



Groupe d'Etude des Milieux Estuariens et Littoraux

115 quai Jeanne d'Arc - 80230 SAINT-VALERY-SUR-SOMME

Tél. : 03 22 26 60 40 - E-mail : contact@gemel.org

Etat de la colonisation par les Décapodes invasifs du genre *Hemigrapsus* sur le littoral des Hauts-de-France en 2025



**Rapport du GEMEL n°25-018
15 décembre 2025**



**Région
Hauts-de-France**

**Céline ROLET
Lisa DOROCANT
Emma BECUWE
Florent STIEN
Jean-Denis TALLEUX
Ervan LENOËL
Adèle DELORY
Estelle RAMBEAUD**

Travail réalisé pour:



Responsable de l'étude : Céline ROLET (Chargée de Recherches)

Terrain : Céline ROLET (Chargée de recherches), Lisa DOROCANT (Stagiaire), Emma BECUWE (Chargée d'études), Florent STIEN (Assistant-ingénieur), Jean-Denis TALLEUX (Assistant-ingénieur), Adèle DELORY (stagiaire), Ervan LENOEL (stagiaire), Estelle RAMBEAUD (Chargée d'études)

Biométries : Lisa DOROCANT

Cartographie : Lisa DOROCANT et Céline ROLET

Analyses de données : Lisa DOROCANT et Céline ROLET

Rédaction : Céline ROLET et Lisa DOROCANT

Citation : Rolet, C., Dorocant, L., Becuwe, E., Stien, F., Talleux, J-D., Delory, A., Lenoël, E., Rambeaud, E. (2025). Etat de la colonisation des Décapodes invasifs du genre *Hemigrapsus* sur le littoral des Hauts-de-France en 2025. *Rapport du GEMEL n°25-018* réalisé pour la Région des Hauts-de-France : 31 p.

TABLE DES MATIERES

I.	Introduction	5
II.	Matériel et méthodes	7
A.	Sites d'échantillonnage	7
B.	Protocole d'échantillonnage	8
C.	Traitement au laboratoire	11
III.	Résultats du suivi en 2025.....	13
A.	Organisation spatiale des Décapodes	13
B.	Structure de taille et sex-ratio des différentes espèces	21
IV.	Evolution temporelle des crabes sur les sites suivis par le GEMEL en 2025 sur le littoral des Hauts-de-France	24
V.	Bibliographie	29

LISTE DES ILLUSTRATIONS

Figures

Figure 1 : Localisation des 9 sites prospectés en 2025	7
Figure 2 : Photos des sites portuaires prospectés avec le port de Boulogne-sur-Mer (gauche) et le Port Est de Dunkerque (droite) en 2025	8
Figure 3 : Concessions mytilicoles prospectées avec les bouchots du Cap Gris-Nez (haut gauche), les bouchots d'Oye-Plage (haut droit), les bouchots de Berck-sur-Mer (bas gauche) et les bouchots de Quend-Plage (bas droit) en 2025.....	9
Figure 4 : Moulière naturelle de Ault et du Fort de l'Heurt au Portel en 2025	9
Figure 5 : Réalisation d'un quadrat de 0,25 m ² (action répétée 4 fois pour obtenir 1 m ²) : pendant le prélèvement (haut), avant le prélèvement (gauche) et après le prélèvement (droite)	10
Figure 6 : Illustration de prélèvement au niveau des bouchots (haut) et d'un seau de 6L rempli de moules (bas).....	11
Figure 7 : Illustration de la mesure de la largeur d'un crabe au niveau du céphalothorax avec un pied à coulisse (gauche) ou avec du papier millimétré sous la loupe binoculaire (droite)	12
Figure 8 : Stylets copulateurs du mâle (gauche) et des orifices génitaux de la femelle (droite) chez <i>Carcinus maenas</i>	12
Figure 9 : Distribution spatiale des 3 principales espèces de crabes échantillonnées (i.e. <i>H. sanguineus</i> , <i>H. takanoi</i> , <i>C. maenas</i>) pour les 9 sites suivis, du Bois de Cise à Dunkerque en 2025. Les valeurs dans les graphiques en secteurs représentent le % d'individus de chaque espèce par site	15
Figure 10 : Pose de la corde de naissain sur le pieu (© B. Vignolle ; à gauche) et pieu avec les différentes protections contre les prédateurs (à droite).....	17
Figure 11 : Abondance de crabes selon la présence de tahitiennes sur les pieux des moules de bouchots (* < 0,05)	18
Figure 12 : Histogramme des tailles avec les cohortes ajustées pour les trois espèces étudiées : <i>Carcinus maenas</i> (haut), <i>Hemigrapsus sanguineus</i> (milieu) et <i>Hemigrapsus takanoi</i> (bas)	22
Figure 13 : Largeur du céphalothorax en fonction du type d'habitat pour <i>C. maenas</i> à gauche et <i>H. sanguineus</i> à droite. Les barres au sommet représentent les valeurs de p-value (***) < 0,001).....	23

Tableaux

Tableau 1 : Coordonnées des sites échantillonnés (Lambert 93) en 2025 et dates de prélèvements 8

Tableau 2 : Densités de *Carcinus maenas*, d'*Hemigrapsus sanguineus* et *H. takanoi* (valeurs moyennes \pm écart-type) exprimées par unité de surface (ind/m²) et par unité d'effort (30 pierres soulevées ou 6 L de moules), sex-ratio (M/F) par espèce et par site et % de femelles ovigères et taux d'infestation en 2025 16

Tableau 3 : Evolution de la proportion d'*Hemigrapsus* spp. au niveau des moulières naturelles (Ault et Le Portel) et des zones portuaires de 2013 à 2025..... 19

Tableau 4 : Evolution de la proportion d'*Hemigrapsus* spp. au niveau des concessions mytilicoles de 2013 à 2025 20

I. INTRODUCTION

Hemigrapsus sanguineus et *Hemigrapsus takanoi* sont deux espèces de crabes d'origine asiatique qui ont été introduites sur les côtes françaises de la Manche à la fin des années 1990 au niveau du port du Havre (Breton *et al.*, 2002). Leurs fortes capacités de colonisation font qu'elles sont désormais présentes de la côte ouest du Cotentin jusque bien au-delà de la frontière nord de la France (*i.e.* Belgique et Pays-Bas et mer Baltique ; d'Udekem d'Acoz, 2006 ; d'Udekem d'Acoz et Faasse, 2004 ; Geburzi *et al.*, 2015) mais elles sont également aujourd'hui signalées outre-Manche (*i.e.* en Angleterre (Kent) et au Pays de Galles ; Seeley *et al.*, 2015).

Dans le cadre du ROLNP (Réseau d'Observation du Littoral Normand et Picard), le GEMEL a participé à leur suivi en 2013 avec la CSLN (Cellule de Suivi du Littoral Normand) *via* le projet COHENOPi (Etat de la colonisation des décapodes invasifs du genre *Hemigrapsus* sur le littoral normand-picard) coordonné par Jean-Claude Dauvin, du laboratoire M2C (Université de Caen Basse-Normandie / CNRS). En effet, il nous semblait nécessaire de faire le point sur ces espèces qui constituent une menace économique pour les exploitations mytilicoles (Dauvin *et al.*, 2009), et écologique pour l'espèce de crabe autochtone *Carcinus maenas* qui semble régresser à leur profit. Il ne s'agit pas que de la perte patrimoniale d'une espèce commune de notre littoral. C'est aussi un bouleversement du réseau trophique qui est en train de s'opérer. 122 stations avaient été prospectées en 2013 entre le département de la Manche et celui de la Somme. Ces prospections avaient montré qu'*H. takanoi* n'était pas présent sur le littoral picard ni sur le littoral cauchois. En revanche, *H. sanguineus* était présent sur ce littoral mais en faible densité ($< 10 \text{ ind.m}^{-2}$) par rapport aux côtes bas-normandes et absente des zones déssalées (donc pas dans les estuaires picards eux-mêmes). A l'échelle de nos observations, il était apparu que l'expansion de ces deux espèces le long du littoral normand-picard était rapide et pérenne.

Il avait donc été proposé au terme de ce travail mené en 2013 de mettre en œuvre un suivi pluriannuel sur un nombre restreint (24) de sites le long du littoral afin d'étudier la dynamique à long terme de cette invasion (Dauvin *et al.*, 2013). Malgré l'absence de financements dédiés

en 2014 à un tel suivi, les trois laboratoires engagés dans cette démarche avaient décidé de poursuivre ce suivi sur leurs fonds propres. Cette initiative a été remarquée par le Ministère de l'Ecologie, du Développement durable et de l'Energie en octobre 2014 dans le cadre de la mise en œuvre opérationnelle des programmes de surveillance des PAMM (Plans d'Action pour le Milieu Marin). C'est pourquoi le GEMEL a demandé à ses soutiens financiers de prendre en compte cette action dès 2015. Notre suivi se poursuit donc.

En 2025, il a été réalisé avec le soutien financier de la Région Hauts-de-France, dans le cadre de la Convention d'Objectifs 2025.

L'objectif principal de cette étude est de caractériser l'extension des crabes du genre *Hemigrapsus* sur le littoral des Hauts-de-France en 2025 en réalisant des échantillonnages sur huit sites ayant des enjeux économiques et écologiques contrastés (moulière naturelle, concessions de bouchots et zones portuaires).

II. MATERIEL ET METHODES

A. SITES D'ECHANTILLONNAGE

En 2025, le GEMEL a prospecté neuf sites (Figure 1, Figure 2, Figure 3 et Figure 4). Le site du Bois de Cise (commune d'Ault) a été ajouté uniquement cette année avec un suivi réalisé dans le cadre des Aires Marines Educatives (AME) avec les élèves du collège de Nouvion.



Figure 1 : Localisation des 9 sites prospectés en 2025

Ces neuf sites sont répartis en zones écologiques aux enjeux différents :

- Trois **moulières naturelles** (Ault et Bois de Cise et Le Fort de l'Heurt au Portel) également lieu d'intérêt économique et écologique.
- Quatre **concessions mytilicoles** (Berck-sur-Mer, Gris-Nez à Audinghen, Oye-Plage, Quend-Plage) qui sont des lieux d'intérêt économique.
- Deux **zones portuaires** (Dunkerque et Boulogne-sur-Mer) qui sont des lieux à fort potentiel d'introduction et de dispersion.

B. PROTOCOLE D'ECHANTILLONNAGE

Les différents prélèvements ont eu lieu au printemps 2025 (de fin mars à fin avril) sur la zone médiolittorale de l'estran rocheux, correspondant à la niche écologique des décapodes étudiés (Noël *et al.*, 1997 ; Dauvin *et al.*, 2009). Les coordonnées sont relevées en Lambert 93 à l'aide d'un GPS Trimble TDC100 de précision métrique (Tableau 1) pour s'assurer que le milieu est similaire à celui des années précédentes et des photos sont prises pour chaque site prospecté (Figure 2, Figure 3 et Figure 4). De plus, toutes les espèces de crabes trouvées ont été récoltées.

Tableau 1 : Coordonnées des sites échantillonnés (Lambert 93) en 2025 et dates de prélèvements

Site	Type	X (L93)	Y (L93)	Date de prélèvement
Gris Nez	Bouchots	601050	7087185	31/03/2025
Ault	Platier	588493	7001507	03/04/2025
Bois de Cise	Platier	587009	7000293	03/04/2025
Boulogne	Port	598489	7070727	14/04/2025
Le Portel	Platier	598176	7068893	15/04/2025
Berck	Bouchots	597478	7038119	26/04/2025
Quend-Plage	Bouchots	595078	7021708	26/04/2025
Oye-Plage	Bouchots	632285	7101493	27/04/2025
Dunkerque	Port	655556	7106240	28/04/2025



Figure 2 : Photos des sites portuaires prospectés avec le port de Boulogne-sur-Mer (gauche) et le Port Est de Dunkerque (droite) en 2025

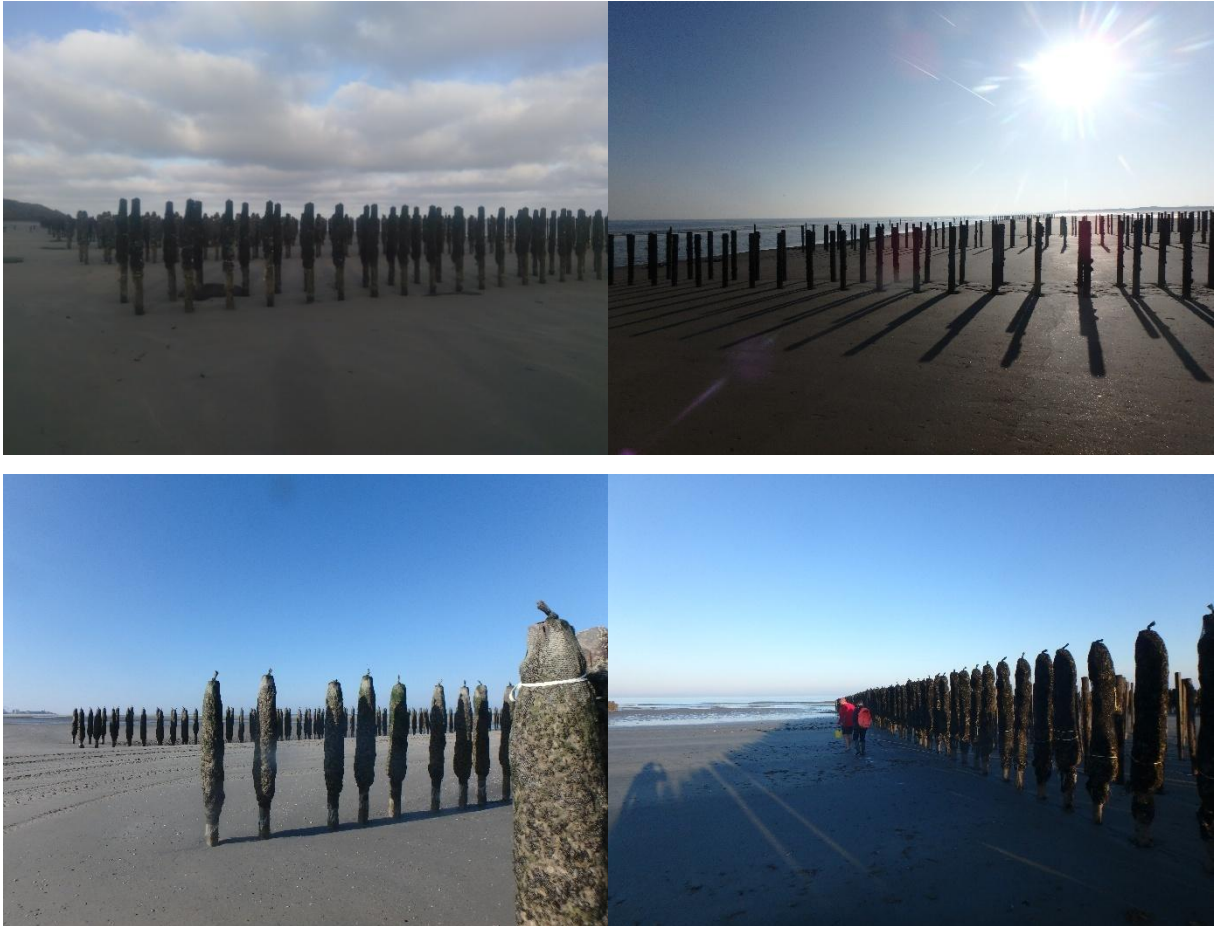


Figure 3 : Concessions mytilicoles prospectées avec les bouchots du Cap Gris-Nez (haut gauche), les bouchots d'Oye-Plage (haut droit), les bouchots de Berck-sur-Mer (bas gauche) et les bouchots de Quend-Plage (bas droit) en 2025



Figure 4 : Moulière naturelle de Ault et du Fort de l'Heurt au Portel en 2025

Comme depuis 2013, deux stratégies d'échantillonnage effectuées en triplicat, pour éviter de « sous » ou « sur » échantillonner, ont été mises en œuvre au niveau des zones portuaires et de la moulière naturelle :

- Trois quadrats de 1 m² notés Q1 à Q3 (bas, milieu et haut de la zone médiolittorale) permettant des estimations de densités (Figure 5).
- Trois réplicats de trente pierres soulevées aléatoirement notés P1 à P3 permettant des estimations d'abondances.

NB : Cette technique d'échantillonnage présente plusieurs biais : les blocs soulevés dépendent de la force de l'expérimentateur, mais aussi de ses observations puisqu'intuitivement, selon la forme et la taille des pierres, certaines seront préférentiellement soulevées car pouvant potentiellement accueillir plus de crabes (Rocroy, 2013).



Figure 5 : Réalisation d'un quadrat de 0,25 m² (action répétée 4 fois pour obtenir 1 m²) : pendant le prélèvement (haut), avant le prélèvement (gauche) et après le prélèvement (droite)

Etant donné que l'estran n'est pas rocheux au niveau des concessions mytilicoles, les prélèvements ont été réalisés au niveau des bouchots selon une autre stratégie, comme les années précédentes. En grattant les bouchots à l'aide d'un burin, trois réplicats de 6L de moules, notés M1 à M3 (bas, milieu et haut de la concession), ont été constitués pour estimer les abondances de crabes (Figure 6).



Figure 6 : Illustration de prélèvement au niveau des bouchots (haut) et d'un seau de 6L rempli de moules (bas)

C. TRAITEMENT AU LABORATOIRE

De retour au laboratoire du GEMEL, les crabes ont été congelés (au préalable, pour les prélèvements au niveau des bouchots, une étape d'extraction des crabes hors des moules a été réalisée) pour faciliter les diverses manipulations consistant en une identification de l'espèce, une mesure, un comptage et un sexage quand cela était possible (individus entiers). Pour la détermination des espèces, les ouvrages « Shallow-water Crabs » (Ingle, 1983) et « Lobster, Mud Shrimps and Anomouran Crabs » (Ingle & Christiansen, 2004) ont été utilisés. Les mesures de taille s'effectuent au niveau de la largeur du céphalothorax (LC) à l'aide d'un pied à coulisse digital (ABSOLUTE DIGIMATIC IP67 – MITUTOYO 500-716-20) d'une précision de 10^{-2} mm (Figure 7). Pour les plus petits individus, la mesure se faisait sous la loupe binoculaire avec du papier millimétré (Figure 7) tout comme le sexage en soulevant l'abdomen (Figure 8). Les individus les plus petits pour lesquels le sexage n'était pas possible ont été classés en « indéterminés ». De plus, des informations secondaires comme la présence de

parasites, d'œufs (femelles ovigères) ou bien des traces de mue ont été précisées pour chaque individu échantillonné.

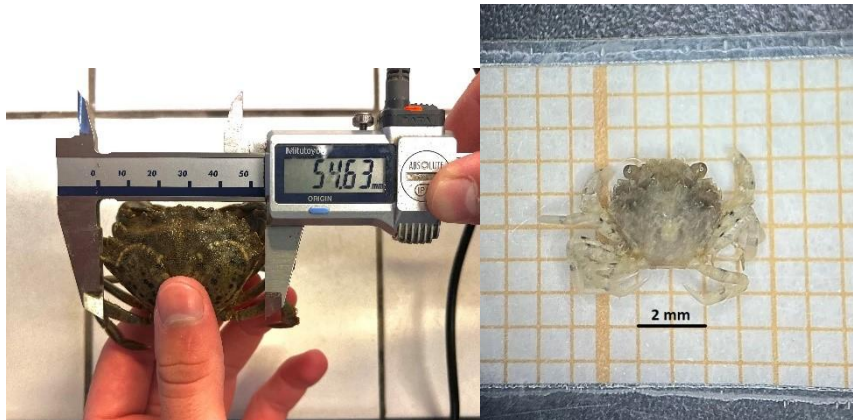


Figure 7 : Illustration de la mesure de la largeur d'un crabe au niveau du céphalothorax avec un pied à coulisse (gauche) ou avec du papier millimétré sous la loupe binoculaire (droite)

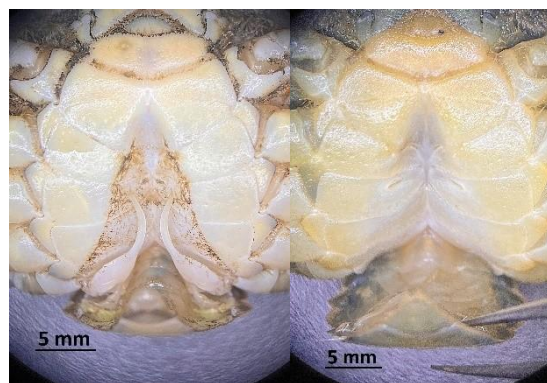


Figure 8 : Stylets copulateurs du mâle (gauche) et des orifices génitaux de la femelle (droite) chez *Carcinus maenas*

III. RESULTATS DU SUIVI EN 2025

A. ORGANISATION SPATIALE DES DECAPODES

Sur l'ensemble de nos prélèvements en 2025, nous avons collecté 1785 individus (3065 en 2024 pour 7 sites suivis ; Rolet *et al.*, 2024) répartis en 7 espèces :

- *Cancer pagurus* (1 individu)
- *Carcinus maenas* (642 individus)
- *Hemigrapsus sanguineus* (745 individus)
- *Hemigrapsus takanoi* (180 individus)
- *Necora puber* (4 individus)
- *Pilumnus hirtellus* (30 individus)
- *Pisidia longicornis* (57 individus)
- *Porcellana platycheles* (119 individus)

7 individus d'*Hemigrapsus sp.* n'ont pas pu être identifiés jusqu'à l'espèce et ont été classés en « Indéterminé ».

H. takanoi est retrouvé dans les deux zones portuaires avec un total de 11 individus à Boulogne-sur-Mer et 169 individus à Dunkerque ce qui le rend dominant sur ce site (66,1 %). Il n'est pas trouvé au niveau des moulières naturelles ou des concessions mytilicoles. *C. maenas* et *H. sanguineus* sont retrouvés sur l'ensemble des sites (Figure 9).

Contrairement à l'année dernière où *C. maenas* était le plus abondant sur cinq des huit sites étudiés, il ne l'est plus que sur quatre des neuf sites étudiés cette année ; dans les concessions mytilicoles de Berck (93,1 %), Quend (94,8 %) et Gris-Nez (64,4 %) et dans la moulière naturelle au Portel (79,2 %). En 2024, le site de Berck était uniquement colonisé par *C. maenas* ; en 2025 *H. sanguineus* y est également présent (6,9 %). Ce dernier est dominant sur quatre des neuf sites et sur les trois types d'habitats différents : dans les concessions d'Oye-Plage (93,7 %), les moulières d'Ault (94,1 %) et du Bois-de-Cise (90,7 %) et au port de Boulogne (80,6 %).

Les zones portuaires sont fortement colonisées par les Décapodes du genre *Hemigrapsus* avec 86,6 % à Boulogne-sur-Mer et 85,5 % à Dunkerque. Les concessions mytilicoles restent pour la plupart (sauf Oye-Plage) colonisées majoritairement par *C. maenas*. Les plus fortes abondances de *C. maenas* sont recensées dans la concession de Quend-Plage avec une abondance moyenne de $36,33 \pm 23,12$ individus pour 6L de moules. L'abondance la plus forte de *C. maenas* relevée en 2024 dans les concessions mytilicoles atteignait $33,34 \pm 5,77$ individus pour 6L de moules à Oye-Plage. Quant à *H. sanguineus*, il est dans l'ensemble moins présent dans ce type de milieu même s'il atteint une abondance maximale de $84,33 \pm 45,54$ individus pour 6L de moules sur le site d'Oye-Plage (Tableau 2).

Il y a une tendance à la diminution des abondances de crabes sur l'ensemble des sites par rapport à 2024. Cela est particulièrement marqué sur la moulière naturelle du Portel avec une abondance d'individus de *C. maenas* de $74,67 \pm 4,72$ et d'individus d'*H. sanguineus* de $19,67 \pm 7,7$ (Tableau 2) en 2025 face à $204,67 \pm 82,56$ et $52,67 \pm 23,18$ en 2024, respectivement. Ce site reste, toutefois, le plus colonisé par les Décapodes avec 368 individus. A l'inverse, le site d'Ault est le moins colonisé avec 37 individus.

Il y a une association significative entre la présence des espèces et le site (test du χ^2 ; p-value < 0,05 ; $\chi^2 = 1416,8$). *H. takanoi* est surreprésenté sur le site de Dunkerque et sous représenté dans l'ensemble des autres sites. *H. sanguineus* est surreprésenté sur les sites d'Ault, du Bois-de-Cise, de Boulogne et d'Oye-Plage. Pour finir *C. maenas* est surreprésenté sur les sites de Gris-Nez, Berck, Le Portel et Quend-Plage.

Enfin, en 2025, une augmentation du taux d'infestation par les espèces du genre *Hemigrapsus* est relevée sur six des neuf sites étudiés. En effet, une faible augmentation du taux d'infestation (< 15 %) a été notée pour les sites du Portel, de Boulogne-sur-Mer, de Berck et de Gris-Nez tandis que les sites de Dunkerque et d'Oye-Plage ont subi une augmentation plus forte (passant respectivement de 48,17 % à 81,15 % et de 34,64 % à 93,70 % ; Tableau 3 et Tableau 4). Les sites d'Ault et de Quend-Plage ont connu une diminution de ce taux (< 15 % ; Tableau 3 et Tableau 4). Les taux d'infestation sont extrêmement élevés (> 80 %) sur les sites d'Ault, du Bois-de-Cise, de Boulogne-sur-Mer, de Dunkerque et d'Oye-Plage (Tableau 3 et Tableau 4), soit sur cinq des neuf sites étudiés. Le site du Bois-de-Cise ayant été fait pour la première fois cette année ne peut pas être comparé.

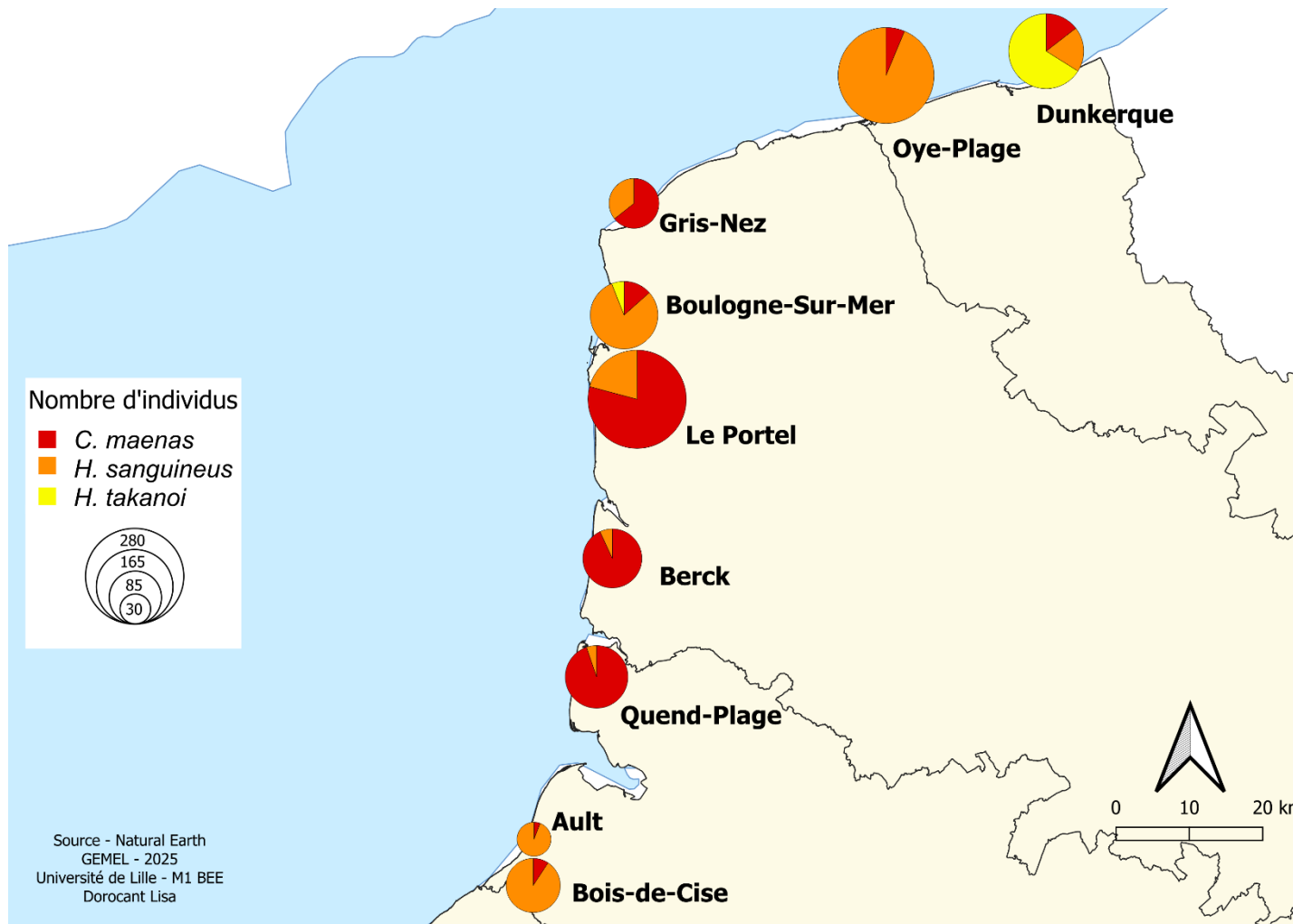


Figure 9 : Distribution spatiale des 3 principales espèces de crabes échantillonnées (i.e. *H. sanguineus*, *H. takanoi*, *C. maenas*) pour les 9 sites suivis, du Bois de Cise à Dunkerque en 2025. Les valeurs dans les graphiques en secteurs représentent le % d'individus de chaque espèce par site

Tableau 2 : Densités de *Carcinus maenas*, d'*Hemigrapsus sanguineus* et *H. takanoi* (valeurs moyennes \pm écart-type) exprimées par unité de surface (ind/m²) et par unité d'effort (30 pierres soulevées ou 6 L de moules), sex-ratio (M/F) par espèce et par site et % de femelles ovigères et taux d'infestation en 2025

Site	Unité	<i>Carcinus maenas</i>			<i>Hemigrapsus sanguineus</i>			<i>Hemigrapsus takanoi</i>			Taux d'infestation
		Moyenne et écart-type	Sex-ratio (M/F)	Femelle ovigère (%)	Moyenne et écart-type	Sex-ratio (M/F)	Femelle ovigère (%)	Moyenne et écart-type	Sex-ratio (M/F)	Femelle ovigère (%)	
Ault	Abondance (ind/30 p)	0,67 \pm 0,58	0,67	20%	10,67 \pm 11,01	0,52	0%	-	-	-	86,49%
	Densité (ind/m ²)	1 \pm 1			-			-			
Le Portel	Abondance (ind/30 p)	74,67 \pm 4,72	0,91	1%	19,67 \pm 7,77	1,12	0%	-	-	-	24,73%
	Densité (ind/m ²)	17,67 \pm 4,04			10,67 \pm 4,73			-			
Le Bois de Cise	Abondance (ind/30 p)	2,67 \pm 2,08	3	0%	26 \pm 16,52	0,81	0%	-	-	-	94,29%
	Densité (ind/m ²)	-			18 \pm 16,09			-			
Boulogne-sur-Mer	Abondance (ind/30 p)	6 \pm 6	0,48	3%	36,33 \pm 46,61	0,97	0%	2,67 \pm 3,79	0,83	0%	82,76%
	Densité (ind/m ²)	5,67 \pm 2,08			16 \pm 13,08			1 \pm 1,73			
Dunkerque	Abondance (ind/30 p)	8,33 \pm 5,13	0,78	0%	3,33 \pm 4,16	0,61	0%	20 \pm 25,36	1,28	1%	81,15%
	Densité (ind/m ²)	8 \pm 7,55			10,67 \pm 9,29			36,33 \pm 33,01			
Oye-Plage	Abondance (ind/6L)	5,57 \pm 3,06	0,25	0%	84,33 \pm 45,54	10,36	0%	-	-	-	93,70%
Gris-Nez	Abondance (ind/6L)	15,67 \pm 15,53	0,3	0%	8,67 \pm 6,81	0,13	0%	-	-	-	35,62%
Berck-sur-Mer	Abondance (ind/6L)	31,67 \pm 10,12	0,65	0%	2,33 \pm 2,52	1,33	0%	-	-	-	6,86%
Quend-Plage	Abondance (ind/6L)	36,33 \pm 23,12	0,56	0%	2 \pm 1	0,2	0%	-	-	-	5,22%

On note encore cette année des différences d'abondance entre les différentes concessions mytilicoles (*i.e.* Quend, Berck, Gris-Nez et Oye-Plage). Ces observations peuvent être la conséquence de l'âge des pieux (plus les cordes auront été installées depuis longtemps et plus le bouchot a de chance d'être colonisé par les Décapodes qu'une corde installée depuis quelques semaines) et/ou de pratiques différentes des mytiliculteurs (lavage ou non des pieux, pose ou non de tahitiennes et de filets protecteurs ; Figure 10).



Figure 10 : Pose de la corde de naissain sur le pieu (© B. Vignolle ; à gauche) et pieu avec les différentes protections contre les prédateurs (à droite)

De ce fait, nous avons testé l'efficacité des tahitiennes pour lutter contre la présence de Décapodes.

Il existe une différence significative d'abondance de crabes selon la présence ou non de tahitiennes au pied des pieux des moules de bouchots (test t de Student ; p-value < 0,05 ; t : 2,4577 ; Figure 11). En effet, l'abondance moyenne de crabes est environ trois fois plus faible lorsqu'il y a une tahitienne ($93,2 \pm 55,1$ individus sans tahitienne et $33,17 \pm 23,1$ individus avec tahitienne). En revanche, la présence de tahitiennes n'a aucun effet significatif sur la taille des crabes présents sur les bouchots (test de Wilcoxon ; p-value = 0.2149 > 0,05 ; W = 51813 ; Figure 11).

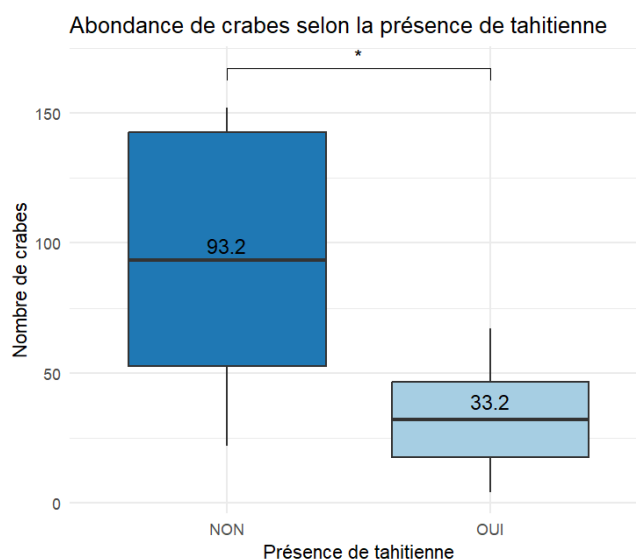


Figure 11 : Abondance de crabes selon la présence de tahitiennes sur les pieux des moules de bouchots (* < 0,05)

Tableau 3 : Evolution de la proportion d'*Hemigrapsus* spp. au niveau des moulières naturelles (Ault et Le Portel) et des zones portuaires de 2013 à 2025

Site	Année	<i>C. maenas</i> Effectif	<i>H. sanguineus</i> Effectif	<i>H. takanoi</i> Effectif	<i>Hemigrapsus</i> / (<i>Hemigrapsus</i> + <i>Carcinus</i>)
Ault	2013	98	3	0	2,97%
Ault	2014	81	1	0	1,22%
Ault	2015	16	10	0	38,46%
Ault	2016	70	196	0	73,68%
Ault	2017	37	141	0	79,21%
Ault	2018	0	386	0	100,00%
Ault	2019	71	38	0	34,86%
Ault	2020	28	33	0	54,10%
Ault	2021	2	5	0	71,43%
Ault	2022	81	118	0	59,30%
Ault	2023	24	75	0	75,76%
Ault	2024	7	134	0	95,04%
Ault	2025	5	32	0	86,49%
Bois de Cise	2025	8	132	0	94,29%
Le Portel	2024	856	203	0	19,17%
Le Portel	2025	277	91	0	24,73%
Boulogne-sur-Mer	2008	45	3	120	73,21%
Boulogne-sur-Mer	2018	20	116	18	87,01%
Boulogne-sur-Mer	2019	45	344	0	88,43%
Boulogne-sur-Mer	2020	17	326	9	95,17%
Boulogne-sur-Mer	2021	4	82	108	97,94%
Boulogne-sur-Mer	2022	29	96	45	82,94%
Boulogne-sur-Mer	2023	49	301	181	90,77%
Boulogne-sur-Mer	2024	146	368	107	76,49%
Boulogne-sur-Mer	2025	35	157	11	82,76%
Dunkerque	2008	51	7	239	82,83%
Dunkerque	2017	26	0	0	0,00%
Dunkerque	2018	11	73	12	88,54%
Dunkerque	2019	123	5	9	10,22%
Dunkerque	2020	169	8	1	5,06%
Dunkerque	2021	13	46	96	91,61%
Dunkerque	2022	157	10	33	21,50%
Dunkerque	2023	43	127	129	85,62%
Dunkerque	2024	156	8	137	48,17%
Dunkerque	2025	49	42	169	81,15%

Tableau 4 : Evolution de la proportion d'*Hemigrapsus* spp. au niveau des concessions mytilicoles de 2013 à 2025

Site	Année	<i>C. maenas</i> Effectif	<i>H. sanguineus</i> Effectif	<i>H. takanoi</i> Effectif	<i>Hemigrapsus</i> / (<i>Hemigrapsus</i> + <i>Carcinus</i>)
Berck-sur-Mer	2008	220	1	0	0,45%
Berck-sur-Mer	2013	62	7	0	10,14%
Berck-sur-Mer	2017	506	4	0	0,78%
Berck-sur-Mer	2018	10	5	0	33,33%
Berck-sur-Mer	2019	78	16	0	17,02%
Berck-sur-Mer	2020	37	3	0	7,50%
Berck-sur-Mer	2021	40	3	0	6,98%
Berck-sur-Mer	2022	128	2	0	1,54%
Berck-sur-Mer	2023	14	3	0	17,65%
Berck-sur-Mer	2024	6	0	0	0,00%
Berck-sur-Mer	2025	95	7	0	6,86%
Oye-Plage	2017	30	2	0	6,25%
Oye-Plage	2018	-	-	-	-
Oye-Plage	2019	28	3	0	9,68%
Oye-Plage	2020	37	16	0	30,19%
Oye-Plage	2021	0	4	0	100,00%
Oye-Plage	2022	80	1	0	1,23%
Oye-Plage	2023	34	1	0	2,86%
Oye-Plage	2024	100	53	0	34,64%
Oye-Plage	2025	17	253	0	93,70%
Quend-Plage	2013	116	1	0	0,85%
Quend-Plage	2014	203	4	0	1,93%
Quend-Plage	2015	369	12	0	3,15%
Quend-Plage	2016	179	8	0	4,28%
Quend-Plage	2017	58	42	0	42,00%
Quend-Plage	2018	5	3	0	37,50%
Quend-Plage	2019	35	4	0	10,26%
Quend-Plage	2020	26	5	0	16,13%
Quend-Plage	2021	162	74	0	31,36%
Quend-Plage	2022	59	21	0	26,25%
Quend-Plage	2023	13	61	0	82,43%
Quend-Plage	2024	71	14	0	16,47%
Quend-Plage	2025	109	6	0	5,22%
Gris-Nez	2020	6	1	0	14,29%
Gris-Nez	2021	10	1	0	9,09%
Gris-Nez	2022	27	23	0	46,00%
Gris-Nez	2023	14	8	0	36,36%
Gris-Nez	2024	58	18	0	23,68%
Gris-Nez	2025	47	26	0	35,62%

B. STRUCTURE DE TAILLE ET SEX-RATIO DES DIFFERENTES ESPECES

La taille des individus *C. maenas* échantillonnés varie de 1 à 62 mm. C'est l'espèce avec la distribution de taille la plus étendue. La classe avec l'effectif d'individus le plus grand est de 2 mm avec 68 individus. La méthode de Bhattacharya a mis en évidence 4 cohortes (Figure 12) : 135 individus sont compris entre 1 et 4 mm (21,1 % des individus), 180 entre 7 et 12 mm (28 % des individus) et 134 entre 14 et 19 mm (20,9 % des individus). La dernière cohorte, bien que marquée, est composée d'un nombre plus restreint d'individus, soit 22 individus entre 27 et 31 mm. Les individus de 7 à 24 mm représentent 63,4 % des individus. Les individus supérieurs à 30 mm sont peu représentés, il y a 12 individus entre 40 et 62 mm (1,9 % des individus).

L'amplitude de taille des espèces du genre *Hemigrapsus* est moins importante. En effet, les largeurs de céphalothorax sont comprises entre 2 et 38 mm chez *H. sanguineus* et entre 3 et 24 mm chez *H. takanoi*. Trois cohortes sont dessinées chez *H. sanguineus* : la première est constituée des individus compris entre 2 et 7 mm, ce qui représente 35,1 % des individus. La seconde qui intègre les tailles intermédiaires comprises entre 8 et 18 mm est composée de 436 individus soit 46,6 % des individus. La dernière cohorte comprise entre 19 et 24 mm est la moins représentée avec 80 individus (10,8 % des individus) (Figure 12).

Pour *H. takanoi*, 4 cohortes sont mises en évidence avec la méthode de Bhattacharya. La première cohorte comprend les individus de 3 à 10 mm soit 38,9 % des individus, la deuxième comprend les individus entre 11 et 14 mm représentant 35,5 % des individus, la troisième comprise entre 15 et 18 mm représentant une proportion plus faible de la population avec 17,1 %, enfin une cohorte très peu représentée autour de 20 mm avec 14 individus (Figure 12).

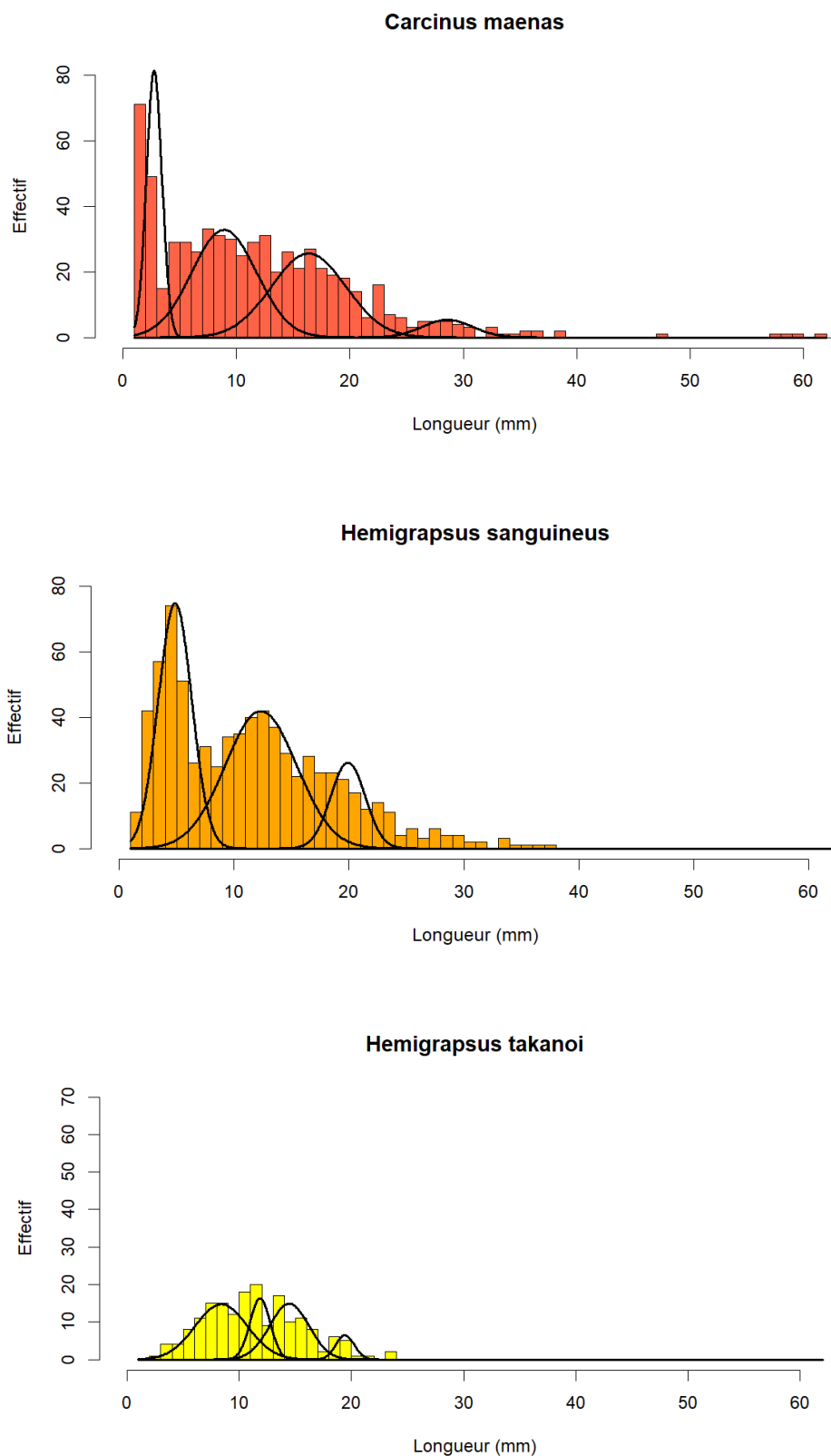


Figure 12 : Histogramme des tailles avec les cohortes ajustées pour les trois espèces étudiées : *Carcinus maenas* (haut), *Hemigrapsus sanguineus* (milieu) et *Hemigrapsus takanoi* (bas)

Des différences significatives de tailles ont été mises en évidence entre les différents types d'habitats (test K-W ; p-value < 0,001 ; χ^2 : 331,13 pour *C. maenas* et 489,92 pour *H. sanguineus* ; Figure 13), excepté entre les moulières naturelles et les ports pour *C. maenas* qui ne sont pas différents l'un de l'autre avec respectivement des individus de taille moyenne de $16,46 \pm 6,33$ mm et $17,58 \pm 12,97$ mm. Chez *H. sanguineus* les individus présents dans les moulières naturelles sont en moyenne plus gros ($17,13 \pm 5,63$ mm) que ceux présents dans les ports ($14,62 \pm 5,99$ mm). *H. sanguineus* est plus petit que *C. maenas* dans les ports mais pas dans les moulières naturelles. Les plus petits individus se situent au niveau des concessions mytilicoles avec une moyenne $5,76 \pm 4,43$ mm pour *C. maenas* et $5,41 \pm 6,33$ mm pour *H. sanguineus* (Figure 13).

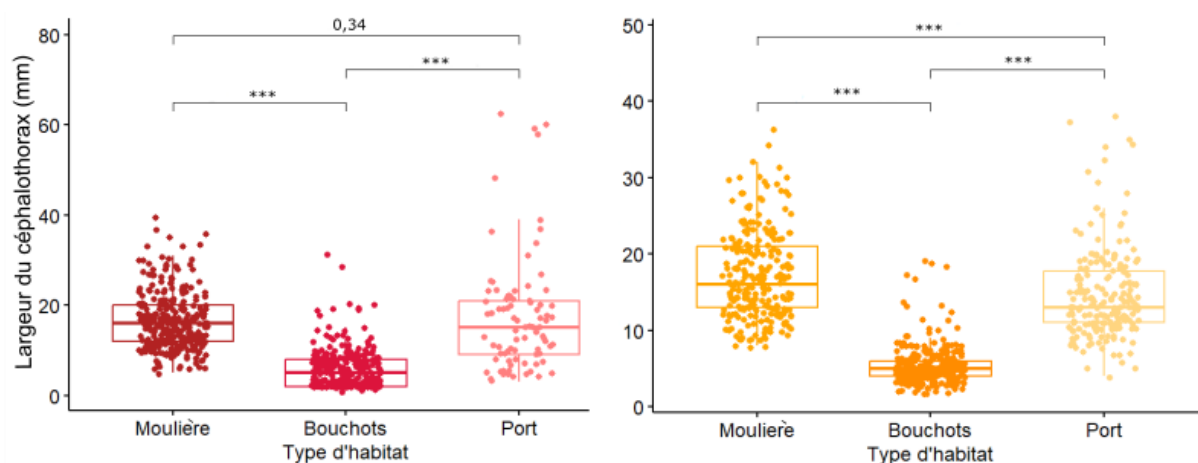


Figure 13 : Largeur du céphalothorax en fonction du type d'habitat pour *C. maenas* à gauche et *H. sanguineus* à droite. Les barres au sommet représentent les valeurs de p-value (***)

Une dominance des femelles (ratio moyen de $0,575 \pm 0,216$) est observé sur tous les sites à l'exception du Bois-de-Cise (ratio de 3) pour *C. maenas*. Une femelle ovigère a été observée sur les sites d'Ault et de Boulogne-sur-Mer, et deux femelles ovigères ont été recensées sur le site du Portel. *H. sanguineus* est dominé par les femelles sur six des neuf sites, le sex-ratio est très variable selon les sites, il est compris entre 0,13 à Gris-Nez et 10,36 à Oye-Plage où les mâles dominant très largement. Aucune femelle ovigère de cette espèce n'a été capturée. Pour *H. takanoi*, le site de Boulogne est dominé par les femelles (sex-ratio de 0,83) tandis que le site de Dunkerque est dominé par les mâles (sex-ratio de 1,28 ; Tableau 2).

IV. EVOLUTION TEMPORELLE DES CRABES SUR LES SITES SUIVIS PAR LE GEMEL EN 2025 SUR LE LITTORAL DES HAUTS-DE-FRANCE

Le premier objectif de cette étude était d'analyser l'organisation spatiale des individus des espèces ciblées et l'influence du milieu sur celles-ci. Il est ressorti qu'*H. takanoi* est présent uniquement au niveau des zones portuaires tandis qu'*H. sanguineus* et *C. maenas* sont présents sur l'ensemble des sites étudiés. Aussi, les individus les plus petits sont retrouvés au niveau des concessions mytilicoles.

La distribution des Décapodes le long du littoral des Hauts-de-France est très hétérogène depuis le début du suivi en 2013. Dans leur aire native, les deux espèces du genre *Hemigrapsus* sont présentes dans des niches écologiques différentes (Gothland *et al.*, 2013). *H. takanoi* est retrouvé sur les sites à faible hydrodynamisme composé d'un substrat sablo-vaseux comme dans les zones portuaires (Dauvin *et al.*, 2009; Asakura & Watanabe, 2005; Gothland *et al.*, 2014) alors qu'*H. sanguineus* colonise principalement les zones plus exposées avec des roches et des blocs (Dauvin *et al.*, 2009). En 2025, les observations obtenues concordent avec ces résultats puisqu'*H. takanoi* est retrouvé uniquement au niveau des zones portuaires comme depuis 2013 et *H. sanguineus* est retrouvé sur l'intégralité des sites comme presque tous les ans (Dauvin *et al.*, 2013; Rocroy, 2016; Rolet *et al.*, 2019, 2020, 2021, 2022, 2023, 2024; Ruellet, 2014, 2015; Ruellet *et al.*, 2018). Bien que les zones portuaires semblent correspondre davantage à la niche écologique d'*H. takanoi*, *H. sanguineus* a été trouvé à des densités et des abondances supérieures dans le port de Boulogne-sur-Mer. En revanche, c'est bien *H. takanoi* qui domine dans le port de Dunkerque. Les fortes densités d'*H. sanguineus* peuvent être expliquées par la configuration du site qui est abrité (*i.e.* présence d'une digue limitant l'hydrodynamisme ; Dauvin, 2009) et par la présence de nombreuses pierres et blocs recouverts de *Fucus* constituant une protection contre les prédateurs. Par ailleurs, *H. sanguineus* est une espèce ubiquiste, elle tolère une grande gamme de conditions environnementales (Epifanio *et al.*, 1998; Gerard *et al.*, 1999), ce qui explique le fait qu'elle s'y soit établie avant *H. takanoi*. *H. sanguineus* est fortement dominant dans les moulières

naturelles d'Ault et du Bois-de-Cise, ces sites sont très proches géographiquement et appartiennent à une même niche écologique ce qui peut justifier leur similitude dans la distribution des espèces. La moulière du Portel est dominée par *C. maenas*. La niche écologique de la moulière du Portel ne semble offrir aucun avantage particulier au développement de *C. maenas* par rapport à *H. sanguineus*, et réciproquement. En revanche, les concessions mytilicoles sont dominées par l'espèce indigène *C. maenas*. Cependant, la concession d'Oye-plage était fortement dominée par *H. sanguineus*. Il est important de noter que cette année cette concession mytilicole n'était pas exploitée, les pieux ne présentaient qu'une faible quantité de moules et étaient colonisés par les balanes. *H. sanguineus* est davantage opportuniste que *C. maenas*, il a donc pu coloniser ce milieu.

Les types d'habitats (*i.e.* moulières naturelles, zones portuaires et concessions mytilicoles) influencent les classes de tailles des individus présents dans ces milieux. Les individus d'*H. sanguineus* les plus gros sont retrouvés au niveau des moulières naturelles, ce qui peut être justifié par une plus grosse quantité de pierres donc une protection contre la prédation (Li *et al.*, 2022). De plus, ce type de milieu est riche en nourriture avec l'abondance de moules et d'huîtres sauvages ce qui permet aux crabes de rester plus longtemps en vie et de croître, d'autant qu'il a été démontré que les huîtres et les moules constituent la ressource alimentaire préférée des *Hemigrapsus* (Brousseau *et al.*, 2001). A l'inverse, pour *H. sanguineus* et *C. maenas*, les individus les plus petits sont retrouvés dans les concessions mytilicoles. Cela est en accord avec la littérature, les concessions mytilicoles constituent des sites de fixation important pour les larves et fournissent une protection aux crabes nouvellement installés contre la prédation (Pezy & Dauvin, 2015; Queiroga *et al.*, 2001). Afin de protéger les moules de la prédation et d'augmenter leur production, les mytiliculteurs peuvent poser des « tahitiennes » ; système de protection placé en bas du pieu, empêchant les crabes adultes de grimper. Ainsi, seules les larves planctoniques peuvent atteindre les bouchots lors des marées hautes, ce qui explique pourquoi les individus trouvés dans ces zones sont de petite taille et en abondance plus faible.

Les individus échantillonnés sont représentés par toutes les classes de taille depuis les juvéniles jusqu'aux adultes, voire aux individus de grande taille chez *C. maenas*. La forte abondance de crabes de petite taille chez *C. maenas* et *H. sanguineus* témoigne d'un recrutement récent. De plus, des larves (non comptabilisées) au stade « mégalo » ont été

capturées dans les moules de bouchots. En revanche, pour *H. takanoi*, peu d'individus de très petite taille ont été récoltés, ceci peut être justifié par le fait que la reproduction ou le recrutement de cette espèce n'a pas encore eu lieu. Une grosse partie des individus font partis d'une classe de taille intermédiaire chez les *Hemigrapsus spp.* : 32 % des individus de *H. sanguineus* dépassent 15 mm et 61,1 % des individus de *H. takanoi* dépassent les 11 mm. Ces tailles correspondent à la maturité sexuelle des individus qui équivaut environ à l'âge d'un an (Stumpp *et al.*, 2020). Ainsi, lors des suivis en avril 2025, une grande partie des individus du genre *Hemigrapsus* semblent être capable de se reproduire. Cependant, aucune femelle ovigère n'a été échantillonnée chez *H. sanguineus*, ce qui est cohérent avec la littérature car la période de reproduction de cette espèce dans les Hauts-de-France est la période estivale (Gothland *et al.*, 2013, 2014). Cette espèce est capable de plusieurs couvées par an (Dauvin *et al.*, 2009). A l'inverse, chez *C. maenas*, seulement 3,4 % des individus dépassent 30 mm, qui est la taille de la maturité sexuelle pour cette espèce, atteinte autour d'un an et qui ont donc la capacité de se reproduire (Paille *et al.*, 2006).

L'année 2024 est celle où les effectifs de crabes ont été les plus élevés presque le double face aux autres années (Rolet *et al.*, 2024). Cette année-là, le site du Portel a été rajouté aux sites suivis et il y avait des abondances importantes de l'espèce indigène. En 2025, bien qu'étant l'espèce dominante, les effectifs de *C. maenas* ont chuté. Les trois espèces ciblées présentent des fluctuations d'effectifs plus ou moins marquées, ce qui additionné au manque de recul temporel rend l'identification d'une tendance difficile. Toutefois, les effectifs des populations d'*Hemigrapsus spp.* augmentent au cours du temps sans impacter les effectifs de *C. maenas* qui sont relativement stables.

Le deuxième objectif était d'évaluer l'impact d'*H. sanguineus* et d'*H. takanoi* sur *C. maenas*. Les résultats principaux obtenus mettent en évidence que l'abondance de *C. maenas* est plus faible que celle d'*H. sanguineus* au niveau des moulières naturelles et des zones portuaires.

L'espèce locale, *C. maenas*, est dominante sur quatre des neuf sites étudiés cette année contre six sites sur huit en 2024 et seulement trois sites sur sept en 2023. Globalement, les densités et abondances de *C. maenas* sont plus faibles que celles d'*H. sanguineus* malgré les fluctuations (Dauvin *et al.*, 2013; Rocroy, 2016; Rolet *et al.*, 2019, 2020, 2021, 2022, 2023, 2024 ; Ruellet, 2014, 2015; Ruellet *et al.*, 2018). En effet, lorsque les abondance d'*H. sanguineus* sont élevées, celles de *C. maenas* sont très faibles. De plus, la présence de

fluctuations dans les effectifs d'*H. sanguineus* indique que cette espèce n'est plus en phase d'expansion mais en phase de persistance d'après l'évolution théorique de l'abondance d'une espèce introduite (Gothland *et al.*, 2013). Étant donné la biologie et l'écologie de ces espèces, une compétition pour l'espace et la ressource existe entre les *Hemigrapsus spp.* et *C. maenas*. Il semble qu'*H. sanguineus* soit un meilleur compétiteur que *C. maenas*. En effet, sur les sites très fortement colonisés par *H. sanguineus*, *C. maenas* est très faiblement présent ce qui illustre la dominance du crabe sanguin. En revanche, sur les sites peu colonisés par les *Hemigrapsus spp.*, les abondances de *C. maenas* sont bien plus importantes. En effet, *H. sanguineus* et *H. takanoi* sont très compétitrices avec une stratégie de reproduction efficace. Elles ont une croissance rapide, une maturité précoce et produisent de nombreux œufs (Noël *et al.*, 1997). *C. maenas* a une croissance plus lente et atteint sa maturité sexuelle entre 2 et 3 ans. De plus, les larves d'*Hemigrapsus* possèdent des fortes tolérances aux variations de salinité et de température (Epifanio *et al.*, 1998; Mingkid *et al.*, 2006) ce qui favorise leur survie face aux conditions environnementales changeantes due au changement climatique (Hellmann *et al.*, 2008). *H. sanguineus* est une espèce plus grégaire que *C. maenas* (Jensen *et al.*, 2002) ce qui lui permet de coloniser de nouvelles zones plus facilement en réduisant l'impact de la compétition interspécifique. Avec ce comportement grégaire, les individus ont tendance à se rassembler sous des blocs et à exclure les autres espèces de Décapodes (Jensen *et al.*, 2002). Lors d'essais de compétition *H. sanguineus* évinçait systématiquement les individus de *C. maenas* de même taille. *H. sanguineus* occupant préférentiellement les habitats sous les blocs et les rochers réduit la disponibilité des refuges pour *C. maenas* (Jensen *et al.*, 2002), conduisant les individus à leur déplacement ou leur mort. *H. sanguineus* présente un rythme jour-nuit non endogène, elle se nourrit davantage dans l'obscurité, que ce soit le jour ou la nuit (Spilmont *et al.*, 2015). Ce comportement photophobe constitue un avantage adaptatif face à *C. maenas* qui se nourrit selon un cycle régulier, donc pas seulement en réponse à la lumière extérieure (Orlosk *et al.*, 2011; Reid & Naylor, 1989). Ainsi *H. sanguineus* peut être avantagé en étant actif à des périodes où *C. maenas* ne l'est pas, d'autant que l'Est de la Manche est un milieu très turbide où l'extinction de la lumière peut atteindre 80 à 99 % à marée haute pendant la journée (Spilmont *et al.*, 2009). Il passerait donc plus de temps à chercher de la nourriture que *C. maenas* lui conférant un avantage compétitif. Les juvéniles d'*H. sanguineus* fuient les gros crabes qui sont de potentiels prédateurs tandis que les juvéniles de *C. maenas* restent immobiles en comptant sur leur couleur pour se camoufler ;

cette technique étant moins efficace face à des prédateurs tactiles comme les crabes (Baillie & Grabowski, 2019). De plus, il semblerait que les juvéniles du crabe vert constituent une proie pour le crabe sanguin, ainsi les juvéniles de *C. maenas* ont tendance à disparaître dans les zones colonisées par *H. sanguineus* (Macdonald *et al.*, 2007).

Pour conclure, les crabes invasifs japonais, *H. sanguineus* et *H. takanoi*, sont installés sur le littoral des Hauts-de-France. Aujourd'hui, ces espèces ne font pas diminuer les effectifs de l'espèce indigène *C. maenas*. Cependant en se basant sur les schémas d'interactions à l'échelle mondiale, cette tendance risque de se modifier vers la chute des effectifs de *C. maenas*. Ces deux espèces invasives possèdent différents avantages compétitifs face à *C. maenas* contribuant à leur succès (*i.e.* stratégie de reproduction, tolérances aux conditions environnementales, aspect comportemental). A long terme, la population indigène risque de régresser voire de disparaître au profit des *Hemigrapsus spp.*. La modification de la communauté locale peut entraîner une perturbation des réseaux trophiques affectant à la fois les proies et les prédateurs, une perte de biodiversité si certaines espèces ne survivent pas à la pression de prédation accrue d'*H. sanguineus* ou encore à une modification de l'habitat. De plus, *H. sanguineus* affecte davantage la production de moules à cause de sa prédation plus forte, ce qui peut directement nuire à la mytiliculture (Brousseau *et al.*, 2001).

De nos jours, la gestion des espèces invasives s'avère particulièrement complexe : il est quasiment impossible de freiner leur propagation et encore plus difficile de les éradiquer. Il serait alors préférable de limiter les risques d'introduction notamment en contrôlant les vecteurs de propagation comme les eaux de ballast et en passant par la prévention.

V. BIBLIOGRAPHIE

- Asakura, A., & Watanabe, S. (2005). *Hemigrapsus Takanoi*, New Species, a Sibling Species of the Common Japanese Intertidal Crab *H. Penicillatus* (Decapoda : Brachyura: Grapsoidea). *Journal of Crustacean Biology*, 25(2), 279-292. <https://doi.org/10.1651/C-2514>
- Baillie, C., & Grabowski, J. (2019). Invasion dynamics : Interactions between the European Green Crab *Carcinus maenas* and the Asian Shore Crab *Hemigrapsus sanguineus*. *Biological Invasions*, 21. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1858-1>
- Breton, G., Faasse, M., Noël, P., & Vincent, T. (2002). A New Alien Crab in Europe : *Hemigrapsus sanguineus* (Decapoda: Brachyura: Grapsidae). *Journal of Crustacean Biology*, 22(1), 184-189.
- Brousseau, D. J., Filipowicz, A., & Baglivo, J. A. (2001). Laboratory investigations of the effects of predator sex and size on prey selection by the Asian crab, *Hemigrapsus sanguineus*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 262(2), 199-210. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(01\)00290-8](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(01)00290-8)
- Dauvin, J. C., Dancie, C., Jegou, Y., & Ruellet, T. (2013). Etat de la colonisation des décapodes invasifs du genre *Hemigrapsus* sur le littoral normand-picard (COHENOP). Rapport pour le ROLNP. Université de Caen Basse-Normandie, CSLN, GEMEL : 17 p. + annexes.
- Dauvin, J.-C. (2009). Asian Shore Crabs *Hemigrapsus spp.* (Crustacea : Brachyura: Grapsoidea) continue their invasion around the Cotentin Peninsula, Normandy, France: Status of the *Hemigrapsus* population in 2009. *Aquatic Invasions*, 4(4), 605-611. <https://doi.org/10.3391/ai.2009.4.4.6>
- Dauvin, J.-C., Tous Rius, A., & Ruellet, T. (2009). Recent expansion of two invasive crabs species *Hemigrapsus sanguineus* (de Haan, 1835) and *H. takanoi* Asakura and Watanabe 2005 along the Opal Coast, France. *Aquatic Invasions*, 4(3), 451-465. <https://doi.org/10.3391/ai.2009.4.3.3>
- d'Udekem d'Acoz, C. (2006). d'Udekem d'Acoz, C., 2006. First record of the Asian shore crab *Hemigrapsus sanguineus* (De Haan, 1835) in Belgium (Crustacea, Brachyura, Grapsoidea). *De Strandvlo*, 26(3) : 74-82. *De Strandvlo*, 26, 74-82.
- Epifanio, C., Dittel, A., Park, S., Schwalm, S., & Fouts, A. (1998). Early life history of *Hemigrapsus sanguineus*, a non-indigenous crab in the Middle Atlantic Bight (USA). *Marine Ecology Progress Series*, 170, 231-238. <https://doi.org/10.3354/meps170231>
- Geburzi, J., Graumann, G., Köhnk, S., & Brandis, D. (2015). First record of the Asian crab *Hemigrapsus takanoi* Asakura & Watanabe, 2005 (Decapoda, Brachyura, Varunidae) in the Baltic Sea. *BiolInvasions Records*, 4(2), 103-107. <https://doi.org/10.3391/bir.2015.4.2.06>
- Gerard, V. A., Cerrato, R. M., & Larson, A. A. (1999). Potential Impacts of a Western Pacific *Grapsid Crab* on Intertidal Communities of the Northwestern Atlantic Ocean | *Biological Invasions*. <https://link.springer.com/article/10.1023/A:1010093329077>
- Gothland, M., Dauvin, J. C., Denis, L., Dufossé, F., Jobert, S., Ovaert, J., Pezy, J. P., Tous Rius, A., & Spilmont, N. (2014). Biological traits explain the distribution and colonisation ability of the invasive shore crab *Hemigrapsus takanoi*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 142, 41-49. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2014.03.012>

- Gothland, M., Dauvin, J.-C., Denis, L., Jobert, S., Ovaert, J., Pezy, J.-P., & Spilmont, N. (2013). Additional records and distribution (2011-2012) of *Hemigrapsus sanguineus* (De Haan, 1835) along the French coast of the English Channel. *Management of Biological Invasions*, 4(4), 305-315. <https://doi.org/10.3391/mbi.2013.4.4.05>
- Hellmann, J. J., Byers, J. E., Bierwagen, B. G., & Dukes, J. S. (2008). Five Potential Consequences of Climate Change for Invasive Species. *Conservation Biology*, 22(3), 534-543. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.00951.x>
- Jensen, G., McDonald, P. S., & Armstrong, D. (2002). East meets west : Competitive interactions between green crab *Carcinus maenas*, and native and introduced shore crab *Hemigrapsus spp.* *Marine Ecology-progress Series - MAR ECOL-PROGR SER*, 225, 251-262. <https://doi.org/10.3354/meps225251>
- Li, C., Shen, C., Feng, G., Huang, X., & Li, X. (2022). Preference for Shelters at Different Developmental Stages of Chinese Mitten Crab (*Eriocheir sinensis*). *Animals : an Open Access Journal from MDPI*, 12(7), 918. <https://doi.org/10.3390/ani12070918>
- Macdonald, J., Roudez, R., Glover, T., & Weis, J. (2007). The invasive green crab and Japanese shore crab : Behavioral interactions with a native crab species, the blue crab. *Biological Invasions*, 9, 837-848. <https://doi.org/10.1007/s10530-006-9085-6>
- Mingkid, W. M., Akiwa, S., & Watanabe, S. (2006). Morphological Characteristics, Pigmentation, and Distribution of the Sibling *Penicillate Crabs*, *Hemigrapsus penicillatus* (De Haan, 1835) and *H. takanoi* Asakura & Watanabe, 2005 (Decapoda, Brachyura, Grapsidae) in Tokyo Bay. *Crustaceana*, 79(9), 1107-1121.
- Noël, P. Y., Tardy, E., & d'Udekem d'Acoz, C. (1997). Will the crab *Hemigrapsus penicillatus* invade the coasts of Europe? *Comptes Rendus de l'Académie Des Sciences - Series III - Sciences de La Vie*, 320(9), 741-745. [https://doi.org/10.1016/S0764-4469\(97\)84823-8](https://doi.org/10.1016/S0764-4469(97)84823-8)
- Orlosk, J., Walker, J., Morrison, A., & Atema, J. (2011). Conditioning the crab *Carcinus maenas* against instinctive light avoidance. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 44, 375-381. <https://doi.org/10.1080/10236244.2011.644059>
- Paille, N., Lambert, J., Simard, N., & Pereira, S. (2006). Le crabe vert (*Carcinus maenas*) : Revue de littérature et situation aux îles-de-la-Madeleine. *Rapport canadien à l'industrie sur les sciences halieutiques et aquatiques*.
- Pezy, J.-P., & Dauvin, J.-C. (2015). Are mussel beds a favourable habitat for settlement of *Hemigrapsus sanguineus* (De Haan, 1835)? *Aquatic Invasions*, 10(1), 51-56. <https://doi.org/10.3391/ai.2015.10.1.05>
- Queiroga, H., Moksnes, P.-O., & Meireles, S. (2001). Vertical migration behaviour in the larvae of the shore crab *Carcinus maenas* from a microtidal system (Gullmarsfjord, Sweden). *Marine Ecology Progress Series*, 237, 195-207. <https://doi.org/10.3354/meps237195>
- Reid, D., & Naylor, E. (1989). Are there separate circatidal and circadian clocks in the shore crab *Carcinus maenas*. *Marine Ecology-progress Series - MAR ECOL-PROGR SER*, 52, 1-6. <https://doi.org/10.3354/meps052001>
- Rocroy, M. (2013). Etat de la colonisation des crustacés décapodes du genre *Hemigrapsus* sur le littoral bas-normand et implication du facteur abiotique froid, dans l'évolution de leur invasion. *Rapport de stage M2 Sorbonne Université - Université Pierre et Marie Curis, Paris VI*
- Rocroy, M. (2016). Contribution à l'état de la colonisation des décapodes invasifs du genre *Hemigrapsus* (No. n°16-011).

- Rolet, C., Becuwe, E., & Talleux, J.-D. (2019). Etat de de la colonisation des décapodes invasifs du genre *Hemigrapsus* sur le littoral des Hauts-de-France en 2019. (No. Rapport du GEMEL n°19-014 : 12 p.).
- Rolet, C., Becuwe, E., Terrin, S., Becuwe, F., & Cerisier, H. (2020). Etat de la colonisation des Décapodes invasifs du genre *Hemigrapsus* sur le littoral des Hauts-de-France en 2020. (No. Rapport du GEMEL n°20-016 réalisé pour la Région des Hauts-de-France : 16 p.).
- Rolet, C., Ruellet, Thierry, & Charpagne, C. (2021). Etat de la colonisation des Décapodes invasifs du genre *Hemigrapsus* sur le littoral des Hauts-de-France en 2021. (No. Rapport du GEMEL n°21-055 réalisé pour la Région des Hauts-de-France et l'Europe (FEAMP – projet EBIOME) : 20 p.).
- Rolet, C., Douchain, E., Becuwe, E., Stien, F., & Talleux, J.-D. (2022). Etat de la colonisation des Décapodes invasifs du genre *Hemigrapsus* sur le littoral des Hauts-de-France en 2022. (No. Rapport du GEMEL n°22-029 réalisé pour la Région des Hauts-de-France : 21 p.).
- Rolet, C., Coasne, S., Stien, F., Becuwe, E., & Hernu, Q. (2023). Etat de la colonisation des Décapodes invasifs du genre *Hemigrapsus* sur le littoral des Hauts-de-France en 2023. (No. Rapport du GEMEL n°23-036 réalisé pour la Région des Hauts-de-France : 25 p.).
- Rolet, C., Lenoël, E., Stien, F., Becuwe, E., & Talleux, J.-D. (2024). Etat de la colonisation des Décapodes invasifs du genre *Hemigrapsus* sur le littoral des Hauts-de-France en 2024. (No. Rapport du GEMEL n°24-028 réalisé pour la Région des Hauts-de-France : 31 p.).
- Ruellet, T. (2014). Contribution à l'état de la colonisation des décapodes invasifs du genre *Hemigrapsus* sur le littoral normand-picard en 2014. GEMEL.
- Ruellet, T. (2015). Contribution à l'état de la colonisation des décapodes invasifs du genre *Hemigrapsus*. Rapport du GEMEL n°15-001 : 32 p.
- Ruellet, T., Rocroy, M., Lebourg, E., & Ollivier, E. (2018). Etat de la colonisation des décapodes invasifs du genre *Hemigrapsus* sur le littoral des Hauts-de-France. (No. Rapport du GEMEL n°18-013 : 35 p.).
- Spilmont, N., Denis, L., Artigas, L. F., Caloin, F., & Courcot, L. (2009). Impact of the *Phaeocystis globosa* spring bloom on the intertidal benthic compartment in the eastern English Channel : A synthesis. *Marine Pollution Bulletin*. 58: 55-63.
- Spilmont, N., Gothland, M., & Seuront, L. (2015). Exogenous control of the feeding activity in the invasive Asian shore crab *Hemigrapsus sanguineus* (De Haan, 1835). *Aquatic Invasions*, 10(3), 327-332. <https://doi.org/10.3391/ai.2015.10.3.07>
- Stumpp, M., Morón, S., Barboza, F., Pansch, C., & Nour, O. (2020). Population structure of the recent invader *Hemigrapsus takanoi* and prey size selection on Baltic Sea mussels. *Aquatic Invasions*, 15, 297-317. <https://doi.org/10.3391/ai.2020.15.2.06>