



Établissement croissant d'espèces de poissons non indigènes dans le bassin de la Seine : aperçu des approches à moyen et à long terme

Jérôme Belliard^{1*}, Sarah Beslagic², Julien Boucault³ et Amandine Zahm¹

¹ Université Paris-Saclay, INRAE, UR HYCAR, Paris, France, ² Chercheur indépendant, Cherbourg, France, ³ Union des Fédérations de pêche et de protection des milieux aquatiques du Bassin Seine Normandie, Montreuil, France

OPEN ACCESS

Édité par:

Gertrud Haidvogel,

Université des ressources naturelles et des sciences de la vie de Vienne, Autriche

Revu par:

Pedro Segurado,

Université de Lisbonne, Portugal

Rob Prêteurs,

Université Radboud Nimègue,

Pays-Bas

* Correspondance:

Jérôme Belliard

jerome.belliard@inrae.fr

Rubrique spécialité :

Cet article a été soumis à

Biogeography and Macroecology,

une section de la revue

Frontiers in Ecology and Evolution

A reçu: 29 mars 2021

Accepté: 20 juillet 2021

Publié : 03 septembre 2021

Citation:

Belliard J, Beslagic S, Boucault J

et Zahm A (2021) Établissement

croissant d'espèces de poissons non indigènes dans le bassin de la Seine :

Insights du moyen-

et les approches à long terme.

Devant. Écol. Évol. 9:687451.

doi: 10.3389/fevo.2021.687451

La propagation d'espèces non indigènes est aujourd'hui reconnue comme une menace majeure pour la biodiversité des écosystèmes d'eau douce. Cependant, depuis très longtemps, l'introduction et l'acclimatation de nouvelles espèces ont été perçues principalement comme une source de richesse pour les sociétés humaines. Ici, nous avons examiné l'établissement d'espèces de poissons non indigènes dans le bassin de la Seine d'un point de vue historique en adoptant une double approche. Dans un premier temps, à l'échelle du bassin tout entier, à partir de diverses sources écrites et archéologiques, nous avons retracé la chronologie, au cours du dernier millénaire, des implantations d'espèces allochtones. Dans un deuxième temps, en analysant le suivi des poissons de plusieurs centaines de sites couvrant la diversité des rivières et des ruisseaux, nous avons examiné l'évolution du nombre et de l'abondance des espèces non indigènes dans les communautés de poissons locales au cours des trois dernières décennies. La première introduction d'espèce documentée remonte au XIII^e siècle mais c'est à partir du milieu du XIX^e siècle que les tentatives d'introduction se sont accélérées. Aujourd'hui, ces introductions ont atteint un niveau sans précédent et 46% des espèces recensées dans le bassin sont allochtones. Au cours des trois dernières décennies, les espèces non indigènes ont continué à augmenter au sein des communautés de poissons à la fois en termes de nombre d'espèces et d'abondance d'individus. Les augmentations les plus prononcées sont notées sur les grands fleuves et les sites où les pressions anthropiques sont fortes. Les voies navigables reliant les bassins européens, la mondialisation des échanges et le changement climatique en cours fournissent un contexte général suggérant que l'augmentation de la proportion d'espèces non indigènes dans les communautés de poissons du bassin de la Seine devrait se poursuivre pendant plusieurs décennies.

Mots-clés : espèces exotiques, espèces exotiques, biodiversité historique, trajectoire écologique, rivière Seine, communauté de poissons de rivière

INTRODUCTION

L'établissement d'espèces non indigènes est désormais omniprésent dans le monde et est progressivement devenu l'une des menaces majeures pour la biodiversité (IPBES, 2019; Pyšek et al., 2020). Les incidences d'espèces non indigènes sur les écosystèmes peuvent être nombreuses et étendues, en particulier lorsqu'elles présentent un degré élevé d'invasion (Mooney et Cleland, 2001; Simberloff, 2011). Les espèces non indigènes peuvent provoquer des déclin massifs de certaines espèces indigènes par le biais d'interactions compétitives ou de prédation, même

conduisant à leur extinction (Corbin et D'Antonio, 2004; Bellard et al., 2016; Doherty et al., 2016). Ils peuvent altérer l'environnement et par conséquent remodeler profondément les communautés biologiques et les écosystèmes préexistants (Dassonville et al., 2008; Emery-Butcher et al., 2020). Ils peuvent induire des modifications génétiques dans les populations indigènes par des processus d'hybridation (Rhymer et Simberloff, 1996; Muhlfeld et al., 2009). Ils peuvent être des vecteurs d'agents pathogènes et de parasites qui peuvent affecter négativement les espèces indigènes (LyMBERY et al., 2014). Ils peuvent conduire à une profonde restructuration des réseaux trophiques notamment par effets en cascade (David et al., 2017). Au-delà de celles-ci, les espèces non indigènes sont également susceptibles de générer des dommages socio-économiques, par exemple en réduisant les productions végétales ou les rendements de la pêche, en perturbant les infrastructures de transport ou d'approvisionnement en eau ou en affectant directement la santé humaine (Pejchar et Mooney, 2009; Mazza et al., 2014; Pyšek et al., 2020).

Ces problèmes sont particulièrement aigus dans les écosystèmes d'eau douce, où les espèces non indigènes semblent générer des impacts écologiques et socio-économiques plus importants que leurs homologues terrestres (Sala et al., 2000; Moorhouse et Macdonald, 2015). Or, si les conséquences négatives avérées ou anticipées des introductions d'espèces sont de plus en plus mises en évidence, cela n'a pas toujours été le cas, et pendant longtemps l'acclimatation de nouvelles espèces non indigènes a été avant tout perçue comme une source de richesse pour les sociétés humaines, par fournissant une plus grande production de bétail et de cultures, en développant les milieux naturels et en tant que ressources récréatives (Anderson, 1992; Gozlan, 2008). Ceci s'applique particulièrement aux écosystèmes d'eau douce où, très tôt, certaines espèces de poissons ont été déplacées hors de leur aire d'origine, en association avec l'émergence et le développement de la pisciculture (Hosmann, 1995, 2005; Balon, 2004).

Dans cet article, nous avons étudié la dynamique à long terme de l'établissement de poissons non indigènes dans le bassin de la Seine, un territoire d'Europe occidentale où les écosystèmes d'eau douce ont été très tôt utilisés et transformés par les sociétés humaines. Pour cela, nous avons adopté une approche considérant deux échelles temporelles et spatiales imbriquées et complémentaires pour répondre à cette problématique. Dans un premier temps, considérant l'ensemble du bassin, nous avons retracé la chronologie, au cours du dernier millénaire, des implantations ou tentatives d'introduction d'espèces de poissons non indigènes en compilant diverses sources écrites et archéologiques. Cette approche fournit un aperçu complet mais grossier de l'occurrence d'espèces non indigènes au cours des siècles passés dans le bassin en raison de la difficulté d'obtenir des informations quantitatives et spatialement étendues pour les périodes les plus anciennes. Dans un deuxième temps, en analysant les données de surveillance des poissons de plusieurs centaines de sites couvrant la diversité des rivières et des ruisseaux du bassin de la Seine, nous avons examiné les changements de nombre et d'abondance des espèces non indigènes dans les communautés de poissons locales au cours des trois dernières décennies. En fournissant des données quantitatives et spatialisées précises, cette seconde approche permet de détailler et de nuancer les tendances temporelles rapportées par l'approche à plus long terme en se focalisant sur la période la plus récente.

Au cours du dernier millénaire, nous avons émis l'hypothèse que l'établissement d'espèces de poissons non indigènes a régulièrement augmenté et même accéléré. Pour la période la plus récente, et conformément à

l'hypothèse précédente, nous avons postulé que l'augmentation des espèces non indigènes au sein des communautés locales s'est également amplifiée au cours des trois dernières décennies malgré l'augmentation des réglementations visant à restreindre leur introduction. De plus, nous pensons que ces tendances pourraient varier considérablement d'une rivière à l'autre, avec des augmentations plus fortes sur les rivières plus grandes et celles soumises à de fortes pressions anthropiques, potentiellement plus sujettes à l'établissement d'espèces non indigènes.

MATÉRIAUX ET MÉTHODES

Le bassin de la Seine

Le bassin de la Seine s'étend sur plus de 76 000 km² dans le nord-ouest de la France. Son débit moyen est aujourd'hui de 450 m³

s⁻¹ dans la partie amont de son estuaire, avec un régime hydrologique pluvial/océanique. Plus de 95% du bassin se trouve dans un grand bassin sédimentaire à basse altitude (<500 m) (Flipo et al., 2021). Les conditions naturelles du bassin ont facilité le développement précoce d'une importante population humaine. Dès le Moyen Âge, l'homme a une forte empreinte sur les cours d'eau, notamment avec l'implantation généralisée des moulins à eau, l'agrandissement des étangs piscicoles, et plus tard la construction de canaux reliant le bassin de la Seine aux bassins voisins (Billen et al., 2007; Louvain et al., 2009). L'impact humain s'est considérablement accru à partir du XIXe siècle avec l'industrialisation, la canalisation systématique des grands fleuves et la régulation de leurs débits, l'intensification des pratiques agricoles et la forte croissance des populations humaines, notamment dans les grandes agglomérations situées autour de Paris et ses banlieues et le long des grands cours d'eau (Meybeck et al., 2018; Flipo et al., 2021). La population humaine totale du bassin de la Seine est passée d'env. 3 millions de personnes au XIIIe siècle, à 8 millions vers 1900 et à 16,7 en 2015 (Billen et al., 2009; Flipo et al., 2021).

Approche globale : l'ensemble du bassin au cours du dernier millénaire

Afin de répertorier les espèces non indigènes enregistrées dans le bassin et documenter leur moment d'introduction, nous avons utilisé des sources historiques écrites et archéologiques. En particulier, nous explorons la base de données CHIPS qui compile les informations extraites de l'analyse des archives historiques et comprend des données relatives à la répartition passée des espèces de poissons dans le bassin de la Seine pour la période comprise entre le 16e et le milieu du 20e siècle (Beslagic et al., 2013). Des sources d'information complémentaires plus récentes ont été mobilisées (atlas de répartition des espèces, mentions de pêcheurs, rapports, etc.) pour les espèces les plus récemment introduites. Occasionnellement, nous avons également intégré des données archéologiques pour consolider ou compléter les informations fournies par les sources écrites (Beslagic et Belliard, 2014). Par la suite, suite Copp et al. (2005) nous avons utilisé le mot « introduction » dans un sens large, signifiant l'apparition d'une espèce dans un nouveau lieu en raison d'un transfert mécanique (intentionnel ou non) par l'homme, ou après avoir surmonté ou supprimé des barrières de colonisation (par exemple, suite à la création d'un canal reliant des bassins initialement isolés).

Pour chaque espèce, nous avons déterminé la date d'introduction. Pour certaines espèces, les sources disponibles ne permettaient pas de

établir une année précise d'introduction ou d'observation. Dans de tels cas, la date était précisée de manière plus approximative (généralement la décennie correspondante). Dans certains cas, les diérentes sources disponibles ont fourni des informations contradictoires concernant les dates possibles (par exemple, entre données archéologiques, mentions de tentatives volontaires d'introductions et premières observations d'individus dans la nature). Dans de tels cas, nous avons privilégié les premières observations d'individus dans les rivières ou les lacs pour établir la date d'introduction. Nous avons également noté si l'espèce était toujours présente dans le bassin, si elle était naturalisée (population(s) autosuffisante(s) avec une reproduction naturelle réussie) ou non et son origine biogéographique (origine européenne vs. non européenne). Pour les espèces anciennement introduites mais qui ne sont plus présentes dans le bassin,

Approche détaillée : les communautés locales au cours des trois dernières décennies

Pour étudier plus en détail les changements les plus récents dans la distribution et l'abondance des espèces non indigènes dans différents cours d'eau, nous avons examiné les résultats de la pêche électrique réalisée entre 1990 et 2018 dans le bassin de la Seine (Observatoire des Poissons du bassin Seine Normandie). Nous avons sélectionné des sites avec des échantillons disponibles pendant au moins deux années différentes au cours de cette période, résultant en un ensemble de données comprenant 3 412 échantillons de poissons provenant de 453 sites différents. Le nombre d'échantillons de poissons variait considérablement d'un site à l'autre, allant de 2 pour 144 sites à 44 pour le site le plus surveillé.

L'électropêche a été effectuée à des périodes de faible débit et a suivi les directives de la norme européenne (CEN, 2003). Les protocoles d'échantillonnage mis en œuvre peuvent varier d'un site à l'autre et peuvent occasionnellement évoluer dans le temps pour un site donné. Pour chaque échantillon, les conditions d'échantillonnage ont été décrites par trois variables qualitatives : (1) la stratégie d'échantillonnage (3 modalités : échantillonnage complet du tronçon d'étude ; échantillonnage partiel de zones d'habitat de tailles hétérogènes ; échantillonnage d'abondance ponctuelle), (2) l'échantillonnage mode (3 modalités : à gué ; à partir d'un bateau ; mixage à gué et échantillonnage en bateau), et (3) le nombre de passages successifs (3 modalités : 1 passage ; 2 passages successifs ; 3 passages successifs). De plus, pour chaque échantillon, la surface échantillonnée (en m²) a également été déterminé.

Les sites étaient caractérisés par les deux variables suivantes : le bassin versant (CA) (km²) et la densité d'habitants de la commune où se situe le site (HDens) (hab./km²).

Les densités d'habitants ont été calculées pour l'année 2015 et attribuées quelle que soit l'année d'échantillonnage. Ce faisant, nous avons supposé que la densité d'habitants avait relativement peu changé pour un site donné au cours des 30 dernières années et que les variations les plus significatives de cette variable étaient liées aux différences entre les sites. Par la suite, CA et HDens ont été utilisés comme indicateurs de la taille de la rivière et de l'intensité de la pression anthropique locale, respectivement. Sur tous les sites de notre ensemble de données, le CA variait entre 1,5 et 72 462,4 km² et la densité de population humaine entre 1 et 21 146 hab./km².

¹<https://www.observatoire-poissons-seine-normandie.fr>

Nous avons récupéré un ensemble de métriques de chaque échantillon à utiliser comme variables indicatrices pour analyser les tendances temporelles des poissons non indigènes dans les communautés locales : nombre de poissons non indigènes espèce (S_{nnat}), proportion d'espèces non indigènes ($S\%_{nnat}$) (C.-à-d. nombre d'espèces non indigènes/nombre total d'espèces), absolu abondance d'individus d'espèces non indigènes (N_{nnat}) et proportion d'individus d'espèces non indigènes ($N\%_{nnat}$) (C'est-à-dire nombre d'individus d'espèces non indigènes/nombre total de individus) dans l'échantillon.

Nous avons utilisé des modèles mixtes linéaires généralisés (GLMM) pour explorer les changements dans les métriques des espèces non indigènes au fil des ans (Bolker et al., 2009; Zuur et al., 2009). Dans ces modèles, nous avons considéré à la fois le site et les conditions d'échantillonnage comme des effets aléatoires pour tenir compte de la non-indépendance des observations au sein des sites et des protocoles d'échantillonnage. Un nombre raisonnablement élevé de niveaux est recommandé pour les variables aléatoires afin d'estimer correctement leur variance associée (Crawley, 2002), ce qui n'était clairement pas le cas avec chacune de nos variables de conditions d'échantillonnage initiales (trois niveaux pour chaque variable). Nous avons donc construit une nouvelle variable (Samp) en croisant les trois variables initiales, reflétant les différentes modalités d'échantillonnage représentées dans notre jeu de données. Notons que certaines modalités des anciennes variables n'ayant jamais été associées, cette nouvelle variable ne comprenait que neuf niveaux diérents.

Dans une première étape, nous avons analysé les variations des différentes métriques des espèces non indigènes avec les GLMM incluant l'année d'échantillonnage (Année) et son terme quadratique (Année²) comme effets fixes, et deux effets aléatoires croisés, l'identité du site (Site) et le mode d'échantillonnage (Samp). Cette étape a été conçue pour détecter les tendances temporelles globales des variables des espèces non indigènes sur la période 1990-2018. Terme Année² a été utilisé pour tester une éventuelle tendance temporelle non monotone.

Dans un second temps nous avons étendu les modèles précédents en ajoutant CA et HDens, leurs termes quadratiques (CA² et HDens²) et leurs interactions respectives avec Year en tant qu'effets fixes. Cette étape a été menée pour tester si les tendances temporelles des variables des espèces non indigènes pouvaient varier selon les attributs du site (taille du cours d'eau ou niveau de pressions anthropiques).

Pour tous les GLMM, la sélection des effets fixes les plus pertinents a été basée sur les valeurs AIC. Un effet fixe donné n'était inclus dans le modèle final que s'il entraînait une diminution de la valeur AIC > 2 par rapport au modèle alternatif excluant cet effet fixe.

Nous avons implémenté des GLMM binomiaux pour prédire $S\%_{nnat}$ et $n\%_{nnat}$ et les GLMM de Poisson pour prédire S_{nnat} et n_{nnat} . Pour les modèles prédisant N_{nnat} , nous avons ajouté la zone d'échantillon en tant que variable de décalage (transformée en log car Poisson GLMM utilise lien logarithmique) pour tenir compte de son hétérogénéité entre les échantillons (Zuur et al., 2009). Avant leur utilisation dans les modèles, les variables d'effets fixes ont été standardisées et transformées pour éviter les problèmes de calcul des paramètres lors de la définition du modèle. L'année a été centrée sur la valeur de 2004, puis divisée par le nombre total d'années d'échantillonnage (en conséquence, la variable transformée variait entre -1, correspondant à 1990, et +1, correspondant à 2018). L'AC et la densité d'habitants étaient d'abord Journal dix-transformée puis centrée et standardisée (conduisant à une variable finale avec une valeur moyenne de 0 et un écart type de 1). Les GLMM ont été implémentés en utilisant les packages R lme4

version 1.1–26 (Bates et al., 2015) et MuMIn version 1.43.17 (pour les pseudo- R^2 calcul).

RÉSULTATS

Tendances à long terme

Nous avons identifié 37 espèces de poissons non indigènes différentes établies dans le bassin de la Seine ou ayant subi des tentatives d'introduction (**Tableau supplémentaire 1**). Parmi elles, 28 espèces sont encore recensées de 2000 à 2020, représentant 46% de l'ensemble espèces actuellement présentes dans tout le bassin. Cependant, 6 de ces 28 espèces (*Acipenser baerii*, *Acipenser ruthenus*, *Ctenopharyngodon idella*, *Hypophthalmichthys molitrix*, *Oncorhynchus mykiss*, et *Salvelinus fontinalis*) semblent se maintenir uniquement par la libération récurrente de nouveaux individus (aucune population connue autosuffisante).

La carpe commune (*Cyprinus carpio*), maintenant répandue, est la première espèce non indigène introduite documentée qui s'est répandue dans tout le bassin à partir du XIIIe siècle avec le développement de la pisciculture. Les introductions intentionnelles ou accidentelles d'espèces non indigènes sont restées assez faibles pendant longtemps et ont connu une forte accélération au cours de la seconde moitié du XIXe siècle (**Chiffres 1, 2**). Après une phase de déclin dans la première moitié du 20e siècle surtout entre les deux guerres mondiales, ces introductions ont repris avec encore plus d'intensité dans la seconde moitié du 20e siècle et plus encore au cours des deux dernières décennies (**Figure 2**), avec un nombre moyen de quatre nouvelles espèces arrivant par décennie pour la période 2000-2020 (3,5 espèces si l'on considère les espèces encore présentes en 2020) (**Figure 1**).

Il est à noter que de nombreuses espèces introduites au cours de la seconde moitié du XIXe siècle ne se sont pas établies et ont rapidement disparu, ce qui n'a pas été le cas par la suite et notamment lors de la deuxième vague d'introductions à partir du milieu du XXe siècle (**Figure 2**). Il est intéressant de noter que près de 60 % des espèces introduites au 19e siècle provenaient de l'extérieur de l'Europe (principalement d'Amérique du Nord), alors que depuis le 20e siècle elles ne représentaient que 38 %.

Tendances des dernières décennies

Vingt-deux espèces non indigènes différentes ont été identifiées dans les échantillons de pêche électrique, représentant une partie substantielle de l'ensemble des espèces non indigènes enregistrées dans l'ensemble du bassin. L'importance des espèces non indigènes variait considérablement entre les stations et les années. 70 % des sites d'étude ont hébergé des espèces non indigènes pendant au moins un an. Le nombre maximum d'espèces non indigènes dans un échantillon était de 6 et le nombre maximum d'individus capturés était de 2,8/m². Les proportions maximales de poissons non indigènes dans les échantillons étaient respectivement de 50 et 90 % si l'on considère le nombre d'espèces ou l'abondance des individus.

Des modèles simples ont montré une tendance significative à l'augmentation du nombre et de l'abondance des espèces non indigènes dans les communautés de poissons au fil du temps (**Tableau 1** et **Figure 3**). Cependant, l'inclusion de l'année dans les modèles (avec un coefficient négatif) suggère que cette tendance s'est ralentie, et même légèrement inversée dans le cas du nombre d'espèces non indigènes, ces dernières années (**Figure 3**). Dans une situation typique, les modèles ont prédit une augmentation

de 0,40 à 0,67 espèce (soit une augmentation de 70 % par rapport à la valeur initiale) et de 0,52 à 2,28 individus par 1000 m²

échantillonnés (c'est-à-dire une augmentation de 340% par rapport à la valeur initiale) entre 1990 et 2018. Bien qu'il y ait eu une tendance à l'augmentation du nombre et de l'abondance des espèces indigènes au cours de la même période (résultats non présentés), nos modèles ont également prouvé que la proportion d'espèces non indigènes et la proportion d'individus d'espèces non indigènes ont augmenté de manière significative au fil du temps avec, encore une fois, une légère inversion de la tendance au cours de la dernière décennie (**Tableau 1** et **Figure 3**). Ces changements étaient néanmoins très limités en ampleur pour la proportion d'espèces (valeurs prévues de 0,056 et 0,072 pour 1990 et 2018, respectivement) et encore plus pour la proportion d'individus (valeurs prévues de 0,0030 et

0,0034 pour 1990 et 2018, respectivement). Pseudo marginal R^2 des modèles ont montré que les effets temporels fixes expliquaient une part très faible, quoique significative, de la variance des métriques (2,6 % au maximum), en particulier pour les métriques représentant des proportions (**Tableau 1**).

Les paramètres environnementaux et leurs interactions avec l'année expliquent une part significative de la variation de l'importance des espèces non indigènes au sein des communautés de poissons. Dans l'ensemble, les métriques des espèces non indigènes présentaient des valeurs plus élevées à mesure que la densité de population humaine de l'AC et du site augmentait (**Chiffres 4–6**). Cependant, ce schéma général a fait l'objet d'exceptions ponctuelles comme le cas de l'abondance et de la proportion d'individus d'espèces non indigènes qui ne présentaient pas de variations nettes avec l'AC au début du suivi (**graphique 5**).

L'importance des effets d'interaction entre l'année et l'AC (tous modèles) et l'année et la densité d'habitants (N_{nat} et n_{nat} modèles seulement) a indiqué que la dynamique temporelle des non-les espèces indigènes variaient fortement selon les caractéristiques environnementales des sites, avec une progression plus forte lorsque la taille des rivières et le niveau d'anthropisation augmentaient (**Chiffres 4–6**).

Les réponses du modèle ont même suggéré une légère baisse de toutes les espèces non indigènes métriques au fil du temps pour les plus petits bassins versants (quelques dizaines de km²

ou moins) (**figures 4, 5**).

DISCUSSION

Évolution à long terme à l'échelle du bassin

Pendant longtemps, la littérature sur la biologie des poissons a évoqué le rôle précurseur de la civilisation romaine dans la diffusion d'espèces de poissons non indigènes dans toute l'Europe, et en particulier de la carpe commune (Balon, 2004; Keith et al., 2011). En croisant les sources historiques et archéologiques, Hoffmann a remis en cause ce point de vue et a démontré que la diffusion de la carpe en Europe a eu lieu plus tardivement et s'est progressivement étendue à l'époque médiévale en lien avec le développement de la pisciculture en étang (Hosmann, 1995, 1996). Plus précisément, pour le bassin de la Seine, les premières mentions écrites et archéologiques remontent au 13^{ème} siècle et suggèrent que la carpe est très probablement la première espèce de poisson qui a été intentionnellement introduite dans le bassin versant (Beslagique, 2013). En outre, il convient de noter que le statut indigène de certaines espèces reste incertain, en particulier pour certaines espèces européennes largement réparties qui pourraient avoir été déplacées d'un bassin à un autre dans un passé lointain. A titre d'exemple, en suivant Kottelat et Freyhof (2007) et

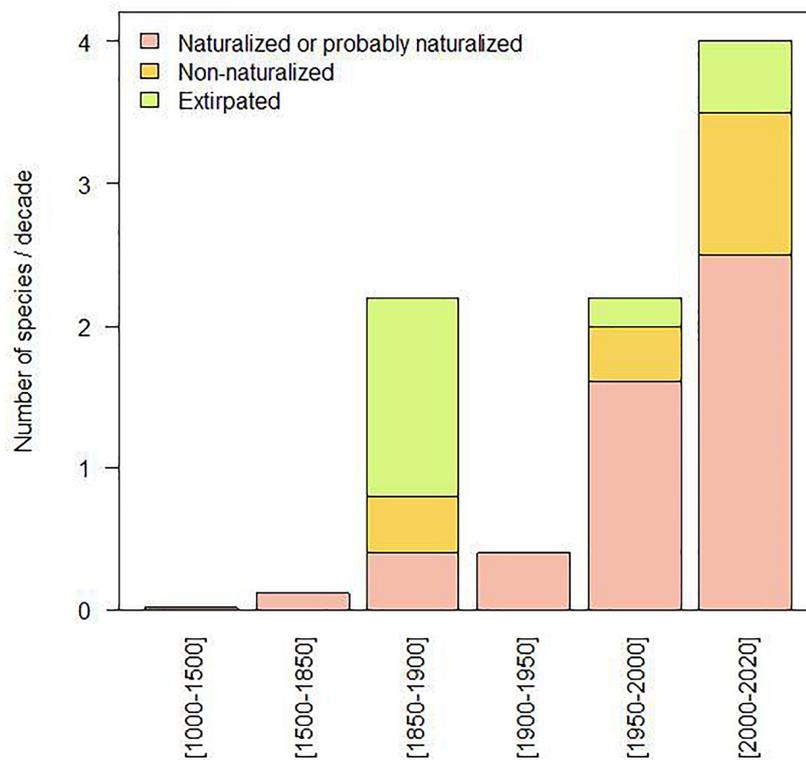


FIGURE 1 | Nombre de nouvelles espèces non indigènes enregistrées par décennie dans le bassin de la Seine pour des périodes successives. Les espèces sont distinguées selon qu'elles ont établi des populations autosuffisantes (naturalisées), restent présentes par des introductions répétées de nouveaux spécimens (non naturalisés) ou ne sont pas plus observé (extirpé).

Olivier et Carrel (2020), nous considérons le Biterling européen comme indigène, mais des travaux récents suggèrent que cette espèce pourrait avoir été introduite en Europe occidentale suite à la dissémination de la carpe commune dans les étangs piscicoles (Van Damme et al., 2007).

Nous avons émis l'hypothèse qu'à long terme, l'établissement d'espèces de poissons non indigènes s'était régulièrement accru et même accéléré. Nos résultats ne confortent que partiellement cette hypothèse dans la mesure où nous avons observé deux phases d'introductions accélérées de poissons (la seconde étant en effet plus prononcée que la première) séparées par une période de ralentissement relatif. La seconde moitié du XIXe siècle, constitue une première phase d'accélération de l'implantation de nouvelles espèces sur le bassin, portée à la fois par les avancées scientifiques et techniques et par une volonté collective portée par les pouvoirs publics d'améliorer la production des systèmes naturels par la mise en place de espèces d'autres pays. Cette période a en effet été marquée par des avancées importantes en biologie et physiologie des poissons, permettant une meilleure maîtrise de leurs conditions d'élevage. Haxo, 1853; Vivier, 1956). En 1854, la Société Zoologique Française d'Acclimatation est fondée, avec une de ses principales sections consacrée aux espèces d'eau douce (Luglia, 2015). Cela a donné lieu à de nombreuses tentatives d'introduction de nouvelles espèces de poissons, souvent à partir de

Origine nord-américaine, motivée à la fois par la curiosité scientifique et le désir d'améliorer la production des rivières, lacs et étangs (Keith et al., 2011). Remarquablement, nombre de ces tentatives ont échoué plus ou moins rapidement et peu des espèces introduites à cette époque sont encore présentes aujourd'hui. Il montre que si l'élevage et le frai des espèces étaient bien connus et gérés, leurs exigences écologiques étaient généralement négligées, ce qui a conduit à de nombreuses tentatives d'introduction dans des écosystèmes peu adaptés. Le nombre de tentatives d'introduction de nouvelles espèces a considérablement diminué au début du XXe siècle (même si, contrairement à la période précédente, toutes ces tentatives ont abouti à un établissement durable) probablement en lien avec les bouleversements engendrés par les deux guerres mondiales. Par ailleurs, depuis la fin du XIXe siècle, la communauté scientifique est agitée de débats remettant en cause la pertinence des introductions d'espèces non indigènes (Luglia, 2015). Ainsi, au tournant des XIXe et XXe siècles, la Société zoologique française d'acclimatation aborde progressivement les introductions de poissons avec une prudence croissante, privilégiant plutôt des mesures telles que la réduction de la pollution ou la restauration de la continuité écologique pour assurer une bonne gestion des eaux douces (Luglia, 2014).

L'implantation d'espèces non indigènes a repris, avec encore plus de force, dans la seconde moitié du 20e siècle

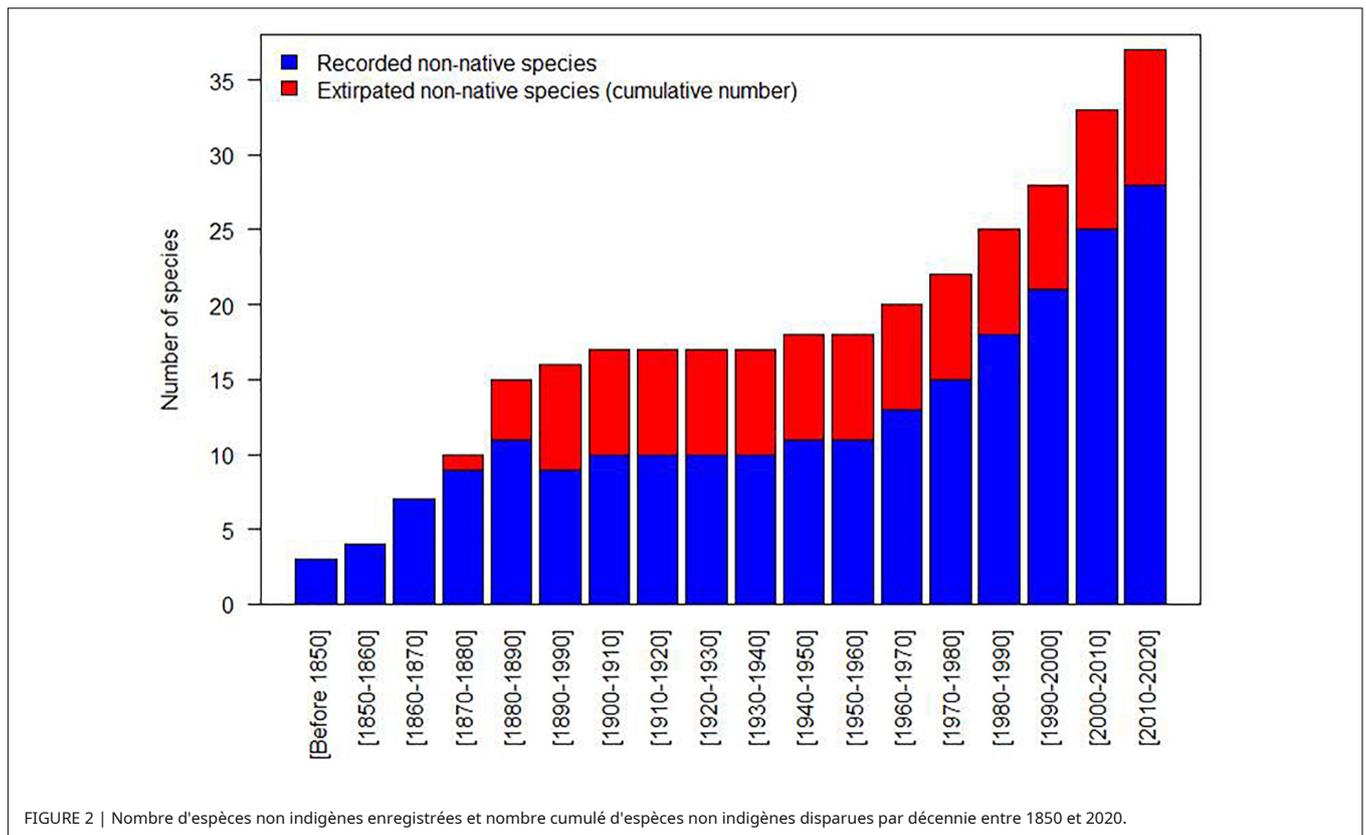


FIGURE 2 | Nombre d'espèces non indigènes enregistrées et nombre cumulé d'espèces non indigènes disparues par décennie entre 1850 et 2020.

TABLEAU 1 | Résumé des GLMM examinant les variations des quatre métriques décrivant la richesse et l'abondance des espèces non indigènes selon l'année d'échantillonnage (année et son terme quadratique Année²). L'identité du site (Site) et le mode d'échantillonnage (Samp) sont utilisés comme effets aléatoires.

	S _{nat}		S% _{nat}		N _{nat}		N% _{nat}	
	Coef	p-valeur	Coef	p-valeur	Coef	p-valeur	Coef	p-valeur
Prédicteurs								
Intercepter	-0,398	<0,001	-2.450	<0,001	-6.447	<0,001	-5.647	<0,001
Année	0,232	<0,001	0,127	0,053	0,742	<0,001	0,057	0,027
Année ²	-0,262	0,002	-0,235	0,008	-0,377	<0,001	-0,094	0,004
Effets aléatoires (variance)								
Placer	0,792		0,487		5,096		5,167	
Samp	0,133		0,066		0,187		0,453	
Pseudo-R²								
Marginal	0,009		4,8 e-04		0,026		3,4 e-05	
Conditionnel	0,493		0,0453		0,991		0,143	

La variable Année a été préalablement transformée (voir section « Matériels et méthodes »).

et depuis le début du 21^{ème} siècle a atteint un niveau sans précédent avec l'arrivée, en moyenne, de quatre nouvelles espèces par décennie (même si toutes ne s'établiront probablement pas). Contrairement au XIX^{ème} siècle, où il y avait une volonté commune coordonnée des pouvoirs publics et de la communauté scientifique, les introductions récentes semblent se produire selon des modalités et des motivations beaucoup plus disparates (Keith et al., 2011). Certains d'entre eux étaient motivés par des préoccupations zootechniques comme la carpe à grosse tête (*H. molitrix*) et la carpe herbivore (*C. idella*) initialement introduit pour réguler le développement de

algues et macrophytes dans les plans d'eau ou esturgeons exotiques pour diversifier la production piscicole. D'autres ont été promus par les pêcheurs comme dans le cas du sandre (*Sandre lucioperca*), l'ombre (*Thymallus thymallus*), ou poisson-chat européen (*Silurus glanis*). Cependant, plusieurs introductions semblent s'être produites involontairement, en particulier par le transfert de poissons de repeuplement contenant des espèces indésirables (par exemple, *Pseudorasbora parva* ou *Umbra pygmée*).

Outre les introductions directes intentionnelles et non intentionnelles, le transport d'organismes biologiques par

TABLEAU 2 | Résumé des GLMM examinant les variations des quatre métriques décrivant la richesse et l'abondance des espèces non indigènes selon l'année d'échantillonnage (année et année²), la zone de chalandise (CA et CA₂), la densité d'habitants (HDens et HDens₂), et leurs interactions.

	S _{nnat}		S% _{nnat}		N _{nnat}		N% _{nnat}	
	Coef	p-valeur	Coef	p-valeur	Coef	p-valeur	Coef	p-valeur
Prédicteurs								
Intercepter	-0,219	0,011	-2,495	<0,001	-6,482	<0,001	-5,576	<0,001
Année	0,219	<0,001	0,151	0,015	0,666	<0,001	0,024	0,368
Année ²	-0,226	0,008	-0,185	0,039	-0,340	<0,001	-	-
Californie	0,312	<0,001	0,247	<0,001	0,128	<0,001	0,219	<0,001
Californie ²	-0,092	0,012	-	-	0,129	<0,001	0,082	<0,001
HDens	0,139	0,021	-	-	0,215	0,073	0,276	0,020
HDens ²	-	-	0,094	0,002	-	-	-	-
Année : CA	0,186	<0,001	0,145	0,008	0,276	<0,001	0,230	<0,001
Année : HDens	-	-	-	-	-0,144	<0,001	0,082	<0,001
Effets aléatoires (variance)								
Placer		0,723		0,434		5,010		4,821
Samp		0,020		0,013		0,157		0,366
Pseudo-R²								
Marginal		0,085		0,009		0,045		0,006
Conditionnel		0,482		0,045		0,991		0,138

Identité du site (Site) et méthodes mode (Samp) sont utilisés comme Effets aléatoires. Les variables Année, CA et HDens ont été préalablement transformées (voir section « Matériaux et d'échantillonnage »).

expédition commerciale et opportunités de colonisation par voie navigable, les voies navigables reliant des bassins fluviaux auparavant isolés apparaissent comme un moteur majeur de la propagation d'espèces d'eau douce non indigènes. Ce phénomène devient d'autant plus pertinent que la plupart des grands fleuves d'Europe occidentale et centrale sont aujourd'hui interconnectés, favorisant les échanges de nombreuses espèces (Copp et al., 2005; Keller et al., 2011). Pour le bassin de la Seine, le rôle des canaux reliant les bassins dans la colonisation de la ruffe (*Gymnocephalus cernua*) et le nez (*Chondrostoma nasus*) aux XVIII^e et XIX^e siècles avaient déjà été décrits (Nelva, 1997). Les arrivées très récentes de l'asp (*Aspius aspius*), le gobie à taches noires (*Neogobius melanostomus*), et gobie tubéreux (*Proterorhinus semilunaris*) semblent associés à ce phénomène et plus largement au trafic fluvial commercial. En effet, les premières zones où ces espèces ont été observées dans le bassin correspondent étroitement aux tronçons fluviaux principalement affectés par la navigation commerciale et s'inscrivent dans une extension générale Est-Ouest à travers l'Europe le long des principaux cours d'eau (Beisel et al., 2017).

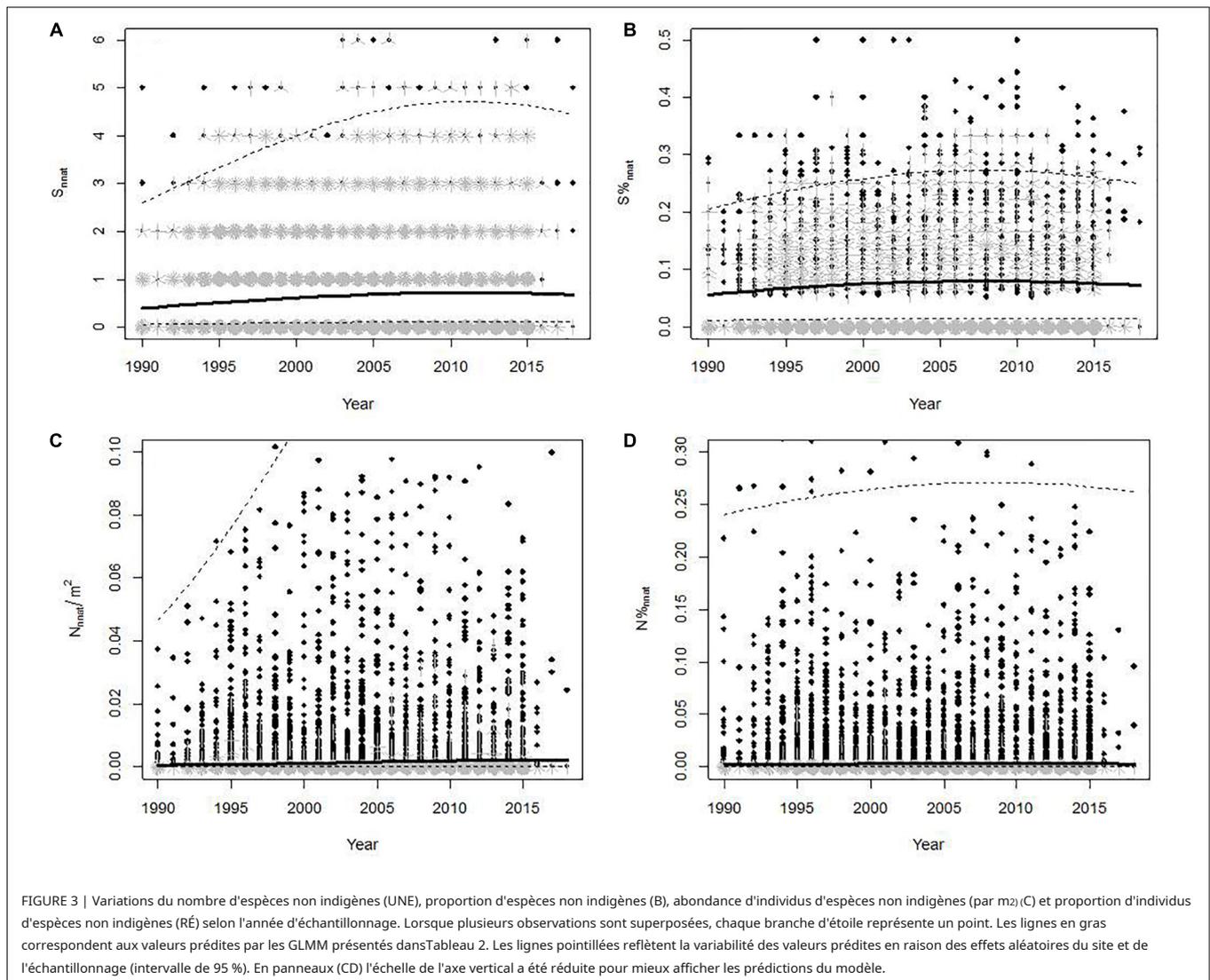
À certains égards, l'augmentation considérable des espèces non indigènes depuis le milieu du 20^e siècle peut sembler paradoxale dans la mesure où elle intervient dans une période où les actions et mesures réglementaires ont été progressivement renforcées pour limiter voire interdire l'introduction d'espèces non indigènes. espèce (Copp et al., 2005; Sarat et al., 2015). En fait, cette tendance observée pour les poissons du bassin de la Seine illustre un phénomène beaucoup plus global combinant mondialisation des marchandises et circulation des personnes et artificialisation des écosystèmes conduisant à une expansion rapide d'une grande variété d'espèces non indigènes dans la plupart des continents (Meyerson et Mooney, 2007). De plus, le modèle temporel d'introduction de poissons non indigènes marqué par une première vague à la fin du 19^e siècle et une deuxième accélération

phase encore plus prononcée à partir du milieu du XX^e siècle n'est pas spécifique au bassin de la Seine et se retrouve de manière assez similaire dans d'autres zones européennes ou nord-américaines (Copp et al., 2005; Wolter et Röhr, 2010).

Une règle empirique couramment citée, la règle dite des dizaines, postule que seulement 10 % des tentatives d'introduction d'espèces aboutissent à un établissement réussi et que seulement 10 % de ces espèces établies deviennent envahissantes (Williamson et Fitter, 1996). Nos résultats à long terme pour les poissons du bassin de la Seine sont clairement en conflit avec le premier postulat de la règle des dizaines concernant le taux d'introductions réussies, puisque le nombre d'espèces qui semblent être naturalisées dans le bassin dépasse 50% des tentatives d'introduction connues. ou des colonisations. Il est possible que certaines introductions aient échappé à notre recensement, surtout lorsqu'elles sont involontaires ou illégales, et que certaines espèces actuellement considérées comme bien établies pourraient éventuellement s'éteindre. Ces deux possibilités conduiraient à une estimation plus faible du taux d'introductions réussies, mais suffisamment improbable pour approcher le niveau de 10 %.

Une espèce invasive est une espèce qui, en colonisant un nouvel environnement (avec ou sans l'aide de l'homme), modifie les communautés vivantes, le fonctionnement des écosystèmes et affecte potentiellement les activités humaines qui s'y déroulent (Mooney et Hobbs, 2000). Une liste des espèces exotiques envahissantes a été établie au niveau européen (Commission européenne, 2016, 2019) dont quatre espèces de poissons d'eau douce, dont deux présentes dans le bassin de la Seine. Il existe également une liste pour la France métropolitaine établie par le Muséum National d'Histoire Naturelle – INPN₂ qui comprend onze espèces, huit

<https://inpn.mnhn.fr/espece/listeEspeces/statut/metropole/> consulté en janvier 20, 2021.



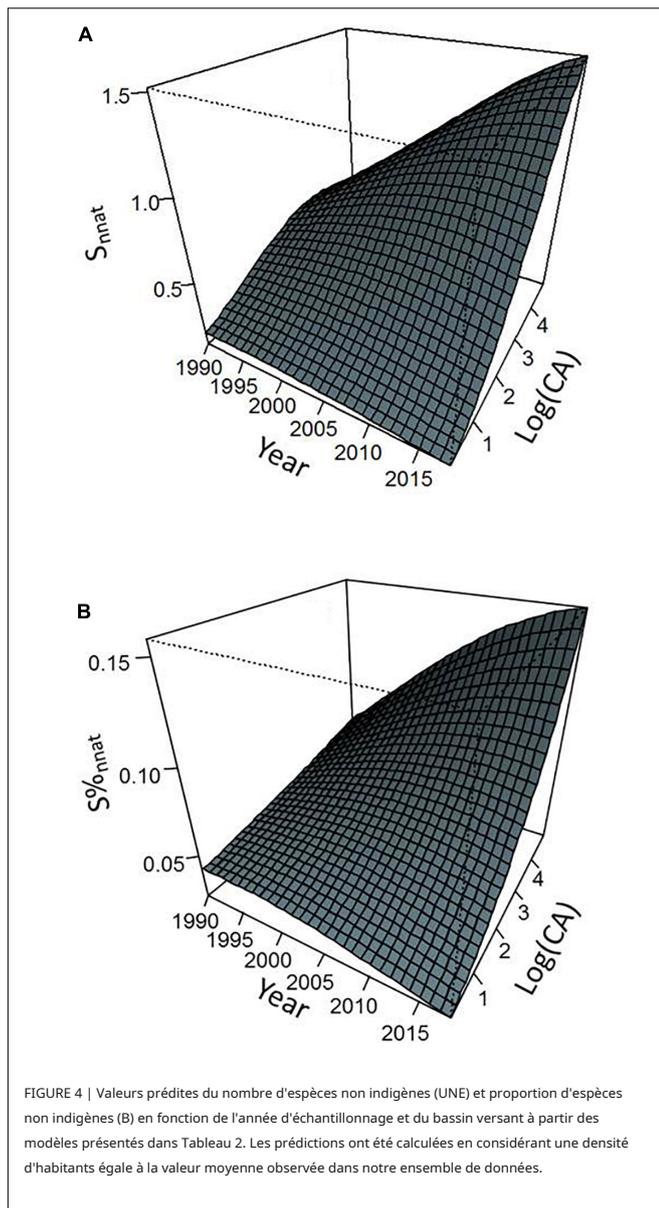
dont présent dans le bassin de la Seine (voir **Tableau supplémentaire 1**). Au vu de la liste française, qui semble mieux adaptée au contexte du bassin de la Seine, on peut considérer que 36 % des espèces de poissons naturalisées dans le bassin sont potentiellement invasives. Encore une fois, cette évaluation est sensiblement plus élevée que l'énoncé de la règle des dizaines. Ces observations sont cohérentes avec plusieurs études antérieures suggérant que le potentiel d'invasion serait plus élevé chez les poissons d'eau douce par rapport aux évaluations communément acceptées (García-Berthou et al., 2005; Ruesink, 2005; Leprieur et al., 2009; Lapointe et coll., 2012).

Changements récents dans les communautés locales

Alors qu'à l'échelle de l'ensemble du bassin de la Seine, les espèces allochtones représentent près de la moitié de l'ensemble des espèces recensées, leur proportion dans les communautés locales reste bien plus faible. En règle générale, les poissons non indigènes représentent actuellement quelques pour cent du nombre total d'espèces et moins de 1 % des individus dans les communautés locales, mais il existe des disparités considérables entre les sites. Cet écart entre les échelles de bassin et les échelles locales dans la fraction de

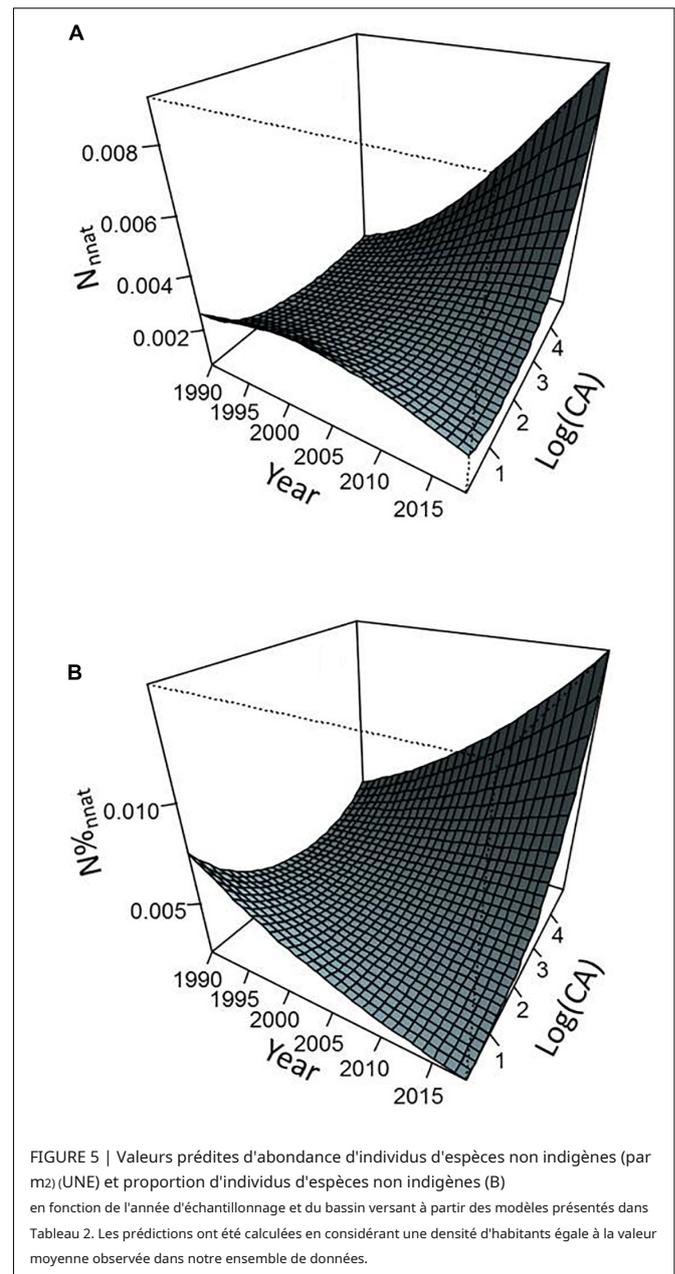
espèces non indigènes illustre le fait que beaucoup de ces espèces ont encore des aires de répartition très restreintes et de petites tailles de population. Fait intéressant, nous avons constaté que 30 % des sites d'étude n'ont jamais hébergé d'espèces non indigènes pendant le suivi, ce qui suggère qu'une partie importante des rivières du bassin n'a pas encore été colonisée par eux.

Nous avons postulé une amplification de l'augmentation des espèces non indigènes au sein des communautés locales au cours des trois dernières décennies. Nos résultats ne soutiennent que partiellement cette hypothèse. Nous avons en effet constaté une augmentation générale des espèces non indigènes dans les communautés au cours des trois dernières décennies à la fois en termes de nombre d'espèces et d'abondance d'individus de poissons, mais cette tendance a eu tendance à ralentir, voire à s'inverser légèrement pour certaines métriques, ces dernières années. . Alors que les valeurs du nombre d'espèces et de l'abondance individuelle des poissons non indigènes prédites par nos modèles restent modestes, leurs augmentations par rapport aux niveaux initiaux de 1990 semblent être assez spectaculaires (augmentations de 70 et 340% pour le nombre d'espèces et l'abondance des individus, respectivement). Bien qu'au cours de la même période, les espèces indigènes aient également augmenté,



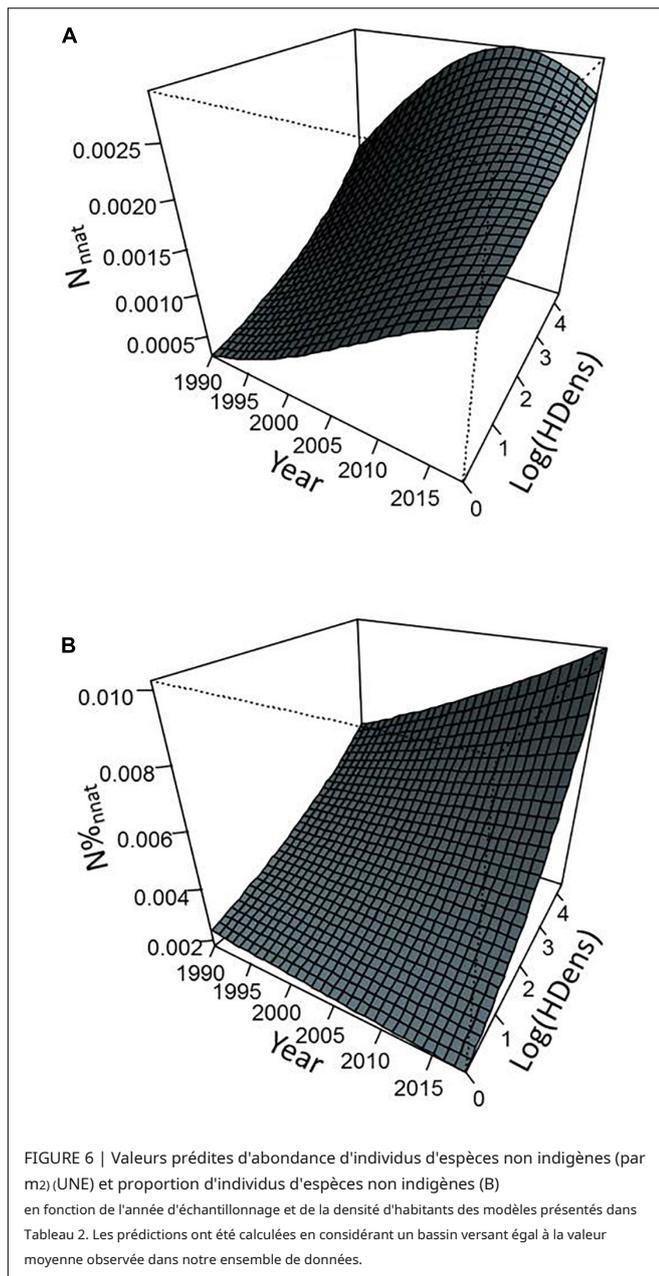
la proportion d'espèces de poissons non indigènes et d'individus dans les communautés a globalement augmenté.

L'augmentation progressive des espèces non indigènes au sein des communautés de poissons de rivière est un phénomène répandu signalé dans le monde entier (voir Taylor et al., 2001; Mercado-Silva et al., 2006; Matsuzaki et al., 2013; Carosi et al., 2015; Liu et al., 2017, par exemple, pour quelques exemples). Dans les communautés de poissons de rivière françaises, plusieurs études récentes montrent une augmentation du nombre d'espèces et de la densité d'individus au cours des dernières décennies liée à de multiples facteurs dont le réchauffement climatique, l'amélioration de la qualité de l'eau et l'expansion des espèces non indigènes (Daufresne et Boët, 2007; Poulet et al., 2011; Maire et al., 2019; Santos et al., 2021). Nos résultats sont en ligne avec ces conclusions et suggèrent, pour le bassin de la Seine, une progression plus forte des espèces non indigènes par rapport aux espèces indigènes dans les communautés de poissons locales au cours de



les trois dernières décennies. Cette tendance pourrait s'expliquer par l'arrivée régulière de nouvelles espèces et leur propagation par la colonisation progressive de zones favorables restées inoccupées jusqu'à présent. Mais elle pourrait aussi résulter de changements environnementaux à long terme (par exemple, changements hydroclimatiques, changements d'utilisation des terres, etc.) qui rendraient les rivières plus favorables à certaines espèces et qui auraient davantage profité aux espèces non indigènes qu'aux espèces indigènes. Sur la base de nos résultats, il n'est pas possible de déterminer la contribution de ces deux phénomènes, mais il est probable qu'ils ont agi conjointement.

Conformément à notre hypothèse de départ, nos résultats suggèrent que les sites situés sur les grands fleuves et ceux fortement exposés aux pressions anthropiques supportent plus de



espèces de poissons et ont également connu une augmentation plus importante de ces espèces au cours des dernières décennies. La relation positive entre les espèces de poissons non indigènes et la taille des rivières est un modèle répandu rencontré à l'échelle mondiale ou continentale entre les bassins versants et à l'échelle régionale entre les différentes sections de la rivière (Marchetti et al., 2004; Blanchet et al., 2009; Milardi et al., 2019). Deux hypothèses sont généralement avancées pour expliquer cette relation positive. La première considère que lorsque la taille d'un système est plus grande, ses chances d'être atteint et donc colonisé par une nouvelle espèce augmentent. La seconde hypothèse considère que les zones abritant plus d'espèces indigènes offrent de meilleures conditions écologiques et des ressources plus abondantes - ce qui est le cas pour les grands fleuves par rapport aux plus petits - et sont

par conséquent aussi plus favorable à l'établissement d'espèces non indigènes (Fridley et al., 2007).

Le lien entre l'établissement d'espèces non indigènes et l'intensité des pressions et des activités humaines est également un modèle largement reconnu (Meyerson et Mooney, 2007). Concernant plus spécifiquement les poissons d'eau douce, cette situation a conduit à utiliser des espèces non indigènes comme indicateur de la santé et de l'intégrité des rivières et des lacs, car leur présence peut à la fois fournir un symptôme d'altération anthropique et devenir une source de perturbation pour les écosystèmes (Kennard et al., 2005). La plus grande incidence d'espèces non indigènes dans les écosystèmes fortement touchés par l'homme peut d'abord s'expliquer par les densités et les activités humaines plus élevées qui augmentent logiquement la probabilité de transfert de nouvelles espèces soit par introduction directe, soit en facilitant le transport et la diffusion de propagules biologiques. Elle s'explique aussi par l'affaiblissement des écosystèmes anthropisés et de leurs communautés biologiques qui deviennent alors moins résistantes à la colonisation de nouvelles espèces. De plus, en ce qui concerne les écosystèmes d'eau douce en particulier, l'impact humain entraîne fréquemment une eutrophisation, ce qui semble favoriser l'établissement d'espèces non indigènes tolérantes (Errant, 2010). La densité de population que nous avons retenue dans nos analyses est un indicateur global et très grossier des pressions humaines, étroitement lié aux enjeux d'urbanisation. Par conséquent, il ne tient probablement pas compte de certaines pressions telles que la pollution agricole diffuse, qui peut être particulièrement intense dans certaines parties peu habitées du bassin. De plus, la densité de la population humaine à elle seule ne permet pas d'identifier quel type d'activités ou d'installations pourrait être particulièrement impliqué dans l'établissement de poissons non indigènes. De nombreuses études ont souligné le rôle déterminant de la navigation et de ses infrastructures associées dans l'arrivée et la diffusion d'espèces d'eau douce non indigènes (Copp et al., 2005). Les étangs et les retenues apparaissent également comme des habitats clés pour la naturalisation de certaines espèces susceptibles de coloniser par la suite le réseau hydrographique (Havel et al., 2005; Clavero et Hermoso, 2011). Ces mécanismes sont certainement à l'œuvre dans le bassin de la Seine et leur contribution relative mérite d'être approfondie.

Points de vue

Nos résultats indiquent clairement que dans le bassin de la Seine, l'implantation d'espèces non indigènes a eu tendance à se renforcer et même à s'accélérer tant à l'échelle de l'ensemble du bassin au cours du dernier millénaire. Considérant que la propagation des espèces non indigènes est favorisée par la mondialisation de la circulation des personnes et des marchandises et par l'artificialisation des écosystèmes, il est fort probable que l'arrivée de nouvelles espèces de poissons dans le bassin de la Seine se poursuive à un rythme soutenu, au moins pour les décennies à venir. En Europe, on assiste actuellement à un processus de propagation des espèces aquatiques d'est en ouest du continent favorisé par la mise en place progressive de liaisons entre les grands bassins hydrographiques jusque-là isolés (Copp et al., 2005). Dans ce contexte, plusieurs espèces de poissons ont déjà atteint le bassin de la Seine, certaines très récemment. D'autres, comme *Romanogobio belingi*, *Ballerus sapa*, *Ponticola kessleri*, ou *Neogobius uviatilis*, sont désormais présents sur les bassins voisins du Rhin ou de la Meuse (Keith et al., 2020) et pourrait coloniser la Seine dans un proche

futur. Le dormeur de l'Amour *Perccottus glenii* en pleine phase d'expansion en Europe de l'Est et centrale pourrait également arriver assez rapidement (Reshetnikov, 2010).

Depuis la première moitié du XXe siècle, la réglementation française a été progressivement renforcée pour restreindre voire empêcher les introductions directes d'espèces non indigènes dans les cours d'eau. Nos résultats montrent que ces systèmes de régulation n'ont pas suffi à ralentir l'arrivée de nouvelles espèces dans le bassin de la Seine. Néanmoins, on peut supposer que sans leur mise en œuvre, le nombre d'espèces non indigènes serait actuellement beaucoup plus élevé. Par ailleurs, il convient de noter que l'introduction d'espèces non indigènes est toujours possible dans des plans d'eau fermés d'où elles peuvent s'échapper et atteindre le réseau hydrographique. Cette préoccupation devient d'autant plus critique que le commerce d'espèces ornementales (pour les aquariums et les bassins de jardin) se développe (Evers et al., 2019).

Les résultats obtenus au niveau des communautés de poissons locales au cours des trois dernières décennies ajoutent une nuance à la vision globale du bassin de l'étendue de l'établissement d'espèces non indigènes, avec des implications sur la gestion. Le léger déclin de l'établissement d'espèces non indigènes dans les communautés de poissons ces dernières années soulève des questions. Est-ce un résultat encourageant des mesures réglementaires et de gestion déjà en place, ou est-ce simplement le résultat de fluctuations naturelles dans une tendance générale à la hausse ? L'arrivée récente ou probable de plusieurs espèces à fort potentiel invasif, évoquée plus haut, conduirait plutôt à étayer la seconde hypothèse. Les grandes rivières et les sites soumis à de fortes pressions anthropiques abritent davantage d'espèces non indigènes et ont connu les augmentations les plus importantes. Ces milieux devraient donc mériter une attention particulière afin de limiter leur rôle potentiel de source d'espèces non indigènes, contribuant à leur expansion plus large dans le réseau hydrographique. Nos résultats suggèrent également que la réduction des pressions anthropiques spécifiques pourrait aider à atténuer l'établissement d'espèces non indigènes. Cependant, le proxy que nous avons utilisé pour décrire le niveau de pression est trop grossier pour identifier précisément les pressions et les activités humaines qui constitueraient les meilleurs moteurs. La diminution au cours des trois dernières décennies de l'importance des espèces non indigènes dans les petits cours d'eau est une observation notable suggérant que leur progression n'est pas une tendance absolument inexorable, du moins à l'échelle locale. Notre analyse n'a pas permis de déterminer les facteurs responsables de cette diminution.

Le changement climatique en cours est susceptible d'affecter profondément la dynamique de distribution et de colonisation des espèces non indigènes dans le bassin (Rahel et Olden, 2008). Le réchauffement de la température de l'eau devrait affecter négativement les quelques espèces non indigènes d'eau froide, mais pour de nombreuses espèces non indigènes d'eau chaude, ces nouvelles conditions devraient entraîner une croissance de la population et une propagation spatiale, en particulier vers l'amont (Carosi et al., 2021). Dans ce contexte, les grands fleuves très anthropisés qui constituent des réservoirs d'espèces allochtones pourraient jouer un rôle déterminant dans cette dynamique de colonisation. À long terme, le changement climatique pourrait également entraîner de nouvelles conditions écologiques qui deviendraient favorables à des espèces qui ne sont pas encore en mesure de s'établir dans la région. Enfin, des conditions plus chaudes et plus sèches

pourraient encourager la construction d'infrastructures telles que des barrages ou des réservoirs pour assurer l'approvisionnement en eau et l'irrigation, qui constituent potentiellement des points chauds pour le développement d'espèces invasives (Havel et al., 2005).

DÉCLARATION DE DISPONIBILITÉ DES DONNÉES

Les contributions originales présentées dans l'étude sont incluses dans l'article/**Matériel complémentaire**, les demandes de renseignements supplémentaires peuvent être adressées à l'auteur correspondant.

DÉCLARATION ÉTHIQUE

L'examen et l'approbation éthiques n'étaient pas requis pour cette étude, étant donné que les sources historiques sur les poissons et les données de surveillance étaient préexistantes et disponibles sur les sites publics.

CONTRIBUTIONS D'AUTEUR

JBe a conceptualisé l'étude et réalisé l'analyse statistique. SB a effectué l'analyse statistique. JBo et AZ ont compilé et formaté des données de surveillance sur les communautés de poissons, les variables environnementales associées, et ont contribué à leur analyse. Tous les auteurs ont contribué à l'étude et ont contribué de manière critique à la rédaction du manuscrit.

LE FINANCEMENT

Cette étude n'a pas reçu de financement spécifique. Cependant, il a bénéficié de données et d'idées développées dans des projets antérieurs qui ont reçu le soutien financier du programme de recherche PIREN-Seine (<https://www.piren-seine.fr/en>), l'Agence de l'Eau Seine-Normandie et l'ONEMA Agence Nationale de l'Eau et des Milieux Aquatiques – aujourd'hui AFB Agence Française de la Biodiversité).

REMERCIEMENTS

Nous sommes particulièrement reconnaissants à toutes les personnes, connues ou anonymes, qui ont contribué, au fil du temps, à la collecte de données sur les poissons. Nous remercions Evelyne Tales pour ses commentaires et suggestions sur une première version du manuscrit. Nous remercions les deux relecteurs pour leurs précieux commentaires. Nous remercions Mike Wheatley pour l'amélioration de l'anglais sur le premier manuscrit.

MATÉRIEL COMPLÉMENTAIRE

Le matériel supplémentaire de cet article est disponible en ligne à l'adresse : <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fevo.2021.687451/complet#matériel-supplémentaire>

Tableau supplémentaire 1 | Liste des espèces non indigènes recensées dans le bassin de la Seine.

LES RÉFÉRENCES

- Anderson, W. (1992). Climats d'opinion : l'acclimatation au XIXe siècle France et Angleterre. *Vic. Étalon*, 35, 135-157.
- Balon, EK (2004). A propos des plus anciens domestiques parmi les poissons. *J. Fish Biol.* 65, 1-27. doi: 10.1111/j.1095-8649.2004.00563.x
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. et Walker, S. (2015). Raccord Linéaire Mixte-Modèles d'effets utilisant lme4. *J. Stat. Logiciel* 67, 1-48. doi: 10.18637/jss.v067. i01
- Beisel, J.-N., Peltre, M.-C., Kaldonski, N., Hermann, A. et Muller, S. (2017). Tendances spatio-temporelles des espèces exotiques dans les écosystèmes d'eau douce français : où en sommes-nous ? *Hydrobiologie* 785, 293-305. doi: 10.1007/s10750-016-2933-1
- Bellard, C., Cassey, P. et Blackburn, TM (2016). Les espèces exotiques comme moteur de extinctions récentes. *Biol. Lett.* 12:20150623. doi: 10.1098/rsbl.2015.0623
- Beslagic, S. (2013). *Histoire des interactions entre les sociétés humaines et le milieu aquatique durant l'Anthropocène. Évolutions des peuplements piscicoles dans le bassin de la Seine*. doctorat Thèse. Paris : Panthéon-Sorbonne Université. Beslagic, S., et Belliard, J. (2014). « L'apport des sciences de l'environnement à la compréhension de l'histoire des milieux : l'exemple des peuples de poissons du bassin de la Seine au regard des données archéologiques et historiques », in *Journées archéologiques de Haute-Normandie*, eds S. Beslagic et J. Belliard (Rouen : Presses universitaires de Rouen et du Havre).
- Beslagic, S., Marinval, MC et Belliard, J. (2013). CHIPS : une base de données historiques répartition des poissons dans le bassin de la Seine (France). *Cybius* 37, 75-93.
- Billen, G., Barles, S., Garnier, J., Rouillard, J. et Benoit, P. (2009). L'imprimé alimentaire de Paris : reconstitution à long terme des ux d'azote importés dans la ville de son arrière-pays rural. *Rég. Environ. Chang* 9, 13-24. doi: 10.1007/s10113-008-0051-y
- Billen, G., Garnier, J., Némery, J., Sebilo, M., Sferatore, A., Barles, S., et al. (2007). Une vision à long terme des transferts de nutriments à travers le continuum de la Seine. *Sci. Environ.* 375, 80-97. doi: 10.1016/j.scitotenv.2006.12.005
- Blanchet, S., Leprieur, F., Beauchard, O., Staes, J., Oberdoré, T., et Brosse, S. (2009). Les déterminants à grande échelle de la richesse en espèces de poissons non indigènes dépendent du contexte. *Proc. R. Soc. B* 276, 2385-2394. doi: 10.1098/rspb.2009.0156
- Bolker, BM, Brooks, ME, Clark, CJ, Geange, SW, Poulsen, JR, Stevens, MHH, et al. (2009). Modèles linéaires mixtes généralisés : un guide pratique pour l'écologie et l'évolution. *Tendances Écol. Évol.* 24, 127-135. doi: 10.1016/j.tree.2008.10.008
- Carosi, A., Ghetti, L. et Lorenzoni, M. (2021). Le rôle des changements climatiques dans la propagation des poissons d'eau douce : implications pour les espèces exotiques d'eaux froides et chaudes dans un bassin méditerranéen. *L'eau* 13:347. doi: 10.3390/w13030347
- Carosi, A., Ghetti, L., Forconi, A. et Lorenzoni, M. (2015). Communauté de poissons de le bassin du Tibre (Ombrie-Italie) : changements temporels et menaces possibles pour la biodiversité indigène. *Savoir. Gérer. Aquat. Écosystème* 416:16. doi: 10.1051/kmae/2015018
- CEN (2003). *Qualité de l'eau - prélèvement de poissons avec électricité Norme européenne - EN 14011*. Bruxelles : Comité européen de normalisation.
- Clavero, M., et Hermoso, V. (2011). Les réservoirs favorisent la taxonomie homogénéisation des communautés de poissons au sein des bassins fluviaux. *Biodivers. Conserv.* 20, 41-57. doi: 10.1007/s10531-010-9945-3
- Copp, GH, Bianco, PG, Bogutskaya, NG, Eros, T., Falka, I., Ferreira, MT, et al. (2005). Être ou ne pas être un poisson d'eau douce non indigène ? *J. Appl. Ichtyol.* 21, 242-262. doi: 10.1111/j.1439-0426.2005.00690.x
- Corbin, JD, et D'Antonio, CM (2004). Compétition entre vivaces indigènes et les graminées annuelles exotiques : implications pour une invasion historique. *Écologie* 85, 1273-1283. doi: 10.1890/02-0744
- Crawley, MJ (2002). *Informatique statistique : une introduction à l'analyse des données à l'aide S-PLUS*. Hoboken, New Jersey : John Wiley & Sons.
- Dassonville, N., Vanderhoeven, S., Vanparys, V., Hayez, M., Gruber, W. et Meerts, P. (2008). Les impacts des plantes exotiques envahissantes sur les éléments nutritifs du sol sont corrélés aux conditions initiales de site dans le nord-ouest de l'Europe. *Oecologia* 157, 131-140. doi: 10.1007/s00442-008-1054-6
- Daufresne, M., et Boët, P. (2007). Impacts du changement climatique sur la structure et diversité des communautés de poissons dans les rivières. *Biol. Changement Global*. 13, 2467-2478. doi: 10.1111/j.1365-2486.2007.01449.x
- David, P., Thébault, E., Anneville, O., Duyck, PF, Chapuis, E., et Loeuille, N. (2017). Impacts des espèces envahissantes sur les réseaux trophiques : un examen des données empiriques. *Av. Ecol. Res.* 56, 1-60. doi: 10.1016/bs.aecr.2016.10.001
- Doherty, TS, Glen, AS, Nimmo, DG, Ritchie, EG et Dickman, CR (2016). Prédateurs envahissants et perte de biodiversité mondiale. *Proc. Natl. Acad. Sci. Etats-Unis* 113, 11261-11265. doi: 10.1073/pnas.1602480113
- Emery-Butcher, HE, Beatty, SJ et Robson, BJ (2020). Les impacts des invasions ingénieurs écosystémiques des eaux douces : une revue. *Biol d'eau douce*. 65, 999-1015. doi: 10.1111/fwb.13479
- Commission européenne (2016). *Règlement d'exécution (UE) 2016/1141 du 13 juillet 2016 en adoptant une liste d'espèces exotiques envahissantes préoccupantes pour l'Union conformément au règlement (UE) n° 1143/2014 du Parlement européen et du Conseil*. Bruxelles : Commission européenne. Commission européenne (2019). *Règlement d'exécution (UE) 2019/1262 du 25 juillet 2019 modifiant le règlement d'exécution (UE) 2016/1141 afin de mettre à jour la liste des espèces exotiques envahissantes préoccupantes pour l'Union*. Bruxelles : Commission européenne. Evers, HG, Pinnegar, JK et Taylor, MI (2019). D'où viennent-ils tous ? - sources et durabilité dans le commerce des poissons d'ornement d'eau douce. *J. Fish Biol.* 94, 909-916. doi: 10.1111/jfb.13930
- Flipo, N., Lestel, L., Labadie, P., Meybeck, M. et Garnier, J. (2021). « Trajectoires du bassin de la Seine », dans *Manuel de chimie environnementale 90. Le bassin de la Seine*, eds N. Flipo, P. Labadie et L. Lestel (Cham : Springer), 1-28. doi: 10.1007/698_2019_437
- Fridley, JD, Stachowicz, JJ, Naeem, S., Sax, DF, Seabloom, EW, Smith, MD, et al. (2007). Le paradoxe de l'invasion : concilier modèle et processus dans les invasions d'espèces. *Écologie* 88, 3-17. doi: 10.1890/0012-9658(2007)88[3:tiprpa]2.0.co;2
- García-Berthou, E., Alcaraz, C., Pou-Rovira, Q., Zamora, L., Coenders, G. et Feo, C. (2005). Voies d'introduction et taux d'établissement des espèces aquatiques envahissantes en Europe. *Pouvez. J. Poisson. Aquat. Sci.* 62, 453-463. doi: 10.1139/f05-017
- Gozlan, RE (2008). Introduction de poissons d'eau douce non indigènes : tout est-il mauvais ? *Poisson Poisson.* 9, 106-115. doi: 10.1111/j.1467-2979.2007.00267.x
- Havel, JE, Lee, CE et Vander Zanden, MJ (2005). Faire des réservoirs faciliter les invasions dans les paysages ? *Biosciences* 55, 518-525. doi: 10.1641/0006-3568(2005)055[0518:drfii]2.0.co;2
- Haxo, J. (1853). De la fécondation artificielle des œufs de poissons et de leur éclosion au moyen des procédés découverts par MM. Remy et Géhin, de la Bresse (Vosges), pour assurer le repeuplement des cours d'eau. *Annales de la Société d'émulation du département des Vosges* 8, 13-93.
- Hosmann, RC (1995). Le changement environnemental et la culture de la carpe commune dans l'Europe médiévale. *Guelph Ichthyol. Tour.* 3, 57-85.
- Hosmann, RC (1996). Développement économique et écosystèmes aquatiques en l'Europe médiévale. *Un m. Hist. Rev.* 101, 631-668. doi: 10.2307/2169418
- Hoffmann, RC (2005). Une brève histoire de l'utilisation des ressources aquatiques en Europe médiévale. *Helgol. Mar. Rés.* 59, 22-30. doi: 10.1007/s10152-004-0203-5
- IPBES (2019). « Résumé à l'intention des décideurs du rapport d'évaluation mondial sur biodiversité et services écosystémiques de la Plateforme intergouvernementale scientifique et politique sur la biodiversité et les services écosystémiques », dans *IPBES*, eds S. Diaz, J. Settele, ES Brondizio, HT Ngo, M. Guèze, J. Agard, et al. (Bonn : Plateforme intergouvernementale scientifique et politique sur la biodiversité et les services écosystémiques).
- Keith, P., Persat, H., Feunteun, E. et Allardi, J. (2011). *Les poissons d'eau douce de France*. Mèze, Paris : Biotope, Muséum national d'Histoire Naturelle.
- Keith, P., Poulet, N., Denys, G., Changeux, T., Feunteun, E., et Persat, H. (2020). *Les poissons d'eau douce de France*. Mèze, Paris : Biotope, Muséum national d'Histoire Naturelle.
- Keller, RP, Drake, JM, Drew, MB, et Lodge, DM (2011). Mise en relation les conditions environnementales et les mouvements des navires pour estimer le transport des espèces envahissantes à travers le réseau maritime mondial. *Plongeurs. Répartir.* 17, 93-102. est ce que je: 10.1111/j.1472-4642.2010.00696.x
- Kennard, MJ, Arthington, AH, Pusey, BJ et Harch, BD (2005). Sommes les poissons exotiques sont-ils un indicateur fiable de la santé des rivières ? *Biol d'eau douce*. 50, 174-193. doi: 10.1111/j.1365-2427.2004.01293.x
- Kottelat, M., et Freyhof, J. (2007). *Manuel des poissons d'eau douce européens*. Cornol, Suisse - Berlin, Allemagne : Kottelat et Freyhof.
- Lapointe, NWR, Pendleton, RM et Angermeier, PL (2012). Une comparaison d'approches pour estimer les impacts relatifs des poissons non indigènes. *Environ. Gérer.* 49, 82-95. doi: 10.1007/s00267-011-9767-4

- Leprieur, F., Brosse, S., García-Berthou, E., Oberdorff, T., Olden, JD, et Townsend, CR (2009). Incertitude scientifique et évaluation des risques posés par les poissons d'eau douce non indigènes. *Poisson Poisson*. 10, 88-97. doi: 10.1111/j.1467-2979.2008.00314.x
- Louvain, RSEW, van der Velde, G., Baijens, I., Snijders, J., van der Zwart, C., Prêteurs, HJR, et al. (2009). Le Rhin : une autoroute mondiale pour la dispersion des espèces aquatiques envahissantes. *Biol. Invasion* 11, 1989-2008. doi: 10.1007/s10530-009-9491-7
- Liu, C., He, D., Chen, Y. et Olden, JD (2017). Les invasions d'espèces menacent l'antiquité de la faune de poissons d'eau douce de Chine. *Plongeurs. Répartir*. 23, 556-566. doi: 10.1111/ddi.12541
- Luglia, R. (2014). Le savant, le saumon et l'ingénieur. La Société d'acclimatation, l'État et le dépeuplement des cours d'eau à la fin du XIX^e siècle. *Pour Mémoire, revue du Comité d'histoire du ministère de l'Écologie* 14, 88-97.
- Luglia, R. (2015). *Des savants pour protéger la nature. La Société d'acclimatation (1854-1960)*. Rennes : Presses universitaires de Rennes.
- Lymbery, AJ, Morine, M., Kanani, HG, Beatty, SJ et Morgan, DL (2014). Co-envahisseurs : les effets des parasites exotiques sur les hôtes indigènes. *Int. J. Parasitol. Parasites Wildl.* 3, 171-177. doi: 10.1016/j.ijppaw.2014.04.002
- Maire, A., Thierry, E., Viechtbauer, W. et Daufresne, M. (2019). Déplacement vers le pôle dans les communautés de poissons de grande rivière détectées avec un nouveau cadre de méta-analyse. *Biol d'eau douce*. 64, 1143-1156. doi: 10.1111/fwb.13291
- Marchetti, MP, Light, T., Moyle, PB et Viers, JH (2004). Invasion de poissons dans Bassins versants de Californie : tester des hypothèses à l'aide de modèles de paysage. *Écol. Appl.* 14, 1507-1525. doi: 10.1890/03-5173
- Matsuzaki, SS, Sasaki, T., et Akasaka, M. (2013). Conséquences de la introduction d'espèces exotiques et déplacées et disparitions futures sur la diversité fonctionnelle des assemblages de poissons d'eau douce. *Écol. Biogéogr.* 22, 1071-1082. doi: 10.1111/geb.12067
- Mazza, G., Tricarico, E., Genovesi, P. et Gherardi, F. (2014). Envahisseurs biologiques sont des menaces pour la santé humaine : un aperçu. *Ethol. Ecol. Évol.* 26, 112-129. est ce que je: 10.1080/03949370.2013.863225
- Mercado-Silva, N., Lyon, J., Díaz-Pardo, E., Gutiérrez-Hernández, A., Ornelas-García, CP, Pedraza-Lara, C., et al. (2006). Changements à long terme dans l'assemblage de poissons de la rivière Laja. Guanajuato, centre du Mexique. *Aquat. Conserv. Mar. Écosystème d'eau douce*. 16, 533-546. doi: 10.1002/aqc.737
- Meybeck, M., Lestel, L., Carré, C., Bouleau, G., Garnier, J. et Mouchel, JM (2018). Trajectoires des problèmes de qualité chimique du fleuve au cours de la Longue Durée : la Seine (1900-2010). *Environ. Sci. Polluer. Rés.* 25, 23468-23484. est ce que je: 10.1007/s11356-016-7124-0
- Meyerson, LA, et Mooney, HA (2007). Espèces exotiques envahissantes dans un l'ère de la mondialisation. *Devant. Écol. Environ.* 5, 199-208. doi: 10.1890/1540-929520075[199:IASIAE]2.0.CO;2
- Milardi, M., Gavioli, A., Soininen, J. et Castaldelli, G. (2019). Espèces exotiques les invasions sapent la diversité fonctionnelle régionale des poissons d'eau douce. *Sci. représentant* 9:17921. doi: 10.1038/s41598-019-54210-1
- Mooney, HA et Cleland, EE (2001). L'impact évolutif de l'invasion espèce. *Proc. Natl. Acad. Sci. États-Unis* 98, 5446-5451. doi: 10.1073/pnas.091093398
- Mooney, HA, et Hobbs, RJ (2000). *Espèces envahissantes dans un monde en évolution*. Washington : presse d'île.
- Moorhouse, TP, et Macdonald, DW (2015). Les espèces envahissantes sont-elles pires en eau douce que les écosystèmes terrestres ? *FILS Eau* 2, 1-8. doi: 10.1002/wat2.1059
- Muhlfeld, CC, Kalinowski, ST, McMahon, TE, Taper, ML, Peintre, S., Leary, RF, et al. (2009). L'hybridation réduit rapidement la forme physique d'une truite indigène dans la nature. *Biol. Lett.* 5, 328-331. doi: 10.1098/rsbl.2009.0033
- Nelva, A. (1997). La pénétration du nez, chondrostoma nasus nasus (poissons, cyprinidae), dans le réseau hydrographique français et ses conséquences. *B. Fr. Pêche Piscique*. 34, 253-269. doi: 10.1051/kmae:1997027
- Olivier, J.-M., et Carrel, G. (2020). « La bouvière *Rhodeus amarus* (Bloc, 1782) », dans *Les poissons d'eau douce de France*, eds P. Keith, N. Poulet, G. Denys, T. Changeux, E. Feunteun et H. Persat (Mèze, Paris : Éditions Biotope, Muséum national d'Histoire Naturelle), 307-309.
- Pejchar, L., et Mooney, HA (2009). Espèces envahissantes, services écosystémiques et bien-être humain. *Tendances Écol. Évol.* 24, 497-504. doi: 10.1016/j.tree.2009.03.016
- Poulet, N., Beaulaton, L. et Dembski, S. (2011). Tendances temporelles des populations de poissons en France métropolitaine : éclairage des données nationales de suivi. *J. Fish Biol.* 79, 1436-1452. doi: 10.1111/j.1095-8649.2011.03084.x
- Pyšek, P., Hulme, PE, Simberloff, D., Bacher, S., Blackburn, TM, Carlton, JT, et al. (2020). Avertissement des scientifiques sur les espèces exotiques envahissantes. *Biol. Tour.* 95, 1511-1534. doi: 10.1111/brv.12627
- Rahel, FJ, et Olden, JD (2008). Évaluer les effets du changement climatique sur espèces aquatiques envahissantes. *Conserv. Biol.* 22, 521-533. doi: 10.1111/j.1523-1739.2008.00950.x
- Reshetnikov, AN (2010). La gamme actuelle de dormeur Amour *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Odontobutidae, Poissons) en Eurasie. *Russ. J. Biol. Invasion* 1, 119-126. doi: 10.1134/s207511710020116
- Rhymer, JM et Simberloff, D. (1996). Extinction par hybridation et introgression. *Annu. Rév. Écol. et Syst.* 27, 83-109. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.27.1.83
- Ruesink, JL (2005). Analyse globale des facteurs affectant le devenir de l'eau douce introductions de poissons. *Conserv. Biol.* 19, 1883-1893. doi: 10.1111/j.1523-1739.2005.00267.x-1
- Sala, OE, Chapin III, FS, Armesto, JJ, Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., et al. (2000). Scénarios de biodiversité mondiale pour l'année 2100. *Science* 287, 1770-1774. doi: 10.1126/science.287.5459.1770
- Santos, R., Poulet, N. et Besnard, A. (2021). Les traits d'histoire de vie sont en corrélation avec tendances temporelles des populations de poissons d'eau douce pour les espèces européennes communes. *Biol d'eau douce*. 66, 317-331. doi: 10.1111/fwb.13640
- Sarat, E., Mazaubert, E., Dutartre, A., Poulet, N., et Soubeyran, Y. (2015). *Les espèces exotiques envahissantes dans les milieux aquatiques : connaissances pratiques et expériences de gestion*, Vol. 1. Vincennes : Onema.
- Simberloff, D. (2011). Quelle est la fréquence des écosystèmes induits par l'invasion répercussions ? *Biol. Invasion* 13, 1255-1268. doi: 10.1007/s10530-011-9956-3
- Strayer, DL (2010). Espèces exotiques en eaux douces : effets écologiques, interactions avec d'autres facteurs de stress et les perspectives d'avenir. *Biol d'eau douce*. 55, 152-174. doi: 10.1111/j.1365-2427.2009.02380.x
- Taylor, CA, Knouft, JH et Hiland, TM (2001). Conséquences du flux mise en eau sur les communautés de poissons dans un petit bassin versant nord-américain. *Rivière Res. Appl.* 17, 687-698. doi: 10.1002/rrr.629
- Van Damme, D., Bogutskaya, N., Hoffmann, RC et Smith, C. (2007). Les introduction de l'amer européen (*Rhodeus amarus*) vers l'ouest et l'Europe centrale. *Poisson Poisson*. 8, 79-106. doi: 10.1111/j.1467-2679.2007.00239.x
- Vivier, P. (1956). Un centenaire important : Remy, Géhin, Haxo, Coste et l'établissement domaniale de pisciculture d'Huningue (1843-1853-1953). *B. Fr. Poisson*. 181, 121-139. doi: 10.1051/kmae:1956004
- Williamson, M., et Fitter, A. (1996). Le succès variable des envahisseurs. *Écologie* 77, 1661-1666. doi: 10.2307/2265769
- Wolter, C., et Röhr, F. (2010). Historique de distribution des eaux douces non indigènes espèces de poissons en Allemagne : à quel point sont-elles envahissantes ? *J. Appl. Ichtyol* 26, 19-27. doi: 10.1111/j.1439-0426.2010.01505.x
- Zuur, AF, Ieno, EN, Walker, NJ, Saveliev, AA et Smith, GM (2009). *Modèles à effets mixtes et extensions en écologie avec R*. New York, NY : Springer.

Conflit d'intérêts : Les auteurs déclarent que la recherche a été menée en l'absence de toute relation commerciale ou financière pouvant être interprétée comme un conflit d'intérêt potentiel.

Note de l'éditeur : Toutes les réclamations exprimées dans cet article sont uniquement celles des auteurs et ne représentent pas nécessairement celles de leurs organisations affiliées, ou celles de l'éditeur, des rédacteurs en chef et des réviseurs. Tout produit pouvant être évalué dans cet article, ou toute réclamation pouvant être faite par son fabricant, n'est ni garanti ni approuvé par l'éditeur.

Copyright © 2021 Belliard, Beslagic, Boucault et Zahm. Il s'agit d'un article en libre accès distribué sous les termes de la Creative Commons Attribution License (CC BY). L'utilisation, la distribution ou la reproduction dans d'autres forums est autorisée, à condition que le ou les auteurs originaux et le ou les titulaires des droits d'auteur soient crédités et que la publication originale dans cette revue soit citée, conformément aux pratiques académiques acceptées. Aucune utilisation, distribution ou reproduction non conforme à ces conditions n'est autorisée.