

Évolution de la distribution de la Pectinatelle¹, *Pectinatella magnifica* (Leidy, 1851), Bryozoaire d'eau douce, en France et en Europe

Patrice NOTTEGHEM*

Résumé

Trois décennies après sa description, en Amérique du Nord (LEIDY, 1852a, b)², le Bryozoaire dulçaquicole (Phylactolémates) *Pectinatella magnifica* est observé pour la première fois en Europe, en 1883, sur la Bille, un affluent de l'Elbe, près de Hambourg (KRAEPELIN, 1884). L'espèce est ensuite notée dans plusieurs pays d'Europe centrale et du Sud-Est. Ce n'est qu'au début des années 1990 que sa présence est avérée en France (HONDT d', 1996 ; NOTTEGHEM, 1998). Les observations y sont d'abord rares et toutes localisées dans le Nord-Est, puis elles se multiplient très rapidement alors que l'aire de distribution s'étend largement.

Cette espèce est considérée comme une exotique envahissante en Europe (ainsi qu'en Asie) où elle semble trouver des conditions favorables à son installation dans différents milieux eutrophes (plans d'eau, canaux et rivières calmes). Le suivi régulier de l'évolution rapide de la distribution de cette espèce est facilité par le développement caractéristique et souvent spectaculaire de colonies (*zoaria*) qui peuvent atteindre une très grande taille (plusieurs décimètres). En Europe, et tout particulièrement en France, elle occupe un nombre grandissant de bassins versants.

Un essai d'interprétation des modes possibles de dispersion de l'espèce conduit à reconsidérer l'hypothèse la plus communément admise concernant le vecteur de son vraisemblable transfert d'Amérique du Nord en Europe.

Des situations locales de grande abondance posent la question des effets de l'eutrophisation des milieux vis-à-vis de cette espèce. Il est proposé d'adopter le terme Pectinatelle¹ pour désigner en français *Pectinatella magnifica* (Leidy, 1851).

Mots-clés : Bryozoaire, Phylactolémates, *Pectinatella magnifica*, Pectinatelle¹, distribution, espèce envahissante, France, Europe, eutrophisation.

* 15 rue de Pommard – 71200 LE CREUSOT – patrice.notteghem@orange.fr

Introduction

Selon les travaux les plus récents (MASSARD & GEIMER, 2008), sur un total mondial de 94 espèces de Bryozoaires d'eau douce, regroupées en 10 familles et 24 genres, la faune paléarctique compte 18 ou 19 espèces. L'une de ces espèces, *Pectinatella magnifica*, présente en Europe et en Asie mineure, est également observée dans les aires néarctique (USA et Canada), néotropical (Guatemala) et indomalaise (Japon et Corée). Ce Bryozoaire Phylactolème a fait l'objet de très nombreux travaux, en Amérique du Nord, en Europe ou au Japon, notamment en ce qui concerne sa biologie, son écologie ou sa distribution. S. RODRIGUEZ et J.-P. VERGON (2002) ayant synthétisé l'essentiel de cette riche bibliographie, on se reportera avec intérêt à leur article.

Le présent travail limite sa bibliographie aux références relatives à la répartition européenne de l'espèce, ainsi qu'à celles utiles à l'interprétation de l'évolution de son aire de distribution.

Parmi les Bryozoaires d'eau douce signalés en France et dans les régions limitrophes, *Pectinatella magnifica*, la Pectinatelle¹, présente la particularité d'avoir vu son statut passer, en une quinzaine d'années seulement, de celui d'espèce exceptionnelle à celui d'espèce banale, largement répandue et abondante (au moins en certains secteurs et certaines années). La rapidité et l'ampleur de ce phénomène appellent à faire régulièrement le point. La présente synthèse s'inscrit dans le prolongement de notre première synthèse (1998) et des articles de S. RODRIGUEZ & J.-P. VERGON (2002), de P. CARROGET *et al.* (2002) et de J.A. MASSARD & G. GEIMER (2002).

¹ Dans sa *Monographie des Bryozoaires d'eau douce*, J. JULLIEN (1888), citant et traduisant un article de E. POTTS (1884), emploie le nom français *Pectinatelle* (en italique dans le texte, ce qui conduit à penser qu'il s'agit peut-être d'une faute typographique), alors que dans le corps de sa monographie, il utilise le nom scientifique. Il semble que ce soit le premier et le dernier usage de ce terme français dans un article scientifique. Dès lors que l'espèce appartient depuis près de 20 ans à la faune française, qu'elle est fréquente et observée régulièrement par de nombreuses personnes, il paraît judicieux de lui attribuer un nom français, comme on l'a fait depuis le XIX^e siècle pour d'autres Bryozoaires dulçaquicoles de la faune française, notamment la Plumatelle (*Plumatella*) ou la Cristatelle (*Cristatella*), et ce d'autant plus que le genre *Pectinatella* est aujourd'hui monospécifique.

² Mise au point relative à la première référence bibliographique :

Le 16 septembre 1851, Joseph LEIDY décrit l'espèce, en la rattachant tout d'abord au genre *Cristatella*, lors d'une communication devant l'Académie des Sciences naturelles de Philadelphie. Le 25 novembre 1851, il y propose de créer le genre *Pectinatella* auquel il rattache cette nouvelle espèce. En fait, le volume 5 des comptes-rendus des débats (qui correspond aux années 1850 et 1851) est publié en 1852. En conséquence, conformément à la règle, c'est donc l'année 1852 qui doit figurer pour ces deux références bibliographiques et non l'année 1851, généralement mentionnée.

³ hydrochorie : dispersion d'organismes vivants, et non seulement de semences comme généralement admis, par un cours d'eau.



Photographie 1. *Pectinatella magnifica*. Zoarium, d'une douzaine de centimètres, fixé sur une racine. (Lac de la Sorme 14-07-2008).



Photographie 2. *Pectinatella magnifica* Zoaria détachés de leurs supports et regroupés par le courant (Lac de la Sorme 05-09-1998).

Depuis ces dernières publications, l'expansion de l'aire de distribution de l'espèce s'est poursuivie. Ce phénomène a affecté tardivement la France et ses régions limitrophes, mais il a été beaucoup plus rapide que lors de sa manifestation, un siècle durant, en Allemagne tout d'abord, puis dans des pays situés plus à l'est et au sud-est. La collecte d'un grand nombre de données concernant la France et ses régions limitrophes, dont beaucoup sont inédites, permet de suivre ce changement d'orientation géographique et cette accélération.

Méthode

Au sein des Bryozoaires d'eau douce, la Pectinatelle présente une double singularité. D'une part, cette espèce développe des colonies (zoaria) gélatineuses, fixées à divers types de supports (photographie 1). Souvent abondantes, ces zoaria, qui atteignent parfois une grande taille (plusieurs décimètres), intriguent et attirent l'attention de nombreuses personnes fréquentant les berges des plans d'eau, canaux ou rivières. Les journaux locaux mentionnent fréquemment, en formulant régulièrement des hypothèses fantaisistes, l'apparition de ces êtres étranges, qui en fin d'été se détachent de leurs supports, dérivent (photographie 2) et s'échouent sur les berges. D'autre part, en Europe, de telles colonies sont attribuables quasiment sans équivoque à la Pectinatelle, son identification, même sur la base d'une photographie, étant à la portée de tout naturaliste et pas seulement des spécialistes du groupe. Ainsi, les données fiables sont relativement nombreuses et permettent de suivre en continu l'évolution de la distribution de l'espèce.

Le présent travail est fondé sur un ensemble de données collectées grâce à divers moyens complémentaires : l'analyse bibliographique, la recherche d'articles dans la presse et sur Internet (où la question de l'identification est fréquemment posée dans des forums), la transmission d'observations par un réseau d'informateurs constitué à l'occasion de la réalisation de notre première synthèse (1999), des enquêtes ciblées, relayées par plusieurs structures (Association Française de Limnologie, Parcs naturels régionaux, Bourgogne-Nature), ainsi que des prospections personnelles. En outre, des données inédites, récoltées par J.-P. VERGON (DIREN Franche-Comté) et S. RODRIGUEZ au moyen d'un questionnaire notamment inclus dans leur article (2002), nous ont été aimablement transmises afin d'être intégrées à cette étude. Pour l'essentiel les données portent sur l'observation de *zoaria* ; quelques-unes seulement correspondent à l'identification de statoblastes dans des prélèvements.

La base de données ainsi constituée, régulièrement enrichie et documentée, compte, à la date du bouclage de cet article (février 2010), un total brut de 193 données, localisées et datées avec plus ou moins de précisions, pour l'ensemble de l'Europe. Pour le seul territoire français le total des observations s'élève à 155. Un tiers des données relatives aux autres pays européens, 13 sur un total de (seulement) 38, concerne le seul territoire tchèque et découle de synthèses récentes, aimablement transmises par A. PETRUSEK et par V. OPRAVILOVA.

En cas d'observations répétées dans le temps sur un même site (ou des sites très proches), seule la première mention a été sélectionnée pour être cartographiée à l'échelle choisie. Sur le total brut des 155 observations concernant la France, 59 données non redondantes figurent ainsi sur les cartes. Ceci a en outre permis d'atténuer le poids relatif des données régulièrement transmises par le réseau des informateurs géographiquement proches de notre implantation en Bourgogne.

L'efficacité et la diversité des méthodes de collecte mises en œuvre pour la France expliquent sans doute la part importante des données relatives à ce territoire ; cependant la rareté des observations mentionnées sur Internet pour les autres pays européens que la France (mis à part la République Tchèque) conduit à formuler les hypothèses que l'espèce y serait moins fréquente ou bien que celle que ses manifestations y seraient moins spectaculaires. Il se peut également que la pression d'observation y soit bien moindre.

Pour visualiser l'évolution de la distribution de l'espèce, et parvenir à un lissage des données,

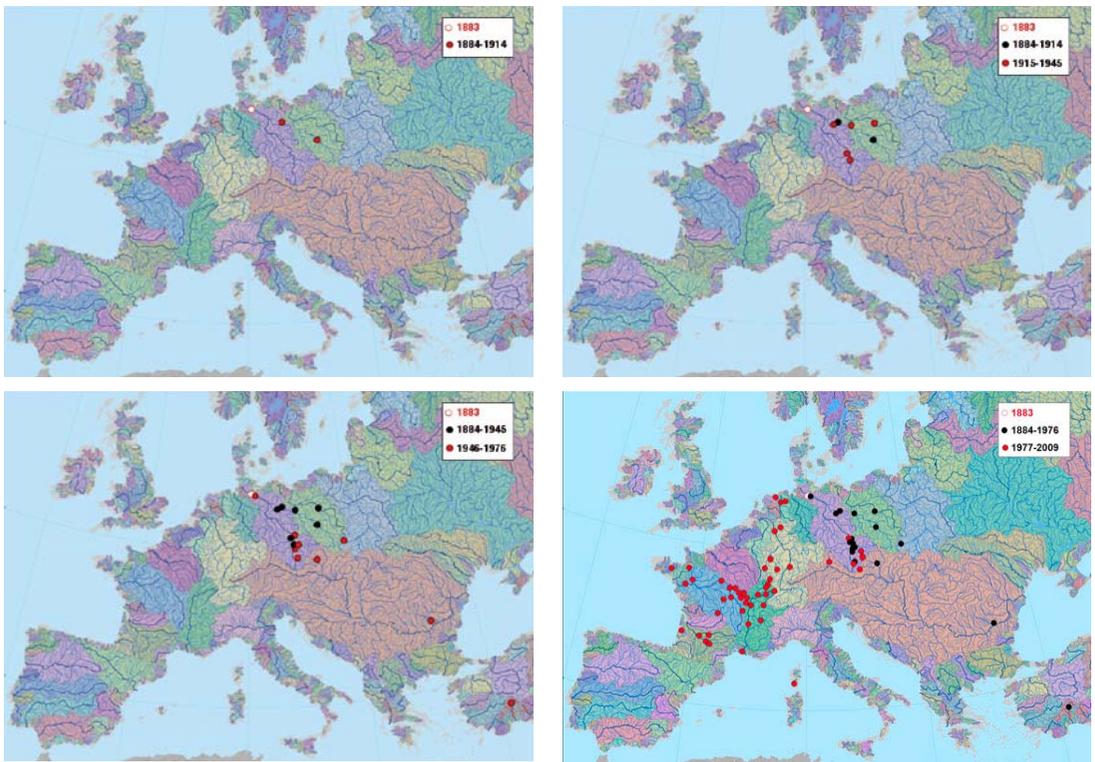


Figure 1. Évolution de la distribution de *Pectinatella magnifica* en Europe, entre 1883 et 2009.

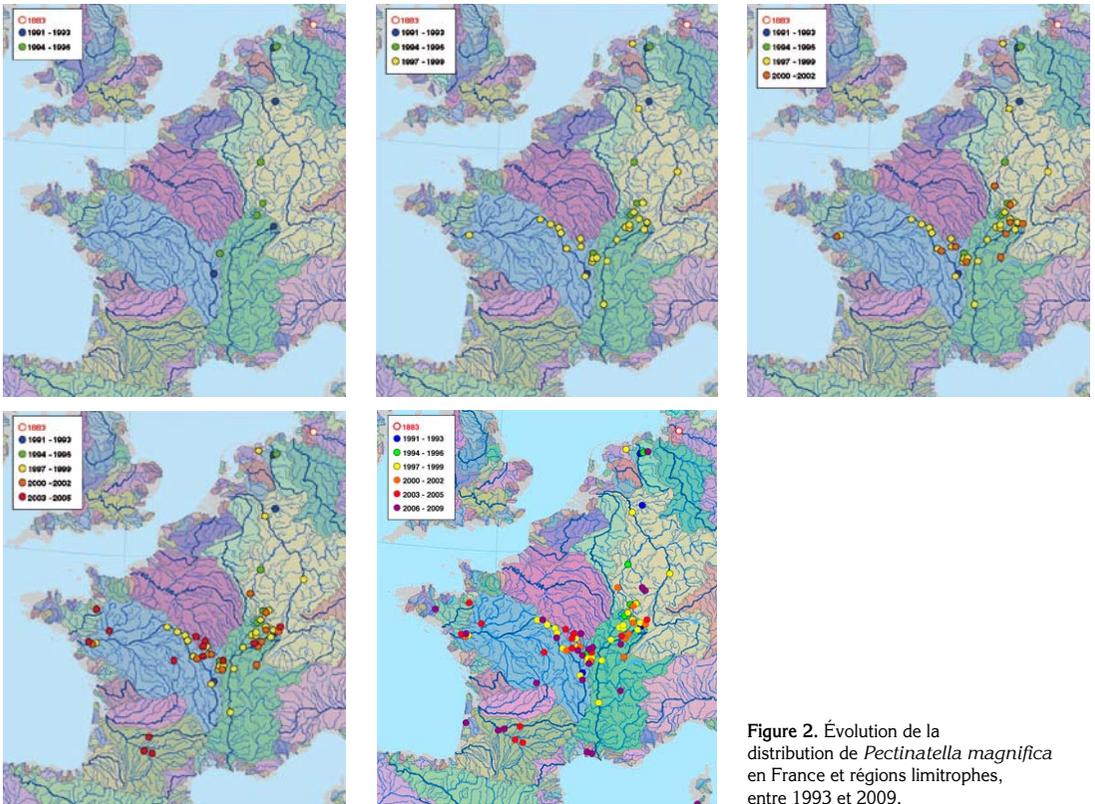


Figure 2. Évolution de la distribution de *Pectinatella magnifica* en France et régions limitrophes, entre 1993 et 2009.

nous avons pris le parti de regrouper celles-ci par périodes. Ainsi, les données sont réparties à l'échelle européenne (figure 1) sur 4 périodes de 31 années (32 pour la dernière). Afin d'exploiter au mieux le nombre important de données relatives à la France et ses régions limitrophes (figure 2) ; les observations sont réparties sur 6 périodes de 3 années (4 pour la dernière) et reportées sur une carte à plus grande échelle.

Les supports cartographiques utilisés, figurant les principaux bassins versants, sont adaptés du document intitulé *Main Rivers of Europe* (VOGT *et al.*, 2007), réalisé à partir de la base de données CCM2 – Catchment Characterisation and Modelling, version 2.1 (EC-JRC).

Résultats

La simple lecture des cartes diachroniques européennes (figure 1) met clairement en évidence deux périodes dans l'expansion géographique de l'espèce.

Pendant plus d'un siècle, toutes les observations sont réalisées à l'est du méridien passant par Hambourg (10° est). Après le bassin hydrographique de l'Elbe, en Allemagne puis en République tchèque, la *Pectinatella* est successivement observée dans les bassins de l'Oder, en Pologne et en Allemagne, puis dans celui du Danube, en République tchèque et en Roumanie, puis dans le bassin amont de la Vistule en Pologne.

Les données apparaissent situées selon un axe orienté vers l'est sud-est, avec un point extrême, localisé en Turquie, atteint en 1957.

À partir du début des années 1990, l'expansion se manifeste selon une nouvelle orientation, vers l'ouest sud-ouest. Les cartes concernant la France et les régions limitrophes, qui comportent un nombre important de données, permettent un suivi précis du phénomène sur une courte période, d'une quinzaine d'années seulement.

Cette nouvelle phase d'expansion touche la France, avec une présence quasi simultanée dans des canaux, en deux localités situées l'une dans le haut bassin de la Saône et l'autre dans le bassin de la Loire amont, ainsi que l'Ouest de l'Allemagne (bassin de l'Ems et la Ruhr).

Entre 1994 et 1996, l'installation dans l'Est de la France se conforte, avec des observations dans des plans d'eau, entre Saône et Loire, ainsi que dans le bassin amont de la Moselle, à la frontière germano-luxembourgeoise.

Entre 1997 et 1999, l'espèce est notée dans le bassin amont du Doubs, en deux points sur le Rhin ainsi qu'aux Pays-Bas, mais surtout dans l'essentiel du cours de la Loire et la quasi-totalité de Saône, avec une donnée plus méridionale sur le Rhône. Dans la période 2000-2002, les seuls secteurs nouveaux se situent dans le bassin versant amont de l'Ain.

Entre 2003 et 2005, on note une extension remarquable. Deux des principaux affluents de la Loire, le Cher et la Mayenne, sont concernés, de même que le canal de Nantes à Brest et la Rance. En tête de bassin de la Seine, dans le Morvan, des observations sont réalisées dans plusieurs étangs. Mais le phénomène le plus notable de cette période est sans doute l'installation de l'espèce dans le bassin de la Garonne, dans le fleuve lui-même et dans deux de ses affluents, le Tarn et le Lot.

Au cours des années 2006 à 2008, l'espèce atteint des régions plus méridionales encore. Des statoblastes sont collectés dans le Vidourle et l'Aude en 2006 ; l'espèce est notée dans le Petit Rhône en 2007. Elle est également observée dans le canal de Nantes à Brest, au centre de la Bretagne (2007). En outre, l'observation réalisée en Corse, dans un étang proche de la Gravone (2006), représente la première donnée insulaire à l'échelle européenne. En 2008 l'espèce est observée en quantité importante sur la Naab, affluent allemand du Danube.

En 2009, l'espèce est observée, pour la première fois, dans deux étangs de Bresse (Jura et Saône-et-Loire). Il est très probable que, dans un avenir proche, bien d'autres étangs de cette région seront concernés. Elle est en outre notée en Savoie, dans le lac d'Aiguebelette (Doris, 2010), ainsi qu'en Gironde, dans le lac de Cazaux Sanguinet.

Un phénomène marqué par une accélération récente et brutale

Le nombre d'observations sur le territoire européen est marqué par une augmentation récente et brutale dans les 10 dernières années, en France et dans ses régions limitrophes, mais aussi dans le reste de l'Europe alors qu'aucune observation nouvelle n'y est mentionnée dans les années 1970 et 1980.

Ce phénomène tient-il à une possible intensification de la pression d'observation ? Cette hypothèse ne semble pas pouvoir expliciter l'augmentation des données à la fois en France, où l'espèce est nouvelle, et dans le reste de l'Europe où l'espèce est installée depuis la fin du XIX^e siècle.

Ce changement est-il dû à l'émergence de conditions écologiques plus favorables à cette espèce ? Compte tenu de la brutalité du phénomène, ceci paraît peu vraisemblable.

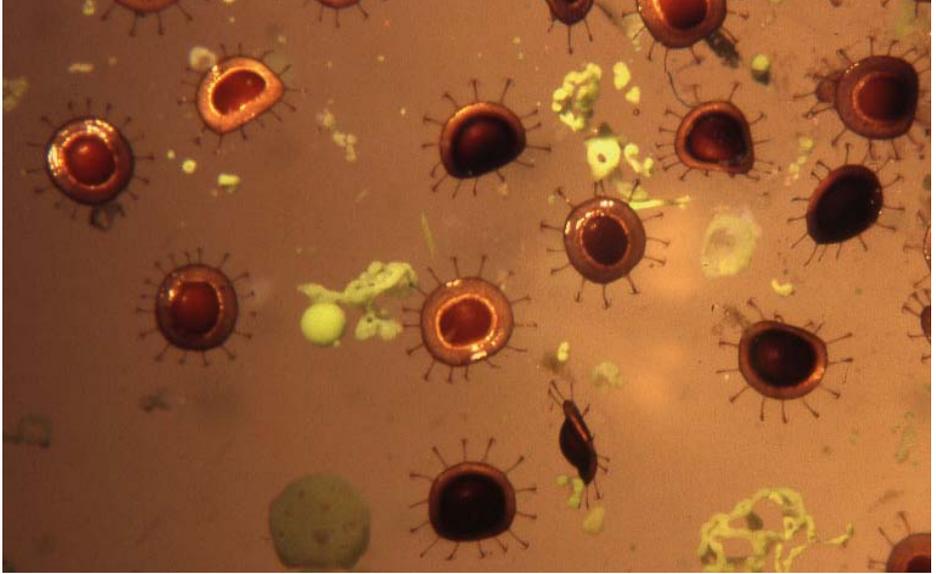
Serait-il à corrélér à un éventuel changement génétique ayant accompagné l'installation de l'espèce à l'ouest et ayant conduit à une souche mieux adaptée aux conditions de milieu actuelles en Europe ? Il n'est pas possible de répondre en l'absence d'étude génétique.

La comparaison précise du rythme de l'expansion en Europe et Amérique du Nord, où le phénomène se manifeste également (WOOD, com. pers.), apporterait peut-être quelques enseignements. Mais, dans l'état actuel des connaissances, il est difficile de dire si tel ou tel facteur, ou combinaison de facteurs, peut expliquer l'accélération brutale de l'expansion de l'aire de distribution européenne de la Pectinatella et son expansion à l'ouest.



Patrice NOTTEGHEM

Photographie 3. *Pectinatella magnifica*. Zoécies produisant des statoblastes.



Patrice NOTTECHEN

Photographie 4. *Pectinatella magnifica*, Statoblastes libres.

La cinétique de la distribution de l'espèce en Europe montre, pour le premier siècle de présence, la succession classique des différentes phases du phénomène (BOUDOURESQUE, 2008) ; après l'arrivée (à une date et en un lieu précis évidemment inconnus), ont suivi l'installation, la naturalisation, l'expansion et la persistance. Avec la période récente, pour laquelle il est vrai on manque de recul, tout se passe comme si on assistait à une nouvelle invasion, suivant une arrivée dans l'Est de la France et ouvrant à l'espèce de nouvelles possibilités d'expansion rapide. L'expansion de l'espèce procède par « bonds » successifs ; l'arrivée dans un nouveau site éloigné des précédents, parfois longue à se manifester, sans doute du fait de barrières plus ou moins étanches entre aires géographiques ou entre milieux, offre dans certains cas les conditions favorables à une phase de diffusion rapide.

Discussion

Les modes de dispersion de *Pectinatella magnifica*

La dispersion de l'espèce est le fait des statoblastes, bourgeons de résistance hivernale produits par les zoécies (photographie 3) et libérés, souvent en grande quantité, lors de la dégradation de la masse gélatineuse des *zoaria* en automne. Les statoblastes de cette espèce, dont la morphologie est caractéristique, ont l'aspect d'une lentille d'environ 1 mm de diamètre dotée d'un anneau pneumatique portant une couronne d'environ 14 crochets doubles (photographie 4). Ceux-ci sont susceptibles de fixer les statoblastes à des supports variés. En outre, lors de leur libération, les statoblastes restent, un temps, entourés d'une substance collante issue de l'altération de la masse gélatineuse du *zoarium*.

Les différents modes de dispersion, potentiels ou effectifs, des statoblastes de la Pectinatelle ont été évoqués plus ou moins complètement par de nombreux auteurs. Il convient cependant de les examiner à nouveau, à la lumière des informations apportées par l'analyse de l'évolution de la distribution européenne de l'espèce.

Considérons les différents modes et leurs vecteurs au regard des périodes successives et les divers milieux colonisés :

- On peut bien évidemment supposer efficace la dissémination dans les rivières, au fil de l'eau (hydrochorie)³, notamment du fait de la flottabilité des statoblastes. Mais ce vecteur ne peut évidemment expliquer une progression de l'aval vers l'amont ou le peuplement de plans d'eau isolés.
- La dissémination des statoblastes par le vent (anémochorie) n'est pas avérée, mais elle est tout à fait plausible, et même envisageable sur de très longues distances dans le cas de tornades.
- Les crochets des statoblastes appellent à examiner les potentialités de la dissémination par les animaux (zoochorie). Fixés aux plumes (ou collés aux pattes des oiseaux), les statoblastes peuvent être transportés passivement (exo-ornithochorie), à la fois rapidement et sur de longues

distances, mais aussi permettre d'atteindre des plans d'eau isolés, proches ou lointains. T.S. WOOD (2002) accorde beaucoup d'importance aux migrations des oiseaux d'eau dans la dispersion et la distribution de plusieurs espèces de Bryozoaires d'eau douce. Il établit ainsi une relation entre la distribution mondiale de *Plumatella mukaii* et les migrations en boucle circumpacifique de certains oiseaux.

- Pour le transport des statoblastes de Pectinatelle sur de plus courtes distances, il ne faut pas oublier le rôle possible de certains mammifères sauvages utilisant la continuité écologique des réseaux hydrographiques (Castor, Campagnol amphibie, Putois,...), ou encore des chiens de chasse, parfois déplacés par leurs maîtres sur des distances importantes.

- Outre l'exo-zoochorie, certains auteurs (notamment CHARALAMBIDOU *et al.*, 2003 ; FIGUEROA *et al.*, 2004) proposent l'endo-zoochorie. Chez *Cristatella mucedo*, les statoblastes (peu différents de ceux de la Pectinatelle) peuvent être transportés efficacement par des oiseaux après ingestion. Il a été vérifié que le transit intestinal n'altérerait pas le pouvoir germinatif des statoblastes, mais on peut cependant faire remarquer que la durée du transit est brève chez bien des oiseaux, et donc la longueur du trajet courte, alors que l'exo-ornithochorie permet sans aucun doute des déplacements sur de bien plus longues distances.

- La dissémination par l'homme (anthropochorie) revêt bien des variantes possibles. Elle est vraisemblablement le fait des bateaux, empruntant canaux ou rivières canalisées, susceptibles de transporter sur de longs trajets des statoblastes accrochés à leurs coques. La dispersion des invertébrés aquatiques est en outre fréquemment attribuée à l'eau des ballasts vidés à l'arrivée au port avant chargement (BOUDOURESQUE, 2008). Ce vecteur est d'ailleurs proposé par KRAEPELIN (1884) pour expliquer la première observation en Europe de *Pectinatella magnifica*, l'espèce étant considérée jusque-là comme exclusivement nord américaine (JULLIEN, 1885). Selon T.S. WOOD (com. pers.), le transport de végétaux aquatiques et de poissons vivants, notamment pour l'aquariophilie, peut également expliquer certains transferts.

Pour interpréter l'évolution de la distribution de l'espèce en Europe, et en particulier en France sur une durée de moins de 20 ans, il semble nécessaire d'envisager plusieurs vecteurs complémentaires.

- La dispersion dans un cours d'eau, du fait du courant semble s'imposer comme une évidence, notamment pour la Loire et pour la Saône. Cependant, comment interpréter la discrétion du phénomène dans le Rhône, alors qu'il reçoit les eaux de la Saône ?

- Le passage d'un bassin versant à un autre ne peut évidemment s'expliquer par l'hydrochorie, pas plus que le déplacement vers l'amont d'un cours d'eau. La continuité du réseau européen des voies navigables, constitué de canaux latéraux, de canaux de jonction et de rivières canalisées, permettant un trafic sur de longues distances, est vraisemblablement à l'origine du transfert de la Pectinatelle, comme de bien d'autres espèces d'invertébrés (BOUDOURESQUE, 2008), d'un fleuve à un autre ou de son expansion en direction de l'amont des cours d'eau. Certains auteurs considèrent la navigation intérieure comme la seule cause de la dissémination d'invertébrés allochtones dans le réseau hydrographique français (LECUREUIL & CHOVET, 2003) ; selon nous, ce n'est probablement, pour la Pectinatelle au moins, qu'un facteur parmi d'autres.

- Les premières observations françaises de la Pectinatelle, qui concernent le canal de la Haute-Saône et le canal de Roanne à Digoin, deux canaux intégrés au réseau des voies navigables interconnectées, peuvent donc être associées à la circulation des bateaux de commerce ou de plaisance. Cependant la première donnée est antérieure à l'établissement de la connexion entre le Danube et le Rhin, en 1992. Mais par la suite, la navigation d'est en ouest a pu contribuer à la dispersion de la Pectinatelle vers la France, comme cela a été le cas pour de nombreuses autres espèces d'invertébrés du bassin ponto-caspien (BEISEL, 2006). La Garonne, l'Aude et le Vidourle, en dépit des distances importantes qui les séparent des foyers les moins éloignés, ont peut-être également été affectés du fait de leurs liens avec le canal du Midi (bien que l'espèce ne soit pas – encore – mentionnée dans le canal lui-même).

- Si la navigation tient certainement un rôle important, il faut cependant remarquer que la distribution européenne actuelle de la Pectinatelle correspond en fait très peu à la répartition géographique des principales voies navigables. (www.inlandnavigation.org).

- Il est plausible que la dispersion attribuable à la navigation sur les voies d'eau intérieures en connexion soit aussi le fait d'autres vecteurs, les oiseaux notamment. Ceci est suggéré par les deux orientations principales successives du phénomène, vers le sud-est tout d'abord, puis vers l'ouest et sud-ouest. Ces directions correspondent en effet à celles empruntées par certains oiseaux

d'eau, lors de leurs migrations post-nuptiales, au moment même de la libération automnale des statoblastes.

- Les nombreuses observations réalisées dans des plans d'eau, notamment dans la région des Mille étangs (Haute-Saône) ou en Bourgogne, entre Saône et Loire comme dans le Morvan, doivent sans doute être attribuées à l'ornithochorie, sans que l'on puisse exclure cependant les chiens de chasse, les bottes des pêcheurs, ou encore les opérations d'empoissonnement.

- L'évolution rapide de la distribution de l'espèce, de l'amont vers l'aval, sur l'essentiel du cours de la Loire est vraisemblablement le fait de l'hydrochorie, mais là encore, les nombreux oiseaux effectuant de grands déplacements dans le couloir fluvial peuvent avoir contribué au phénomène.

- En ce qui concerne les transferts sur de grandes distances, notamment dans le cas de la Turquie, ou par-delà des étendues marines, comme dans le cas récent de la Corse, on est plus encore amené à privilégier le rôle des oiseaux d'eau migrateurs. Mais T.S. WOOD estime (com. pers.), à propos de la première installation insulaire de *Pectinatella magnifica*, au Japon (MAWA-TARI, 1973), qu'on ne peut privilégier aucun vecteur potentiel.

Que ce soit sur de courtes ou de longues distances, les oiseaux d'eau nous semblent tenir un rôle essentiel dans la dispersion, parfois rapide, de la Pectinatelle, même si l'ornithochorie intervient probablement en combinaison avec d'autres vecteurs.

Ceci nous conduit à envisager l'exo-ornithochorie comme un mode possible de transfert depuis l'Amérique du Nord vers l'Europe. Le fait que cette hypothèse n'ait pas été proposée au XIX^e siècle est sans doute lié à la méconnaissance d'alors des déplacements transatlantiques d'oiseaux nord américains. Cette mobilité, mieux connue aujourd'hui en raison de l'intensité de la pression d'observation, se révèle en fait régulière, notamment pour certains Anatidés, Limicoles ou Laridés (ALSTROM *et al.*, 1992).

Cette hypothèse conduit à formuler plusieurs questions :

- Un statoblaste, au moins, produit par un *zoarium* vivant probablement dans un milieu proche de Philadelphie, a-t-il pu rester fixé suffisamment longtemps sur une patte ou au plumage d'un oiseau d'eau nord-américain, tout en conservant ses potentialités biologiques, pour avoir atteint le Nord de l'Allemagne et y donner naissance à une zoécie, à l'origine du premier zoarium européen, sans doute quelques années, au moins, avant la première observation faite dans la Bille par K. Kraepelin, en 1883 ?

- Si ce phénomène a bien eu lieu à la fin du XIX^e siècle, pourquoi ne se serait-il pas produit plus tôt ?

- Serait-ce parce que les conditions d'accueil n'ont été que tardivement favorables à la Pectinatelle, du fait de l'artificialisation et de l'eutrophisation des milieux aquatiques européens ?

- Comment expliquer que l'espèce ne soit pas (ou pas encore) présente aujourd'hui dans certaines grandes régions d'étangs, pourtant régulièrement fréquentées par une avifaune migratrice abondante et diversifiée, comme la Dombes, la Brenne ou la Sologne ?

- Serait-ce parce que les conditions de milieu n'y sont pas favorables ?

- Serait-ce parce que le transport sur une longue distance, puis l'installation et le développement de l'espèce dans un nouveau site demandent un ensemble de conditions favorables rarement réunies ?

Il est possible que le prolongement du suivi de l'évolution de l'aire de distribution de l'espèce nous permette de répondre un jour à certaines de ces questions, mais il est bien possible que le phénomène soulève aussi d'autres interrogations.

Abondance de la Pectinatelle et eutrophisation

Des situations particulières, pour lesquelles il est fait état d'une très forte abondance locale de Pectinatelle, appellent à considérer les liens éventuels entre ce phénomène et l'eutrophisation des milieux aquatiques, notamment accentuée par les activités piscicoles ou agricoles intensives.

Ainsi les propriétaires d'un étang de pisciculture, situé à La Chapelle-sous-Chaux (Territoire de Belfort), rapportent (com. pers.), que l'abondance et la taille exceptionnelles des *zoaria*, observées en 1999, seraient à relier à une erreur technique concernant l'alimentation des poissons. Cette année-là, l'apport de céréales destinées aux poissons fut, par erreur, le double de la quantité habituellement déversée dans l'étang. La production de statoblastes fut telle, qu'en automne, leur récolte, au moyen d'une épuisette à mailles très fines, a conduit à remplir « 5 ou 6 poubelles de 100 litres », ce qui donne une idée de l'ampleur du phénomène.

Selon T.S. WOOD (com. pers.), en Amérique du Nord, *Pectinatella magnifica* produit un grand nombre de larves pendant les mois de juin et juillet. Ceci induit un agrandissement de la population, ce qui peut conduire à la production énorme de statoblastes en automne.

Le caractère eutrophe marqué de certains plans d'eau, notamment induit par l'intensification des pratiques agricoles ou de celles de la pisciculture et par des températures élevées, est probablement la cause des manifestations les plus spectaculaires de la présence de la Pectinatelle. Cette abondance semble être à la fois une conséquence et un révélateur de l'eutrophisation des milieux. Ceci est à rapprocher, par exemple, du développement estival de certaines Cyanobactéries, parfois spectaculaire aussi, fréquemment observé dans les mêmes milieux que la Pectinatelle (photographie 5).

Si on se réfère à des périodes éloignées, au cours desquelles les milieux eutrophes étaient sans aucun doute très peu répandus du fait de l'impact limité des activités humaines, on peut se poser la question de la taille « normale » des zoaria et de leur visibilité dans les milieux. Poussant ce raisonnement, on pourrait même envisager que la Pectinatelle soit en fait une espèce autochtone dans une partie au moins du continent européen (au même titre qu'elle n'était présente qu'à l'Est des États-Unis au milieu du XIX^e siècle). Longtemps discrète, comme bien d'autres espèces de Bryozoaires d'eau douce, la Pectinatelle serait passée inaperçue jusqu'à ce qu'elle se manifeste de manière évidente, en développant des zoaria de grande taille, à la faveur de conditions de milieux altérées. Mais, tant que des sédiments anciens, et datables avec certitude, ne fourniront pas des statoblastes prouvant le contraire, nous devons probablement considérer ce Bryozoaire comme allochtone en Europe.

Pendant ces remarques doivent être nuancées, avec l'observation de l'espèce, en 2009, dans des plans d'eau forestiers (situés sur le plateau d'Antully, en Saône-et-Loire, ou dans le Morvan) ou dans le lac de Cazaux Sanguinet (Gironde), qui paraissent globalement oligotrophes. Le caractère eutrophe ne peut donc expliquer à lui seul la présence de l'espèce ; ce n'est sans doute qu'un facteur favorable.

Conclusion

La Pectinatelle, *Pectinatella magnifica*, est aujourd'hui le seul Bryozoaire d'eau douce allochtone présent en France et en Europe (BEISEL, 2006 ; DEVIN *et al.*, 2005). Il appartient à la faune européenne, depuis 125 ans, et à la faune française depuis le début des années 1990. Après l'ouverture récente d'un front d'expansion occidental, en France, son aire de répartition géographique pourrait connaître un développement considérable en Europe, comparable au phénomène en cours en Amérique du Nord, où l'espèce, d'abord inféodée à la Pennsylvanie, est observée dans un nombre croissant de secteurs aux États-Unis (Oregon, Mississippi, Texas, Californie, Wisconsin...), notamment à la faveur de la multiplication des réservoirs.

Dans peu d'années, il est probable que la plupart des bassins versants ouest-européens sera concernée. D'ici là, il sera intéressant de continuer à suivre le phénomène, mais aussi de tenter d'évaluer l'impact sur les écosystèmes, en examinant, conjointement, le niveau d'eutrophisation des milieux et les causes de celui-ci.

C'est dans les termes suivants que J. JULLIEN (1888) saluait l'arrivée de l'espèce en Europe : « M. Kraepelin, de Hambourg, vient de publier une Monographie des Bryozoaires de l'Allemagne... Ce zoologiste nous reparle de la découverte qu'il a faite, dans les eaux douces de Hambourg, de la *Pectinatella magnifica* Leidy : nous souhaitons avec lui la bienvenue à cet émigrant du Nouveau Monde, l'une des plus belles espèces d'eau douce et la plus vigoureuse par la taille des zoaria, qui atteignent celle d'un œuf d'Autruche. »

La présence de la Pectinatelle témoigne, là où l'espèce est bien visible, de conditions de milieux souvent médiocres, voire très dégradées. Aussi est-on en droit d'être moins enthousiastes que ces deux auteurs quant à la présence de cette « belle » espèce dans les eaux douces européennes. Dans l'avenir, on pourra se réjouir de sa rarefaction ou d'une présence plus discrète si ceci résulte d'une bonne qualité écologique retrouvée par les milieux aquatiques.



Photographie 5. *Pectinatella magnifica*. un zoarium échoué et un bloom de Cyanobactéries (Lac de la Sorme 05-09-1998).

Patrice NOTTEGHEM

Remerciements

Notre gratitude va :

- à tous ceux qui ont soutenu et relayé nos démarches de collecte de données : Charles BORNARD, Éric PATTEE, René ROSOUX, Daniel SIRUGUE, François VANCAYSEELE ;
- à ceux qui nous ont adressé leurs publications ;
- à ceux qui, depuis notre publication de 1999, nous ont directement fourni des références d'observations ou leurs données personnelles : Aurélien AUZEIL, Frédéric AZEMAR, David BEAUDOIN, Dietmar BERNAUER, Michel BINON, Christine BOBIN, Antony BOUREAU, Thomas CHAUSSIN, Mme C. CHEVALIER, Florence CONDEMINÉ, Julien DABRY, Francis DAUBA, Alain DUTARTRE, Vincent ESCANDE, Christiane FERRA, Claudine et Henri FORTUNE, M. FOURNEAU, Olivier GABORY, M. GARNIER, Toussaint GIORGI, Nadège GUIMARD, Christian HEINTZ, D. JACOBBERGER, Jean-Bernard LABILLE, Xavier LAURENT, Jean† et Monique LANGIAUX, M. LEPE-TITPAS, X. LEPORT, Jean-Luc LESAGE, Philippe LIEBARD, C. LINET, Elsa MAGOGA, X. MARECHAL, Julien MAUPOUX, Philippe MILLARAKIS, Marie des NEIGES de BELLEFROID, Vera OPRAVILOVA, Laurent PARIS, Marie-Christine PELTRE, Adam PETRUSEK, Jean-Yves PEYTAVIT, François PINET, Alice PROST, Françoise RESTI-TUTO, Sylvaine RODRIGUEZ, Frédéric SANTOUL, Yves SENN, Armand SCHWARTZ, Olivier THORET, Jean-Paul VERGON, Michiel van der WAAIJ ;
- à Jean-Loup d'HONDT pour son accueil et son soutien ;
- à Alain DUTARTRE (CEMAGREF) pour ses remarques pertinentes
- et à Timothy S. WOOD pour ses informations, ses commentaires et ses conseils éclairés.

Sans tous ces informateurs, cette synthèse n'aurait pas pu être réalisée. Que ceux dont le nom aurait été omis veuillent bien accepter nos excuses.

Bibliographie

- ALSTROM, P., COLSTON, P. & I. LEWINGTON. 1992. Guide des oiseaux accidentels et rares en Europe. Neuchâtel, Delachaux et Niestlé S.A., Ed. David Perret, 448 p.
- BEISEL, J.N. (coord.). 2006. Macroinvertébrés invasifs et écosystèmes européens d'eau courante : dynamique, processus et outils de gestion. Rapport final, Programme de recherche « Invasions biologiques », Labo. Biodiversité et Fonctionnement des Ecosystèmes, Univ. Paul Verlaine, Metz, 27 p.
- BERNAUER, D. & W. JANSEN. 2006. Recent invasions of alien macroinvertebrates and loss of native species in the upper Rhine River, Germany. *Aquatic Invasions* Volume 1, 2: 55-71.
- BOUCHARDY, C. (sous la direction de). 2002. La Loire, vallées et vals du grand fleuve sauvage. Neuchâtel, La Bibliothèque du naturaliste, Ed. Delachaux et Niestlé, 188 p.
- BOUDOURESQUE, C.F. 2008. Les espèces introduites et invasives en milieu marin. GIS Posidonie pub., Marseille, 3^e éd., 201 p.
- BRAUD, S., GABORY, O. & E. LEHEURTEUX. 2002. Découverte de deux espèces de Bryozoaires d'eau douce en Mauges. *Mauges Nature, Bulletin de liaison* 67: 10-12.
- CARROGET, P., E., GRUET, Y., BAUDET, J. & M. DUTERTRE. 2002. Présence de colonies du Bryzoaire *Pectinatella magnifica* Leidy 1851 dans la Loire et le canal de Nantes à Brest (Loire-Atlantique). *Bull. Soc. Sc. Nat. Ouest de la France NS*, 27(1): 19-29.
- CHARALAMBIDOU, I., SANTAMARIA, L. & J. FIGUEROLA. 2003. How far can the freshwater bryozoan *Cristatella mucedo* disperse in duck guts? *Arch. Hydrobiol.* 157(4): 547-554.
- CHARRIER, M. 2006. Catalogue-mémoire de données diverses. *Mauges Nature, Bulletin de liaison* 79: 2-6.
- CONSEIL GENERAL DU LOT. 2004. Dernière minute. Puy l'Evêque : des Bryozoaires bien particuliers. *Transparence, Edition Lot Supplément* 3, 1 p.
- DEVIN, S., BOLLACHE, L., NOËL, P.-Y. & J.-N. BEISEL. 2005. Patterns of Biological Invasions in French freshwater Systems by non-indigenous Macroinvertebrates. *Hydrobiologia* 551(1): 137-146.
- FIGUEROLA, J., GREEN, A.J., BLACK, K., & B. OKAMURA. 2004. Influence of gut morphology on passive transport of freshwater bryozoans by waterfowl in Doñana (southwestern Spain). *Can. J. Zool.* 82: 835-840.
- GEIMER, G. & J.-A. MASSARD. 1986. Les Bryozoaires du Grand-Duché de Luxembourg et des régions limitrophes. *Musée d'histoire naturelle de Luxembourg, Travaux scientifiques* 7: 1-118.
- GRABOW, K. 2005. *Pectinatella magnifica* (Leidy, 1851) (Bryozoa) am Oberrhein. *Lauterbornia* 55: 133-139.
- HONDT, J.-L. d' & CONDE, B. 1996. Une espèce de Bryozoaire d'eau douce (Phylactolaemata) nouvelle pour la faune française : *Pectinatella magnifica* (Leidy, 1851). *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon* 65(10): 322-326.
- JULLIEN, J. 1885. Monographie des Bryozoaires d'eau douce. *Extrait Bull. Soc. Zoo. France* 10: 3-119.
- JULLIEN, J. 1888. Sur quelques Bryozoaires d'eau douce. *Extrait Bull. Soc. Zoo. France* 1: 231-244.
- KRAEPELIN, K. 1884. Zur Biologie und Fauna der Süßwasserbryozoen. *Zoll. Anz.* 7: 319-321.
- LECCUREUIL, J.-Y. & M. CHOIVET. 2003. Connexion entre bassins hydrographiques européens et dissémination des espèces aquatiques : le cas de la Loire moyenne. *Symbioses NS* 9: 25-31.
- LEIDY, J. 1852a. On *Cristatella magnifica* n. sp. *Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia* 5, 1850 & 1851: 265-266.
- LEIDY, J. 1852b. On some American fresh-water Polyzoa. *Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia* 5, 1850 & 1851: 320-322.
- MASSARD, J.-A. & G. GEIMER. 2002. Occurrence of *Pectinatella magnifica* (Leidy, 1851) (Bryozoa, Phylactolaemata) in the German-Luxembourg Border Region near Bech-Kleinmarcher (Luxembourg) and Nennig (Germany). *Archs Inst. G.-d. Luxemb. Sect. Sci. nat. phys. math.* NS 44: 107-120.
- MASSARD, J.-A. & G. GEIMER. 2008. Global diversity of bryozoans (Bryozoa or Ectoprocta) in freshwater : an update. *Bull. Soc. Nat. Luxemb.* 109: 139-148.
- MAWATARI, S. 1973. New occurrence of *Pectinatella magnifica* (Leidy) in a Japanese lake. *Proc. Jap. Soc. Syst. Zool.* 9: 41-43.
- NOTTEGHEM, P. 1999. *Pectinatella magnifica* (Leidy, 1851), une nouvelle espèce de Bryozoaire pour la Bourgogne. *La Physiophile* 131: 12-25.
- PERICOUCHE, A. 2008. Présence de *Pectinatella magnifica* (Leidy 1851) Bryozoaire dulçaquicole, Phylactolaemata) dans le Loiret. *Recherches Naturalistes en région Centre* 16: 35-44.
- POTTS, E. 1884. On a supposed species of *Cristatella*. *Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia*, May-Oct. 1884: 193. (cité par J. JULLIEN, 1885).
- REGNAULT-ANDROUIN, A. & BEAUDOIN, D. 2010. Colonies de bryozoaires "*Pectinatella magnifica* Leidy 1851" dans des étangs du bas Morvan. *Bull. Soc. Hist. Nat. Autun* 199: 33-36.
- RODRIGUEZ, S. & J.-P. VERGON. 2002. *Pectinatella magnifica* Leidy 1851 (Phylactolaemata), un Bryozoaire introduit dans le nord de la Franche-Comté. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* 365-366: 281-296.
- TITTIZER, T., SCHOLL, F., BANNING, M., HAYBACH, A. & M. SCHLEUTER. 2000. Aquatische Neozoen im makrozoobenthos der Binnenwassersrassen Deutschland. *Lauterbornia* 39: 1-72.
- VOGT, J.V., SOILLE, P., JAGER, A. de, RIMAVICICITE, E., MEHL, W., HAASTRUP, P., PARACCHINI, M.L., DUSART, J., BODIS, K., FOISNEAU, S. & C. BAMP. 2007. A pan-European River and Catchment Database. EC-JRC (Report EUR 22920 EN), Luxembourg, 120 p.
- WOOD, T.S. 2002. Freshwater bryozoans : a zoogeographical reassessment. In : P.N. Wyse Jackson, C.J. Butler and M.E. Spencer Jones (éd.), *Bryozoan Studies* 2001. Balkema Publishers : 339-345.
- ZIMMER, C. 1906. *Pectinatella magnifica* Leidy in der Oder. *Zool. Anz.* 29: 427-428.

Sitographie (sélection)

- NARDIN, D. Bryozoaires du territoire de Belfort et de Haute-Saône. <http://www.chez.com/monamiph/btyozo/bryozo.html>.
- WAAIJ, M. van der. 2006. *Pectinatella magnifica* (Leidy 1851). <http://bryozoans.nl/soorten/en/pectinatellamagnifica>.