navires de la direction interrégionale de la mer et des directions de la mer en outre-mer sont chargés de l'inspection au moins tous les trois ans des navires étrangers, tandis que les centres régionaux opérationnels de surveillance et de sauvetage sont chargés de la surveillance des déballastages en mer. Ces contrôles devraient être renforcés en 2024 par l'analyse des eaux de ballast. Cette surveillance est désormais d'échelle européenne. Depuis 2007, l'Agence européenne pour la sécurité maritime (EMSA) s'est dotée d'un système de veille par satellite des déversements en mer, le dispositif CleanSeaNet.

► Incitations, sensibilisation et diffusion de bonnes pratiques

Conjointement aux dispositifs de régulation, qui sont souvent à l'origine des suivis des écosystèmes portuaires et de leur biodiversité (voir chapitre 5), il s'agit de faire évoluer les comportements des parties prenantes, mais aussi des armateurs, des capitaines et des plaisanciers, à partir d'actions de sensibilisation et de labellisation impliquant la diffusion de bonnes pratiques. Ces démarches volontaires constituent une véritable évolution dans la gestion des zones portuaires, reconnaissant la nécessité d'une approche plus globale de la durabilité. Ces initiatives impliquent souvent des coopérations avec des scientifiques en appui au secteur maritime telles que celle de l'Institut France-Québec maritime, qui organise annuellement des événements regroupant des professionnels du secteur maritime, des chercheurs, des gestionnaires, mais aussi des représentants gouvernementaux, par exemple lors de la Sea Tech Week¹⁸.

15. <https://www.imo.org/fr/MediaCentre/Pages/WhatsNew-1709.aspx>

16. <https://engagedforocean.org/en/port>

17. <https://www.patrinat.fr/fr>

18. <https://www.ifqm.info/2023/07/08/ecole-dete-les-aires-marines-protégees-enjeux-et-defis-actuels-aix-marseille-universite-duplicate-1-2/>

Enfin, plus largement, on peut citer de nombreuses conférences internationales mobilisant les opérateurs portuaires, et des actions plus ciblées auprès des citoyens et des plaisanciers sur les enjeux environnementaux portuaires. Citons aussi l'existence d'actions ciblant les jeunes dans le cadre des écoles de la mer¹⁹, des classes d'études portuaires²⁰ ou les Ambassadeurs de la mer.

Labellisations et bonnes pratiques environnementales des ports

Concernant la gestion environnementale des ports au sens large, de nombreuses initiatives de labellisation et de bonnes pratiques existent. Citons par exemple dès 1997 l'initiative Ecoport en Europe (Port Environmental Review System, PERS), initiée par plusieurs ports et qui a intégré en 2011 l'Organisation européenne des autorités portuaires (European Sea Ports Organisation [ESPO]²¹). L'objectif de cette initiative était de sensibiliser les différentes parties prenantes à la protection environnementale *via* des programmes de surveillance (déployés dans 81 % des ports français; Carrière *et al.*, 2024). Au Québec, l'Alliance verte propose depuis 2007 un indicateur « Écosystèmes aquatiques » permettant la mise en place de programmes de suivi environnemental dans les ports canadiens et américains dans le but d'une certification (Carrière *et al.*, 2024). En France, la certification européenne « Ports propres » a été mise en place en 2008. Largement adoptée par les ports de commerce et de plaisance, elle a contribué à des avancées notables dans la gestion des effluents et des déchets, améliorant ainsi la qualité des eaux portuaires. Ces démarches volontaires reflètent un engagement proactif des ports en faveur du développement durable, tout en assurant leur viabilité économique à long terme. Cependant, la plupart des labels existants, comme « Ports propres » ou le « Pavillon bleu », se concentrent principalement sur la réduction des pressions exercées par les activités portuaires sur les écosystèmes adjacents, en s'attaquant aux problématiques de pollution et de gestion des déchets. Ils négligent souvent le rôle que les ports eux-mêmes jouent en tant qu'écosystèmes spécifiques.

Plus précisément pour les ports de commerce, les mesures environnementales restent en France encore largement fondées sur le volontariat à travers des dispositifs de labellisation, tandis qu'elles peuvent être réglementaires dans les pays anglo-saxons. C'est dans ce contexte que s'affirme le concept de *green ports* (Nogué-Alguero, 2020), avec l'apparition en 2007 dans les ports des Grands Lacs du label Green Marine, dans lequel émerge progressivement un référentiel d'écologisation des pratiques, à la fois portuaires et armatoriales. Onze paramètres sont pris en compte : bruit sous-marin, émissions de CO₂, émissions d'oxydes d'azote (NO_x), de soufre (SO_x) et de particules, espèces aquatiques envahissantes, gestion des matières résiduelles, harmonisation des usages, prévention des déversements et gestion des eaux pluviales, recyclage des navires, rejets huileux, relations avec les communautés locales. Cependant, force est de constater que cette labellisation repose pour l'instant largement sur un engagement de suivi, témoignage d'une prise de conscience, plus que sur l'existence d'actions effectives, hormis des projets innovants dans le cas des nouveaux aménagements.

19. <http://www.ecoledelamer.com/>

20. <https://www.maisondelamer.org/wp-content/uploads/2021/05/plaquette-classes-detudes-portuaires2021.pdf>

21. <https://www.ecoport.com/>

Démarches de sensibilisation et bonnes pratiques relatives aux espèces non indigènes

Concernant les ENI, ces certifications et ces conventions doivent conduire à promouvoir la mise en place d'engagements volontaires à travers des plans de biosécurité qui, selon Vye *et al.* (2020), se heurtent surtout à des contraintes de financement pour les équipements supplémentaires, mais aussi pour des mesures d'éducation et de sensibilisation. Par exemple en France, plus de 2 800 panneaux de biosécurité ont été installés pour lutter contre les ENI (OFB-UICN-Centre de ressources EEE, 2020). Les travaux sur les comportements pro-environnementaux témoignent de l'importance non seulement des incitations *ad hoc*, mais surtout des motivations intrinsèques qui déterminent l'engagement des individus. Parmi les déterminants de ces comportements pro-environnementaux, on note en premier lieu le besoin d'informations sur les processus écologiques et les chaînes d'impacts, mais aussi les normes, les valeurs et les processus de mimétisme qui influencent les relations à la nature et l'évolution des comportements. Ainsi, toujours en France, les campagnes de sensibilisation ont permis une augmentation de 44 % du nettoyage des bateaux de plaisance (OFB-UICN-Centre de ressources EEE, 2020). Dans ce domaine, après de nombreux travaux portant sur les perceptions pour adapter les campagnes de sensibilisation, il est nécessaire d'étudier les déterminants des changements de comportement, qui impliquent de dépasser les motivations pour étudier la diversité des facteurs qui contraignent le passage à l'action tant individuel que collectif (Nielsen *et al.*, 2021).

À l'échelle internationale, le programme Glofouling Partnerships centralise toutes les actions relatives à l'information et à la gestion du *biofouling*. Plusieurs guides ont été produits, dont un guide en 2022 pour lutter contre l'encrassement des bateaux de plaisance en sensibilisant aussi les plaisanciers aux effets environnementaux des peintures *antifouling** (GEF-UNDP-IMO, 2022). Ce guide permet notamment de comparer les effets des méthodes de gestion du *biofouling* (ex. : ultra-son, stockage à sec, lavage à flot) et de préciser les zones les plus propices à l'installation des ENI en fonction des types de bateaux. En France, de nombreuses actions de sensibilisation sont menées par des ports de commerce, des agences telles que l'Office français de la biodiversité (OFB) ou les agences de l'eau, des collectivités territoriales telles que les régions ou les départements, et par diverses associations environnementales, notamment les Centres permanents d'initiatives pour l'environnement (CPIE). Certains labels intègrent progressivement la problématique de la biodiversité, telle l'initiative « Ports propres actifs en biodiversité » ou la certification de l'Alliance verte, qui engagent activement les ports non seulement à minimiser leur impact environnemental, mais aussi à améliorer la santé des écosystèmes aquatiques au sein même de leurs infrastructures. La certification « Port propres actifs en biodiversité » est proposée en prolongement de la réglementation « Ports propres » à l'initiative de la région Sud et de l'Union des ports de plaisance Provence-Alpes-Côte d'Azur et Monaco, pilotée par l'Agence française de normalisation (Afnor). En 2024, 39 ports français sont certifiés « Ports propres actifs en biodiversité ». Ces labellisations concernent les ports de métropole mais aussi ceux d'outre-mer.

En France, on note également l'existence d'une Stratégie nationale sur les EEE. Yohann Soubeyran, coordinateur des actions EEE pour les zones ultra-marines, évoque une soixantaine d'EEE dans ces zones avec des actions de sensibilisation, par exemple à

Saint-Martin pour lutter contre la diffusion d'*Halophila stipulacea*, ou à Saint-Pierre-et-Miquelon le programme de surveillance conjoint avec le Canada (OFB-UICN-Centre de ressources EEE, 2019).

Dans le secteur de la plaisance, si les campagnes de sensibilisation plutôt généralistes de type «écogestes» se développent, les actions spécifiques sur les ENI sont moins nombreuses et plus récentes. Plusieurs codes de conduite et autres lignes directrices sont cependant édités par la Commission européenne, l'OMI, le Conseil international pour l'exploration de la mer et l'UICN (OFB-UICN-Centre de ressources EEE, 2020). On peut citer par exemple les codes de conduite européens sur la pêche récréative et les EEE en 2014, ou sur la navigation de plaisance et les EEE en 2016. Les actions de sensibilisation sont multiformes, à travers des flyers, des actions de convivialité comme les apéritifs de ponton, des stands, des conférences et des interventions personnalisées, souvent sous l'angle des communications engageantes, où les animateurs interviennent directement auprès des plaisanciers sur leur bateau. Sans oublier les journées transfrontalières d'échange sur la prévention des EEE et les enjeux de biosécurité en mai 2019 à Concarneau. De multiples actions peuvent être listées concernant les EEE, avec en France un centre de ressources dédié et un projet Life (Life Rapid). Plus généralement, on note le développement de chartes de bonnes pratiques réalisées par exemple par l'OFB avec les parcs marins, telle l'opération «Éconaviguer dans une aire marine protégée»²². La Fondation de la mer existe depuis 2015 et soutient plus de 340 acteurs et ONG pour préserver l'océan (mise en œuvre de projets pour protéger la biodiversité marine, lutter contre les pollutions en mer, soutenir la recherche, encourager l'innovation, informer et sensibiliser tous les publics), dont des actions en zone portuaire²³.

Enfin, des démarches toujours plus nombreuses de sensibilisation s'effectuent à travers des opérations de science citoyenne portant sur le suivi participatif de la biodiversité pour associer information et engagement des individus (voir chapitre 5). On peut citer par exemple une initiative du Seaquarium sur l'avant-port de Port-Camargue depuis 2018, ainsi que le projet Life (LIFE00 NAT/E/007303) pour la protection des herbiers de posidonie aux Baléares, où la population locale est impliquée dans le suivi. Citons encore le réseau Alien, initié en Occitanie par le CPIE de l'étang de Thau en lien avec l'OFB et à présent largement généralisé (Méditerranée, Grand Ouest, Normandie, etc.) pour sensibiliser autour de la question des ENI et mobiliser les usagers de la mer pour la remontée d'informations relatives à la présence d'ENI, dont les plaisanciers. Dans le cadre de ce projet, une étude pilote a aussi été mise en place, en partenariat avec l'Institut des sciences de l'évolution de Montpellier et le projet «Regards croisés sur les milieux marins portuaires : écologie-évolution-économie» (ou MarEEE, i-site Muse), pour mener avec les plaisanciers une étude sur le *biofouling* de leur bateau. Une approche moléculaire de metabarcoding (voir chapitre 5) des coques de 33 bateaux répartis dans trois ports d'Occitanie (Sète, Mèze et Port-Camargue au Grau-du-Roi) a ainsi mis en évidence la présence de 29 ENI ou espèces cryptogènes* sur les coques, dont 16 étaient également présentes dans l'eau des ports où étaient amarrés ces bateaux. En parallèle, des opérations de sensibilisation sont organisées avec la distribution de flyers. Celui illustré sur la figure 7.1 prône l'adoption de gestes simples pour limiter les

22. <https://econaviguer.com/wp-content/uploads/2024/04/Programme-2024-juin-2025-DEF.pdf>

23. <https://www.fondationdelamer.org/>

ENI, dans l'esprit des approches *clean, drain, dry* ou *check, clean, dry* développées dans les pays anglo-saxons (Nouvelle-Zélande, États-Unis, France) (OFB-UICN-Centre de ressources EEE, 2020). Suivant le même principe, d'autres opérations plus ciblées sont menées, par exemple par rapport à la diffusion du crabe bleu en Méditerranée. La mise en place de ces actions nécessite de s'adresser non seulement aux plaisanciers, mais aussi plus généralement à l'ensemble des parties prenantes, impliquant la présence de relais décentralisés avec des personnes ressources tels que le réseau de référents ENI mis en place par l'OFB.



Figure 7.1. Verso du flyer distribué par le Réseau Alien Occitanie animé par le CPIE Littoral Occitanie.

►► Pour conclure

Comme le signalent Martínez-Laiz *et al.* (2019), les ports sont de bons lieux de surveillance, de sensibilisation et d'action pour la gestion des impacts environnementaux de la navigation de commerce et de plaisance. Si les mesures de gestion ont permis de démontrer des améliorations significatives en faveur de la qualité de l'eau et des sédiments, et plus récemment de la qualité de l'air dans les ports de commerce, celles liées à la gestion de la biodiversité ont connu un essor considérable au cours des quinze dernières années. Initialement centrées sur la gestion des eaux de ballast, ces initiatives se sont progressivement étendues à la maîtrise du *biofouling*. Ainsi, par exemple, la certification « Pavillon bleu » devrait intégrer à moyen terme un axe sur la biodiversité dans les ports. De multiples innovations sont proposées (Vye *et al.*, 2020), notamment dans le domaine de l'écoconception et de l'ingénierie écologique (voir chapitre 6). Néanmoins, on peut souligner le manque de réglementation sur le nettoyage des

infrastructures et des niches sur les bateaux. De même, on note un manque de marge de manœuvre de certains ports lié à des contraintes financières, tandis que la communauté scientifique spécialisée dans les ports de commerce dénonce la faiblesse des effectifs et le manque de structuration (Serry *et al.*, 2022).

Chapitre 8

Réguler les espèces non indigènes et conserver la biodiversité portuaire par de bonnes pratiques

Hélène Rey-Valette, Éric Foulquier, Lucille Sevaux

Comme évoqué dans l'introduction de cet ouvrage, les dernières décennies se sont traduites par un développement considérable tant des ports de commerce accompagnant la mondialisation des économies que des ports de plaisance en lien avec le processus de littoralisation et la croissance des loisirs maritimes. Avec le référentiel du développement durable et l'accroissement des préoccupations environnementales, les ports font de plus en plus l'objet de recherches et de réglementations dans ce domaine (voir chapitres 2, 3, 4 et 7). La globalisation de la crise écologique, et notamment celle du réchauffement climatique, accélère le mouvement à partir des années 1990, dans le sillage des rapports de l'Intergovernmental Science Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services (IPBES) et du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC). Dans les ports, la problématique de la biodiversité et de la gestion des espèces non indigènes* (ENI²⁴), qui est au cœur de l'ouvrage, intervient en 2004 avec la convention BWM*, suivie deux ans plus tard d'une interdiction des rejets en mer (Protocole de Londres, OMI). En 2008, la DCSMM de l'Union européenne impose un suivi de l'abondance et de la distribution spatiale des ENI.

Ces ENI, qui ne sont pas directement et aisément visibles, constituent un enjeu important pour la biodiversité. Port et biodiversité entretiennent des relations complexes du fait de la diversité des usages et de leurs modalités de gouvernance. Ces interactions dépendent bien évidemment des types de ports (pêche, plaisance ou commerce), dont les dispositifs de gestion diffèrent et où les questions de biodiversité et d'espèces invasives ne sont pas traitées de manière identique. Quelles que soient ses fonctionnalités, un port constitue une interface entre deux domaines de circulations, maritimes et terrestres. Il en résulte un système complexe de flux qui participe à façonner un écosystème* plus ou moins anthropisé (voir chapitres 3 et 4). Pour Vigarié (1961), la géographie des ports compose une « géographie de focalisation, dans laquelle le périmètre portuaire fournit l'aire de regroupement des faisceaux d'incidences », qui accompagne l'accomplissement

24. On parlera selon les cas des ENI (espèces non indigènes) ou des EEE (espèces exotiques envahissantes).

des fonctions déployées et, ce faisant, façonne l'artificialisation* du milieu. En d'autres termes, la morphologie portuaire est en grande partie construite par les usages, et son écologie relève des multiples flux qui en découlent. Si la problématique de l'écologie portuaire (Touchard *et al.*, 2023) s'adresse presque exclusivement aux ports en activité, il ne faudrait pas déconsidérer l'intérêt scientifique des ports reliques, devenus sans usage mais dont les infrastructures, parfois patrimonialisées, demeurent inscrites durablement dans le milieu.

Selon les sources, il existerait plusieurs dizaines de milliers de ports à l'échelle du globe : 17 970 ports commerciaux et 6 977 ports non commerciaux pour les maîtres d'œuvre chinois de la Belt and Road Initiative, alors que le World Port Index de l'organisation états-unienne maritime Service Office n'en recense que 3 600 ; pour les services d'intelligence maritime britannique de la Lloyd's List, organisation experte s'il en est, née en 1734, les effectifs sont de 2 916 ports, 4 161 havres de mouillage et 15 410 quais ; l'European Boating Industry dénombre 30 000 marinas et 5 millions de quais, tandis que la base de données Sextant de l'Ifremer recense 13 709 ports dans 187 pays et 775 ports capables d'accueillir des forces navales, selon le site *Global Fire Power*. Quelle que soit l'exactitude de ces inventaires, ces chiffres témoignent du caractère planétaire du fait portuaire et soulignent son intensité. Puisque ces ports orchestrent la circulation des richesses du monde, cette empreinte doit bien être considérée dans sa dimension géopolitique. Or, non seulement il n'existe guère de gouvernance globale du fait portuaire (voir chapitre 7), mais l'écologie de ces espaces dépend grandement des moyens humains et financiers accordés à la mise en œuvre de mesures environnementales et à leur respect. Au regard de l'inégale répartition des richesses et des connaissances entre les pays, mais aussi de la diversité dans l'exercice de l'autorité, l'écologie portuaire doit être considérée selon une déclinaison de régimes de gouvernance, du plus ambitieux au moins disant et en tenant compte des caractéristiques majeures telles que le mode d'administration, l'activité et l'envergure (voir chapitre 1).

La régulation des ENI au sein des écosystèmes portuaires suppose de réguler les usages qui favorisent leur introduction et leur diffusion. Rappelons (voir chapitre 2) qu'il est admis que les ports de commerce sont un vecteur d'introduction d'ENI selon des trajets de long cours, tandis que les ports de plaisance ou de pêche (à l'exception des pêches internationales et de la plaisance longue distance) sont plutôt des espaces de dissémination secondaire des ENI au sein de zones de proximité à des échelles plus restreintes (Peters *et al.*, 2019). L'enjeu est de taille. Durant les cinquante dernières années, plus de 2 200 espèces invasives ont été détectées dans 49 écosystèmes à travers le monde, soit une tous les 8,4 jours, avec une nette accélération à partir des années 1990, lorsque la mondialisation des échanges connaît une inflexion exponentielle (Bailey *et al.*, 2020). L'objectif de ce chapitre est d'étudier dans quelle mesure, en fonction des types de ports, les usages génèrent des impacts ou des pressions environnementales sur les écosystèmes portuaires, même si ces relations restent difficiles à évaluer. Le propos s'attache en particulier à la biodiversité et aux ENI, en tentant de faire le point sur les pratiques, sachant que les réponses mises en place sont développées dans le chapitre spécifique à la gouvernance des ports, dont les modalités, en fonction des types de ports, conditionnent l'effectivité et l'efficacité des mesures de régulation mises en œuvre (voir chapitre 7).

» Perceptions des ports et prise de conscience des effets environnementaux

Perceptions et prise de conscience vont de pair. L'enquête à dire d'acteurs fournit de fait des données essentielles pour comprendre les conditions écologiques et les priorités environnementales dans les espaces portuaires.

De l'emprise à l'empreinte des ports de commerce

Le gigantisme naval impose aux ports de commerce une adaptation permanente de leur capacité, qui se traduit par l'extension de leurs emprises et des processus d'artificialisation du milieu. À partir des années 1960 émerge l'idée de la compensation, dont les travaux de Port 2000 au Havre constituent en France un exemple majeur (encadré 8.1). Ce principe de compensation installe l'idée d'une réciprocité d'accaparement : emprise industrielle contre emprise écologique, institutionnalisée en 2013 par la séquence éviter-réduire-compenser qui s'impose dans le cadre des études d'impacts et des autorisations administratives environnementales (voir chapitre 7). Mais les termes de l'échange sont souvent inégaux car, comme le souligne Galichon (2012) du Grand Port maritime du Havre, « l'ingénierie écologique n'est pas une science aussi exacte que l'ingénierie portuaire ». Cependant, comme l'illustre l'encadré 8.1, ces mesures sont le plus souvent limitées aux espaces terrestres des ports.

La question du climat planétaire engage un profond changement de paradigme dans les ports qui se traduit en partie par des changements de perception des gestionnaires et d'orientations stratégiques. L'enquête annuelle réalisée depuis 1996 par l'European Sea Ports Organisation (ESPO) auprès de ses membres concernant les premières priorités environnementales des établissements témoigne d'une évolution significative des priorités des autorités portuaires (tableau 8.1). Tandis qu'à la fin des années 1990 les préoccupations portaient sur des opérations d'extension dans une logique de croissance des emprises, trente ans plus tard, malgré la poursuite des travaux d'extension de certains ports, tels Bastia, Dunkerque, Saint-Malo en France métropolitaine, la donne

Encadré 8.1. Le cas de la gestion des travaux d'extension du port du Havre

Si la question des impacts écologiques des activités portuaires est mise en débat à partir de 1975, à travers notamment l'élaboration du schéma d'aptitude à l'utilisation de la mer (SAUM), elle reste longtemps engluée dans l'arbitrage entre protection de l'environnement et développement des emplois en lien avec l'appareil industriel (Gay, 1997). Les procédures de compensation mises en place pour accompagner la première tranche de travaux d'extension, réalisée entre 2001 et 2005, proposent de fait une légitimation apte à concilier les points de vue. Une cinquantaine de millions d'euros* est ainsi consacrée à l'époque à cinq chantiers écologiques : la création d'un reposoir sur dune d'une trentaine d'hectares pour les oiseaux d'eau ; la création d'un îlot reposoir en Seine de 5 hectares pour accueillir les oiseaux marins ; la réhabilitation d'une centaine d'hectares de vasière ; la création d'une plage à vocation écologique pour accueillir des espèces végétales protégées ; la création d'une réserve naturelle de 70 hectares.

* Les travaux de Port 2000 s'étalent jusqu'à la fin des années 2010, et consacrent un investissement total de plus d'un milliard d'euros (Haropa Ports).

évolue au profit des questions d'empreinte (ex. : changement climatique, qualité de l'air, bruit). Ces priorités « déclarées » ne fondent cependant pas une trajectoire d'écologisation du fait portuaire. Elles en constituent seulement une amorce.

Tableau 8.1. Priorités environnementales des ports membres de l'ESPO, en 1996 et en 2023 (source : ESPO, 2023).

Ordre des priorités déclarées	1996	2023
1	Développement portuaire (nautique)	Changement climatique
2	Qualité des eaux	Qualité de l'air
3	Traitement du dragage*	Efficience énergétique
4	Opérations de dragage	Bruit
5	Poussières	Qualité de l'eau
6	Développement portuaire (terrestre)	Déchets des navires
7	Pollutions terrestres	Relations avec la communauté locale
8	Pertes et dégradations d'habitats	Développement portuaire (terrestre)
9	Volume de trafic	Déchets portuaires
10	Émissions industrielles	Développement portuaire (nautique)

Cet ordre des stratégies « écologiques » est d'abord un ordre politique, apte à répondre aux préoccupations médiatiques et à satisfaire une acceptabilité du fait portuaire en réponse aux problèmes des émissions de gaz à effet de serre, aux questions de santé publique et aux relations avec le territoire d'insertion.

Des perceptions plutôt convergentes des ports de plaisance par les populations et les plaisanciers²⁵

En fonction des mots donnés spontanément pour qualifier les ports, les perceptions des installations de plaisance montrent que les plaisanciers évoquent davantage les aspects liés à la qualité de vie, tandis que les habitants évoquent plutôt des termes maritimes et des préoccupations environnementales (Blayac *et al.*, 2024). Les plaisanciers expriment plus souvent une vision positive de l'environnement portuaire (agréable, convivial, accueillant, paisible : 19 % des mots, contre 9 % pour les habitants). Les habitants sont quant à eux plus sensibles aux aspects négatifs (sales, inaccessibles, saturés, pollués : 16 % des mots, contre 11 % pour les plaisanciers). Ce contraste peut résulter d'usages différenciés des ports : les plaisanciers, en quête de loisirs et de détente, apprécient les infrastructures et les services, alors que les habitants, plus sensibles aux nuisances potentielles, sont attentifs aux impacts environnementaux négatifs.

25. Les données présentées sont issues d'une enquête économique réalisée dans le cadre d'un projet pluridisciplinaire (projet MaREEE) entre mai et juillet 2022 auprès de 401 plaisanciers des ports de Brest et de La Trinité-sur-Mer en Atlantique et de Sète et de Port-Camargue en Méditerranée ainsi que de 236 habitants des communes concernées. Le choix des ports a été fait de façon à avoir pour chaque façade un port spécialisé plaisance et un port de plaisance associé à un port de commerce. L'enquête auprès des habitants a été effectuée en face-à-face, et celle auprès des plaisanciers, plus difficiles à contacter sur place, majoritairement en ligne (64 %) à travers les associations de plaisanciers. Cette enquête est limitée à la métropole française, les ports des territoires ultra-marins ne sont pas inclus.

Les points de vue convergent davantage quand il s'agit des impacts des ports (tableau 8.2), notamment quant à leur dimension socio-économique. Les perceptions positives sont liées à leur attractivité et à la création d'emplois, surpassant largement les préoccupations liées à la pollution. L'analyse plus détaillée des impacts positifs et négatifs montre que les pollutions constituent le principal impact négatif des ports (65% des habitants et des plaisanciers), tandis que 29% tant des habitants que des plaisanciers ne perçoivent aucun impact environnemental positif. Parmi les items d'impact positif proposés, c'est le fait d'être une zone favorable à la recherche qui est le plus choisi (39% des habitants et 24% des plaisanciers), puis le caractère confiné de ces milieux pouvant protéger des espèces (17% des habitants et 25% des plaisanciers) et la présence d'infrastructures favorables au captage des larves et au développement des juvéniles (12% des habitants et 20% des plaisanciers). Outre des différences selon les façades, avec des impacts positifs plus cités en Méditerranée, on observe des différences en fonction de l'âge (les perceptions des jeunes étant plutôt plus négatives) et du niveau d'éducation (les moins diplômés ayant des perceptions plutôt plus positives) (Blayac *et al.*, 2024; Sevaux *et al.*, soumis).

Tableau 8.2. Perceptions de l'impact économique et/ou écologique des ports par les habitants et les plaisanciers (source : enquête MarEEE, 2022).

	Habitants (%)	Plaisanciers (%)		
		Ensemble	Voile	Moteur
Attractivité du littoral accrue	28	36	36	36
Création d'emplois et de recettes pour la ville	34	31	30	33
Pollution générée par les bateaux	30	17	20	11
Coût de l'entretien des infrastructures pour la ville	2	5	5	7
Création de nouveaux habitats écologiques	3	4	3	6
Perte de biodiversité, apport d'espèces non locales	2	5	4	5
Autre	1	2	2	2

Interrogés sur leur définition des ENI²⁶, on note de fortes convergences entre habitants et plaisanciers. Ce type d'espèce est le plus souvent qualifié (par ordre décroissant) comme étant : importée, invasive, introduite, non endémique, non indigène, nuisible, envahissante et exotique. Interrogés sur le rôle des ports comme lieu d'introduction des ENI sur une échelle de 0 à 10, on note des scores semblables et faibles entre habitants (4,5) et plaisanciers (4,5 pour les propriétaires de voiliers et 4,2 pour ceux de bateaux à moteur). Les scores relatifs au rôle de la circulation des bateaux de plaisance sur les ENI sont plus contrastés, au bénéfice paradoxalement des habitants, mieux sensibilisés, avec un score de 4,9 contre 3,7 pour les plaisanciers, quel que soit le type de bateau. La distribution des modalités d'introduction ou de diffusion des ENI (tableau 8.3) montre que les propriétaires de bateaux à moteur sont plus sensibles au rôle des eaux de ballast, et les propriétaires de voiliers au *fouling*, avec une meilleure information sur ce point des plaisanciers de moins de 40 ans. Le rôle de la navigation longue distance est plus reconnu par les plaisanciers que par les habitants, notamment pour les plaisanciers plus expérimentés et ayant un niveau d'éducation supérieur.

26. L'enquête évoquait le terme d'espèce non locale pour ne pas utiliser de termes trop techniques.

Ces perceptions variées et souvent divergentes soulignent la complexité de la gestion des ENI et l'importance d'une approche intégrée tenant compte des différences de connaissances, de sensibilisation et de priorités environnementales au sein des différentes populations concernées.

Tableau 8.3. Perception des processus d'introduction et diffusion des espèces invasives par les habitants et les plaisanciers (source : enquête MarEEE, 2022).

	Habitants (%)	Plaisanciers (%)		
		Ensemble	Voiliers	Moteurs
Mode d'introduction des ENI				
Fixation de dépôts (<i>fouling</i>) sur les coques de bateaux	39	35	37	31
Relargage des eaux de ballast	19	37	34	40
Effets des courants et des tempêtes	19	9	7	15
Utilisation d'espèces non locales pour l'aquaculture	14	6	7	4
Rejets accidentels des aquariums	6	9	10	7
Autre	3	4	5	3
Mode de diffusion des ENI				
Navigation longue distance	33	44	45	43
Température de l'eau	27	27	26	30
Non-régularité des carénages	15	17	16	18
Type de bateau, moteur ou voilier	13	4	4	3
Nombre de sorties	11	4	3	5
Autre	1	4	6	1

» Des impacts sur les espèces non indigènes fonction des types et de la taille des ports

La relation entre la taille des ports et les risques d'introduction d'ENI est complexe. Elle est, bien évidemment, proportionnelle au nombre et à la taille des bateaux, mais aussi à la taille des structures artificielles (ex. : digues, pontons, blocs d'amarrage, chaînes de mouillage). Bien évidemment, ces risques sont aussi fonction des pratiques des armateurs et des plaisanciers, lesquelles sont largement déterminées par l'existence de mesures de régulation et la présence d'infrastructures adaptées, ces dernières dépendant des budgets et des modes de gouvernance liés à la taille et aux types de ports (OCDE, 2011).

Néanmoins, on peut postuler que ces impacts environnementaux sont liés à l'emprise des ports, laquelle est croissante (voir chapitre 1). En effet, les mutations techniques des navires engendrent une modernisation portuaire qui se traduit par l'abandon des sites anciens au profit d'implantations en adéquation avec les nouvelles conditions d'exploitation maritime (voir chapitre 2). Deux études récentes tentent une évaluation de l'extension des emprises dans le cas des ports de commerce, et ce, dans des contextes très différents, pour ne pas dire opposés. La première évoque le cas des surfaces portuaires des 65 plus grands ports du monde, représentant 65 % du

commerce mondial (Sengupta et Lazarus, 2023). La croissance des emprises, entre 1990 et 2020, s'y élève à 978 km², soit une croissance de 22 %, expliquée par une augmentation des trafics conteneurisés. La seconde s'intéresse à une vingtaine de ports des Petites Antilles et constate une extension des quais d'un peu plus de 5 km en vingt ans, soit une croissance de 12 % des emprises en mer (Foulquier *et al.*, 2023). Dans le cas de ces petits ports insulaires, l'hypothèse d'une inflation infrastructurelle peut être émise, définie comme un phénomène autoentretenu et dont la légitimité économique interroge (Foulquier *et al.*, 2023). Cette extension ne semble corrélée ni à une augmentation des trafics, ni à une augmentation des populations qui, au contraire, tendent plutôt à diminuer dans ces petites îles. Certes, les ports commerciaux sont plus sujets à ces processus d'adaptations, dans des proportions parfois de grande ampleur, mais les ports de pêche et de plaisance peuvent également connaître des mutations dans leurs emprises, parfois en s'installant dans les espaces laissés vacants par les premiers.

Les ports sont engagés dans les objectifs fixés par les politiques publiques environnementales et climatiques. L'heure n'est plus à la compensation des impacts de l'emprise, mais bien à l'intégration dans le modèle économique portuaire des externalités négatives liées à l'empreinte de leurs activités. Cette écologisation est encore balbutiante, puisque les ressources financières des ports reposent toujours sur la valorisation du foncier et l'importance des flux. Si l'on comprend l'intérêt des ports à développer leur propre production énergétique et à verdir leurs services à des fins commerciales, intégrer la préservation de la biodiversité dans leur modèle économique reste un défi, tant sur le plan scientifique que financier. En effet, comme le rappellent Madon *et al.* (2023), la question de la biodiversité portuaire reste très inégalement renseignée à l'échelle mondiale, au-delà de quelques études de cas, et ce, aussi bien sur le plan des espèces observées que sur celui des habitats et des relations entre le port et son littoral d'insertion (voir chapitre 4).

Concernant les ENI, les facteurs d'introduction sont variables. L'étendue des emprises, l'intensité de la fréquentation et l'importance des volumes d'eaux de ballast qui en découle façonnent globalement un potentiel plus ou moins important de *fouling* et d'installation d'espèces. Ces paramètres génèrent une grande complexité. Tous les ports n'ont pas la même taille et pas forcément la même configuration technique non plus, notamment du point de vue des matières immergées. Si le béton est désormais partout, la pierre et parfois le bois sont encore présents, avec probablement des effets différents sur les milieux. Certains disposent de bassins à écluses et de formes de radoub dont l'épuisement conditionne une plus ou moins grande instabilité du régime hydraulique interne du port, en fonction de la fréquence de leur utilisation (voir chapitre 1). Concernant les eaux de ballast, cette source de contamination a donné lieu à une convention internationale pour leur contrôle et leur gestion (BWM; voir chapitre 7).

Depuis les travaux de Masson (2000) et d'une note non publiée de Bidet (2012) pour le ministère de l'Environnement, l'estimation des volumes déballastés dans les ports français la plus couramment mobilisée s'élève à plus de 22 millions de mètres cubes. Dans un rapport sur l'état des pressions exercées sur les milieux marins en Méditerranée occidentale, le déballastage était estimé entre 3 et 4 millions de mètres cubes, dont l'essentiel au port de Marseille (Quemmerais-Amice *et al.*, 2012). Cette évaluation dépend de plusieurs facteurs difficiles à mesurer précisément, car le ballastage dépend des types de navires, de leur taux de remplissage en fret à l'arrivée dans le port et, désormais, de leur équipement à bord pour traiter en amont ces effluents. En effet, la réglementation

conduit à deux décisions possibles de la part des acteurs : l'équipement du navire en matériel de traitement à bord et/ou l'équipement du port pour collecter et traiter ces volumes. À ce titre, il est intéressant de constater que le marché du matériel technique capable de traiter les eaux de ballast est en plein essor. Selon le cabinet de consultance indo-américain Grand View Research, il représentait un chiffre d'affaires de 60 millions de dollars en 2018 et de 93 millions en 2024. Les prévisions s'établissent à un peu moins de 150 millions de dollars d'ici 2030. Inversement, plus les ports sont importants et plus ils ont les moyens de mettre en place des aires techniques de collecte et de traitement, des mesures de gestion et de sensibilisation par rapport à ces risques. À l'image des ports pétroliers avec des émissaires en mer, les ports de commerce *offshore* en Asie permettent d'éviter la présence des bateaux en zones confinées (voir chapitre 1).

S'agissant des ports de plaisance, leur taille en termes d'effectifs de bateaux est un facteur influençant le nombre d'ENI (Peters *et al.*, 2019). Alors que le carénage dans l'eau est déconseillé, voire interdit, seulement 56 % des ports de plaisance français en métropole disposent d'aires dédiées à ces entretiens (Observatoire des ports de plaisance, 2018). Outre des différences entre les types de bateaux (commerce, pêche, plaisance; voir chapitre 2), la périodicité et les structures de carénage, avec et sans récupération des déchets, dépendent des ressources financières et foncières des ports. On note ainsi pour les ports de plaisance que la proportion de services proposés par rapport aux 18 services de référence varie fortement en fonction de la taille des ports, depuis 40 % des services de référence pour les ports de petite capacité (< 200 emplacements) à 78 % pour ceux de très grande capacité (> 1 000 emplacements; Observatoire des ports de plaisance, 2018). De même, la récupération des eaux grises des plaisanciers est plus ou moins facilitée en fonction de la taille des ports. Par exemple au Grau-du-Roi, plus grand port de plaisance d'Europe, une collecte journalière auprès des unités est proposée par un voilier de servitude en plus des bornes fixes. La disponibilité et l'amélioration de ces infrastructures sont souvent étudiées, par exemple l'enquête réalisée par Vye *et al.* (2020) pour le Pays de Galles et l'Irlande, qui met en évidence l'importance de ces aspects et étudie les perspectives d'innovation. Plus généralement, selon leur taille, les ports sont plus ou moins enclins et, selon les réglementations et leur gouvernance, plus ou moins incités à mettre en place des plans biosanitaires et des mesures de sensibilisation.

► Des impacts environnementaux fonction des pratiques des usagers

Distinction des pratiques au sein des ports de commerce selon leurs fonctions

Les conditions écologiques des ports de commerce relèvent d'au moins quatre facteurs, présentés dans l'encadré 8.2 (voir chapitres 1, 3 et 4). La nécessaire conjugaison de ces quatre facteurs introduit une grande complexité pour l'écologie portuaire qui renvoie ainsi le port à sa singularité. Cette complexité nécessite des approches pluridisciplinaires. En simplifiant ces typologies, on peut postuler que les impacts environnementaux des ports de commerce et leurs interactions avec l'écosystème marin sont bien évidemment tributaires de leur taille en termes de trafics. D'autres facteurs interviennent aussi, en fonction des modes de gouvernance, tels que l'importance des mesures de gestion mises en œuvre, l'étendue et la nature

des infrastructures et, plus généralement, les pratiques des armateurs et des plaisanciers concernant notamment les durées d'amarrage, les distances parcourues, la fréquence des carénages et la gestion des rejets.

Encadré 8.2. Facteurs déterminants des conditions écologiques des ports de commerce

Le premier facteur relève du milieu dans lequel s'inscrit le site. Si le géographe Rodrigue (2024) propose huit configurations géographiques possibles, du port de delta et d'estuaire à ceux de côtes plus ou moins ouvertes, l'ESPO n'en retient que quatre : des ports de baies plus ou moins fermées (35 % des ports européens) ; des ports d'estuaire (26 %) ; des ports de front de mer aménagé (25 %) ; des ports fluviaux (14 %) (ESPO, 2023). Pour s'inscrire dans une perspective écologique, ces typologies doivent être complétées par la configuration orographique et, de fait, hydrographique. En fonction du bassin versant qui l'enserme, un port s'inscrira dans des dynamiques de ruissellement et d'apports terrigènes d'intensité et de nature différentes, elles-mêmes déterminées par le niveau et le type d'anthropisation de l'espace concerné, bien en amont des flux.

Le second facteur est étroitement lié aux fonctions déployées, plus ou moins liées au contexte socio-économique du territoire. Définir ces usages et, de là, les risques écologiques encourus appelle à considérer, et à conjuguer, trois points de vue distincts : celui de la fréquentation nautique, celui des services aux navires et celui des activités développées sur les quais. Ces fonctions façonnent une emprise portuaire, sujette à un processus cumulatif d'extension.

Le troisième facteur s'estime en termes de matières immergées, de formes édifiées, d'ampleur de l'espace artificialisé. À cette matérialité de l'infrastructure s'agrègent des dynamiques de maintenance et de projet : l'entretien de chenaux d'accès et des quais, les entreprises de poldérisation et de nouveaux ouvrages. La récurrence et la diversité des travaux conditionnent une ambiance écologique plus ou moins faite de bruit et de dérangement, de destruction de substrats et d'habitats. Cette approche est nécessairement spatio-temporelle. Certains équipements sont plus anciens que d'autres, sachant que certains ports ont évolué plus que d'autres. De ces antériorités découlent des formes d'agencement écologique, plus ou moins installées sur le long terme. Ces trajectoires occupationnelles sont essentielles pour comprendre les dynamiques écologiques à l'œuvre.

Enfin, le quatrième facteur relève d'une « empreinte géopolitique », pour reprendre l'expression de Ghosh (2024). Certes, comme le souligne l'ESPO (2023) dans son rapport environnemental, 92 % des ports européens membres de l'organisation disposent d'une stratégie environnementale. Mais qu'en est-il ailleurs, sur des littoraux où s'exercent des autorités plus ou moins fermes, selon des moyens financiers, politiques et techniques plus ou moins déterminés à obtenir des résultats en matière de gestion environnementale ?

Hétérogénéité des comportements et des impacts en fonction des profils des plaisanciers²⁷

Si la relation entre les pratiques des plaisanciers et l'introduction et la diffusion des ENI est attestée (Ferrario *et al.*, 2019 ; Martínez-Laiz *et al.*, 2019 ; Peters *et al.*, 2019), sa quantification est rendue complexe par la très grande diversité des profils et des

27. La majorité des données de cette partie est issue de l'étude MaREEE (Blayac *et al.*, 2024, voir note 25).

comportements concernant, d'une part, le nombre et la durée des sorties et, d'autre part, la périodicité et les modalités de carénage, et plus généralement les pratiques de gestion des impacts environnementaux. Tandis que l'enquête MarEEE (Blayac *et al.*, 2024, voir note 25) évalue à 47 % la part des unités qui déclarent sortir fréquemment, de nombreuses unités ne sortent jamais ou peu souvent, conduisant Sonnic (2017) à parler de *port parking*. Selon Bétourné et Valcke (2015), dans la majorité des cas, la distance des sorties est inférieure à 20 milles. Cet immobilisme est renforcé par le développement récent d'usages résidentiels des bateaux par des populations précaires ou par des touristes recherchant des formes originales de résidence, tandis que depuis une décennie on observe un développement des ports à sec, qui sont présents dans 18 % des ports de plaisance (Observatoire des ports de plaisance, 2018). Si on note des profils contrastés des plaisanciers en fonction des ports, les comportements sont aussi très différenciés entre les voiliers et les bateaux à moteur, avec une forte proportion de bateaux à moteur utilisés pour la baignade et la plongée, tandis que les voiliers sont plutôt plus souvent concernés par les voyages et les repas ou les week-ends sur le bateau (Blayac *et al.*, 2024, voir note 25). L'hétérogénéité des comportements a conduit de nombreux auteurs à proposer des typologies plus précises que la distinction des bateaux de compétition et à vocation sportive, ou la grande plaisance ou encore la partition entre bateaux à moteur et voiliers (encadré 8.3). Néanmoins, les plaisanciers constituent une communauté spécifique, avec une forte sociabilité interne autour de valeurs partagées et d'une passion et de risques communs. Ainsi, Herbert et Gibout (2017) parlent de connivence entre gens de mer avec un rapport sensible à la culture maritime, tandis que Bétourné et Valcke (2015) évoquent l'existence de « règles propres et de rituels » au sein de groupes qui fonctionnent « en vase clos ».

Encadré 8.3. Quelques repères bibliographiques sur la diversité des typologies de plaisanciers

La majorité des recherches sur la plaisance montrent que son développement s'est accompagné d'une large diversification des profils des plaisanciers. Nombre d'entre elles proposent des typologies diverses, au-delà des partitions techniques entre types de bateaux (voile/moteur) et taille des bateaux. En premier lieu, c'est l'expérience et l'intensité de la pratique qui est appréhendée, opposant des plaisanciers expérimentés et des novices, voire des plaisanciers ayant hérité d'une pratique familiale de ceux qualifiés de « prétendants » (Créac'h, 2003). Bétourné et Valcke (2015) recensent plusieurs typologies : en fonction de la motivation on peut distinguer des plaisanciers sportifs, des initiés, des pêcheurs, des promeneurs ou des propriétaires surtout intéressés par le statut social. On note aussi l'existence de profils liés au type de port avec des partitions spécifiques en fonction de la distance de résidence des plaisanciers par rapport au port. Ainsi, Bernard (2000) distingue les plaisanciers de proximité et les plaisanciers résidents. L'étude menée en 2009 par ODIT France propose d'autres catégories telles que les seniors libérés, les hyperdynamiques, les habitués, les nouveaux plaisanciers et les expérimentaux, et met aussi en exergue le rôle de l'expérience. À l'échelle plus large des ports européens, l'étude menée par Bétourné *et al.* (2011) témoigne du rôle déterminant des types de ports urbains et « nature » et fait apparaître trois grands profils plus synthétiques, à savoir les plaisanciers du dimanche, les plaisanciers vacanciers et les plaisanciers aventuriers. Dans tous les cas, les catégories influent sur la durée et l'aire géographique des sorties et, par-là, sur les risques de diffusion des ENI.

Des pratiques pro-environnementales encore à développer

Si on note tant de la part des autorités portuaires que des plaisanciers une prise de conscience environnementale croissante, selon les domaines elle reste encore largement à améliorer. Concernant la plaisance, de nombreux efforts de sensibilisation ont été faits, à travers par exemple des campagnes écogestes reposant sur des pratiques de communication engageante. Ces campagnes ont pour but de sensibiliser les usagers de la mer, en particulier les plaisanciers, aux enjeux de préservation du milieu marin, pour inciter à adopter des pratiques pro-environnementales (équipement et comportement). On note d'importantes avancées pour le mouillage hors des zones d'herbiers ou avec des ancres adaptées. Concernant la qualité de l'eau et les pratiques de gestion des eaux grises, les impacts environnementaux de la plaisance sont pour partie liés à l'âge des bateaux, qui conditionne l'existence de cuves de récupération. En effet, l'aménagement *a posteriori* de ces équipements est souvent complexe et pas toujours réalisé, malgré leur caractère obligatoire mais avec un contrôle hors du bateau sur présentation de la facture qui s'avère peu contraignant. Selon l'enquête MarEEE (voir note 25), 50 % des voiliers et 63 % des bateaux à moteur n'ont pas de cuves, tandis qu'ils sont globalement 6 % et 10 % à avoir des cuves mais à ne jamais les utiliser, ou seulement de temps en temps quand ils sont au port. Peu de données sont disponibles sur les pratiques des bateaux de grande croisière concernant leurs eaux de ballast. Par contre, de nombreux travaux ont montré les impacts des peintures *antifouling** (Scianni *et al.*, 2023 ; voir chapitre 2), avec dans ce domaine de nombreuses recherches pour trouver des substituts plus efficaces. Selon l'enquête MarEEE, seulement 28 % des plaisanciers utilisent des peintures écoresponsables.

Des pratiques favorisant souvent la diffusion d'espèces non indigènes

Parmi les impacts environnementaux de la plaisance, la question des ENI est encore peu souvent abordée spécifiquement. Au Royaume-Uni, le suivi sur trois ans d'un échantillon de 72 bateaux de plaisance par la Marine Biological Association témoigne d'une progression de 30 % des EEE, avec au moins 4 EEE par bateau (OFB-UICN-Centre de ressources EEE, 2020). À l'échelle de la Méditerranée, une enquête auprès de 135 bateaux dans 10 ports témoigne de la présence d'ENI sur 56 % des bateaux (Martínez-Laiz *et al.*, 2019), avec cependant de fortes variations de la part de ces espèces par rapport au total, qui s'établit au maximum à 50 % en Turquie et en France. La navigation longue distance²⁸, déterminante pour la diffusion d'ENI, est relativement peu pratiquée par les plaisanciers et plutôt par les unités de grande taille, sachant que la taille des bateaux, le nombre de jours de voyage, la taille des ports et les pratiques de carénage sont les principaux facteurs déterminants de l'importance des ENI (Martínez-Laiz *et al.*, 2019 ; Peters *et al.*, 2019).

La navigation longue distance concerne seulement 10 % des unités en Méditerranée (Martínez-Laiz *et al.*, 2019) et, à l'échelle des ports français (Blayac *et al.*, 2024, voir note 25), elle est plus fréquente pour les voiliers, avec seulement 11 % des voiliers qui n'accostent jamais dans un autre port, contre 38 % pour les bateaux à moteur. On peut

28. Rappelons l'existence de catégories administratives qui conditionnent, en fonction de la taille, la distance autorisée de navigation, depuis la première catégorie pouvant aller en haute mer sans limite aux catégories 5 et 6, où l'aire de navigation est limitée à 5 milles marins.

cependant souligner que les coques des voiliers qui ont une vitesse plus lente sont plus susceptibles d'avoir du *fouling* (GEF-UNDP-IMO, 2022). Selon la modélisation des comportements réalisée par Martínez-Laiz *et al.* (2019), le risque de diffusion est trois fois plus important pour les unités de moins de 30m qui sortent plus de trois mois, tandis que les unités de grande croisière, mieux entretenues, présentent les risques les plus faibles. Une enquête similaire menée sur 20 ports de Méditerranée (France, Italie, Malte, Grèce et Turquie; Ferrario *et al.*, 2019) recense entre 11 % et 42 % d'espèces non indigènes, parmi celles observées sur les 367 bateaux de l'échantillon. La moyenne s'établit à 2,5 ENI par bateau, pour un maximum de 10 ENI. Seuls 12 % des bateaux n'avaient aucune ENI sur leur coque. Cette proportion est la même dans une enquête réalisée en Afrique du Sud (Peters *et al.*, 2019) auprès de 59 navires, avec des niveaux compris entre 0 et 9 ENI par bateau. Soulignons que cette recherche atteste aussi du rôle des niches, avec 22 % des bateaux pour lesquels les ENI y étaient trouvées.

Outre les sorties et les zones de navigation, les pratiques d'entretien, notamment la périodicité des carénages, sont tout aussi déterminantes pour la diffusion des ENI (Zabin *et al.*, 2014; Martínez-Laiz *et al.*, 2019; Peters *et al.*, 2019; Blayac *et al.*, 2024). Ces pratiques sont cependant souvent mal connues (Ferrario *et al.*, 2016) et encore peu réglementées (Vye *et al.*, 2020). Selon l'enquête MarEEE (Blayac *et al.*, 2024, voir note 25), en moyenne 82 % des plaisanciers effectuent le carénage de leur bateau au moins une fois par an, avec des différences importantes selon les ports (de 71 % à 100 %) et une forte homogénéité à ce niveau entre voiliers et bateaux à moteur. Par contre, on note aussi que 27 % des voiliers et 12 % des bateaux à moteur déclarent pratiquer le carénage dans l'eau, avec là encore une forte hétérogénéité selon les ports (de 10 % à 41 %). On retrouve des résultats similaires dans l'enquête de Martínez-Laiz *et al.* (2019), avec 90 % des plaisanciers qui font aussi au moins un carénage par an. Cependant, si le carénage fait intervenir des sociétés spécialisées dans 53 % des cas, le reste du temps il est souvent pratiqué dans l'eau (Martínez-Laiz *et al.*, 2019). À ce niveau, Peters *et al.* (2019) observent une meilleure efficacité des carénages effectués par des sociétés spécialisées par rapport à ceux réalisés par les plaisanciers eux-mêmes, ainsi qu'une plus grande efficacité des peintures faites au pistolet par rapport au rouleau. Enfin, ces auteurs observent aussi que l'efficacité est inversement proportionnelle à l'âge de la peinture, qui s'échelonne de 3 à 60 mois.

Ces pratiques d'entretien sont fonction des coûts, de l'existence et de la capacité des infrastructures des ports, mais aussi de la connaissance et des perceptions que les plaisanciers ont de l'impact et des modes d'introduction des ENI. Dans le cas de l'enquête auprès des ports français, en synthétisant plusieurs modalités relatives aux perceptions (Blayac *et al.*, 2024), un indice de connaissance a été construit ainsi qu'un indice de sensibilité et de reconnaissance du rôle de la plaisance dans la diffusion des ENI. On observe un assez faible niveau de connaissances (tableau 8.4), avec 51 % des plaisanciers et 45 % des habitants se révélant peu informés. Ces résultats sont proches de ceux de Martínez-Laiz *et al.* (2019), qui évaluent à 47 % la part des plaisanciers de Méditerranée qui ne connaissent pas les ENI, avec des différences selon les pays : le meilleur niveau de connaissance étant observé en Grèce et le plus faible en France. Cette connaissance s'avère similaire entre plaisanciers et habitants des villes portuaires enquêtées (différences statistiquement non significatives), mais largement plus faible pour les propriétaires des bateaux à moteur. On note aussi une meilleure connaissance des femmes et des personnes de moins de 40 ans (Blayac *et al.*, 2024; Sevaux *et al.*, soumis).

Tableau 8.4. Indice de connaissance des ENI.

	Habitants (%)	Plaisanciers (%)		
		Ensemble	Voile	Moteur
Faible (0 et 1)	45	51	46	62
Moyen (1,5)	22	18	20	15
Fort (2 et 3)	33	31	34	23

La conscience du rôle de la plaisance dans la diffusion des ENI (tableau 8.5) est largement supérieure chez les habitants par rapport aux plaisanciers. Ce constat contre-intuitif relève d'un biais cognitif dit d'« optimiste » (Kahneman et Tversky, 1979), souvent observé dans les enquêtes de perception, avec des niveaux de conscience moindres chez les personnes les plus concernées. Notons que cette moindre conscience est cependant plus faible pour les propriétaires de voiliers par rapport aux bateaux à moteur. On note aussi des différences selon les façades avec une plus grande sensibilité en Méditerranée.

Tableau 8.5. Indice de sensibilité au rôle de la plaisance dans la diffusion des ENI.

	Habitants (%)	Plaisanciers (%)		
		Ensemble	Voile	Moteur
Faible (0)	33,9	25,9	25,9	26,0
Moyen (1)	43,2	48,7	46,7	52,6
Fort (2-3)	22,9	25,4	27,4	21,4

Enfin, l'enquête MarEEE (Blayac *et al.*, 2024, voir note 25) a permis d'interroger les plaisanciers et les habitants sur leur consentement à payer pour améliorer la gestion de l'environnement dans les ports. Celui-ci s'avère plus faible pour les habitants (28,8€) que pour les plaisanciers (34,4€), avec là encore des différences entre les propriétaires de voiliers (37,3€) et ceux de bateaux à moteur (29€) (Blayac *et al.*, 2024).

►► Pour conclure

L'analyse des usages liés aux ports, au-delà des distinctions attendues entre ports de commerce, de pêche ou de plaisance, atteste du rôle déterminant de ces usages sur les dynamiques écologiques des écosystèmes portuaires et témoigne de la très forte diversité des modalités d'usage et des pratiques et, par-là, de leurs impacts. La régulation de ces processus par des réglementations et des actions de sensibilisation (voir chapitre 7) conduit à des évolutions positives, avec notamment le développement de guides de conduite et des évolutions progressives des comportements. Néanmoins, comme le soulignent Vye *et al.* (2020), il existe de nombreuses contraintes à l'adaptation, dont certaines, communes aux politiques de transition, relèvent des capacités de changement dans les rapports de force, des inerties comportementales et des moyens de suivi et d'investissement dans des équipements innovants. Dans le cas de la plaisance, on peut aussi avoir des arbitrages contre-intuitifs, avec des différences d'implémentation et de contrôle qui peuvent conduire certains plaisanciers à préférer les ports les plus laxistes, renforçant ainsi le risque dans certaines zones (Vye *et al.*, 2020). Et il en est

probablement de même s'agissant de certains armateurs de la marine marchande. Il est donc d'autant plus important d'avoir des politiques de biosécurité pour éviter l'installation des ENI et des EEE, dont le contrôle, voire plus encore l'éradication, est ensuite très difficile à engager, tant sur le plan technique que sur celui de l'acceptabilité sociale de ces démarches (Estévez *et al.*, 2015).

Plus récemment, tandis que le transport des espèces peut résulter des débris naturels (type tronc d'arbre; Mghili *et al.*, 2023), l'accent est mis sur l'accélération de la propagation des ENI par les déchets plastiques (UNEP, 2021; OCDE, 2023). Les scientifiques soulignent en effet l'importance des risques de propagation très larges (milliers de kilomètres) du fait des courants et des zones de convergence des ENI par ces supports, notamment les déchets issus des activités maritimes qui sont conçus pour résister à leur immersion marine (ex. : bouées, flotteurs). Selon plusieurs auteurs, la diffusion par ces plastiques conduirait à doubler, voire à tripler la dispersion des espèces marines, notamment celles dont la phase larvaire est courte (Barnes, 2002; Kiessling *et al.*, 2015). Plus ponctuellement, certains soulignent aussi le rôle des tsunamis comme facteurs de propagation (Carlton *et al.*, 2017). Ainsi, 289 espèces des côtes japonaises ont été transportées en Californie par les 5 millions de tonnes de débris générés par le tsunami intervenu au Japon en mars 2011. À terme, on peut se demander si ces supports plastiques ne pourraient pas devenir la principale source d'introduction des ENI, accroissant ainsi la complexité des mesures de gestion et de contrôle.

Conclusion générale

Frédérique Viard, Hélène Rey-Valette, Marc Bouchoucha

Longtemps perçus uniquement comme des infrastructures économiques et stratégiques de premier plan, les ports ont joué un rôle clé dans l'histoire du développement des échanges internationaux, tout en favorisant l'essor d'activités économiques, telles que la pêche, ou récréatives, telles que la plaisance et les sports nautiques. Ils ont été des moteurs d'innovations techniques et organisationnelles majeures, influençant tant les pratiques maritimes que l'aménagement des territoires. Toutefois, la montée des préoccupations environnementales a progressivement modifié cette perception, révélant la diversité et l'importance de leurs impacts sur les écosystèmes* marins, notamment en raison des contaminants chimiques, mais aussi de la propagation des espèces non indigènes* (ENI). Sources de pression sur les écosystèmes naturels avoisinants, les ports ont ainsi fait l'objet de réglementations nationales et internationales incluant leur suivi environnemental à l'aide de protocoles et d'outils normés. Ces démarches n'ont à ce jour que très rarement exigé la création de nouveaux instruments, mais plutôt favorisé l'adaptation d'outils existants. Aujourd'hui, des efforts doivent être faits pour harmoniser et renforcer ces réglementations nationales et internationales de façon à proposer un cadre de référence en faveur de la biosécurité. Par exemple, contrairement aux pollutions de l'eau et des sédiments, la régulation et la surveillance des ENI est encore sommaire, de même que les opérations de suivis et d'inventaires réguliers de la biodiversité marine, pourtant nécessaires à une détection précoce de l'arrivée d'ENI. On note de plus une forte hétérogénéité des mesures, par exemple entre les réglementations concernant la gestion des eaux et sédiments de ballast, avec des mesures prises sous l'égide de l'OMI, et la gestion du *biofouling**, qui constitue une préoccupation récente et nettement moins encadrée.

L'attention croissante portée aux enjeux environnementaux ainsi que des études menées dans les habitats portuaires expliquent que les ports sont de plus en plus considérés comme des écosystèmes à part entière, possédant une biodiversité singulière et interagissant avec des milieux naturels adjacents. Malgré des progrès significatifs au cours des deux dernières décennies, nos connaissances de ces écosystèmes demeurent néanmoins très parcellaires. Nous avons illustré tout au long de cet ouvrage que les ports sont des habitats originaux soumis, par essence, à une forte pression des activités humaines, mêlant substrats naturels et artificiels et caractérisés par des propriétés physico-chimiques qui les distinguent des habitats naturels environnants.

De plus, les assemblages d'espèces qui y sont trouvés sont nouveaux par rapport aux milieux naturels, y compris ceux adjacents. Ceci est notamment dû à une proportion importante d'ENI, espèces introduites par les activités humaines, en particulier par les navires (*via* leurs eaux de ballast et le *biofouling*). Ces ENI jouent un rôle central dans les processus écologiques et évolutifs documentés dans les ports. C'est pourquoi une attention particulière leur a été accordée dans cet ouvrage dédié à l'écologie des milieux portuaires. De nouvelles interactions entre espèces (autochtones, non indigènes ou les deux) ont lieu, modifiant les relations trophiques*, les dynamiques compétitives, mais aussi occasionnant des évolutions adaptatives* inédites qui impliquent souvent des brassages entre populations, entre lignées, voire entre espèces.

À la lumière de ces quelques constats issus des synthèses des connaissances acquises à ce jour, il est légitime de se demander si les ports ne pourraient pas être considérés comme de « nouveaux écosystèmes », ou « néo-écosystèmes » tels que décrits par Hobbs *et al.* (2006) : *“Novel ecosystems (also termed ‘emerging ecosystems’ [...]) have species compositions and relative abundances that have not occurred previously within a given biome. The key characteristics are (1) novelty: new species combinations, with the potential for changes in ecosystem functioning; and (2) human agency: ecosystems that are the result of deliberate or inadvertent human action, but do not depend on continued human intervention for their maintenance.”*²⁹

Même si la forte dépendance de l'écosystème portuaire aux activités humaines (maintenance du port, apports d'espèces, etc.) va à l'encontre d'une partie de cette définition, ces néo-écosystèmes sont en premier lieu caractérisés par des combinaisons nouvelles d'espèces et des modifications fonctionnelles causées par l'intervention humaine. Or ces dernières ont été documentées dans cet ouvrage. On notera néanmoins que la notion de « néo-écosystème » fait l'objet de débats scientifiques (Hobbs *et al.*, 2013) : tout écosystème est par nature dynamique et en constante évolution, ce qui rend difficile, voire impossible, une démarcation claire entre un écosystème dit « naturel » et un « néo-écosystème ». Par ailleurs, comme nous l'avons vu dans le chapitre 1, il n'existe pas un seul type de port, mais des ports qui se placent le long d'un continuum de pressions, allant des petits ports servant d'abris et très peu artificialisés à des grands ports de commerce totalement anthropisés. Des réalités écologiques différenciées en découlent : certains pourront être considérés comme des « néo-écosystèmes », alors que d'autres auront des caractéristiques très proches des zones naturelles.

D'un point de vue éthique et épistémologique, parler de néo-écosystème portuaire peut aussi amener à minimiser l'impact négatif des ports sur la biodiversité marine et les écosystèmes naturels, voire légitimer les développements portuaires, surtout s'ils sont appelés à être utilisés pour « protéger la biodiversité marine ». Dans des articles de vulgarisation et dans les médias, les ports ont pu être présentés comme des « îlots de biodiversité », des « refuges inattendus de biodiversité », et même parfois des « réservoirs de biodiversité ». Ce vocable présentant les ports de manière positive

29. « Les nouveaux écosystèmes (également appelés “écosystèmes émergents” [...]) ont des compositions et des abondances relatives d'espèces qui n'ont jamais été observées auparavant dans un autre biome. Leurs principales caractéristiques sont (1) la nouveauté : de nouvelles combinaisons d'espèces, qui sont susceptibles de modifier le fonctionnement de l'écosystème ; et (2) l'action de l'humain : des écosystèmes qui sont le résultat d'une action humaine délibérée ou involontaire, mais dont le maintien ne dépend pas d'une intervention humaine continue » (traduction des coordinateurs scientifiques assistée par DeepL).

et optimiste masque cependant une réalité que nous avons soulignée à plusieurs reprises dans cet ouvrage : les ports ont des impacts avérés et quasi irréversibles sur les milieux naturels, qu'ils perturbent, fragmentent, remplacent ou détruisent. Ils sont aussi à l'origine de nouveaux risques pour les milieux naturels, par exemple suite à la migration depuis les ports vers les populations naturelles d'individus mal adaptés aux conditions naturelles, ou encore par la propagation d'ENI. C'est donc avec la plus grande prudence que le concept de « néo-écosystème » doit être utilisé pour qualifier les ports. C'est pourtant ce concept qui sous-tend la plupart des projets d'ingénierie écologique et de restauration écologique *sensu lato* qui se développent rapidement partout dans le monde pour relever le défi de la réhabilitation et de l'atténuation des effets des développements portuaires.

Ces initiatives visent à concevoir délibérément des écosystèmes de synthèse pour atténuer les altérations passées ou prévenir de futures dégradations. Leur objectif est parfaitement louable : dans un monde où il n'est, pour des raisons économiques, envisagé ni de déconstruire les ports, ni de réduire significativement leur développement, atténuer leurs impacts devrait être une priorité absolue. Les avancées dans le domaine de l'ingénierie écologique et le renforcement progressif de la réglementation, notamment dans le cadre de la séquence « éviter-réduire-compenser », laissent penser que ces atténuations sont possibles, favorisant par exemple la biodiversité indigène. Mais, malgré des résultats encourageants, ces projets en sont, en France tout au moins, encore au stade expérimental, et les travaux scientifiques doivent être poursuivis pour bien cerner les enjeux et les risques associés. Comme le rappellent Hobbs *et al.* (2013), les néo-écosystèmes, peut-être plus que tout autre milieu, sont susceptibles de provoquer des « surprises écologiques », en raison des interactions imprévisibles entre nouvelles combinaisons d'espèces et environnements abiotiques inédits. Pour anticiper ces « surprises », aux conséquences socio-écosystémiques potentiellement graves, les travaux et les connaissances scientifiques sont nécessaires. Comme nous l'avons souligné à diverses reprises, les connaissances des écosystèmes portuaires sont encore parcellaires, et les « sciences marines urbaines », aujourd'hui en pleine croissance, s'avèrent plus que jamais nécessaires. Par ailleurs, la recherche constitue, ou du moins devrait constituer, un socle essentiel pour la médiation et la communication scientifique. Les travaux en sciences sociales témoignent de la diversité des pratiques et des perceptions des usagers des ports. Or ces perceptions conditionnent l'adhésion aux écogestes dès lors qu'il existe une infrastructure adaptée. Les actions concrètes aujourd'hui menées dans les ports, même si elles ne sont pas encore de nature à avoir un impact significatif sur les écosystèmes, permettent de changer ces perceptions et sont à ce titre positives.

In fine, il ressort que les ports, étant à la croisée des mondes terrestres et maritimes, à la croisée des échanges planétaires et à la croisée des multiples activités des sociétés humaines, sont de véritables laboratoires naturels pour étudier l'impact de la prolifération des structures artificielles dans les écosystèmes marins. Ils nous interrogent sur une nouvelle trame, une « trame grise », qui lierait les écosystèmes portuaires avec ceux des plates-formes *offshore* ou toute autre infrastructure marine, et nous interpellent sur les conséquences socio-écosystémiques de cette trame grise. Plus que jamais, une approche nuancée et informée est nécessaire pour gérer ces espaces si particuliers.

Références bibliographiques

- Abdelnour S.A., Naiel M.a.E., Said M.B., Alnajeebi A.M., Nasr F.A. *et al.*, 2024. Environmental epigenetics: exploring phenotypic plasticity and transgenerational adaptation in fish. *Environmental Research*, 252 (Pt 1), 118799.
- Adhami J., Murati N., 1987. Prani e mushkonjës *Aedes albopictus* në shqipëri. *Revista Mjekësore*, 1, 13-16.
- Aglieri G., Quattrocchi F., Mariani S., Baillie C., Spatafora D. *et al.*, 2023. Fish eDNA detections in ports mirror fishing fleet activities and highlight the spread of non-indigenous species in the Mediterranean Sea. *Marine Pollution Bulletin*, 189, 114792.
- Airolidi L., Turon X., Perkol-Finkel S., Rius M., 2015. Corridors for aliens but not for natives: effects of marine urban sprawl at a regional scale. *Diversity and Distributions*, 21 (7), 755-768.
- Airolidi L., Beck M.W., Firth L.B., Bugnot A.B., Steinberg P.D. *et al.*, 2021. Emerging solutions to return nature to the urban ocean. *Annual Review of Marine Science*, 13 (1), 445-477.
- Ali A., Culliton D., Fahad S., Ali Z., Kang E.-T. *et al.*, 2024. Nature-inspired anti-fouling strategies for combating marine biofouling. *Progress in Organic Coatings*, 189, 108349.
- Alter E.S., Tariq L., Creed J.K., Megafu E., 2021. Evolutionary responses of marine organisms to urbanized seascapes. *Evolutionary Applications*, 14 (1), 210-232.
- Álvarez S., Gestoso I., Ramalhosa P., Canning-Clode J., 2024. Exploring visual methods for monitoring marine non-indigenous species colonizing artificial structures in the Madeira archipelago (NE Atlantic). *Regional Studies in Marine Science*, 69, 103293.
- Alzieu C., 1991. Environmental problems caused by TBT in France: assessment, regulations, prospects. *Marine Environmental Research*, 32, 7-17.
- Alzieu C., Sanjuan J., Deltreil J., Borel M., 1986. Tin contamination in Arcachon Bay: effects on oyster shell anomalies. *Marine Pollution Bulletin*, 17, 494-498.
- An Y.J., Kampbell D.H., Breidenbach G.P., 2002. *Escherichia coli* and total coliforms in water and sediments at lake marinas. *Environmental Pollution*, 120 (3), 771-778.
- Anastasiou T.I., Chatzinikolaou E., Mandalakis M., Arvanitidis C., 2016. Imposex and organotin compounds in ports of the Mediterranean and the Atlantic: is the story over? *Science of the Total Environment*, 569, 1315-1329.
- Anderson M., Underwood A., 1994. Effects of substratum on the recruitment and development of an intertidal estuarine fouling assemblage. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 184, 217-236.
- Andres J., Czechowski P., Grey E., Saebi M., Andres K. *et al.*, 2023. Environment and shipping drive environmental DNA beta-diversity among commercial ports. *Molecular Ecology*, 32 (23), 6696-6709.
- Anton A., Gerald N.R., Lovelock C.E., Apostolaki E.T., Bennett S. *et al.*, 2019. Global ecological impacts of marine exotic species. *Nature Ecology & Evolution*, 3787-800.
- Arenas F., Bishop J.D.D., Carlton J.T., Dyrinda P.J., Farnham W.F. *et al.*, 2006. Alien species and other notable records from a rapid assessment survey of marinas on the south coast of England. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 86 (6), 1329-1337.
- Aronson J., Clewell A., Moreno-Mateos D., 2016. Ecological restoration and ecological engineering: Complementary or indivisible? *Ecological Engineering*, 91, 392-395.
- Ashton G.V., Freestone A.L., Duffy J.E., Torchin M.E., Sewall B.J. *et al.*, 2022. Predator control of marine communities increases with temperature across 115 degrees of latitude. *Science*, 3761215-1219.

- Atema J., Kingsford M.J., Gerlach G., 2002. Larval reef fish could use odour for detection, retention and orientation to reefs. *Marine Ecology Progress Series*, 241, 151-160.
- Aumont O, Bopp L., 2006. Globalizing results from ocean in situ iron fertilization studies. *Global Biogeochemical Cycles*, 20.
- Bailey S.A., Brown L., Campbell M.L., Canning-Clode J., Carlton J.T. *et al.*, 2020. Trends in the detection of aquatic non-indigenous species across global marine, estuarine and freshwater ecosystems: a 50-year perspective. *Diversity and Distributions*, 26, 12, 1780-1797.
- Baldasano J.M., Valera E., Jiménez P., 2003. Air quality data from large cities. *Science of the Total Environment*, 307 (1-3), 141-165.
- Banks N.C., Paini D.R., Bayliss K.L., Hodda M., 2015. The role of global trade and transport network topology in the human-mediated dispersal of alien species. *Ecology Letters*, 18, 188-199.
- Barham E., Sylvander B. (eds), 2011. *Labels of Origin for Food: Local Development, Global Recognition*, 1st edition, CAB International, UK.
- Barnes D.K.A., 2002. Invasions by marine life on plastic debris. *Nature*, 808-809, 214.
- Barrett R.D., Schluter D., 2008. Adaptation from standing genetic variation. *Trends in Ecology and Evolution*, 23, 38-44.
- Becker A., Whitfield A.K., Cowley P.D., Järnegren J., Næsje T.F., 2013. Potential effects of artificial light associated with anthropogenic infrastructure on the abundance and foraging behaviour of estuary-associated fishes. *Journal of Applied Ecology*, 50, 43-50.
- Benedetti-Cecchi L., Pannacciulli F., Bulleri F., Moschella P.S., Airoldi L. *et al.*, 2001. Predicting the consequences of anthropogenic disturbance: large-scale effects of loss of canopy algae on rocky shores. *Marine Ecology Progress Series*, 214 137-150.
- Bernard N., 2000. *Les ports de plaisance. Équipements structurants de l'espace littoral*, L'Harmattan, Paris.
- Bertness M.D., Callaway R., 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution*, 9 (5), 191-193.
- Bertness M.D., Bruno J.F., Silliman B.R., Stachowicz J.J., 2014. *Marine Community Ecology and Conservation*, Sinauer, Oxford University, 560 p.
- Bertucci F., 2024. *Écouter les poissons grâce à l'éco-acoustique*. Webinaire visionné le 09/01/2025. <https://umr-marbec.fr/leco-acoustique-au-service-de-la-biodiversite-marine/>
- Bétourné N., Valcke S., 2015. *Les ports de plaisance en France. Une approche dynamique et multi-dimensionnelle*, L'Harmattan, Paris.
- Bétourné N., Gibout C., Herbert V., Valcke S., 2011. Les ports de la côte d'Opale : regards des plaisanciers étrangers et comparaison avec des ports du Nord-Ouest de l'Europe. Rapport final, Université du Littoral-Côte-d'Opale (ULCO).
- Beuret J.E., Cadoret A., 2024. *Les aires marines protégées, vaines promesses et vrais enjeux. Acceptation, conflits, ruptures*, Presses universitaires de Rennes, coll. Espace et Territoires, 380 p.
- Bidet P.H., 2012. Évaluation du volume d'eau de ballast rejetée dans les ports français en 2009. Rapport MEEDDM/DGITM, 10 p.
- Birchough A.C., Barnes N., Evans S.M., Hinz H., Krönke I. *et al.*, 2002. A review and assessment of tributyltin contamination in the North Sea, based on surveys of butyltin tissue burdens and imposex/intersex in four species of neogastropods. *Marine Pollution Bulletin*, 44 (6), 534-543.
- Bishop J.D., Wood C.A., Lévêque L., Yunnies A.L., Viard F., 2015. Repeated rapid assessment surveys reveal contrasting trends in occupancy of marinas by non-indigenous species on opposite sides of the western English Channel. *Marine Pollution Bulletin*, 95 (2), 699-706.
- Bishop M.J., Vozzo M.L., Mayer-Pinto M., Dafforn K.A., 2022. Complexity-biodiversity relationships on marine urban structures: reintroducing habitat heterogeneity through eco-engineering. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.*, 377 (1857), 20210393.
- Bishop M.J., Mayer-Pinto M., Airoldi L., Firth L.B., Morris R.L. *et al.*, 2017. Effects of ocean sprawl on ecological connectivity: impacts and solutions. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 4927-30.

- Blais H., Markovits R., 2019. Introduction. Le commerce des plantes, XVI^e-XX^e siècle. *Revue d'histoire moderne & contemporaine*, 66 (3), 7-23.
- Blaustein R.A., Pachepsky Y., Hill R.L., Shelton D.R., Whelan G., 2013. *Escherichia coli* survival in waters: temperature dependence. *Water Research*, 47 (2), 569-578.
- Blayac T., Courtois P., Sevaux L., Rey-Valette H., Pagès A. *et al.*, 2024. Non-indigenous species and ecological degradations in marinas: perceptions and willingness to pay for improvements. *Marine Policy*, 166, 106224.
- Blockley D., Chapman M., 2006. Recruitment determines differences between assemblages on shaded or unshaded seawalls. *Marine Ecology Progress Series*, 32727-36.
- Bordalo A.A., Onrassami R., Dechsakulwatana C., 2002. Survival of faecal indicator bacteria in tropical estuarine waters (Bangpakong River, Thailand). *Journal of Applied Microbiology*, 93 (5), 864-871.
- Bouchoucha M., Carlier A., Curd A., 2022. Les promesses de la réhabilitation écologique en zone portuaire. *Encyclopédie de l'environnement*.
- Bouchoucha M., Darnaude A.M., Gudefin A., Neveu R., Verdoit-Jarraya M. *et al.*, 2016. Potential use of marinas as nursery grounds by rocky fishes: insights from four *Diplodus* species in the Mediterranean. *Marine Ecology Progress Series*, 547, 193-209.
- Bouchoucha M., Tomasino C., Amouroux I., Andral B., Brach-Papa C. *et al.*, 2021. 20 ans de suivi de la contamination chimique des eaux côtières méditerranéennes. Résultats & perspectives. Rapport, Ifremer.
- Boué A., 2023. Le rôle des ports maritimes dans la régulation du bruit sous-marin émis par le trafic maritime. *Scientific Reports of Port-Cros National Park*, 37, 257-274.
- Braathén N., 2011. *Impacts environnementaux de la navigation : le rôle des ports*, Éditions OCDE, Paris.
- Braudel R., 1985. *La dynamique du capitalisme*, Arthaud, Paris.
- Breton G., 2014. Espèces introduites ou invasives des ports du Havre, d'Antifer et de Rouen (Normandie, France). *Hydroécologie appliquée*, 18, 23-65.
- Briand M.J., Herlory O., Briant N., Brach-Papa C., Boissery P. *et al.*, 2023. The French Mussel Watch: more than two decades of chemical contamination survey in Mediterranean coastal waters. *Marine Pollution Bulletin*, 191, 114901.
- Briski E., Chan F.T., Darling J.A., Lauringson V., Macisaac H.J. *et al.*, 2018. Beyond propagule pressure: importance of selection during the transport stage of biological invasions. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 16 (6), 345-353.
- Bugnot A.B., Hose G.C., Walsh C.J., Floerl O., French K. *et al.*, 2019. Urban impacts across realms: making the case for inter-realm monitoring and management. *Science of the Total Environment*, 648711-719.
- Bugnot A.B., Mayer-Pinto M., Airolidi L., Heery E.C., Johnston E.L. *et al.*, 2021. Current and projected global extent of marine built structures. *Nature Sustainability*, 4 (1), 33-41.
- Bulleri F., 2006. Is it time for urban ecology to include the marine realm? *Trends in Ecology & Evolution*, 21 (12), 658-659.
- Bulleri F., Chapman M.G., 2010. The introduction of coastal infrastructure as a driver of change in marine environments. *Journal of Applied Ecology*, 47, 26-35.
- Bulleri F., Batten S., Connell S.D., Benedetti-Cecchi L., Gibbons L. *et al.*, 2020. Human pressures and the emergence of novel marine ecosystems. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 58441-494.
- Bumgarner J.R., Nelson R.J., 2021. Light at night and disrupted circadian rhythms alter physiology and behavior. *Integrative & Comparative Biology*, 61 (3), 1160-1169.
- Burdick D.M., Short F.T., 1999. The effects of boat docks on eelgrass beds in coastal waters of Massachusetts. *Environmental Management*, 23, 231-240.
- Buss L., 1979. *Habitat Selection, Directional Growth and Spatial Refuges: Why Colonial Animals Have More Hiding Places*, Book 11, Academic Press London.

- Cacabelos E., Martins G.M., Thompson R., Prestes A.C.L., Azevedo J.M.N. *et al.*, 2016. Factors limiting the establishment of canopy-forming algae on artificial structures. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 181277-283.
- Callier M.D., Fletcher R.L., Thorp C.H., Fichet D., 2009. Macrofaunal community responses to marina-related pollution on the south coast of England and west coast of France. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 89 (1), 19-29.
- Callow M., 1990. Ship fouling: problems and solutions. *Chemistry and Industry*, (5), 123-127.
- Calmano W., Hong J., Förstner U., 1993. Binding and mobilization of heavy metals in contaminated sediments affected by pH and redox potential. *Water Science and Technology*, 28, 223-235.
- Canizares-Martinez M.A., Quintanilla-Mena M., Del-Rio-Garcia M., Rivas-Reyes I., Patino-Suarez M.V. *et al.*, 2022. Acute exposure to crude oil induces epigenetic, transcriptional and metabolic changes in juvenile *Sciaenops ocellatus*. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 108 (1), 85-92.
- Carić H., Cukrov N., Omanović D., 2021. Nautical tourism in marine protected areas (MPAs): evaluating an impact of copper emission from antifouling coating. *Sustainability*, 13 (21), 11897.
- Carlton J. T., 1996. Biological invasions and cryptogenix species. *Ecology*, 77(6), 1653-1655.
- Carlton J.T., 1996. Pattern, process, and prediction in marine invasion ecology. *Biological Conservation*, 78 (1), 97-106.
- Carlton J.T., 2008. The zebra mussel *Dreissena polymorpha* found in North America in 1986 and 1987. *Journal of Great Lakes Research*, 34 (4), 770-773.
- Carlton J.T., Keith I., Ruiz G.M., 2019. Assessing marine bioinvasions in the Galápagos Islands: implications for conservation biology and marine protected areas. *Aquatic Invasions*, 14 (1).
- Carlton J.T., Chapman J., Geller J., Miller J., Carlton D. *et al.*, 2017. Tsunami-driven rafting trans-oceanic species dispersal and implications for marine biogeography. *Science*, 357, 1402-1406.
- Carrière J., Dreujou E., Meilleur C., Doiron K., Jimenez-Moralla V. *et al.*, 2024. *Guide pour l'implantation d'un Observatoire Environnemental de Base, inspiré du modèle Enviro-ActionsMC*, INREST, Sept-Îles (QC), IX + 80 p.
- Catford J.A., Daehler C.C., Murphy H.T., Sheppard A.W., Hardesty B.D. *et al.*, 2012. The intermediate disturbance hypothesis and plant invasions: implications for species richness and management. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 14 (3), 231-241.
- CBD, 2014. Pathways of introduction of invasive species, their prioritization and management. Convention on Biological Diversity. <https://www.cbd.int/doc/meetings/sbstta/sbstta-18/official/sbstta-18-09-add1-en.pdf>
- Çetin O., Irak D.M., Kahyaoglu N., 2020. A comprehensive model for a sustainable maritimization: 3-Layer Holistic Maritimization Model. *Maritime Policy & Management*, 47, 1064-1081.
- CGDD, 2021. *Approche standardisée du dimensionnement de la compensation écologique : guide de mise en œuvre*, Ministère de la Transition écologique, Commissariat général au développement durable. <https://www.ecologie.gouv.fr>
- CGDD, 2023. *Guide méthodologique dédié au milieu marin : séquence Éviter, Réduire, Compenser (ERC)*, Ministère de la Transition écologique et de la Cohésion des territoires, Commissariat général au développement durable. https://www.ecologie.gouv.fr/sites/default/files/publications/2guide_erc_milieu%20marin_fevrier_2023.pdf
- Chan F.T., Ogilvie D., Sylvester F., Bailey S.A., 2022. Ship biofouling as a vector for non-indigenous aquatic species to Canadian arctic coastal ecosystems: a survey and modeling-based assessment. *Frontiers in Marine Science*, 9, 808055.
- Chapman M.G., 2003. Paucity of mobile species on constructed seawalls: effects of urbanization on biodiversity. *Marine Ecology Progress Series*, 264, 21-29.
- Chapman M.G., Blockley D.J., 2009. Engineering novel habitats on urban infrastructure to increase intertidal biodiversity. *Oecologia*, 161 (3), 625-635.
- Chapman M.G., Underwood A.J., 2011. Evaluation of ecological engineering of "armoured" shorelines to improve their value as habitat. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 400 (1-2), 302-313.
- Chaptal R., 2017. La construction de ports de plaisance dans le Morbihan : une alternative au déclin de l'économie locale traditionnelle. In : *Plaisance et urbanité. L'intégration des ports dans les villes contemporaines* (V. Herbert, C. Gibout, eds), Presses universitaires du Septentrion, Villeneuve-d'Ascq, 81-99.

- Chau K.W., 2007. Integrated water quality management in Tolo Harbour, Hong Kong: a case study. *Journal of Cleaner Production*, 15, 1568-1572.
- Chebaane S., Canning-Clode J., Ramalhosa P., Belz J., Castro N. *et al.*, 2022. From plates to baits: using a remote video foraging system to study the impact of foraging on fouling non-indigenous species. *Journal of Marine Science and Engineering*, 10 (5), 611.
- Cheve J., Lejolviet A., 2022. SUPPORT-SUivi de l'eutrophisation du PORT de Saint-Malo. Année 1. Rapport scientifique, Ifremer/ODE/LITTORAL/LERBN-021-006. <https://archimer.ifremer.fr/doc/00761/87313/>
- Chouquet M., Motte-Baumvol J., 2021. *Les ports maritimes face aux défis du développement durable*, Édition Institut francophone pour la justice et la démocratie, coll. Colloques & Essais, 264 p.
- Chytrý M., Jarošík V., Pyšek P., Hájek O., Knollová I. *et al.*, 2008. Separating habitat invasibility by alien plants from the actual level of invasion. *Ecology*, 89, 1541-1553.
- Clark G.F., Johnston E.L., 2009. Propagule pressure and disturbance interact to overcome biotic resistance of marine invertebrate communities. *Oikos*, 118 (11), 1679-1686.
- Cloern J.E., Jassby A.D., 2010. Patterns and scales of phytoplankton variability in estuarine-coastal ecosystems. *Estuaries and Coasts*, 33230-241.
- Cole V.J., Glasby T.M., Holloway M.G., 2005. Extending the generality of ecological models to artificial floating habitats. *Marine Environmental Research*, 60 (2), 195-210.
- Comtois C., Cloutier J., Novikov S., Renaud-Moyneur S., Slack B., 2024. *Corridor maritime vert : un agenda de décarbonation du transport maritime et portuaire du système Saint-Laurent : consommation énergétique et émissions de gaz à effet de serre des ports du Saint-Laurent*, Bureau de Montréal, Université de Montréal.
- Cooke S.J., Rous A.M., Donaldson L.A., Taylor J.J., Rytwinski T. *et al.*, 2018. Evidence-based restoration in the Anthropocene from acting with purpose to acting for impact. *Restoration Ecology*, 26 (2), 201-205.
- Connell S.D., 2000. Floating pontoons create novel habitats for subtidal epibiota. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 247 (2), 183-194.
- Connell S., Glasby T., 1999. Do urban structures influence local abundance and diversity of subtidal epibiota? A case study from Sydney Harbour, Australia. *Marine Environmental Research*, 47, 373-387.
- Costello M.J., 2009. Distinguishing marine habitat classification concepts for ecological data management. *Marine Ecology Progress Series*, 397, 253-268.
- Coupé S., Clergeaud F., Couvray S., Durrieu G., Richard S. *et al.*, 2020. Differential acclimation of juvenile sea urchins transplanted across a metallic trace element gradient within the Bay of Toulon (France). *Journal of Shellfish Research*, 39 (1), 143-158.
- Couton M., Comtet T., Le Cam S., Corre E., Viard F., 2019. Metabarcoding on planktonic larval stages: an efficient approach for detecting and investigating life cycle dynamics of benthic aliens. *Management of Biological Invasions*, 10 (4), 657-689.
- Couton M., Lévêque L., Daguin-Thiébaud C., Comtet T., Viard F., 2022. Water eDNA metabarcoding is effective in detecting non-native species in marinas, but detection errors still hinder its use for passive monitoring. *Biofouling*, 38 (4), 367-383.
- Coutts A.D.M., Piola R.F., Hewitt C.L., Connell S.D., Gardner J.P.A., 2010. Effect of vessel voyage speed on survival of biofouling organisms: implications for translocation of non-indigenous marine species. *Biofouling*, 26, 1-13.
- Cox K., Brennan L.P., Gerwing T.G., Dudas S.E., Juanes F., 2018. Sound the alarm: a meta-analysis on the effect of aquatic noise on fish behavior and physiology. *Global Change Biology*, 24 (7), 3105-3116.
- Créac'h C., 2003. Les usagers sociaux des voiliers : enjeux culturels des modes d'appropriation de la navigation. Thèse de géographie, université de Nantes, 534 p.
- Crosby A.W., 1986. *Ecological Imperialism: The Biological Expansion of Europe 900-1900*, Cambridge University Press, Cambridge, 368 p.
- CSLM, 2017. *Biofouling Management to Minimize the Transfer of Nonindigenous Species from Vessels Arriving at California Ports*, California States Lands Commission, California Code of Regulations, title 2, section 2298.1 et seq.

- Curran C., Hoskins D., 2006. Assessing the impacts of floating docks on bottom character and benthic productivity in coastal Georgia. Georgia, Department of Natural Resources, Brunswick, 54 p.
- Cutroneo L., Carbone C., Consani S., Vagge G., Canepa G. *et al.*, 2017. Environmental complexity of a port: evidence from circulation of the water masses, and composition and contamination of bottom sediments. *Marine Pollution Bulletin*, 119 (1), 184-194.
- Dafforn K.A., 2017. Eco-engineering and management strategies for marine infrastructure to reduce establishment and dispersal of non-indigenous species. *Management of Biological Invasions*, 8 (2), 153.
- Dafforn K.A., Glasby T.M., Johnston E.L., 2009. Links between estuarine condition and spatial distributions of marine invaders. *Diversity and Distributions*, 15 (5), 807-821.
- Dafforn K.A., Glasby T.M., Johnston E.L., 2012. Comparing the invasibility of experimental “reefs” with field observations of natural reefs and artificial structures. *PLoS ONE*, 7 (5), e38124.
- Dafforn K.A., Lewis J.A., Johnston E.L., 2011. Antifouling strategies: history and regulation, ecological impacts and mitigation. *Marine Pollution Bulletin*, 62 (3), 453-465.
- Daly E.Z., Chabrerie O., Massol F., Facon B., Hess M.C.M. *et al.*, 2023. A synthesis of biological invasion hypotheses associated with the introduction-naturalisation-invasion continuum. *Oikos*, (5), e09645.
- Dang D.H., 2014. Dynamique sédimentaire et mécanismes de transferts des métaux/métalloïdes dans un écosystème contaminé : la Rade de Toulon. Thèse de chimie de l’environnement, université de Toulon, 283 p.
- Dang D.H., Schafer J., Brach-Papa C., Lenoble V., Durrieu G. *et al.*, 2015. Evidencing the impact of coastal contaminated sediments on mussels through Pb stable isotopes composition. *Environmental Science & Technology*, 49, 11438-11448.
- Darbra R.M., Ronza A., Casal J., Stojanovic T.A., Wooldridge C., 2004. The Self Diagnosis Method: a new methodology to assess environmental management in sea ports. *Marine Pollution Bulletin*, 48 (5-6), 420-428.
- Darling J.A., Carlton J.T., 2018. A framework for understanding marine cosmopolitanism in the Anthropocene. *Frontiers in Marine Science*, 5293.
- Darling J.A., Galil B.S., Carvalho G.R., Rius M., Viard F. *et al.*, 2017. Recommendations for developing and applying genetic tools to assess and manage biological invasions in marine ecosystems. *Marine Policy*, 85, 54-64.
- Davidson I.C., Scianni C., Minton M.S., Ruiz G.M., 2018. A history of ship specialization and consequences for marine invasions, management and policy. *Journal of Applied Ecology*, 55, 1799-1811.
- Davidson I., Scianni C., Hewitt C., Everett R., Holm E. *et al.*, 2016. Mini-review: assessing the drivers of ship biofouling management-aligning industry and biosecurity goals. *Biofouling*, 32 (4), 411-428.
- Day J.W., Gunn J.D., Burger J.R., 2021. Diminishing opportunities for sustainability of coastal cities in the Anthropocene: a review. *Frontiers in Environmental Science*, 9, 663275.
- Debie J., 2012. Hubs portuaires 1 : Les grands opérateurs mondiaux. *Flux*, 1 (87), 63-72.
- Devienne E., 2017. À l'ombre de Los Angeles : Santa Monica et son port, de la petite « riviera américaine » au « tas de pierre dans le port » (1030-1960). In : *Plaisance et urbanité. L'intégration des ports dans les villes contemporaines* (V. Herbert, C. Gibout, eds), Presses universitaires du Septentrion, Villeneuve-d'Ascq, 53-61.
- Dileep M.R., Pagliara F., 2023. Recreational transportation and tourism. In: *Transportation Systems for Tourism*, Advances in Spatial Science, Springer International Publishing, Cham, 221-245.
- Dimitriou P.D., Chatzinikolaou E., Arvanitidis C., 2020. Ecological status assessment based on benthic macrofauna of three Mediterranean ports: comparisons across seasons, activities and regions. *Marine Pollution Bulletin*, 153, 110997.
- Doe K., Jackman P., Scroggins R., McLeay D., Wohlgeschaffen G., 2005. Solid-phase test for sediment toxicity using the luminescent bacterium, *Vibrio fischeri*. In: *Small-Scale Freshwater Toxicity Investigations: Toxicity Test Methods*, Springer Netherlands, Dordrecht, 107-136.

- Dooley K.M., Knopf F.C., Gambrell R.P., 1999. pH-neutral concrete for attached microalgae and enhanced carbon dioxide fixation – Phase I. Federal Energy Technology Center Morgantown (FETC-MGN), Morgantown.
- Dorham M.M., Abdel-Aziz N., El-Deeb K., Okbah M., 2004. Eutrophication problems in the western harbour of Alexandria, Egypt. *Oceanologia*, 46 (1).
- Drake J.M., Lodge D.M., 2004. Global hot spots of biological invasions: evaluating options for ballast-water management. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 271, 575-580.
- Dreujou E., Beauchesne D., Daigle R.M., Carrière J., Noisette F. *et al.*, 2023. Multiple human activities in coastal benthic ecosystems: introducing a metric of cumulative exposure. *Elementa : Science of the Anthropocene*, 11 (1).
- Drobenko B., 2017. Les enjeux juridiques des ports de plaisance en littoral : un regard de juriste. In : *Plaisance et urbanité. L'intégration des ports dans les villes contemporaines* (V. Herbert, C. Gibout, eds), Presses universitaires du Septentrion, Villeneuve-d'Ascq, 65-80.
- Duarte R.C., Stevens M., Flores A.A., 2016. Shape, colour plasticity, and habitat use indicate morph-specific camouflage strategies in a marine shrimp. *BMC Ecology and Evolution*, 16 (1), 218.
- Duarte C.M., Agusti S., Barbier E., Britten G.L., Castilla J.C. *et al.*, 2020. Rebuilding marine life. *Nature*, 580 (7801), 39-51.
- Duarte C.M., Pitt K.A., Lucas C.H., Purcell J.E., Uye S. *et al.*, 2013. Is global ocean sprawl a cause of jellyfish blooms? *Frontiers in Ecology and the Environment*, 11 (2), 91-97.
- Ecométrie, 2024. <https://ecometrie.com/notre-technologie/>
- Elliott M., Burdon D., Hemingway K.L., Apitz S.E., 2007. Estuarine, coastal and marine ecosystem restoration: confusing management and science: a revision of concepts. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 74 (3), 349-366.
- Elton C.S., 1958. *The Ecology of Invasions by Plants and Animals*, Methuen, London, 196 p.
- Epstein G., Hawkins S.J., Smale D.A., 2019. Identifying niche and fitness dissimilarities in invaded marine macroalgal canopies within the context of contemporary coexistence theory. *Scientific Reports*, 9 (1), 8816.
- Eriksson B.K., Sandström A., Isæus M., Schreiber H., Karås P., 2004. Effects of boating activities on aquatic vegetation in the Stockholm archipelago, Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 61 (2), 339-349.
- Ershad Sarabi S., Han Q., L. Romme A.G., De Vries B., Wendling L., 2019. Key enablers of and barriers to the uptake and implementation of nature-based solutions in urban settings: a review. *Resources*, 8 (3), 121.
- ESPO, 2023. Environmental Report. Bruxelles, ESPO Ed., 30 p.
- Estévez R.A., Anderson C.B., Pizarro J.C., Burgman M.A., 2015. Clarifying values, risk perceptions, and attitudes to resolve or avoid social conflicts in invasive species management. *Conservation Biology*, 29, 19-30.
- Evans A.J., Garrod B., Firth L.B., Hawkins S.J., Morris-Webb E.S. *et al.*, 2017. Stakeholder priorities for multi-functional coastal defence developments and steps to effective implementation. *Marine Policy*, 75, 143-155.
- Faganeli J., Turk V., 1989. Behaviour of dissolved organic matter in a small, polluted estuary. In: *Topics in Marine Biology: Proceedings of the 22nd European Marine Biology Symposium* (J.D. Ros, eds), Barcelona, Spain, August 1987. *Scientia Marina (Barcelona)*, 53 (2-3), 513-521.
- Fairchild T.P., Fowler M.S., Pahl S., Griffin J.N., 2018. Multiple dimensions of biodiversity drive human interest in tide pool communities. *Scientific Reports*, 8 (1), 15234.
- Falandysz J., Brzostowski A., Szpunar J., Rodriguez-Pereiro I., 2002. Butyltins in sediments and three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) from the marinas of the Gulf of Gdansk, Baltic Sea. *Journal of Environmental Science and Health Part a-Toxic/Hazardous Substances & Environmental Engineering*, 37 (3), 353-363.
- FAO, 2024. *Fishery and Aquaculture Statistics – Yearbook 2021*, FAO Yearbook of Fishery and Aquaculture Statistics, Rome.

- Ferrario F., Iveša L., Jaklin A., Perkol-Finkel S., Airoidi L., 2016. The overlooked role of biotic factors in controlling the ecological performance of artificial marine habitats. *Journal of Applied Ecology*, 53 (1), 16-24.
- Ferrario F., Araujo C.A., Belanger S., Bourgault D., Carriere J. *et al.*, 2022. Holistic environmental monitoring in ports as an opportunity to advance sustainable development, marine science, and social inclusiveness. *Elementa: Science of the Anthropocene*, 10:00061.
- Ferrario F., Beck M.W., Storlazzi C.D., Micheli F., Shepard C.C. *et al.*, 2014. The effectiveness of coral reefs for coastal hazard risk reduction and adaptation. *Nature Communications*, 5, 1-9.
- Ferrario J., Caronni S., Occhipinti-Ambrogi A., Marchini A., 2017. Role of commercial harbours and recreational marinas in the spread of non-indigenous fouling species. *Biofouling*, 33 (8), 651-660.
- Ferrario J., Marchini A., Gazzola F., Occhipinti-Ambrogi A., 2024. The influence of recreational boat traffic in the introduction of non-indigenous fouling species in three Ligurian marinas (Mediterranean Sea, Italy). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 303, 108810.
- Ferrario J., Gestoso I., Ramalhosa P., Cacabelos E., Duarte B. *et al.*, 2020. Marine fouling communities from artificial and natural habitats: comparison of resistance to chemical and physical disturbances. *Aquatic Invasions*, 15 (2), 196-216.
- Ferse S.C., Nugues M.M., Romatzki S.B., Kunzmann A., 2013. Examining the use of mass transplantation of brooding and spawning corals to support natural coral recruitment in Sulawesi/Indonesia. *Restoration Ecology*, 21 (6), 745-754.
- Firth L., Hughes D., Smith I., 2017. An annual review. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 55, 421-440.
- Firth L.B., Farnworth M., Fraser K.P.P., Mcquatters-Gollop A., 2023. Make a difference: choose artificial reefs over natural reefs to compensate for the environmental impacts of dive tourism. *Science of the Total Environment*, 901.
- Firth L.B., Browne K.A., Knights A.M., Hawkins S.J., Nash R., 2016a. Eco-engineered rock pools: a concrete solution to biodiversity loss and urban sprawl in the marine environment. *Environmental Research Letters*, 11 (9), 094015.
- Firth L.B., Airoidi L., Bulleri F., Challinor S., Chee S.Y. *et al.*, 2020. Greening of grey infrastructure should not be used as a Trojan horse to facilitate coastal development. *Journal of Applied Ecology*, 57 (9), 1762-1768.
- Firth L.B., Bone J., Bartholomew A., Bishop M.J., Bugnot A. *et al.*, 2024. Coastal greening of grey infrastructure: an update on the state of the art. In: *Proceedings of the Institution of Civil Engineers-Maritime Engineering*, Emerald Publishing Limited, 1-33.
- Firth L.B., Knights A.M., Thompson R., Mieszkowska N., Bridger D. *et al.*, 2016b. Ocean sprawl: challenges and opportunities for biodiversity management in a changing world. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 54:189-262.
- Firth L.B., Thompson R., Bohn K., Abbiati M., Airoidi L. *et al.*, 2014. Between a rock and a hard place: environmental and engineering considerations when designing coastal defence structures. *Coastal Engineering*, 87, 122-135.
- Floerl O., Inglis G.J., 2003. Boat harbour design can exacerbate hull fouling. *Austral Ecology*, 28 (2), 116-127.
- Floerl O., Inglis G.J., Dey K., Smith A., 2009. The importance of transport hubs in stepping-stone invasions. *Journal of Applied Ecology*, 46, 37-45.
- Foulquier E., 2024. À l'ombre des grands ports, s'épanouissent les « ports secondaires ». In : *Les littoraux français. Permanences, changements, enjeux* (M. Desse, S. Robert, V. Herbert, C. Chadenas, eds), Dunod, 283-299.
- Foulquier E., Le Berre I., Ranély Vergé-Dépré C., Joncheray L., Iphar C., 2023. La maritimisation des Petites Antilles, entre mondialisation et maritimité « ordinaire ». *Études caribéennes*, 55.
- Fowles A.E., Stuart-Smith R.D., Hill N.A., Thomson R.J., Strain E.M. *et al.*, 2018. Interactive responses of primary producers and grazers to pollution on temperate rocky reefs. *Environmental Pollution*, 237:388-395.

- Fox R.J., Donelson J.M., Schunter C., Ravasi T., Gaitan-Espitia J.D., 2019. Beyond buying time: the role of plasticity in phenotypic adaptation to rapid environmental change. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.*, 374 (1768), 20180174.
- Fraïsse C., Le Moan A., Roux C., Dubois G., Daguin-Thiébaud C. *et al.*, 2022. Introgression between highly divergent sea squirt genomes: an adaptive breakthrough? *Peer Community Journal*, 2, e54.
- Frémont A., 2007. *Le monde en boîtes : conteneurisation et mondialisation*, Inrets, Paris.
- Frémont A., 2019. Le transport maritime depuis 1945 : facteur clé de la mondialisation. *Entreprises et Histories*, 94, 18-29.
- Frémont A., 2021. Le transport maritime au risque de la démondialisation ? *Futuribles*, 445, 63-86.
- Galichon P., 2012. Le suivi des mesures environnementales de Port 2000. In : *Actes des Journées de l'hydraulique, 33^e édition*, « Grands aménagements hydrauliques, enjeux sociétaux, bénéfices économiques et innovations techniques », 1-8.
- Galil B., Marchini A., Occhipinti-Ambrogi A., Ojaveer H., 2017. The enlargement of the Suez Canal: Erythraean introductions and management challenges. *Management of Biological Invasions*, 8 (2), 141-152.
- Galletly B.C., Blows M.W., Marshall D.J., 2007. Genetic mechanisms of pollution resistance in a marine invertebrate. *Ecological Applications*, 17 (8), 2290-2297.
- Gallut C., Liret C., Le Moal M., Pondaven P., Banovski-Klein C. *et al.*, 2024. Objectif Plancton : un programme de science participative pour l'étude de la diversité du plancton. *L'inventaire de la biodiversité aujourd'hui, nouvelles méthodes et découvertes*, 43-58.
- Gamblin A., 1970. *Géographie du Benelux (5). Supplément à la géographie économique et humaine des Pays-Bas*, Paris-Sorbonne, Centre de documentation universitaire, 83 p.
- Garcia-Orellana J., Cañas L., Masqué P., Obrador B., Olid C. *et al.*, 2011. Chronological reconstruction of metal contamination in the Port of Maó (Minorca, Spain). *Marine Pollution Bulletin*, 62, 1632-1640.
- Garric J., Morin S., Vincent-Hubert F., 2010. Les biomarqueurs en écotoxicologie : définition, intérêt, limite, usage. *Sciences Eaux & Territoires*, 1, 12-17.
- Gauff R.P.M., Davoult D., Greff S., Bohner O., Coudret J. *et al.*, 2022a. Pollution gradient leads to local adaptation and small-scale spatial variability of communities and functions in an urban marine environment. *Science of the Total Environment*, 838, 155911.
- Gauff R.P.M., Joubert E., Curd A., Carlier A., Chavanon F. *et al.*, 2023. The elephant in the room: introduced species also profit from refuge creation by artificial fish habitats. *Marine Environmental Research*, 185, 105859.
- Gauff R.P.M., Lejeusne C., Arsenieff L., Bohner O., Coudret J. *et al.*, 2022b. Alien vs. predator: influence of environmental variability and predation on the survival of ascidian recruits of a native and alien species. *Biological Invasions*, 241-18.
- Gauff R.P.M., Mugnai F., Mancuso F.P., Porri F., Costantini F. *et al.*, 2024. Distribution of native and non-indigenous bivalves and their settlers along an urban gradient. *Frontiers in Marine Science*, 111401552.
- Gay F., 1997. Le Havre et l'estuaire de la Seine, de la place à la Région. *Études normandes*, 46 (2), 5-13.
- GEF-UNDP-IMO, 2022. Biofouling management for recreational boating: recommendations to prevent the introduction and spread of invasive aquatic species. Report, GloFouling Partnerships Project, 80 p.
- Geode, Cerema, 2014. *Évaluation des risques sanitaires des opérations de dragage et d'immersion en milieu estuarien et marin. Guide méthodologique, Volet B – Outils et méthodes d'évaluation des risques sanitaires*, 96 p.
- Gerlach G., Atema J., Kingsford M.J., Black K.P., Miller-Sims V., 2007. Smelling home can prevent dispersal of reef fish larvae. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104 (3), 858-863.
- Ghosh A., 2024. *La malédiction de la muscade : une contre-histoire de la modernité*, Wildproject, coll. Le monde qui vient, 354 p.

- Ghedini G., White C.R., Marshall D.J., 2018. Metabolic scaling across succession: do individual rates predict community-level energy use? *Functional Ecology*, 32 (6), 1447-1456.
- Giachetti C.B., Battini N., Castro K.L., Schwindt E., 2020. Invasive ascidians: how predators reduce their dominance in artificial structures in cold temperate areas. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 533151459.
- Giakoumi S., Katsanevakis S., Albano P.G., Azzurro E., Cardoso A.C. *et al.*, 2019. Management priorities for marine invasive species. *Science of the Total Environment*, 688, 976-982.
- Gibout C., Herbert V., 2017. Échelles et enjeux de l'intégration des ports de plaisance dans les villes contemporaines : prolégomènes à une réflexion collective. In : *Plaisance et urbanité. L'intégration des ports dans les villes contemporaines* (V. Herbert, C. Gibout, eds), Presses universitaires du Septentrion, Villeneuve-d'Ascq, 9-19.
- Gittenberger A., Rensing M., Niemantsverdriet P., Schrieken N., Stegenga H., 2014. Port of Rotterdam survey and monitoring non-native species conform HELCOM/OSPAR protocol. GiMaRIS report 2014_31.
- Gittman R.K., Scyphers S.B., Smith C.S., Neylan I.P., Grabowski J.H., 2016. Ecological consequences of shoreline hardening: a meta-analysis. *BioScience*, biw091.
- Glasby T.M., Connell S.D., Holloway M.G., Hewitt C.L., 2007. Nonindigenous biota on artificial structures: could habitat creation facilitate biological invasions? *Marine Biology*, 151 (3), 887-895.
- Golden J.S., Virdin J., Nowacek D., Halpin P., Benneer L. *et al.*, 2017. Making sure the blue economy is green. *Nature Ecology & Evolution*, 1, 0017.
- Goossens H., Zwolsman J.J., 1996. An evaluation of the behaviour of pollutants during dredging activities. *Terra et Aqua*, 20-28.
- Gorman D., Connell S.D., 2009. Recovering subtidal forests in human-dominated landscapes. *Journal of Applied Ecology*, 46 (6), 1258-1265.
- Götz T., Hastie G., Hatch L., Raustein O., Southall B. *et al.*, 2009. Overview of the impacts of anthropogenic underwater sound in the marine environment. *OSPAR Biodiversity Series*, 441, 1-134.
- Gough M.A., Fothergill J., Hendrie J.D., 1994. A survey of southern England coastal waters for the s-triazine antifouling compound Irgarol 1051. *Marine Pollution Bulletin*, 28, 613-620.
- Green D., DeFerrari H., McFadden D., Pearse J., Popper A. *et al.*, 1994. Low-frequency sound and marine mammals: current knowledge and research needs. National Academy Press NRC Report.
- Green S.D., Duarte R.C., Kellett E., Alagaratnam N., Stevens M., 2019. Colour change and behavioural choice facilitate chameleon prawn camouflage against different seaweed backgrounds. *Communications Biology*, 2, 230.
- Grifoll M., Fontán A., Ferrer L., Mader J., González M. *et al.*, 2009. 3D hydrodynamic characterisation of a meso-tidal harbour: the case of Bilbao (northern Spain). *Coastal Engineering*, 56, 907-918.
- Grinevald J., 1997. Globalisation et planétarisation écologique. In : *La mondialisation des anti-sociétés* (G. Rist, ed.), Nouveaux Cahiers de l'IUED, 6, 114-126.
- Guerra-García J.M., Navarro-Barranco C., Ros M., Sedano F., Espinar R. *et al.*, 2021. Ecological quality assesment of marinas: an integrative approach combining biological and environmental data. *Journal of Environmental Management*, 286112237.
- Haeckel E., 1866. *Generelle Morphologie der Organismen: Allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte Descendenz-Theorie*, 2 volumes, Georg Reimer, Berlin.
- Hale R., Swearer S.E., 2016. Ecological traps: current evidence and future directions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283 (1824), 20152647.
- Hall J.L.W., Giddings J.M., Solomon K.R., Balcomb R., 1999. An ecological risk assessment for the use of Irgarol 1051 as an algaecide for antifoulant paints. *Critical Reviews in Toxicology*, 29, 367.
- Halpern B.S., Fujita R., 2013. Assumptions, challenges, and future directions in cumulative impact analysis. *Ecosphere*, 4, 1-11.
- Halpern B.S., Frazier M., Afflerbach J., Lowndes J.S., Micheli F. *et al.*, 2019. Recent pace of change in human impact on the world's ocean. *Scientific Reports*, 9, 11609.

- Hammel M., Touchard F., Burioli E.A.V., Paradis L., Cerqueira F. *et al.*, 2024. Marine transmissible cancer navigates urbanized waters, threatening spillover. *Proceedings of the Royal Society B*, 291, 20232541.
- Hatcher A.M., 1998. Epibenthic colonisation patterns on slabs of stabilised coal-waste in Poole Bay, UK. *Hydrobiologia*, 367, 153-162.
- Heery E.C., Dafforn K.A., Smith J.A., Ushiyama S., Mayer-Pinto M., 2018. Not all artificial structures are created equal: pilings linked to greater ecological and environmental change in sediment communities than seawalls, *Marine Environmental Research*, 142286-294.
- HELCOM/OSPAR, 2013. Joint harmonised procedure for the contracting parties of HELCOM and OSPAR on the granting of exemptions under the international convention for the control and management of ship's ballast water and sediments, regulation A-4. Adopted as OSPAR Agreement 2013-09 and by HELCOM Ministerial Meeting Copenhagen, 3 October 2013.
- Henderson C.J., Gilby B.L., Schlacher T.A., Connolly R.M., Sheaves M. *et al.*, 2020. Landscape transformation alters functional diversity in coastal seascapes, *Ecography*, 43 (1), 138-148.
- Hendry A.P., 2013. Key questions in the genetics and genomics of eco-evolutionary dynamics. *Heredity (Edinb)*, 111 (6), 456-466.
- Hendry A.P., Gotanda K.M., Svensson E.I., 2017. Human influences on evolution, and the ecological and societal consequences. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 372 (1712).
- Herbert V., Gibout C., 2017. Les enjeux sociaux et spatiaux de l'intégration des ports dans les villes d'Europe de l'Ouest. In : *Plaisance et urbanité. L'intégration des ports dans les villes contemporaines* (V. Herbert, C. Gibout, eds), Presses universitaires du Septentrion, Villeneuve-d'Ascq, 139-161.
- Hermanssen L., Mikkelsen L., Tougaard J., Beedholm K., Johnson M. *et al.*, 2019. Recreational vessels without Automatic Identification System (AIS) dominate anthropogenic noise contributions to a shallow water soundscape. *Scientific Reports*, 9 (1), 15477.
- Hewitt C.L., Martin R.B., 1996. Port surveys for introduced marine species - Background considerations and sampling protocols. Report, CRIMP/CSIRO Division of Fisheries. <https://researchportal.murdoch.edu.au/esploro/outputs/991005540433207891>
- Hewitt C., Martin R., 2001. Revised protocols for baseline port surveys for introduced marine species: survey design, sampling protocols and specimen handling. CRIMP Technical Report Number 22. Hobart, CSIRO Marine Research.
- Hobbs R.J., Higgs E.S., Hall C.M., 2013. What do we know about, and what do we do about, Novel Ecosystems? In: *Novel Ecosystems* (R.J. Hobbs, E.S. Higgs, C.M. Hall, eds), John Wiley & Sons.
- Hobbs R.J., Arico S., Aronson J., Baron J.S., Bridgewater P. *et al.*, 2006. Novel ecosystems: theoretical and management aspects of the new ecological world order. *Global Ecology and Biogeography*, 15 (1), 1-7.
- Holman L.E., Rius M., Blackburn T.M., 2019. Observations of a novel predatory gull behavior on an invasive ascidian: a new consequence of coastal urban sprawl? *Ecosphere*, 10 (3), e02636.
- Horejs C., 2020. Solutions to plastic pollution. *Nature Reviews Materials*, 5 (9), 641-641.
- Hulme P.E., 2009. Trade, transport and trouble: managing invasive species pathways in an era of globalization. *Journal of Applied Ecology*, 46, 10-18.
- Husa V., Fossey F., Davey M., Agnalt A.L., Brandsegg H. *et al.*, 2024. Monitoring marine alien species in Norway-A pilot study for implementing a national program. Rapport fra havforskningen.
- Hutchinson G., 1957. Concluding remarks. *Cold Springs Harbor Symp. Quant. Biol.*, 22, 415-427.
- Hutchinson G., 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist*, 93 (870), 145-159.
- Iannuzzi T.J., Weinstein M.P., Sellner K.G., Barrett J.C., 1996. Habitat disturbance and marina development: an assessment of ecological effects. I. Changes in primary production due to dredging and marina construction. *Estuaries*, 19 (2), 257.
- Ibabe A., Miralles L., Carleos C.E., Soto-López V., Menéndez-Teleña D. *et al.*, 2021. Building on gAMBI in ports for a challenging biological invasions scenario: Blue-gNIS as a proof of concept. *Marine Environmental Research*, 169, 105340.

- ICCT, 2021. Global scrubber washwater discharges under IMO's 2020 fule sulfur limit. Report, International Council on Clean Transportation, Washington, 28 p.
- ICES, 2024. Joint ICES/IOC/IMO Working Group on Ballast and Other Ship Vectors (WGBOSV). ICES Scientific Reports.
- ICS, 2020. *Treating Ships Ballast Water*. <https://www.ics-shipping.org/current-issue/treating-ships-ballast-water-2020/>
- IMO, 2023. 2023 *Guidelines for the Control and Management of Ships' Biofouling to Minimize the Transfer of Invasive Aquatic Species*, International Marine Organization. <https://www.imo.org/en/OurWork/Environment/Pages/Biofouling.aspx>
- Institute of Shipping Economics and Logistics, 2023. Number of ships by type 2023. <https://www.statista.com/statistics/264024/number-of-merchant-ships-worldwide-by-type/>
- Ishii S., Ksoll W.B., Hicks R.E., Sadowsky M.J., 2006. Presence and growth of naturalized *Escherichia coli* in temperate soils from Lake Superior watersheds. *Applied and Environmental Microbiology*, 72 (1), 612-621.
- Iveša L., Chapman M., Underwood A.J., Murphy R.J., 2010. Differential patterns of distribution of limpets on intertidal seawalls: experimental investigation of the roles of recruitment, survival and competition. *Marine Ecology Progress Series*, 407, 55-69.
- Jackson A., Chapman M., Underwood A., 2008. Ecological interactions in the provision of habitat by urban development: whelks and engineering by oysters on artificial seawalls. *Austral Ecology*, 33 (3), 307-316.
- Jackson-Bué T., Evans A.J., Lawrence P.J., Brooks P.R., Ward S.L. *et al.*, 2024. Habitat structure shapes temperate reef assemblages across regional environmental gradients. *Science of the Total Environment*, 906167494.
- Jacob C., Pioch S., Thorin S., 2016a. The effectiveness of the mitigation hierarchy in environmental impact studies on marine ecosystems: a case study in France. *Environmental Impact Assessment Review*, 60, 83-98.
- Jacob C., Vaissiere A.-C., Bas A., Calvet C., 2016b. Investigating the inclusion of ecosystem services in biodiversity offsetting. *Ecosystem Services*, 21, 92-102.
- Jarrige F., Le Roux T., 2017. *La contamination du monde. Une histoire des pollutions à l'âge industriel*, Paris, La Découverte, 480 p.
- Jeschke J.M., Gómez Aparicio L., Haider S., Heger T., Lortie C.J. *et al.*, 2012. Support for major hypotheses in invasion biology is uneven and declining. *NeoBiota*, 14, 1-20.
- Johnson M.T.J., Munshi-South J., 2017. Evolution of life in urban environments. *Science*, 358 (6363), eaam8327.
- Johnston E., Keough M., 2000. Field assessment of effects of timing and frequency of copper pulses on settlement of sessile marine invertebrates. *Marine Biology*, 137, 1017-1029.
- Johnston E.L., Clark G.F., Bruno J.F., 2022. The speeding up of marine ecosystems. *Climate Change Ecology*, 3100055.
- Johnston E.L., Dafforn K.A., Clark G.F., Rius Viladomiu M., Floerl O., 2017. Anthropogenic activities promoting the establishment and spread of marine non-indigenous species post-arrival. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 552-33.
- Jones J.A., 1998. International control of cholera: an environmental perspective to infectious disease control. *Indiana Law Journal*, 74 (3), 1035.
- Joubert E., Sève C., Mahévas S., Bach A., Bouchoucha M., 2025. Deploying artificial nurseries in port areas: a complementary strategy to fisheries management for supporting coastal fish populations. *Marine Environmental Research*, 106983.
- Joubert E., Gauff R.P., De Vogüé B., Chavanon F., Ravel C. *et al.*, 2023. Artificial fish nurseries can restore certain nursery characteristics in marine urban habitats. *Marine Environmental Research*, 190, 106108.
- Jouffray J.B., Blasiak R., Norström A.V., Österblom H., Nyström M., 2020. The blue acceleration: the trajectory of human expansion into the ocean. *One Earth*, 2 (1), 43-54.

- Kabisch N., Frantzeskaki N., Pauleit S., Naumann S., Davis M. *et al.*, 2016. Nature-based solutions to climate change mitigation and adaptation in urban areas: perspectives on indicators, knowledge gaps, barriers, and opportunities for action. *Ecology and Society*, 21 (2).
- Kahneman D., Tversky A., 1979. Prospect theory: an analysis of decision under risk. *Econometrica*, 47 (2), 263-291.
- Kerambrun E., Henry F., Courcot L., Gevaert F., Amara R., 2012a. Biological responses of caged juvenile sea bass (*Dicentrarchus labrax*) and turbot (*Scophthalmus maximus*) in a polluted harbour. *Ecological Indicators*, 19, 161-171.
- Kerambrun E., Henry F., Marechal A., Sanchez W., Minier C. *et al.*, 2012b. A multibiomarker approach in juvenile turbot, *Scophthalmus maximus*, exposed to contaminated sediments. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 80, 45-53.
- Kiessling T., Gutow L., Thiel M., 2015. Marine litter as habitat and dispersal vector. In: *Marine Anthropogenic Litter* (M. Bergmann, L. Gutow, M. Klages, eds), Springer International Publishing Cham, 141-181.
- Kolby J.E., 2014. Stop Madagascar's toad invasion now. *Nature*, 509, 563-563.
- Konstantinou I., Albanis T., 2004. Worldwide occurrence and effects of antifouling paint booster biocides in the aquatic environment: a review. *Environment International*, 30, 235-248.
- Kovalenko K.E., Thomaz S.M., Warfe D.M., 2012. Habitat complexity: approaches and future directions. *Hydrobiologia*, 685, 1-17.
- Lagerström M., Wrange A.-L., Oliveira D.R., Granhag L., Larsson A.I. *et al.*, 2022. Are silicone foul-release coatings a viable and environmentally sustainable alternative to biocidal antifouling coatings in the Baltic Sea region? *Marine Pollution Bulletin*, 184, 114102.
- Lam K., Todd P.A., 2013. Spatial differences in subtidal epibiotic community structure in marina at Keppel Bay, Singapore. *Nature in Singapore*, 6, 197-206.
- Lambert M.R., Brans K.I., Des Roches S., Donihue C.M., Diamond S.E., 2021. Adaptive evolution in cities: progress and misconceptions. *Trends in Ecology & Evolution*, 36 (3), 239-257.
- Laroche J., Quiniou L., Juhel G., Auffret M., Moraga D., 2002. Genetic and physiological responses of flounder (*Platichthys flesus*) populations to chemical contamination in estuaries. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 21 (12), 2705-2712.
- Lawrence P.J., Evans A.J., Jackson-Bué T., Brooks P.R., Crowe T.P. *et al.*, 2021. Artificial shorelines lack natural structural complexity across scales. *Proceedings of the Royal Society B*, 288, 20210329.
- Leblanc F., Belliveau V., Watson E., Coomber C., Simard N. *et al.*, 2020. Environmental DNA (eDNA) detection of marine aquatic invasive species (AIS) in Eastern Canada using a targeted species-specific qPCR approach. *Management of Biological Invasions*, 11 (2), 201-217.
- Leclerc J.-C., Viard F., 2018. Habitat formation prevails over predation in influencing fouling communities. *Ecology and Evolution*, 8 (1), 477-492.
- Leclerc J.-C., Viard F., Brante A., 2020a. Experimental and survey-based evidences for effective biotic resistance by predators in ports. *Biological Invasions*, 22339-352.
- Leclerc J.-C., Figueroa N.N., Viard F., Brante A., 2023. Distribution of functionally distinct native and non-indigenous species within marine urban habitats. *Diversity and Distributions*, 29 (11), 1445-1457.
- Leclerc J.-C., Gonzalez M., Pezy J.P., Raoux A., Broudin C. *et al.*, 2024. Multi-scale patterns in the structure of fish and fouling communities associated with seaweeds in marinas. *Marine Ecology Progress Series*, 742, 1-19.
- Leclerc J.-C., Viard F., González-Sepúlveda E., Diaz C., Neira Hinojosa J. *et al.*, 2020b. Habitat type drives the distribution of non-indigenous species in fouling communities regardless of associated maritime traffic. *Diversity and Distributions*, 26 (1), 62-75.
- Leclerc J.-C., Figueroa N.N., Viard F., Brante A., 2025. Invader trait-dependent invasibility over succession within fouling communities. Article soumis pour publication.
- Le Gal T., Leclerc J.-C., Baud A., Dittami S., Thomas F., et al., 2025. Kelping may not be helping: community assembly, carbon and nutrient fluxes associated with seaweeds on marinas. Article soumis pour publication.

- Le Moan A., Roby C., Fraïsse C., Daguin-Thiébaud C., Bierne N. *et al.*, 2021. An introgression break-through left by an anthropogenic contact between two ascidians. *Molecular Ecology*, 30 (24), 6718-6732.
- Lenfant P., Gudefin A., Fonbonne S., Lecaillon G., Aronson J. *et al.*, 2015. *Restauration écologique des nurseries des petits fonds côtiers de Méditerranée. Orientations et principes*, 96 p.
- Le Texier M., Gelot S., Pioch S., 2024. Big cities, big impacts? A spatial analysis of 3,335 ecological offsets in France since 2012. *Journal of Environmental Management*, 357, 120704.
- Levrel H., 2017. *Les compensations écologiques*, Paris, Éditions La Découverte.
- Levrel H., Frascaria-Lacoste N., Hay J., Martin G., Pioch S., 2015. *Restaurer la nature pour atténuer les impacts du développement : analyse des mesures compensatoires pour la biodiversité*, Versailles, Éditions Quæ, 320 p.
- Levring T., 1968. Photosynthesis of some marine algae in clear, tropical oceanic water. *Biologica Marina*, 11, 72-80.
- Li H.X., Orihuela B., Zhu M., Rittschof D., 2016. Recyclable plastics as substrata for settlement and growth of bryozoans *Bugula neritina* and barnacles *Amphibalanus amphitrite*. *Environmental Pollution*, 218, 973-980.
- Lipp E.K., Kurz R., Vincent R., Rodriguez-Palacios C., Farrah S.R. *et al.*, 2001. The effects of seasonal variability and weather on microbial fecal pollution and enteric pathogens in a subtropical estuary. *Estuaries*, 24, 266-276.
- Longcore T., Rich C., 2004. Ecological light pollution. *Frontiers, Ecology and the Environment*, 2, 191-198.
- López D.P., Freestone A.L., 2022. Biotic interactions shape trait assembly of marine communities across time and latitude. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 289 (1989), 20221838.
- López-Legentil S., Legentil M.L., Erwin P.M., Turon X., 2015. Harbor networks as introduction gateways: contrasting distribution patterns of native and introduced ascidians. *Biological Invasions*, 17, 1623-1638.
- Lossent J., Gervaise C., Di Iorio L., Boissery P., 2016. Mapping marine biophony. *Traitement du signal*, 33 (1), 131-151.
- 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. Auckland, Invasive Species Specialist Group, vol. 12, 12 p.
- Luna G.M., Manini E., Turk V., Tinta T., D'Errico G. *et al.*, 2019. Status of faecal pollution in ports: a basin-wide investigation in the Adriatic Sea. *Marine Pollution Bulletin*, 147, 219-228.
- Luna-Acosta A., Breitwieser M., Renault T., Thomas-Guyon H., 2017. Recent findings on phenoloxides in bivalves. *Marine Pollution Bulletin*, 122 (1-2), 5-16.
- Lunn I., 1974. *Antifouling: A Brief Introduction to the Origins and Developments of the Marine Antifouling Industry*, BCA Publications Akrem House.
- Madon B., David R., Torralba A., Jung A., Marengo M. *et al.*, 2023. A review of biodiversity research in ports. Let's not overlook everyday nature! *Ocean & Coastal Management*, 242, 106623.
- Malerba M.E., White C.R., Marshall D.J., 2019. The outsized trophic footprint of marine urbanization. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 17 (7), 400-406.
- Mann D.A., Casper B.M., Boyle K.S., Tricas T.C., 2007. On the attraction of larval fishes to reef sounds. *Marine Ecology Progress Series*, 338, 307-310.
- Marangoni L.F., Davies T., Smyth T., Rodríguez A., Hamann M. *et al.*, 2022. Impacts of artificial light at night in marine ecosystems: a review. *Global Change Biology*, 28, 5346-5367.
- Marchand J., Tanguy A., Laroche J., Quiniou L., Moraga D., 2003. Responses of European flounder *Platichthys flesus* populations to contamination in different estuaries along the Atlantic coast of France. *Marine Ecology Progress Series*, 260, 273-284.
- Marraffini M.L., Ashton G.V., Brown C.W., Chang A.L., Ruiz G.M., 2017. Settlement plates as monitoring devices for non-indigenous species in marine fouling communities. *Management of Biological Invasions*, 8 (4), 559-566.
- Martin D., Bertasi F., Colangelo M.A., De Vries M., Frost M. *et al.*, 2005. Ecological impact of coastal defence structures on sediment and mobile fauna: evaluating and forecasting consequences of unavoidable modifications of native habitats. *Coastal Engineering*, 52 (10-11), 1027-1051.

- Martinez A.S., Mayer-Pinto M., Christofolletti R.A., 2019. Functional responses of filter feeders increase with elevated metal contamination: are these good or bad signs of environmental health? *Marine Pollution Bulletin*, 149110571.
- Martínez-Laiz G., Ulman A., Ros M., Marchini A., 2019. Is recreational boating a potential vector for non-indigenous peracarid crustaceans in the Mediterranean Sea? A combined biological and social approach. *Marine Pollution Bulletin*, 140, 403-415.
- Marzinelli E.M., Underwood A.J., Coleman R.A., 2011. Modified habitats influence kelp epibiota via direct and indirect effects. *PLoS ONE*, 6 (7), e21936.
- Marzinelli E.M., Qiu Z., Dafforn K.A., Johnston E.L., Steinberg P.D. *et al.*, 2018. Coastal urbanisation affects microbial communities on a dominant marine holobiont. *npj Biofilms and Microbiomes*, 4 (1), 1.
- Massé C., Bernard G., Humbert S., 2023a. Évaluation DCSMM cycle 3 du descripteur 2 « espèces non-indigènes » en France métropolitaine. Rapport scientifique pour l'évaluation 2024, 115 p.
- Massé C., Viard F., Humbert S., Antajan E., Auby I. *et al.*, 2023b. An overview of marine non-indigenous species found in three contrasting biogeographic metropolitan French regions, insights on distribution, origins and pathways of introduction. *Diversity*, 15, 161.
- Masson D., 2000. Ballast water research in France: current status. In: *ICES 2000 Annual Science Conference*, 7 p.
- Matsuoka K., 1999. Eutrophication process recorded in dinoflagellate cyst assemblages, a case of Yokohama Port, Tokyo Bay, Japan. *Science of the Total Environment*, 231, 17-35.
- Maulvault A.L., Anacleto P., Marques A., Rosa R., Diniz M., 2019. Chemical contaminants in a changing ocean. *Ecotoxicology of Marine Organisms*, CRC Press.
- Mayer-Pinto M., Dafforn K., Bugnot A., Glasby T., Johnston E., 2018a. Artificial structures alter kelp functioning across an urbanised estuary. *Marine Environmental Research*, 139136-143.
- Mayer-Pinto M., Bugnot A.B., Johnston E.L., Potts J., Airoldi L. *et al.*, 2023. Physical and biogenic complexity mediates ecosystem functions in urban sessile marine communities. *Journal of Applied Ecology*, 60 (3), 480-493.
- Mayer-Pinto M., Cole V., Johnston E.L., Bugnot A., Hurst H. *et al.*, 2018b. Functional and structural responses to marine urbanisation. *Environmental Research Letters*, 13, 014009.
- Mayer-Pinto M., Johnston E., Hutchings P., Marzinelli E., Ahyong S. *et al.*, 2015. Sydney Harbour: a review of anthropogenic impacts on the biodiversity and ecosystem function of one of the world's largest natural harbours. *Marine and Freshwater Research*, 66 (12), 1088-1105.
- McClary D., Paschke P., Rempel-Hester M.A., Knowlen M., Pinza M., 2017. Washington state vessel-related biofouling management 6-year strategic plan. Ramboll Environ Client Report, Washington Dept. of Fish and Wildlife, 70 p.
- McCarthy S.A., Khambaty F.M., 1994. International dissemination of epidemic *Vibrio cholerae* by cargo ship ballast and other nonpotable waters. *Applied and Environmental Microbiology*, 60, 2597-2601.
- McFarlane S.E., Pemberton J.M., 2019. Detecting the true extent of introgression during anthropogenic hybridization. *Trends in Ecology & Evolution*, 34 (4), 315-326.
- McKenzie L.A., Johnston E.L., Brooks R., 2012. Using clones and copper to resolve the genetic architecture of metal tolerance in a marine invader. *Ecology and Evolution*, 2 (6), 1319-1329.
- McKinney M.L., Lockwood J.L., 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution*, 14 (11), 450-453.
- McLeod L.E., Costello M.J., 2017. Light traps for sampling marine biodiversity. *Helgoland Marine Research*, 71, 1-8.
- Meadows P., Campbell J., 1972. Habitat selection by aquatic invertebrates. *Advances in Marine Biology*, 10, 271-382.
- MEDDEM, 2010. Bilan 2000-2007 du Réseau national de surveillance de la qualité de l'eau. Ministère de l'Écologie, du Développement durable, de l'Énergie et de la Mer, Paris. <https://www.mer.gouv.fr>
- Menniti C.M., Whitney M.M., Deignan-Schmidt S.R., 2020. The importance of offshore exchange for water temperatures, Norwalk Harbor. *Estuaries and Coasts*, 43, 787-800.

- Mercader M., Mercière A., Saragoni G., Cheminée A., Crec'hriou R. *et al.*, 2017. Small artificial habitats to enhance the nursery function for juvenile fish in a large commercial port of the Mediterranean. *Ecological Engineering*, 105, 78-86.
- Merot C., Oomen R.A., Tigano A., Wellenreuther M., 2020. A roadmap for understanding the evolutionary significance of structural genomic variation. *Trends in Ecology and Evolution*, 35 (7), 561-572.
- Merrien C., 2021. Worldwide list of seaports, version 2021. <http://dx.doi.org/10.12770/59ab5f6f-79ea-425d-830e-be5ecdb7bdbe>
- Mestres M., Sierra J., Mössö C., Sánchez-Arcilla A., 2010. Sources of contamination and modelled pollutant trajectories in a Mediterranean harbour (Tarragona, Spain). *Marine Pollution Bulletin*, 60, 898-907.
- Mghili B., De La Torre G.E., Aksissou M., 2023. Assessing the potential for the introduction and spread of alien species with marine litter. *Marine Pollution Bulletin*, 191, 114913.
- Mineur F., Cook E.J., Minchin D., Bohn K., Macleod A. *et al.*, 2012. Changing coasts: marine aliens and artificial structures. In: *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, vol. 50 (R.N. Gibson, R.J.A. Atkinson, J.D.M. Gordon, R.N. Hughes, eds), 189-233.
- Ministère de la Transition écologique, 2021. Stratégie nationale portuaire. Document de présentation, 23 p.
- Ministry for Primary Industries, 2024. *Biofouling Management*, New Zealand Government. <https://www.mpi.govt.nz/import/border-clearance/ships-and-boats-border-clearance/biofouling/biofouling-management>
- Miossec J.M., Foulquier E., 2024. Les nouvelles dynamiques portuaires et maritimes. In : *Les littoraux français. Permanence, changement, enjeux* (M. Desse, S. Robert, V. Herbert, C. Chadenas, eds), Armand Colin, Paris, 249-300.
- Mishra S., 2024. Insights to ballast water: metagenomics as a pressing priority. *Revista Internacional de Desarrollo Humano y Sostenibilidad*, 1, 115-142.
- Mitsch W.J., Jørgensen S.E., 2003. Ecological engineering: a field whose time has come. *Ecological Engineering*, 20 (5), 363-377.
- 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, 485-492.
- Montgomery J.C., Jeffs A., Simpson S.D., Meekan M., Tindle C., 2006. Sound as an orientation cue for the pelagic larvae of reef fishes and decapod crustaceans. *Advances in Marine Biology*, 51, 143-196.
- Montie S., Thomsen M.S., 2023. Facilitation of animals is stronger during summer marine heatwaves and around morphologically complex foundation species. *Ecology and Evolution*, 13 (9), e10512.
- Moreira J., Chapman M., Underwood A., 2006. Seawalls do not sustain viable populations of limpets. *Marine Ecology Progress Series*, 322, 179-188.
- Morvan T., 2014. Le port maritime de commerce : évolutions et enjeux au sein des chaînes logistiques. In : *La logistique : ses métiers, ses enjeux, son avenir* (D. Brun, F. Guérin, eds), EMS Éditions, 225-242.
- Moschella P., Abbiati M., Åberg P., Airoidi L., Anderson J. *et al.*, 2005. Low-crested coastal defence structures as artificial habitats for marine life: using ecological criteria in design. *Coastal Engineering*, 52 (10-11), 1053-1071.
- Moser C.S., Wier T.P., Grant J.F., First M.R., Tamburri M.N. *et al.*, 2016. Quantifying the total wetted surface area of the world fleet: a first step in determining the potential extent of ships' biofouling. *Biological Invasions*, 18, 265-277.
- Moser C.S., Wier T.P., First M.R., Grant J.F., Riley S.C. *et al.*, 2017. Quantifying the extent of niche areas in the global fleet of commercial ships: the potential for "super-hot spots" of biofouling. *Biological Invasions*, 19, 1745-1759.
- Mozetič P., Cangini M., Francé J., Bastianini M., Bernardi Aubry F. *et al.*, 2019. Phytoplankton diversity in Adriatic ports: lessons from the port baseline survey for the management of harmful algal species. *Marine Pollution Bulletin*, 147117-132.
- Müllauer W., Beddoe R.E., Heinz D., 2012. Effect of carbonation, chloride and external sulphates on the leaching behaviour of major and trace elements from concrete. *Cement and Concrete Composites*, 34, 618-626.

- Nandakumar K., Matsunaga H., Takagi M., 2003. Microfouling studies on experimental test blocks of steel-making slag and concrete exposed to seawater off Chiba, Japan. *Biofouling*, 19, 257-267.
- Needles L. A., Gosnell J.S., Waltz G.T., Wendt D.E., Gaines S.D., 2015. Trophic cascades in an invaded ecosystem: native keystone predators facilitate a dominant invader in an estuarine community. *Oikos*, 124 (10), 1282-1292.
- Neira C., Mendoza G., Levin L.A., Zirino A., Delgadillo-Hinojosa F. *et al.*, 2011. Macrobenthic community response to copper in Shelter Island Yacht Basin, San Diego Bay, California. *Marine Pollution Bulletin*, 62 (4), 701-717.
- Nielsen K.S., Marteau T.M., Bauer J.M., Bradbury R.B., Broad S. *et al.*, 2021. Biodiversity conservation as a promising frontier for behavioural science. *Nature Human Behaviour*, 5 (5), 550-556.
- Nogué-Alguero B., 2020. Growth in the docks: ports, metabolic flows and socio-environmental impacts. *Sustainability Science*, 15, 11-30.
- Norris L.C., Main B.J., Lee Y., Collier T.C., Fofana A. *et al.*, 2015. Adaptive introgression in an African malaria mosquito coincident with the increased usage of insecticide-treated bed nets. *Proc Natl Acad Sci USA*, 112 (3), 815-820.
- Nydam M., Stachowicz J.J., 2007. Predator effects on fouling community development. *Marine Ecology Progress Series*, 33793-101.
- Observatoire des ports de plaisance, 2018. Rapport d'enquête 2018. Mission de la navigation de plaisance et des loisirs nautiques, Ministère de la Transition écologique et solidaire, 80 p.
- Occhipinti-Ambrogi A., 2007. Global change and marine communities: alien species and climate change. *Marine Pollution Bulletin*, 55 (7-9), 342-352.
- OCDE, 2011. *Environmental Impacts of International Shipping. The Role of Ports*, OECD Publishing.
- OCDE, 2023. *Perspectives mondiales des plastiques : scénarios d'action à l'horizon 2060*, OCDE, Paris.
- ODIT France, 2009. *Le marché de la plaisance : mieux comprendre les pratiques, les besoins et les attentes des plaisanciers*, ODIT Éditions, coll. Ingénierie touristique, Paris.
- OFB-UICN-Centre de ressources EEE, 2020. La biosécurité, indispensable levier pour prévenir les invasions biologiques des eaux continentales et marines. *Les Rencontres*, 74, OFB Éditions, 6 p.
- Ojaveer H., Galil B.S., Carlton J.T., Alleway H., Gouletquer P. *et al.*, 2018. Historical baselines in marine bioinvasions: implications for policy and management. *PLoS ONE*, 13 (8), e0202383.
- Olden J.D., Rooney T.P., 2006. On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecology and Biogeography*, 15, 113-120.
- Olden J.D., Poff N.L., Douglas M.R., Douglas M.E., Fausch K.D., 2004. Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology & Evolution*, 19 (1), 18-24.
- Ondiviela B., Juanes J.A., Gómez A.G., Sámano M.L., Revilla J.A., 2012. Methodological procedure for water quality management in port areas at the EU level. *Ecological Indicators*, 13 (1), 117-128.
- Ondiviela B., Gómez A.G., Revilla J.A., Juanes J.A., Álvarez C. *et al.*, 2007. A tool for the management of seaport water bodies quality. ROM 5.1. Quality of coastal waters in port areas. In: *Forth International Scientific Conference, Port Development and Coastal Environment*, Varna, Bulgaria, 2007, 11 p.
- Op de Beeck R., 1971. L'industrie au port d'Anvers : aménagement-environnement-impact sur l'économie de la Région. *Hommes et Terres du Nord*, 1 (1), 5-37.
- O'Shaughnessy K.A., Hawkins S.J., Evans A.J., Hanley M.E., Lunt P. *et al.*, 2020. Design catalogue for eco-engineering of coastal artificial structures: a multifunctional approach for stakeholders and end-users. *Urban Ecosystems*, 23, 431-443.
- O'Shaughnessy K.A., Lyons D., Ashelby C.W., Counihan R., Pears S. *et al.*, 2023. Rapid assessment of marine non-native species in Irish marinas. *Management of Biological Invasions*, 14 (2), 245-267.
- Osman R.W., Whitlatch R.B., 2004. The control of the development of a marine benthic community by predation on recruits. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 311 (1), 117-145.
- Ottenburghs J., 2021. The genic view of hybridization in the Anthropocene. *Evolutionary Applications*, 14 (10), 2342-2360.

- Oziolor E.M., Reid N.M., Yair S., Lee K.M., Guberman Verploeg S. *et al.*, 2019. Adaptive introgression enables evolutionary rescue from extreme environmental pollution. *Science*, 364 (6439), 455-457.
- Paris C.B., Atema J., Irisson J.-O., Kingsford M., Gerlach G. *et al.*, 2013. Reef odor: a wake up call for navigation in reef fish larvae. *PLoS ONE*, 8 (8), e72808.
- Pascoal S., Carvalho G., Creer S., Mendo S., Hughes R., 2012. Plastic and heritable variation in shell thickness of the intertidal gastropod *Nucella lapillus* associated with risks of crab predation and wave action, and sexual maturation. *PLoS ONE*, 7 (12), e52134.
- Patranella A., Kilfoyle K., Pioch S., Spieler R.E., 2017. Artificial reefs as juvenile fish habitat in a marina. *Journal of Coastal Research*, 33 (6), 1341-1351.
- Pelletier D., Cadé E., Pearlman J., Lara-Lopez A., Roos D., 2022. *Best Practices for Implementing the STAVIRO Underwater Video Protocol*, French Institute for the Exploitation of the Sea (Ifremer), Brest, France, and Oceans.mov and Ocean Best Practices System, video mp4, 07.08 min.
- Pelletier D., Roos D., Bouchoucha M., Schohn T., Roman W. *et al.*, 2021. A standardized workflow based on the STAVIRO unbaited underwater video system for monitoring fish and habitat essential biodiversity variables in coastal areas. *Frontiers in Marine Science*, 8, 689280.
- Perkol-Finkel S., Sella I., 2014. Ecologically active concrete for coastal and marine infrastructure: innovative matrices and designs. *From Sea to Shore—Meeting the Challenges of the Sea: Coasts, Marine Structures and Breakwaters*, ICE Publishing.
- Perkol-Finkel S., Ferrario F., Nicotera V., Airolidi L., 2012. Conservation challenges in urban seascapes: promoting the growth of threatened species on coastal infrastructures. *Journal of Applied Ecology*, 49 (6), 1457-1466.
- Peters K., Sink K., Robinson T.B., 2019. Aliens cruising in: explaining alien fouling macro-invertebrate species numbers on recreational yachts. *Ocean & Coastal Management*, 182.
- Pétre-Grenouillau O., 1997. Les trois âges de l'agro-alimentaire à Nantes (xviii^e-xx^e siècles). In : *Les industries agro-alimentaires en France. Histoire et performances* (J. Marseille, ed.), Le Monde Édition, Paris, 167-191.
- Piau C., 1982. Modalities of the action of temperature on sexual differentiation in field-developing embryos of the European pond turtle *Emys orbicularis* (Emydidae). *The Journal of Experimental Zoology*, 220, 353-360.
- Pillet M., Dabrowski M., Marengo M., Fullgrabe L., Leduc M. *et al.*, 2023. Preliminary inter-port study of the quality of environments using physiological responses of invertebrates exposed to chronic trace element and organic contamination in Corsica (Mediterranean Sea). *Ecotoxicology*, 32 (2), 243-260.
- Pinochet J., Urbina M.A., Lagos M.E., 2020. Marine invertebrate larvae love plastics: habitat selection and settlement on artificial substrates. *Environmental Pollution*, 257, 113571.
- Pioch S., Desse M., 2023. L'aménagement des littoraux touristiques français et la perte de biodiversité : l'heure des grands choix. *Noroi*, 266, 91-112.
- Pioch S., Jaco C., Ruyssen M., 2021. Sites naturels de compensation en mer : état de l'art et perspectives d'application contextualisées. *Sciences Eaux & Territoires*, 38 (4), 48-55.
- Piola R.F., Johnston E.L., 2008. Pollution reduces native diversity and increases invader dominance in marine hard-substrate communities. *Diversity and Distributions*, 14 (2), 329-342.
- Piola R.F., Dafforn K.A., Johnston E.L., 2009. The influence of antifouling practices on marine invasions. *Biofouling*, 25 (7), 633-644.
- Popovic I., Matias A.M.A., Bierre N., Riginos C., 2019. Twin introductions by independent invader mussel lineages are both associated with recent admixture with a native congener in Australia. *Evolutionary Applications*, 13 (3), 515-532.
- Pu C., Zhan A., 2017. Epigenetic divergence of key genes associated with water temperature and salinity in a highly invasive model ascidian. *Biological Invasions*, 19 (7), 2015-2028.
- Pyšek P., Jarošík V., Hulme P.E., Kühn I., Wild J. *et al.*, 2010. Disentangling the role of environmental and human pressures on biological invasions across Europe. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 107, 12157-12162.

- Pyšek P., Manceur A.M., Alba C., McGregor K.F., Pergl J. *et al.*, 2015. Naturalization of central European plants in North America: species traits, habitats, propagule pressure, residence time. *Ecology*, 96 (3), 762-774.
- Qiu H., Feng K., Gapeeva A., Meurisch K., Kaps S. *et al.*, 2022. Functional polymer materials for modern marine biofouling control. *Progress in Polymer Science*, 127, 101516.
- Quemmerais-Amice F., Fancour P., Masson D., Miossec L., Verlaque M., 2012. Pressions biologiques et impacts associés. Méditerranée occidentale. Rapport, MEDDE, Agence Aires marines protégées, Ifremer, 14 p.
- Querel M., 2024. Les enjeux de la transition écologique dans le transport maritime. Thèse de doctorat, université de Nantes, 366 p.
- Quiniou F. Compère C., 2009. La chimie à l'assaut des biosalissures. In : *La chimie et la mer : ensemble au service de l'homme*, EDP Sciences, 177-194.
- Ramamoorthy S., Rust B., 1978. Heavy metal exchange processes in sediment-water systems. *Environmental Geology*, 2, 165-172.
- Randall J.E., 1963. An analysis of the fish populations of artificial and natural reefs in the Virgin Islands. *Caribbean Journal of Science*, 3, 31-47.
- Regaud A., 2017. Le port de plaisance, un lien entre les espaces? In : *Plaisance et urbanité. L'intégration des ports dans les villes contemporaines* (V. Herbert, C. Gibout, eds), Presses universitaires du Septentrion, Villeneuve-d'Ascq, 101-109.
- Reid N.M., Proestou D.A., Clark B.W., Warren W.C., Colbourne J.K. *et al.*, 2016. The genomic landscape of rapid repeated evolutionary adaptation to toxic pollution in wild fish. *Science*, 354 (6317), 1305-1308.
- Reisser C.M.O., Rapp M., Farcy E., Blondeau-Bidet E. *et al.*, 2025. Impact of port conditions and acclimation capacity of common two-branded seabream juveniles in the bay of Toulon: implications for nursery rehabilitation efforts. *bioRxiv*, 2025-10.
- Rey A., Basurko O.C., Rodriguez-Ezpeleta N., 2020. Considerations for metabarcoding-based port biological baseline surveys aimed at marine nonindigenous species monitoring and risk assessments. *Ecology and Evolution*, 10 (5), 2452-2465.
- Rey F., Gosselin F., Doré A., 2014. *Ingénierie écologique : action par et/ou pour le vivant?*, Versailles, Éditions Quæ, 174 p.
- Riegel K.W., 1973. Light pollution: outdoor lighting is a growing threat to astronomy. *Science*, 179, 1285-1291.
- Rigaud S., Radakovitch O., Couture R.M., Deflandre B., Cossa D. *et al.*, 2013. Mobility and fluxes of trace elements and nutrients at the sediment-water interface of a lagoon under contrasting water column oxygenation conditions. *Applied Geochemistry*, 31, 35-51.
- Ritchie M.E., Olff H., 1999. Spatial scaling laws yield a synthetic theory of biodiversity. *Nature*, 400, 557-560.
- Roberts T., Williams I., Preston J., Clarke N., Odum M. *et al.*, 2023. Ports in a storm: port-city environmental challenges and solutions. *Sustainability*, 15 (12), 9722.
- Robertson B.A., Hutto R.L., 2006. A framework for understanding ecological traps and evaluation of the existing evidence. *Ecology*, 87 (5), 1075-1085.
- Rodrigue J.-P., 2024. *The Geography of Transport Systems*, 6^e édition, New York, Routledge, 402 p.
- Rogers H., Watts C., Johnson I., 1996. Comparative predictions of Irgarol 1051 and atrazine fate and toxicity. *Environmental Technology*, 17, 553-556.
- Rogers T.L., Byrnes J.E., Stachowicz J.J., 2016. Native predators limit invasion of benthic invertebrate communities in Bodega Harbor, California, USA. *Marine Ecology Progress Series*, 545161-173.
- Rolls R.J., Deane D.C., Johnson S.E., Heino J., Anderson M.J. *et al.*, 2023. Biotic homogenisation and differentiation as directional change in beta diversity: synthesising driver-response relationships to develop conceptual models across ecosystems. *Biological Reviews*, 98 (4), 1388-1423.
- Rondeau S., Davoult D., Lejeusne C., Kenworthy J.M., Bohner O. *et al.*, 2022. Persistent dominance of non-indigenous species in the inner part of a marina highlighted by multi-year photographic monitoring. *Marine Ecology Progress Series*, 69015-30.

- Ros M., Navarro-Barranco C., González-Sánchez M., Ostalé-Valriberas E., Cervera-Currado L. *et al.*, 2020. Starting the stowaway pathway: the role of dispersal behavior in the invasion success of low-mobile marine species. *Biological Invasions*, 22 (9), 2797-2812.
- Rossano C., Milstein A., Nuccio C., Tamburini E., Scapini F., 2020. Variables affecting the plankton network in Mediterranean ports. *Marine Pollution Bulletin*, 158111362.
- Rowe C.L., 2003. Growth responses of an estuarine fish exposed to mixed trace elements in sediments over a full life cycle. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 54 (2), 229-239.
- Ruitton S., 1999. Les communautés benthiques et nectobenthiques associées aux aménagements littoraux en Méditerranée nord-occidentale. Structure et fonctionnement. Thèse d'océanologie, université d'Aix-Marseille II, 263 p.
- Ruiz G.M., Galil B.S., Davidson I.C., Donelan S.C., Miller A.W. *et al.*, 2022. Global marine biosecurity and ship lay-ups: intensifying effects of trade disruptions. *Biological Invasions*, 24, 3441-3446.
- Sakellariadou F., 2015. Maritime pollutants in shipping and commercial European ports based on relevant physical and biogeochemical environmental parameters (IUPAC Technical Report). *Pure and Applied Chemistry*, 87 (11-12), 1151-1166.
- Salaün J., Pioch S., Dauvin J.-C., 2022. Socio-ecological analysis to assess the success of artificial reef projects. *Journal of Coastal Research*, 38 (3), 624-638.
- Salomons W., De Rooij N., Kerdijk H., Bril J., 1987. Sediments as a source for contaminants? *Hydrobiologia*, 149, 13-30.
- Santangelo J.S., Miles L.S., Breitbart S.T., Murray-Stoker D., Rivkin L.R. *et al.*, 2020. Urban environments as a framework to study parallel evolution. In: *Urban Evolutionary Biology* (M. Szulkin, J. Munshi-Smooth, A. Charmantier, eds), Oxford University Press, 36-53.
- Saulnier I., Mucci A., 2000. Trace metal remobilization following the resuspension of estuarine sediments: Saguenay Fjord, Canada. *Applied Geochemistry*, 15, 191-210.
- Scarlett A., Donkin M., Fileman T., Donkin P., 1997. Occurrence of the marine antifouling agent Irgarol 1051 within the Plymouth Sound locality: implications for the green macroalga *Enteromorpha intestinalis*. *Marine Pollution Bulletin*, 34, 645-651.
- Schaal G., Leclerc J.C., Droual G., Leroux C., Riera P., 2016. Biodiversity and trophic structure of invertebrate assemblages associated with understory red algae in a *Laminaria digitata* bed. *Marine Biology Research*, 12 (5), 513-523.
- Schaefer N., Bishop M.J., Bugnot A.B., Foster-Thorpe C., Herbert B. *et al.*, 2024. Influence of habitat features on the colonisation of native and non-indigenous species. *Marine Environmental Research*, 198, 106498.
- Schiff K., Diehl D., Valkirs A., 2004. Copper emissions from antifouling paint on recreational vessels. *Marine Pollution Bulletin*, 48, 371-377.
- Schröder M., Storm A., Kaluza P., 2020. The carbon footprint of European port operations: a network-based estimation. *Journal of Cleaner Production*, 276, 124185.
- Scianni C., Georgiades E., 2019. Vessel in-water cleaning or treatment: identification of environmental risks and science needs for evidence-based decision making. *Frontiers in Marine Science*, 6, 467.
- Scianni C., Georgiades E., Mihaylova R., Tamburri M.N., 2023. Balancing the consequences of in-water cleaning of biofouling to improve ship efficiency and reduce biosecurity risk. *Frontiers in Marine Sciences*, 10. <https://doi.org/10.3389/fmars.2023.1239723>
- SDES, 2024. *Chiffres clés de la mer et du littoral, édition 2024*, Ministère de la Transition écologique et de la cohésion des territoires, Service des données et des études statistiques, 148 p.
- Sèbe M., Scemama P., Choquet A., Jung J.-L., Chircop A. *et al.*, 2022. Maritime transportation: let's slow down a bit. *Science of the Total Environment*, 811, 152262.
- Seebens H., Gastner M.T., Blasius B., 2013. The risk of marine bioinvasion caused by global shipping. *Ecology Letters*, 16, 782-790.
- Seebens H., Blackburn T.M., Dyer E.E., Genovesi P., Hulme P.E. *et al.*, 2017. No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nature Communications*, 8, 14435.

- Selfati M., El Ouamari N., Lenfant P., Fontcuberta A., Lecaillon G. *et al.*, 2018. Promoting restoration of fish communities using artificial habitats in coastal marinas. *Biological Conservation*, 219, 89-95.
- Sellheim K., Stachowicz J.J., Coates R.C., 2010. Effects of a nonnative habitat-forming species on mobile and sessile epifaunal communities. *Marine Ecology Progress Series*, 39869-80.
- Sengupta D., Lazarus E.D., 2023. Rapid seaward expansion of seaport footprints worldwide. *Communications Earth & Environment*, 4, 440,
- Serry A., Foulquier E., Frémont A., Alpan G., 2022. *La recherche portuaire en France. Quels enjeux ? Quelles ambitions ? Livre blanc*, Éditions du CNRS. <https://www.cnrs.fr/fr/actualite/un-livre-blanc-pour-la-recherche-portuaire>
- Sevaux L., Rey-Valette H., Courtois P., Comtet T., Salles J.M. *et al.* Non-indigenous species: revisiting the perceptions of the economics and ecological roles of marinas. *PLoS ONE*. Under submission.
- Shipping Watch, 2021. 35,000 vessels still lack ballast water systems a few years before deadline. <https://shippingwatch.com/carriers/article13113186.ece>
- Simard N., Pelletier-Rousseau M., Clarke-Murray C., McKindsey C.W., Therriault T.W. *et al.*, 2017. National risk assessment of recreational boating as a vector for marine non-indigenous species. Canadian Science Advisory Secretariat, Research Document 2017/006.
- Simon A., Arbiol C., Nielsen E.E., Couteau J., Sussarellu R. *et al.*, 2020. Replicated anthropogenic hybridisations reveal parallel patterns of admixture in marine mussels. *Evolutionary Applications*, 13 (3), 575-599.
- Simpson S.D., Meekan M., Montgomery J., Mccauley R., Jeffs A., 2005. Homeward sound. *Science*, 308 (5719), 221.
- Sirost O., 2017. La vie au grand air. Un regard anthropologique sur le besoin de retour à la nature et à la mer pour l'homme du XIX^e siècle à nos jours. In : *Plaisance et urbanité. L'intégration des ports dans les villes contemporaines* (V. Herbert, C. Gibout, eds), Presses universitaires du Septentrion, Villeneuve-d'Ascq, 23-23.
- Smith M., 2009. Time to turn off the lights. *Nature*, 457, 27-27.
- Smith S.R., Jacobs G.A., 2005. Seasonal circulation fields in the northern Gulf of Mexico calculated by assimilating current meter, shipboard ADCP, and drifter data simultaneously with the shallow water equations. *Continental Shelf Research*, 25, 157-183.
- Sobsey M.D., Perdue R., Overton M., Fisher J., 2003. Factors influencing faecal contamination in coastal marinas. *Water Science and Technology*, 47 (3), 199-204.
- Song C., Cui W., 2020. Review of underwater ship hull cleaning technologies. *Journal of Marine Science and Application*, 19, 415-429.
- Sonnec E., 2017. La reconversion à la plaisance de ports traditionnels. Une alternative pionnière au port de plaisance. In : *Plaisance et urbanité. L'intégration des ports dans les villes contemporaines* (V. Herbert, C. Gibout, eds), Presses universitaires du Septentrion, Villeneuve-d'Ascq, 111-122.
- Spooner G.M., 1933. Observations on the reactions of marine plankton to light. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, 19, 385-438.
- Stachowicz J.J., Fried H., Osman R.W., Whitlatch R.B., 2002. Biodiversity, invasion resistance, and marine ecosystem function: reconciling pattern and process. *Ecology*, 83 (9), 2575-2590.
- Stauber J.L., Chariton A., Apte S., 2016. Global Change. In: *Marine Ecotoxicology* (J. Blasco, P.M. Chapman, O. Campana, M. Hampel, eds), Academic Press, 273-313.
- Stephens J., Pondella D., 2002. Larval productivity of a mature artificial reef: the ichthyoplankton of King Harbor, California, 1974-1997. *ICES Journal of Marine Science*, 59, S51-S58.
- Stephens S.M., Frankling S.C., Stagg R.M., Brown J.A., 2000. Sub-lethal effects of exposure of juvenile turbot to oil produced water. *Marine Pollution Bulletin*, 40 (11), 928-937.
- Strain E.M.A., Olabarria C., Mayer-Pinto M., Cumbo V., Morris R.L. *et al.*, 2018. Eco-engineering urban infrastructure for marine and coastal biodiversity: which interventions have the greatest ecological benefit? *Journal of Applied Ecology*, 55 (1), 426-441.
- Strain E.M.A., Steinberg P.D., Vozzo M., Johnston E. L., Abbiati M. *et al.*, 2021. A global analysis of complexity-biodiversity relationships on marine artificial structures. *Global Ecology and Biogeography*, 30 (1), 140-153.

- Superville P.J., Prygiel E., Magnier A., Lesven L., Gao Y. *et al.*, 2014. Daily variations of Zn and Pb concentrations in the Deûle River in relation to the resuspension of heavily polluted sediments. *Science of the Total Environment*, 470, 600-607.
- Sutherland J.P., 1974. Multiple stable points in natural communities. *The American Naturalist*, 859-873.
- Szulkin M., Munshi-South J., Charmantier A., 2020. *Urban Evolutionary Biology*, Oxford University Press.
- Tamburello L., Benedetti-Cecchi L., Ghedini G., Alestra T., Bulleri F., 2012. Variation in the structure of subtidal landscapes in the NW Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 45729-41.
- Tamburri M.N., Georgiades E., Scianni C., First M., Ruiz G. *et al.*, 2021. Technical considerations for development of policy and approvals for in-water cleaning of ship biofouling. *Frontiers in Marine Science*, 8, 1-7.
- Taylor K.G., Owens P.N., 2009. Sediments in urban river basins: a review of sediment-contaminant dynamics in an environmental system conditioned by human activities. *Journal of Soils and Sediments*, 9, 281-303.
- Tempesti J., Langeneck J., Maltagliati F., Castelli A., 2020. Macrobenthic fouling assemblages and NIS success in a Mediterranean port: the role of use destination. *Marine Pollution Bulletin*, 150, 110768.
- Tenold S., 2019. Bigger and bigger: shipping during the golden age, 1950-73. In: *Norwegian Shipping in the 20th Century, Palgrave Studies in Maritime Economics*, Springer International Publishing, Cham, 159-194.
- Tews J., Brose U., Grimm V., Tielbörger K., Wichmann M.C. *et al.*, 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, 31 (1), 79-92.
- Thierry J.M., 1988. Artificial reefs in Japan. A general outline. *Aquacultural Engineering*, 7 (5), 321-348.
- Todd P.A., Heery E.C., Loke L.H.L., Thurstan R.H., Kotze D.J. *et al.*, 2019. Towards an urban marine ecology: characterizing the drivers, patterns and processes of marine ecosystems in coastal cities. *Oikos*, 128 (9), 1215-1242.
- Toh K.B., Ng C.S.L., Wu B., Toh T.C., Cheo P.R. *et al.*, 2017. Spatial variability of epibiotic assemblages on marina pontoons in Singapore. *Urban Ecosystems*, 20, 183-197.
- Tolosa I., Readman J., Blaevet A., Ghilini S., Bartocci J. *et al.*, 1996. Contamination of Mediterranean (Cote d'Azur) coastal waters by organotins and Irgarol 1051 used in antifouling paints. *Marine Pollution Bulletin*, 32, 335-341.
- Touchard F., Cerqueira F., Bierne N., Viard F., 2024. Adaptive alien genes are maintained amid a vanishing introgression footprint in a sea squirt. *Evolution Letters*, 8 (4), 600-609.
- Touchard F., Simon A., Bierne N., Viard F., 2023. Urban rendezvous along the seashore: ports as Darwinian field labs for studying marine evolution in the Anthropocene. *Evolutionary Applications*, 16 (2), 560-579.
- Tournadre J., 2014. Anthropogenic pressure on the open ocean: the growth of ship traffic revealed by altimeter data analysis. *Geophysical Research Letters*, 41, 7924-7932.
- Tribou M., Swain G., 2010. The use of proactive in-water grooming to improve the performance of ship hull antifouling coatings. *Biofouling*, 26, 47-56.
- Tulcan R.X.S., Liu L., Xiaoxia L., Ge Z., Rojas D.Y.F. *et al.*, 2024. PAHs contamination in ports: status, sources and risks. *Journal of Hazardous Materials*, 134937.
- Turesson H., Brönmark C., 2007. Predator-prey encounter rates in freshwater piscivores: effects of prey density and water transparency. *Oecologia*, 153, 281-290.
- Ulman A., Ferrario J., Forcada A., Arvanitidis C., Occhipinti-Ambrogi A. *et al.*, 2019a. A hitchhiker's guide to Mediterranean marina travel for alien species. *Journal of Environmental Management*, 241, 328-339.
- Ulman A., Ferrario J., Forcada A., Seebens H., Arvanitidis C. *et al.*, 2019b. Alien species spreading via biofouling on recreational vessels in the Mediterranean Sea. *Journal of Applied Ecology*, 56, 2620-2629.
- UNCTAD, 2022. *Review of Maritime Transport. Towards a green and just transition*, Genève, United Nations, 145 p.

- UNCTAD, 2023a. *UNCTADstat*. <https://unctadstat.unctad.org>
- UNCTAD, 2023b. *Review of Maritime Transport. Towards a green and just transition*, Genève, United Nations, 126 p.
- Underwood A.J., 1997. *Experiments in Ecology: Their Logical Design and Interpretation Using Analysis of Variance*, Cambridge University Press.
- UNEP, 2021. *From Pollution to Solution: A Global Assessment of Marine Litter and Plastic Pollution*, Nairobi, United Nations Environment Programme, 148 p.
- United Nations, Department of Economic and Social Affairs, Population Division, 2019. *World Urbanization Prospects: The 2018 Revision (ST/ESA/SER.A/420)*, New York, United Nations.
- Vail L.L., Tranter D., 1981. Experimental studies on the settlement and growth of Bryozoa in the natural environment. *Marine and Freshwater Research*, 32, 639-656.
- Valencia-Montoya W.A., Elfekih S., North H.L., Meier J.I., Warren I.A. *et al.*, 2020. Adaptive introgression across semipermeable species boundaries between local *Helicoverpa zea* and invasive *Helicoverpa armigera* moths. *Molecular Biology and Evolution*, 37 (9), 2568-2583.
- Valkirs A.O., Seligman P.F., Haslbeck E., Caso J.S., 2003. Measurement of copper release rates from antifouling paint under laboratory and in situ conditions: implications for loading estimation to marine water bodies. *Marine Pollution Bulletin*, 46, 763-779.
- Vanavermaete D., Hostens K., Le H.M., Lessuise A., Ruttens A. *et al.*, 2023. Short-and long-term assessment of PAH, PCB, and metal contamination in the Belgian part of the North Sea. *Chemosphere*, 310,136905.
- Vaselli S., Bulleri F., Benedetti-Cecchi L., 2008. Hard coastal-defence structures as habitats for native and exotic rocky-bottom species. *Marine Environmental Research*, 66 (4), 395-403.
- Verlaque M., Breton G., 2019. Biological invasion: long term monitoring of the macroalgal flora of a major European harbor complex. *Marine Pollution Bulletin*, 143228-241.
- Viard F., Riginos C., Bierne N., 2020. Anthropogenic hybridization at sea: three evolutionary questions relevant to invasive species management. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.*, 375 (1806), 20190547.
- Vicente V.S., Ferreira A.P., Peres P.A., Siqueira S.G.L., Leite F.P.P. *et al.*, 2021. Succession of marine fouling community influences the associated mobile fauna via physical complexity increment. *Marine and Freshwater Research*, 72 (10), 1506-1516.
- Vieira E.A., Flores A.A.V., Dias G.M., 2021. Colonization history meets further niche processes: how the identity of founders modulates the way predation structure fouling communities. *Oecologia*, 196 (4), 1167-1178.
- Vieira L.M., Jones M.S., Taylor P.D., 2014. The identity of the invasive fouling bryozoan *Watersipora subtorquata* (d'Orbigny) and some other congeneric species. *Zootaxa*, 3857 (2), 151-182.
- Vigarié A., 1961. L'histoire et la géographie devant l'écologie des ports. *Cahiers de sociologie économique*, (4), Le Havre, 3-31.
- Vigarié A., 1979. *Ports de commerce et vie littorale*, Paris, Hachette Université, 496 p.
- Vigarié A., 1989. *Géostratégie des océans*, Caen, Paradigme éd., coll. Transports et communication, 399 p.
- Voudrias E.A., Smith C.L., 1986. Hydrocarbon pollution from marinas in estuarine sediments. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 22, 271-284.
- Voulvoulis N., Scrimshaw M.D., Lester J.N., 2002. Comparative environmental assessment of biocides used in antifouling paints. *Chemosphere*, 47, 789-795.
- Vozzo M.L., Bishop M.J., Dafforn K.A., Steinberg P.D., Strain E.M.A. *et al.*, 2024. From experiment to intervention: a case study of scaling up marine eco-engineering from research to application. *Environmental Science & Policy*, 158, 103800.
- Vozzo M.L., Mayer-Pinto M., Bishop M.J., Cumbo V.R., Bugnot A.B. *et al.*, 2021. Making seawalls multifunctional: the positive effects of seeded bivalves and habitat structure on species diversity and filtration rates. *Marine Environmental Research*, 165105243.

- Vye S.R., Wynne-Jones S., Masterson-Algar P., Jenkins S.R., 2020. Exploring perceptions of marine biosecurity interventions: insights from the commercial marina sector. *Marine Policy*, 118, 104027.
- Waite M., Waldock M., Thain J., Smith D., Milton S., 1991. Reductions in TBT concentrations in UK estuaries following legislation in 1986 and 1987. *Marine Environmental Research*, 32, 89-111.
- Wang W., Wang J., Choi F.M.P., Ding P., Li X. *et al.*, 2020. Global warming and artificial shorelines reshape seashore biogeography. *Global Ecology and Biogeography*, 29 (2), 220-231.
- Weis P., Weis J.S., Proctor T., 1993. Copper, chromium, and arsenic in estuarine sediments adjacent to wood treated with chromated-copper-arsenate (CCA). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 36, 71-79.
- Welden N.A., 2020. The environmental impacts of plastic pollution. In: *Plastic Waste and Recycling* (T.M. Letcher, ed.), Academic Press, 195-222.
- Wernberg T., Krumhansl K.A., Filbee-Dexter K., Pedersen M.F., 2019. Status and trends for the world's kelp forests. In: *World Seas: An Environmental Evaluation* (S. Charles, ed.), vol. III: *Ecological Issues and Environmental Impacts*, Elsevier, 2nd Edition, 57-78.
- Whalen M.A., Whippo R.D.B., Stachowicz J.J., York P.H., Aiello E. *et al.*, 2020. Climate drives the geography of marine consumption by changing predator communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117 (45), 28160-28166.
- Whitehead A., Clark B.W., Reid N.M., Hahn M.E., Nacci D., 2017. When evolution is the solution to pollution: key principles, and lessons from rapid repeated adaptation of killifish (*Fundulus heteroclitus*) populations. *Evolutionary Applications*, 10 (8), 762-783.
- WHOI, 1952. Marine fouling and its prevention. Woods Hole Oceanographic Institution prepared for Bureau of Ships, Navy Dept., United States Naval Institute, Woods Hole, MA.
- Wiebe P.H., Ashjian C.J., Gallagher S.M., Davis C.S., Lawson G.L. *et al.*, 2004. Using a high-powered strobe light to increase the catch of Antarctic krill. *Marine Biology*, 144, 493-502.
- Wieczorek S.K., Todd C.D., 1998. Inhibition and facilitation of settlement of epifaunal marine invertebrate larvae by microbial biofilm cues. *Biofouling*, 12 (1-3), 81-118.
- Wilkie E.M., Bishop M.J., O'Connor W.A., 2012. Are native *Saccostrea glomerata* and invasive *Crassostrea gigas* oysters' habitat equivalents for epibenthic communities in south-eastern Australia? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 420, 16-25.
- Williams R., Erbe C., Ashe E., Beerman A., Smith J., 2014. Severity of killer whale behavioral responses to ship noise: a dose-response study. *Marine Pollution Bulletin*, 79, 254-260.
- Wu Y., Bogdanowicz S.M., Andres J.A., Vieira K.A., Wang B. *et al.*, 2020. Tracking invasions of a destructive defoliator, the gypsy moth (Erebidae: *Lymantria dispar*): population structure, origin of intercepted specimens, and Asian introgression into North America. *Evolutionary Applications*, 13, 2056-2070.
- Yebra D.M., Kiil S., Dam-Johansen K., 2004. Antifouling technology-past, present and future steps towards efficient and environmentally friendly antifouling coatings. *Progress in Organic Coatings*, 50, 75-104.
- Yoshida T., Jones L.E., Ellner S.P., Fussmann G.F., Hairston Jr N.G., 2003. Rapid evolution drives ecological dynamics in a predator-prey system. *Nature*, 424, 303-306.
- Zabin C., Ashton G.V., Brown C.W., Davidson I.C., Sytsma M.D. *et al.*, 2014. Small boats provide connectivity for nonindigenous marine species between a highly invaded international port and nearby coastal harbors. *Management of Biological Invasions*, 5, 97-112.
- Zarzero J., Antich A., Rius M., Wangensteen O.S., Turon X., 2024. A new sampling device for metabarcoding surveillance of port communities and detection of non-indigenous species. *Science*, 27 (1).
- Zhu B., Fitzgerald D.G., Mayer C.M., Rudstam L.G., Mills E.L., 2006. Alteration of ecosystem function by zebra mussels in Oneida Lake: impacts on submerged macrophytes. *Ecosystems* 9, 1017-1028.
- Zis T., Psaraftis H.N., 2017. The implications of the new sulphur limits on the European Ro-Ro sector. *Transportation Research Part D: Transport and Environment*, 52, 185-201.

Glossaire

Adaptation : processus par lequel les populations — et les traits des individus — évoluent dans un environnement donné, leur permettant d'atteindre une plus grande valeur sélective en réponse aux conditions environnementales du milieu.

Adaptation locale : capacité d'une population locale d'avoir une plus grande valeur sélective dans son environnement en comparaison de celle qu'elle aurait dans d'autres environnements.

Allèle (variant génétique) : forme alternative d'un gène, d'un locus ou d'une séquence d'ADN.

Anthropique : adjectif qualifiant un phénomène qui résulte de l'action directe ou indirecte de l'humain et de ses activités.

Antifouling : peintures ou traitements appliqués sur des structures immergées, notamment la coque des navires, pour empêcher l'installation d'organismes marins — participant au *biofouling*.

Artificialisation : modification du littoral, des côtes ou des fonds marins par l'installation d'infrastructures telles que digues, ports, plateformes, câbles, etc., entraînant une altération, une fragmentation ou un remplacement des habitats marins naturels.

Bathymétrie : mesure de la profondeur des fonds sous-marins (équivalent d'une topographie du fond de la mer).

Biocénose : ensemble d'organismes, toutes espèces confondues, coexistant et interagissant dans un même espace. Biotope et biocénose constituent ensemble un écosystème (voir **Biotope**).

Biofilm : communauté plus ou moins complexe de micro-organismes, tels que les bactéries, les champignons et les ciliés, coexistant à divers stades de successions au sein d'une matrice polymérique, sur divers substrats sédimentaires (épipsammiques) ou rocheux (épilithiques) comme sur d'autres organismes (comme les épibiontes, dont épiphytes).

Biofouling : ensemble d'organismes vivants se développant sur la coque de navires, les bouées, les cordages ou tout autre équipement immergé ou en contact avec l'eau ; les termes d'« encrassement biologique » ou de « salissures biologiques » sont aussi utilisés.

Biotope : ensemble des éléments non vivants (physiques, chimiques, etc.) d'un écosystème ; il s'agit du milieu de vie des organismes constituant une biocénose.

Challenging Water Quality Conditions (CWQ) (en français, conditions de qualité de l'eau difficiles) : désigne une eau de prise ambiante présentant des paramètres de qualité (y compris un taux élevé de matières en suspension ou de turbidité) qui rendent un système de gestion des eaux de ballast correctement installé, entretenu, exploité et homologué temporairement inopérant, en raison d'une limitation opérationnelle ou d'une incapacité à répondre à la demande d'exploitation.

Communauté : ensemble d'organismes appartenant à des populations d'espèces différentes, coexistant spatialement et temporellement, et constituant un réseau de relations. Au sens strict, ce terme est synonyme de biocénose ou de peuplement (« association de toutes les espèces vivant ensemble dans un même milieu »).

Convention BWB (Ballast Water Management) : Convention internationale pour le contrôle et la gestion des eaux de ballast et sédiments des navires, adoptée en 2004 et entrée en vigueur le 8 septembre 2017.

Dérive génétique : changements de la fréquence des allèles dus à des effets aléatoires — et non à de la sélection ou à de la mutation — de « tirage au sort » des génotypes parentaux au cours de générations successives. Ce tirage au sort est d'autant plus important que la taille efficace des populations — considérée comme le nombre d'individus qui vont effectivement transmettre leurs gènes à la génération suivante — est faible.

Dragage : opération réalisée dans les ports ou les chenaux de navigation permettant l'enlèvement des sédiments, sables et vases accumulés au fond des ports afin de maintenir une profondeur suffisante pour la navigation.

Écosystème : ensemble des communautés d'êtres vivants qui interagissent en générant un flux d'énergie et de matière.

Effet parental : effet se manifestant lorsque le phénotype d'un parent affecte directement le phénotype de ses descendants, et donc leur valeur sélective.

Espèce cryptogène : « espèce dont l'origine indigène ou introduite n'est pas démontrée » (Carlton, 1996).

Espèce exotique envahissante (EEE) : conformément aux définitions de l'UICN, de la Convention sur la diversité biologique, du Parlement européen et du Conseil de l'Europe, espèce introduite par l'humain en dehors de son aire de répartition naturelle (volontairement ou fortuitement) et dont l'implantation et la propagation ont des conséquences écologiques et/ou économiques et/ou sanitaires négatives.

Espèce non indigène (ENI) : espèce introduite par les activités humaines; ces dernières déplacent des organismes dans de nouvelles zones situées au-delà de leur aire de répartition naturelle, par exemple par le transfert d'eau de ballast des navires, le *biofouling* (voir **Biofouling**) et l'aquaculture.

Espèce fondatrice : définie par Paul Dayton en 1972, espèce déterminante modifiant son environnement et définissant la structure de la communauté. En 1994, Bruno et Bertness proposent de définir les espèces fondatrices comme des espèces d'influence, de grande taille, ayant un effet positif sur la communauté et incluant celles ayant un effet important en modifiant les conditions environnementales, les interactions entre espèces et la disponibilité en ressources par leur présence.

Évolution adaptative : changement de la composition génétique d'une population en réponse à des pressions de sélection.

Flexibilité phénotypique : expression de différents phénotypes par un même organisme grâce à des mécanismes d'acclimatation ou de plasticité phénotypique.

Flux de gènes : échanges d'allèles entre des populations, par exemple dus à la migration d'individus et à leur reproduction dans une population différente de leur lieu de naissance.

Fonctions : propriétés associées aux écosystèmes, parmi lesquelles la production primaire, la consommation et le flux d'énergie, la décomposition et le recyclage des nutriments, les flux de matière et les cycles biogéochimiques, les interactions biotiques (compétition, facilitation, prédation) et abiotiques, ou encore leur « stabilité » (voir **Stabilité**).

Génotype : ensemble des caractères génétiques d'un individu, qu'ils influent ou non sur son phénotype.

Hybridation anthropique : hybridation (croisement) entre des espèces due à la mise en contact au même endroit de ces espèces suite à leur transport par les activités humaines.

Hydrodynamisme : ensemble des caractéristiques décrivant les courants, les marées, les vagues, la houle et autres mouvements de la mer.

Introgression : flux de gènes d'une espèce donneuse vers une espèce receveuse au-delà de la première génération d'hybridation. Le terme « hybridation » est quelquefois également utilisé, bien qu'au sens strict il soit restreint à la première génération de croisement entre individus de deux espèces différentes.

Introgression adaptative : transfert de gènes par introgression qui procure un avantage adaptatif (une meilleure valeur sélective) à l'espèce receveuse.

Macrophytes : ensemble des macro-organismes photosynthétiques regroupant en milieux côtiers diverses plantes à fleurs (ex. : marais salants, prairies sous-marines), végétaux ligneux (ex. : mangroves) et macroalgues rouges, vertes ou brunes (ex. : bioconcrétions, forêts sous-marines), pour la plupart accrochés sur le fond, plus ou moins fermement selon les espèces, le type de substrat et les conditions hydrodynamiques.

Microphytobenthos : ensemble des micro-organismes photosynthétiques vivant sur le fond au sein de biofilms épipsammiques (où ils abondent), épilithiques ou épibiontes.

Modifications épigénétiques : changements de l'expression des gènes qui peuvent être réversibles, transmissibles et adaptatifs sans changement des gènes et de leurs séquences ADN eux-mêmes (c'est-à-dire sans changements de la composition génétique de la population).

Mutation *de novo* : apparition d'un nouveau variant génétique (allèle) dans une population, qui n'était pas présent dans la génération précédente.

Neige marine : ensemble des particules issues de la décomposition du plancton de surface, qui s'enfonce vers les profondeurs; elle joue un rôle important dans la séquestration du CO₂ (pompe biologique) et l'apport de nutriments aux organismes des grands fonds marins.

Parallélisme : évolution répétée du même phénotype ou génotype en réponse à des pressions de sélection identiques.

Perturbation : force ayant le potentiel d'affecter la structure des populations, des communautés, ou d'endommager l'écosystème en altérant l'environnement biotique ou abiotique (réattribution de la ressource). Les définitions précises sont multiples et complexifiées par l'emploi en anglais des termes *disturbances* et *press disturbances* — qu'on pourrait traduire comme un trouble, un bruit de fond, voire une pression — ou *pulse disturbances* — qu'on traduirait comme une perturbation soudaine et exceptionnelle vis-à-vis de la variabilité de ce bruit — le terme *disturbance* étant bien plus largement employé pour décrire les deux. On peut caractériser toute perturbation (dont les pressions) par un régime particulier lié à sa dimension temporelle (fréquence), sa taille, son intensité et sa sévérité.

Phénotype : ensemble des caractères physiques et biologiques d'un individu. Une partie du phénotype est déterminée par le génotype.

Phytoplancton : ensemble des micro-organismes photosynthétiques de la colonne d'eau, largement distribués dans l'arbre du vivant, comprenant procaryotes (ex. : cyanobactéries) et eucaryotes (ex. : dinoflagellés, diatomées).

Plasticité (phénotypique) : capacité d'un génotype donné à produire différents phénotypes en réponse à des changements environnementaux.

Prédation : consommation partielle ou létale d'un organisme par un autre, comprenant au sens large le broutage.

Pressions de sélection : facteurs abiotiques ou biotiques qui affectent la survie et la reproduction d'un organisme.

Propagules/pression de propagules : une propagule est la totalité ou une partie d'un organisme capable de réaliser un cycle de reproduction ou de multiplication. La pression de propagule décrit le nombre de propagules introduites au sein d'une communauté à travers un ou plusieurs événements d'introduction. Le terme de « pression de colonisation » est, lui, utilisé pour décrire le nombre d'espèces introduites dans un site, un écosystème ou une région.

Recrutement : établissement de nouveaux individus au sein d'une population (ou d'une communauté), qu'ils soient issus de cette même population ou d'une population distante.

Remobilisation : processus par lequel des sédiments ou des substances (ex. : des nutriments ou des polluants) déposés sur le fond marin sont remis en suspension dans la colonne d'eau sous l'effet de processus naturels (ex. : des courants) ou d'activités humaines (ex. : lors de dragage).

Sessile : organisme fixé sur un support naturel, par exemple la roche, ou artificiel, par exemple un ponton, et dans l'impossibilité de se déplacer une fois installé (ex. : moule sur un rocher).

Sorption/Désorption : processus physico-chimique par lequel une substance est retenue à la surface (adsorption) ou à l'intérieur (absorption) d'un solide ou d'un liquide. Ou, à l'inverse, processus par lequel les molécules absorbées (ou adsorbées) se détachent de leur substrat.

Stabilité (des écosystèmes) : concept qui décrit les réponses des écosystèmes (ou de ses composantes, telles que les communautés) face à de multiples changements environnementaux, comprenant des fluctuations périodiques et stochastiques ainsi que diverses perturbations (voir **Perturbation**) chroniques ou ponctuelles. Parmi les composantes de stabilité, on distingue entre autres la résistance, qui reflète la capacité d'un système à supporter ou absorber une perturbation sans montrer de changement visible, la réactivité, qui reflète la vitesse à laquelle ce système s'écarte de son état de référence, et la résilience, qui reflète sa capacité (c'est-à-dire sa vitesse) à se réorganiser et à revenir à son état de référence. Ces propriétés sont évaluées en termes de variations de fonction (ex. : biomasse totale) et de composition (taxonomique ou fonctionnelle).

Trophique (réseau) : représentation multi-agents de la manière dont les espèces se nourrissent les unes des autres dans une communauté.

Vagile : organisme capable de se déplacer activement, par exemple par la nage, ou passivement, par exemple grâce aux courants marins, dans son habitat.

Valeur sélective (ou *fitness*) : nombre de descendants viables et fertiles que produit en moyenne chaque individu par rapport au nombre produit par d'autres individus.

Variant structural : variant génétique défini par un changement de présence, d'abondance de position ou de direction d'un fragment génétique dans le génome, par exemple un polymorphisme d'insertion-délétion d'un gène ou une duplication d'un gène.

Variation génétique préexistante : ensemble de la variation génétique (ensemble des allèles) existant dans une population.

Liste des abréviations

ADN	Acide désoxyribonucléique
ADNe	ADN environnemental
AhR	Hydrocarbures aryliques
AIP	<i>Aryl hydrocarbon receptor-Interacting Protein</i>
AMP	Aire marine protégée
ARN	Acide ribonucléique
BWM	<i>Ballast Water Management</i>
CGDD	Commissariat général au développement durable
CNRS	Centre national de recherche scientifique
CPIE	Centre permanent d'initiatives pour l'environnement
CSV	Complexe de la spongieuse volante
CYP	Cytochromes P450 (CYP1A : <i>Cytochrome P450, family 1, subfamily A</i>)
DCE	Directive-cadre sur l'eau
DCSMM	Directive-cadre stratégique pour le milieu marin
DGAMPA	Direction générale des affaires maritimes, de la pêche et de l'aquaculture
EEE	Espèce exotique envahissante
ENI	Espèce non indigène
EPI	Échantillonneurs passifs intégratifs
ERC	Éviter-réduire-compenser
ERS	Évaluation du risque sanitaire
EROD	7-ethoxyresorufin-O-deethylase
ESPO	European Sea Ports Organisation
Geode	Groupe d'étude et d'observation sur le dragage et l'environnement
GéoMCE	Géolocalisation des mesures compensatoires
GES	Gaz à effet de serre
GST	Glutathion S-transférase
HAP	Hydrocarbures aromatiques polycycliques
Helcom	Convention de Helsinki
Hz	Hertz
Inrest	Institut nordique de recherche en environnement et en santé au travail
IRD	Institut de recherche pour le développement
ISO	International Standard Organisation (Organisation internationale de normalisation)
IWC	<i>In-water cleaning</i>

Life Programme de financement de l'Union européenne pour l'environnement et le changement climatique

Marpol Convention Marine Pollution

MarEEE Regards croisés sur les milieux marins portuaires : écologie-évolution-économie

MEPC Marine Environment Protection Committee

MNHN Muséum national d'histoire naturelle

Muse Montpellier Université d'Excellence

OFB Office français de la biodiversité

OHM Observatoires hommes-milieux

OMI Organisation maritime internationale

ONG Organisation non gouvernementale

Ospar Oslo-Paris, Convention pour la protection du milieu marin de l'Atlantique Nord-Est

PACA Provence-Alpes-Côte d'Azur

PCB Polychlorobiphényles

PCR *Polymerase chain reaction*

PFAS Polyfluoroalkylées

pH Potentiel hydrogène

POP Polluants organiques persistants

PPN Pas de pertes nettes

Repom Réseau national de surveillance de la qualité des eaux et des sédiments des ports maritimes

ROM 5.1 Recommandations pour les ouvrages maritimes 5.1

SER Society for Ecological Restoration

TBT Tributylétains

UGT UDP-glucuronosyltransférase

UICN Union internationale pour la conservation de la nature

WSA *Wet surface area*

ZEE Zone économique exclusive

Liste des auteurs

►► Coordinateurs scientifiques

Marc Bouchoucha, Ifremer, Coast, F-83500, La Seyne-sur-Mer, France

Hélène Rey-Valette, CEE-M, Université de Montpellier, CNRS, INRAE, Institut Agro Montpellier, Montpellier, France

Frédérique Viard, Isem, Université de Montpellier, CNRS, EPHE, IRD, Montpellier, France

►► Auteurs

Audrey Bruneau, Ifremer, Coast, F-17390 La Tremblade, France

Julie Carrière, Institut nordique de recherche en environnement et santé au travail (Inrest), Sept-Îles, Canada

Amélia Curd, Ifremer, Dyneco, F-29280 Plouzané, France

Elliot Dreujou, Institut nordique de recherche en environnement et santé au travail (Inrest), Sept-Îles, Canada

Éric Foulquier, LETG-Brest Geomer, UMR 6554 CNRS, IUEM-Université de Bretagne Occidentale, F-29280 Plouzané, France

Robin Gauff, Chioggia Hydrobiological Station « Umberto D'Ancona », département de Biologie, Université de Padova, Chioggia, Italie

Marie-Pierre Halm-Lemeille, Ifremer, Biodivenv, F-97231 Le Robert, France

Coraline Jabouin, OFB, F 34470 Pérois, France

Jean Charles Leclerc, Sorbonne Université, CNRS, UMR 7144 AD2M, Station biologique de Roscoff, 29680 Roscoff, France

Céline Reisser, Marbec, Université de Montpellier, CNRS, Ifremer, IRD, Montpellier, France

Cécile Massé, PatriNat (OFB, MNHN, CNRS, IRD), F-75005 Paris, France

Florence Menet, Ifremer, Coast, F-14520 Port en Bessin, France

Sylvain Pioch, Laboratoire Lagam, Université de Montpellier Paul-Valéry, Montpellier, France

Lucille Sevaux, CEE-M, Université de Montpellier, CNRS, INRAE, Institut Agro Montpellier, Montpellier, France

Crédits iconographiques

Figure 1.1, p. 30 : © E. Dreujou et J. Carrière, Inrest, 2025; **Figure 2.1, p. 34** : traduction des auteurs, d'après © UNCTAD, 2023a, données mises à jour en novembre 2023 (<https://creativecommons.org/licenses/by/3.0/igo/>); **Figure 2.2, p. 35** : traduction des auteurs, d'après © UNCTAD, 2022 (<https://creativecommons.org/licenses/by/3.0/igo/>); **Figure 2.3, p. 40** : © É. Foulquier, 2025, d'après les données du World Port Index, Institute of Shipping Economics and Logistics; **Figure 2.4, p. 43** : traduction des auteurs, figure modifiée d'après Davidson *et al.*, 2018, © 2018 The Authors. Journal of Applied Ecology © 2018 British Ecological Society; **Figure 2.5, p. 49** : A) Gabriel Bray, domaine public, *via* Wikimedia commons; B) © Photo by Hydrex NV/Subsea Industries; **Figure 3.1, p. 56** : A) © C. Massé, 2025; B-C) © M. Altamirano, 2025; D) J.-C. Lerclec, 2025; E) © W. Thomas, 2025; **Figure 3.2, p. 61** : © J.-C. Leclerc, 2025; **Figure 3.3, p. 64** : © J.-C. Leclerc, 2025; **Figure 4.1, p. 69** : © C. Reisser, 2025; **Figure 4.2, p. 72** : © F. Viard, 2025; **Figure 4.3, p. 75** : © C. Reisser, 2025; **Figure 4.4, p. 77** : © Vieira *et al.*, 2014, *via* Wikimedia commons (<https://creativecommons.org/licenses/by/3.0/>); **Figure 4.5, p. 78** : © F. Viard, 2025, d'après Whitehead *et al.*, 2017 (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>); photographie de NOAA, domaine public, *via* Wikimedia commons; **Figure 4.6, p. 81** : © F. Viard, 2025; **Figure 4.7, p. 82** : © F. Viard, 2025; **Figure 5.1, p. 87** : d'après Geode, Cerema, 2014, © Cerema; **Tableau 5.2, p. 92-94** : ligne 1 : © O. Dugornay, *via* Wikimedia Commons (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>); ligne 2 : © Dugornay Olivier (2010). Campagne IBTS 2010 - Mise à l'eau d'une bouteille de prélèvement d'eau de mer. Ifremer. <https://image.ifremer.fr/data/00569/68120/>; lignes 3 et 6 : © M. Bouchoucha, 2025; ligne 4 : © Dugornay Olivier (2010). Campagne IBTS 2010 - Mise à l'eau du filet « Bongo » pour la capture du zooplancton. Ifremer. <https://image.ifremer.fr/data/00784/89573/>; ligne 5 : © F. Viard, 2025; ligne 7 : © Dugornay Olivier (2010). Nasse à poissons. Ifremer. <https://image.ifremer.fr/data/00554/66611/>; ligne 8 : © Dugornay Olivier (2021). Campagne SUCHI-Med - Poche de moules et mouillage en station artificielle. Ifremer. <https://image.ifremer.fr/data/00735/84738/>; ligne 9 : © A. Veron et F. Vincent-Hubert, 2025; lignes 10 et 12 : © Dugornay Olivier (2020). Échantillonneurs passifs. Ifremer. <https://image.ifremer.fr/data/00699/81060/>; lignes 11 et 13 : © Ecométrie; ligne 14 : © J.-L. Gonzalez, 2025; **Figure 5.2, p. 94** : d'après Ecométrie, 2024; **Figure 6.1, p. 106** : fond généré par IA, DALL-E (02/09/2024); poissons : © M. Bouchoucha, 2025 et © Tracey Saxby, Integration and Application Network ([ian.umces.edu/media-library](https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/)) (<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>); **Figure 6.2, p. 108** : © S. Pioch, 2025; **Figure 6.3, p. 111** : A) Biohut - Monaco Fontvieille - Octobre 2024 © Leslie Bissey; B) Dugornay Olivier (2020). Récifs artificiels dans le port de La Seyne-sur-Mer. Ifremer. <https://image.ifremer.fr/data/00699/81096/>; C) © Dalle Seaboost; D) 2017_Carro - BH_Ponton © RD; E) Dugornay Olivier (2022). Récifs artificiels dans le port de La Ciotat. Ifremer. <https://image.ifremer.fr/data/00818/92973/>; **Figure 7.1, p. 132** : © cpielidoc.org

En couverture : Suivi des communautés sur des structures éco-conçues dans le port de La Ciotat, Bouches-du-Rhône, France.

© Olivier Dugornay/Ifremer, <https://image.ifremer.fr/data/00818/92982/>

Coordination éditoriale : Aude Boufflet

Édition : Juliette Blanchet

Mise en pages et couverture : Hélène Bonnet

Achevé d'imprimer

Dépôt légal

Les ports jouent un rôle économique, social et géopolitique central, notamment à travers le commerce international. Avec la montée en puissance des enjeux environnementaux, ils deviennent des éléments clés des politiques de décarbonation et de lutte contre les pollutions. Ils abritent également des écosystèmes marins spécifiques dont l'existence est assez peu connue.

Cet ouvrage explore les caractéristiques des habitats marins portuaires, les rôles écologiques des navires, mais aussi les dynamiques écologiques et évolutives propres aux communautés marines portuaires. Une attention particulière est portée aux espèces non indigènes, introduites par les activités maritimes et caractéristiques de ces milieux. Les auteurs examinent les solutions concrètes pour minimiser l'impact des ports sur les écosystèmes marins naturels grâce au développement d'outils d'observation adaptés, à l'ingénierie écologique, mais aussi à travers les leviers que sont la gouvernance portuaire et l'implication des usagers.

S'adressant aux étudiants, aux chercheurs en sciences marines et environnementales, aux parties prenantes de la gestion des ports ainsi qu'aux lecteurs curieux, ce livre propose une exploration inédite des habitats marins portuaires. Il s'inscrit dans le cadre de l'émergence d'une écologie marine urbaine, discipline qui s'appuie sur une vision élargie de l'écologie pour étudier les interactions complexes entre les dynamiques des systèmes naturels et celles des sociétés humaines.

Marc Bouchoucha est chercheur en environnement marin à l'Ifremer. Ses travaux portent sur l'écologie de la restauration des milieux côtiers anthropisés, notamment les zones portuaires et la surveillance de la contamination chimique en mer.

Maître de conférences en économie et spécialiste de la gestion intégrée et de la résilience des zones côtières, **Hélène Rey-Valette** travaille sur l'adaptation au changement climatique, la gouvernance environnementale et l'évaluation des services écosystémiques ainsi que leur contribution au bien-être des populations.

Frédérique Viard est directrice de recherche au CNRS, spécialisée en écologie et biologie évolutive marine. Elle a mené des travaux pionniers utilisant l'ADN pour étudier l'évolution des espèces indigènes et non-indigènes, et décrire les communautés des habitats portuaires.

éditions
Quæ

Éditions Cirad, Ifremer, INRAE
www.quae.com



UNIVERSITÉ DE
MONTPELLIER



25 €

ISBN : 978-2-7592-4175-0



9 782759 241750

ISSN : 1777-4624
Réf. : 03023