



CENTRE D'ÉCOLOGIE
FONCTIONNELLE
& ÉVOLUTIVE



DYNAMIQUE TEMPORELLE DES METACOMMUNAUTES DE MOLLUSQUES DES EAUX DOUCES AUX ANTILLES FRANÇAISES : UNE RENCONTRE ENTRE GENETIQUE DES POPULATIONS ET ECOLOGIE

METACOMMUNITY DYNAMICS OF FRESHWATER MOLLUSCS IN THE LESSER ANTILLES : WHEN POPULATION GENETICS MEET ECOLOGY

Programme Ecosystèmes Tropicaux
Rapport de fin de contrat

Laboratoire
CEFE- UMR 5175
1919 route de Mende
34293 MONTPELLIER

Responsable
Patrice DAVID
patrice.david@cefe.cnrs.fr
04 67 61 32 28

Date :01/05/2010

N° de contrat : **0000356**
Date du contrat : 20/10/2006

TABLE DES MATIERES

Synthèse destinée à publication.....	3
Résumés	13
Rapport scientifique	15
Annexe : copie des publications.....	45
Annexe : partie confidentielle	46

SYNTHESE DESTINEE A PUBLICATION

**DYNAMIQUE TEMPORELLE DES METACOMMUNAUTES DE
MOLLUSQUES DES EAUX DOUCES AUX ANTILLES FRANÇAISES
: UNE RENCONTRE ENTRE GENETIQUE DES POPULATIONS ET
ECOLOGIE**

PROGRAMME ECOSYSTEMES TROPICAUX 2005

ASPECTS ADMINISTRATIFS ET OBJECTIFS DES RECHERCHES

ASPECTS ADMINISTRATIFS

Date d'engagement : 20/10/2006

Montant du budget : 70 000 E

Cofinancements obtenus : (organisme, montant, durée) : ANR Jeunes chercheurs, 60000 euros consacrés au projet sur quatre ans

Participants au projet :

Responsable scientifique du projet : Patrice DAVID

CEFE UMR 5175, 1919 route de Mende 34293 MONTPELLIER

Noms et organismes des autres partenaires scientifiques bénéficiaires

CBETM – UMR 5555 52 avenue de Villeneuve, 66860 Perpignan

MOTS CLES : Communautés, Diversité, invasions, systèmes de reproduction, mollusques

Objectifs des recherches :

Le présent programme de recherches a été mis en place en 2006-2007 dans l'objectif général de documenter les processus à la fois stochastiques (extinctions-colonisations, dérive) et déterministes (sélection naturelle, compétition) qui régissent l'organisation des communautés d'eau douce tropicales, à travers l'exemple de guildes de mollusques dans des milieux fragmentés d'eau douce (mares et rivières) aux Antilles Françaises. Il s'agit en particulier de comprendre la relation entre la diversité des traits d'histoire de vie des espèces (y compris leur système de reproduction) et leur dynamique démographique à court terme et échelle locale (extinction-recolonisation) ou à long terme et échelle régionale (invasion), dans des milieux qui varient par leur degré de contrainte physique (dynamique d'assèchement) et anthropique (eutrophisation). Ces recherches se fondent sur une triple approche : écologique (suivi des communautés et populations sur le terrain); moléculaire (suivi de la diversité génétique au niveau de l'ADN); expérimentale (mesure de la diversité génétique des caractères des espèces en laboratoire).

I. PRESENTATION DES TRAVAUX

INTRODUCTION (problématiques)

Un défi de l'écologie actuelle est de comprendre comment la biodiversité tropicale réagit aux changements liés à l'action de l'homme : modifications du climat, anthropisation des milieux et introductions d'espèces. La diversité existe à plusieurs niveaux : au sein d'une espèce (diversité génétique) ou dans des communautés d'espèces (diversité taxonomique); et à plusieurs échelles (régionale ou locale). Ces différents types de diversité ne sont pas des variables stationnaires mais varient dans le temps et dans l'espace. Ainsi une communauté d'espèces en apparence stationnaire à l'échelle régionale peut en fait être instable au niveau de chaque site; chacun étant soumis à des perturbations récurrentes provoquant l'extinction locale d'espèces, suivie de recolonisations. De cette dynamique locale émerge une dynamique régionale qui peut être stationnaire ou elle-même stochastique. La prise en compte d'un régime de perturbations "normal", modélisé sous la forme d'événements aléatoires d'extinction et recolonisation, est au coeur du concept de métapopulation (pour une seule espèce) ou de métacommunauté (pour un ensemble d'espèces). Ces concepts semblent incontournables pour comprendre les modifications à long terme des communautés tropicales liées au climat, à l'usage des terres ou aux introductions d'espèces, car ceux-ci se traduiront non pas par le passage d'un état stable à un autre état, mais par une modification d'un régime de variation vers un autre régime de variation. Les espèces, et parfois les souches d'une même espèce, ne sont pas égales face à ces modifications : en fonction de leurs traits d'histoire de vie (croissance, survie et reproduction), elles réagiront de manière différente.

Notre programme a été mis en place en 2006 pour documenter les processus stochastiques (extinctions-colonisations) et déterministes (sélection naturelle, compétition) qui organisent les communautés tropicales, et leurs relations avec les changements anthropiques comme les introductions d'espèces, à travers l'exemple de guildes de mollusques dans des milieux d'eau douce (mares et rivières) aux Antilles Françaises. Il s'agit en particulier de relier la diversité des traits d'histoire de vie des espèces à leur dynamique démographique (extinction-recolonisation, invasion), dans des milieux qui varient par leur degré d'instabilité.

MATERIELS ET METHODES (sites, espèces, protocoles...)

Les procédures expérimentales utilisées sont fondées sur

(i) **un suivi annuel des communautés**, faisant suite à des suivis de même nature entamés depuis plusieurs années. Ces suivis ont lieu en Guadeloupe (milieux de type mare, communautés essentiellement d'escargots pulmonés) et en Martinique (milieux de type rivière, communautés essentiellement d'escargots prosobranches de la famille des Thiariidés). Nous avons depuis 2006 réalisé une mission en Guadeloupe et une en Martinique par an. Au cours de ces missions, nous parcourons environ 200 sites en Martinique et 280 en Guadeloupe. Dans chaque site nous prélevons des échantillons, nous estimons les densités des différentes espèces, si nécessaire en ramenant des échantillons au laboratoire pour préciser l'identification. Nous notons les caractéristiques environnementales des sites (taille, végétation, usage des terres) au moment de notre passage (janvier-février en Guadeloupe, Avril-Mai en Martinique). Nous disposons aussi de données topographiques permanentes de chaque site (coordonnées des sites, connection avec les bassins versants).

(ii) Une **approche de génétique des populations**. Elle consiste à mesurer la diversité génétique au sein des espèces. On analyse pour cela l'ADN de différents individus à plusieurs endroits servant de "marqueurs" pour quantifier la diversité génétique. Les marqueurs que nous utilisons (dits "microsatellites") nécessitent une phase de mise au point que nous avons effectuée sur 5 espèces. Nous avons ensuite caractérisé de nombreux échantillons sur les

pulmonés de Guadeloupe par cette méthode. Nous pouvons ainsi quantifier la diversité génétique, son renouvellement au cours du temps (dynamique temporelle) et sa répartition géographique (structuration spatiale). Cette approche permet aussi de déterminer le système de reproduction (taux d'autofécondation) chez les espèces hermaphrodites capables à la fois de reproduction croisée et d'autofécondation (escargots pulmonés). Cette information est précieuse car la capacité de se reproduire seul par autofécondation peut avoir une grande influence sur l'aptitude d'une espèce à coloniser des sites à partir de peu d'individus introduits.

(iii) **Une approche expérimentale dite de génétique quantitative**, consistant à mesurer au laboratoire les traits d'histoire de vie (en particulier ceux liés au système de reproduction), ainsi que leur variabilité génétique intra et inter-populations.

RESULTATS

(i) Suivi de communautés

Nos résultats montrent que les communautés de mollusques Antillaises ont été profondément affectées par les invasions biologiques; la biodiversité a presque doublé en Martinique comme en Guadeloupe, car beaucoup de nouvelles espèces sont arrivées, et une seule extinction a été observée, celle du planorbe *B. glabrata* (vecteur de la Bilharziose) en Martinique. Les communautés actuelles de mollusques en Guadeloupe sont principalement structurées par le type d'habitat, avec un gradient Ouest-Est, correspondant à des climats de plus en plus secs, des à-secs plus fréquents, et des communautés de plus en plus pauvres.

(ii) Approche de génétique des populations

La diversité génétique est affectée à la fois par des phénomènes à long terme (invasions biologiques) et des phénomènes à court terme (dynamique d'assèchement). Dans chaque cas la réponse des espèces autofécondantes diffère de celle des allofécondantes. Ainsi, l'invasion a entraîné une perte totale de biodiversité chez deux espèces autofécondantes dont la diversité génétique est nulle en Guadeloupe (aire d'introduction), mais non dans leur aire d'origine. L'espèce *Physa acuta*, également introduite en Guadeloupe, mais allofécondante, ne montre pas ce syndrome. Par ailleurs la comparaison d'espèces proches à système de reproduction contrasté (allofécondante versus autofécondante : *Physa marmorata* vs *P. acuta* et *Drepanotrema surinamense* vs *D. depressissimum*) montre que les populations autofécondantes sont génétiquement moins stables dans le temps et plus différentes entre elles, ce qui reflète une démographie marquée par des réductions fortes d'effectif suivies de croissances explosives. Nous n'avons pas mis en évidence de différence de dynamique d'extinction/colonisation entre ces espèces mais nos données montrent que même quand les effectifs apparents semblent identiques au moment de notre passage, une espèce autofécondante passe par des fluctuations démographiques plus fortes que sa congénère allofécondante.

DISCUSSION

Nos résultats illustrent à la fois le bien-fondé de notre démarche initiale (prendre en compte les régimes initiaux de fluctuation des communautés et des populations et le système de reproduction des espèces pour comprendre l'effet des changements anthropiques, notamment des invasions) et les limites de raisonnements trop "naïfs" sur la dynamique d'extinction-colonisation des espèces.

La structure en métacommunauté / métapopulation (réseau de sites soumis à des extinctions et recolonisations) existe bel et bien. La biodiversité peut se maintenir dans ces milieux en partie parce qu'une telle structure diminue les opportunités de contact prolongé et donc de compétition entre espèces. Mais il semble qu'un facteur plus fort de maintien de

diversité soit, au-delà de leur simple existence, la *variabilité* des régimes de perturbation (par ex. fréquences d'assèchement), avec certaines espèces spécialistes de sites fortement perturbés et d'autres restreintes aux milieux stables. Le système de reproduction module en grande partie cette spécialisation : même si nous n'avons pas observé son effet sur la dynamique de colonisation/extinction apparente, il semble que le même régime de perturbation de l'environnement soit perçu différemment par les espèces autofécondantes et les espèces allofécondantes. Celles-ci tendent à maintenir des populations plus stables, alors que celles-là auront un fort renouvellement génétique local et une diversité globalement plus faible.

L'effet du système de reproduction est également perceptible sur la diversité génétique des espèces en situation d'invasion. Les populations invasives autofécondantes peuvent perdre toute diversité génétique lors de l'invasion (aboutissant à une sorte de clone d'individus tous identiques génétiquement occupant une région entière), ce qui n'est pas le cas d'espèces allofécondantes. Une des raisons est sans doute qu'une espèce autofécondante peut envahir à partir d'un ou de très peu d'individus introduits qui fonderont une population rapidement; alors qu'un individu isolé d'une espèce allofécondante est soumis à de fortes contraintes reproductives (nécessité d'attendre un certain temps avant de se reproduire; production de descendants souffrant d'une forte dépression de consanguinité, ayant une forte probabilité de mourir avant de s'être reproduits eux-mêmes). La probabilité de réussite d'une invasion par une espèce allofécondante est donc plus élevée si un effectif minimal est introduit, ce qui garantit qu'il existe déjà une certaine diversité dans la population de fondateurs. Cependant, même dans des espèces ayant la capacité de se reproduire uniparentalement (comme les Thiaridés), une forte diversité génétique peut s'accumuler si plusieurs vagues d'introduction se superposent. Les espèces à reproduction uniparentale ou autofécondante ne sont donc pas condamnées à rester génétiquement pauvres, notamment s'il existe une source d'introductions récurrentes avec des provenances variées (dans le cas des Thiaridés, cette source est probablement le commerce des plantes d'aquarium).

CONCLUSIONS - PERSPECTIVES

Nous n'avons donné qu'un aperçu d'un jeu de données très riche que nous n'avons pas fini d'explorer. Les enseignements de ces données ont néanmoins une portée à la fois fondamentale et appliquée, car ils mettent en évidence deux variables importantes pour prédire la dynamique de la biodiversité, qu'il s'agisse de la biodiversité intraspécifique (diversité génétique) ou de la diversité interspécifique (communautés d'espèces).

1) **la structuration du milieu en fragments soumis à des dynamiques naturelles d'extinction / colonisation** (métacommunautés-métapopulations). La diversité des régimes de perturbation des sites joue le rôle d'une diversité de niches écologiques, permettant la coexistence d'espèces, notamment des espèces invasives avec les résidentes. Le seul cas observé d'extinction due à l'invasion par des espèces compétitrices (*Biomphalaria glabrata* en Martinique) est sans doute lié au fait que cette diversité de milieux est moins forte en Martinique qu'en Guadeloupe, ne laissant aucun refuge à *B. glabrata* face à l'invasion d'espèces fortement compétitives (Thiaridés). En Guadeloupe, *B. glabrata* persiste dans des milieux d'arrière-mangrove relativement moins stables que les rivières Martiniquaises

2) **Le système de reproduction**. Il module la réponse de la diversité génétique à la fois face aux perturbations récurrentes des milieux et face aux situations d'invasion..

Notre travail ouvre des perspectives variées. Ainsi l'exploration des corrélations entre diversité génétique et caractéristiques des sites, entre diversité génétique et diversité d'espèces permettrait de mieux comprendre si l'action parallèle de certains processus (régime de perturbation par exemple) crée des liens entre les deux niveaux de diversité

II. ACQUIS EN TERMES DE TRANSFERT

Dans une perspective de conservation, un des enseignements généraux qui peuvent être tirés de nos résultats (mais aussi de bien d'autres) est que les communautés d'espèces fonctionnent en réseau : préserver un site particulier en cherchant à stabiliser ses caractéristiques pour maintenir une espèce d'intérêt peut se justifier pour des espèces à populations très peu fluctuantes, mais dans beaucoup de cas c'est une dynamique plutôt qu'un état qui garantit la persistance régionale d'une espèce. La diversité d'espèces à l'échelle régionale est alors plus dépendante de la diversité des dynamiques (par exemple, la présence d'un gradient allant de sites très permanents-très stables vers des sites très temporaires-très instables) que de la présence de sites particuliers. De même une espèce introduite sera un compétiteur dangereux pour les espèces locales si les deux s'accommodent du même degré de stabilité (par exemple les prosobranches comme *Melanoides tuberculata* ou *Marisa cornuarietis* sont capables d'exclure régionalement *Biomphalaria glabrata* lorsque ceux-ci ne disposent pas de sites suffisamment instables où les deux autres espèces ne peuvent se maintenir à long terme; c'est le cas en Martinique (très peu de milieux de type mare à assèchement occasionnel ou arrière-Mangrove), où *B. glabrata* s'est éteinte suite aux invasions. Il sera intéressant à l'avenir de quantifier à quel point les activités humaines modifient cette gamme de stabilité des milieux à l'échelle régionale (ex. pour les milieux aquatiques : drainage; comblement, creusement, changement de régime hydrique suite au réchauffement global) pour anticiper les réponses des communautés d'espèces.

Ci-dessous nous faisons un bilan des connaissances acquises grâce à nos travaux concernant la biodiversité des malacofaunes des eaux douces de Martinique et Guadeloupe. L'absence d'espèce complètement endémique ou d'intérêt patrimonial fort (bien que certaines espèces, comme le prosobranch *Pomacea glauca*, soit traditionnellement consommées, ce qui est apparu lors de discussions avec les habitants rencontrés lors de nos missions) fait que les mollusques d'eau douce sont rarement considérés comme des enjeux importants en termes de conservation de la biodiversité. Il existe néanmoins deux espèces dont la rareté ou la distribution restreinte mérite qu'on y prête attention

- Le planorbe *Biomphalaria schrammi* est un escargot relativement rare en Grande-Terre, spécialiste de mares instables fréquemment asséchées en saison sèche. Sa répartition s'étend des Antilles jusqu'à l'Amérique du Sud continentale (Guyane, Brésil, Venezuela), mais dans l'arc Antillais sa seule localité confirmée est l'archipel Guadeloupéen (Grande-Terre); il a été mentionné dans les années 1950-1960 en Martinique mais pas retrouvé depuis (cette île contient peu de milieux favorables). *B. schrammi* est le représentant unique d'une branche très basale du clade des *Biomphalaria* et à ce titre n'a pas d'espèce proche parente. L'anatomie semble identique entre l'Amérique du Sud et les spécimens de Guadeloupe mais une étude génétique serait nécessaire pour confirmer qu'il s'agit bien de la même espèce. En Grande-Terre nous n'avons pas d'indication d'une potentielle régression de cette espèce malgré l'invasion de la totalité de la Grande-Terre par *Biomphalaria kuhniana*, probablement en raison de la tolérance de *B. schrammi* pour les milieux très instables.

- *Plesiophysa guadeloupensis* est une espèce très rare mentionnée uniquement à Puerto Rico, Saint-Martin, et dans l'archipel Guadeloupéen. Les mentions à Puerto Rico et Saint-Martin sont anciennes et il n'est pas certain qu'elle y soit toujours. Nous l'avons trouvée très rarement en Grande-Terre, et plus abondante mais toujours très localisée à Marie-Galante et Terre-de-Bas. Elle semble maintenir des populations stables uniquement dans de grandes mares très stables, très boisées ou franchement forestières (Mare Ducos à Marie-Galante,

Mare de Morne Déjel à Terre-de-Bas), où elle semble particulièrement abondante sur les bois morts immergés. Elle a été mentionnée originellement en Basse-Terre (inventaire de Mazé en 1883) mais n'y a jamais été retrouvée depuis le XXe siècle. Bien que les populations ne semblent pas en diminution, leur extrême restriction, uniquement dans des sites stables, isolés, et peu fréquentés, entourés de forêts primaires ou de restes de telles forêts, suggère que cette espèce pourrait être relativement fragile. Contrairement aux autres espèces (même les espèces rares comme *B. schrammi*) il ne semble pas y avoir de réseau de populations pouvant s'alimenter les unes les autres et compenser d'éventuelles extinctions. Malgré leur isolement, les sites à *Plesiophysa guadeloupensis* ont été atteints par les espèces invasives comme *Pseudosuccinea columella*, sans conséquences visible pour l'instant sur *Plesiophysa*. Les observations en Basse-Terre semblent toujours très ponctuelles (quelques individus de temps en temps à des endroits imprévisibles, mais jamais de population établie sur plusieurs années), mais il est possible qu'il existe des populations stables que nous n'aurions pas découvertes (il est difficile néanmoins de trouver des sites forestiers comparables à ceux de Terre-de-Bas ou Marie-Galante en Grande-Terre). Il serait utile de continuer la surveillance des sites où cette espèce est présente.

Par ailleurs nos suivis nous permettent d'actualiser la liste des espèces introduites et le statut des espèces ayant un intérêt sanitaire (vecteurs de parasitoses).

Liste des espèces introduites présentes en Guadeloupe en 2010: *Biomphalaria kuhniana*, *Tarebia granifera*, *Melanoides tuberculata*, *Pseudosuccinea columella*, *Gyraulus chinensis*, *Helisoma duryi*, *Indoplanorbis exustus*, *Physa acuta*. Il est à noter que *Helisoma duryi*, jusqu'ici observé principalement dans des milieux artificiels de Basse-Terre, a été observé récemment dans une mare de Marie-Galante (pour la première fois). Par ailleurs, l'espèce *Indoplanorbis exustus* a fait une première apparition -fugace- en 2002-2004, dans une mare de Grande-Terre, puis s'est éteinte, et après une absence de plusieurs années, est réapparue dans un autre site en 2010, ce qui suggère qu'il s'est maintenu en fréquence faible depuis son introduction.

Liste des espèces introduites présentes en Martinique en 2010: *Biomphalaria kuhniana*, *Tarebia granifera*, *Melanoides tuberculata*, *Pseudosuccinea columella*, *Gyraulus chinensis*, *Helisoma duryi*, *Physa acuta*, *Amerianna carinata*

Aspects sanitaires :

- L'invasion de *P. columella* a touché l'ensemble de l'archipel Guadeloupéen, avec des abondances très variables mais parfois élevées dans certains sites. ces sites sont fréquentés régulièrement par le bétail (qui s'y abreuve) pour la plupart d'entre eux. Sachant que *P. columella* est un vecteur de la douve du foie, il peut y avoir un risque vétérinaire si des bovins infectés sont introduits en Guadeloupe. Nous n'avons pas de données suggérant la présence de douve du foie (*Fasciola hepatica*) dans le cheptel Guadeloupéen mais le cycle de la douve du foie tourne sur les bovins colombiens et cubains avec la limnée *Pseudosuccinea columella* comme hôte intermédiaire.

-La répartition actuelle de *Biomphalaria glabrata*, vecteur de Bilharziose pour l'homme et les autres mammifères, est en Grande-terre pratiquement réduite à des zones d'arrière-mangrove où le cycle de la bilharziose tourne principalement avec comme hôte définitif le rat. Les exploitants de cultures inondées (Taro) dans ces milieux sont donc encore exposés à la transmission de Bilharziose. L'arrivée de l'escargot compétiteur *Marisa cornuarietis* dans ces milieux pourrait cependant affaiblir localement les populations de *B.*

glabrata (à voir dans les prochaines années). En Martinique nous pouvons considérer *B. glabrata* (et, a fortiori, la transmission de Bilharziose à l'homme) comme disparue.

Outils d'identification

Un guide d'identification permettant au public et aux professionnels de déterminer précisément l'ensemble des mollusques composant actuellement la malacofaune d'eau douce des Antilles a été écrit par l'un d'entre nous et publié chez *Conchbooks* (Pointier, J.P., *Guide to the Freshwater molluscs of the Lesser Antilles*, 2008); il contient les critères détaillés, les photographies et l'historique (premières mentions, statut natif ou introduit, dates d'introductions) de toutes les espèces susceptibles d'être rencontrées jusqu'à aujourd'hui.

Contacts

Nous avons été en contact avec la DIREN de Guadeloupe et Martinique (B. Capdeville, Fort-de-France; et L. Redaud, Pointe-à-Pître); Les rapports de nos travaux, ainsi que des publications les concernant, leur ont été transmises en novembre 2008. En particulier le Guide des mollusques d'eau douce des Antilles leur a été distribué, permettant une identification précise des faunes d'eau douce; nos précédents contacts à la DIREN de Guadeloupe (E. Barthe, hydrobiologiste, maintenant partie de Guadeloupe) nous avaient exprimé le besoin d'un outil d'identification claire.

Plusieurs séminaires ont été également donnés lors de nos passages en Guadeloupe et en Martinique sur les résultats de nos recherches

- Séminaire au CIRAD de Martinique (Le Lamentin) : Avril 2009
- Séminaire à L'INRA (Petit-Bourg), Guadeloupe : janvier 2008
- Séminaire à l'Université de Pointe-à-Pître, Guadeloupe, Février 2010

III. LISTE DES PRINCIPALES VALORISATIONS DES RECHERCHES

- Articles scientifiques publiés, sous presse, soumis et en préparation.

-

David, P., Pujol, B., Viard, F., Castella, V., Goudet, V. 2007 Reliable selfing rate estimates from imperfect population genetic data. *Molecular Ecology* 16: 2474-2487

Dubois, M.-P., Nicot, A., Jarne, P., David, P. 2008 Characterization of 15 polymorphic microsatellite markers in the freshwater snail *Aplexa marmorata* (Mollusca, Gastropoda) *Molecular Ecology Resources*, 8: 1062-1064

Dupuy, V., Nicot, A., Jarne, P., David, P. 2009 Development of ten microsatellite loci in the pulmonate snail *Biomphalaria kuhniana* (Mollusca, Gastropoda) *Molecular Ecology Resources*, 9: 255-257

Escobar, J.S., Correa, A.-C., David, P., 2009. Did life-history evolve in response to parasites in invasive populations of *Melanoides tuberculata* ? *Acta Oecologica*, 35: 639-644

Escobar, JS, Auld, JR, Correa, AC, Alonso, JM, Bony, YK, Coutellec, M-A; Koene, J., Pointier, J-P, Jarne, P., David, P *soumis* Patterns of Mating-System Evolution in Hermaphroditic Animals: Correlations among Selfing Rate, Inbreeding Depression and Delayed Selfing, *American Naturalist*

Facon, B., Pointier, J.-P., Jarne, P., Sarda, V., David, P. 2008 High genetic variance in life-history strategies within invasive populations by way of multiple introductions. *Current Biology*, 18: 363-367

Nicot, A., Dubois, M.-P., David, P., Jarne, P. 2008 Characterization of fifteen microsatellite loci in the pulmonate snail *Pseudosuccinea columella* (Mollusca, Gastropoda) *Molecular Ecology Resources*, 8: 1281-1284

Nicot, A., David, P., Jarne, P. 2009 Development of polymorphic microsatellite loci in the hermaphroditic freshwater snails *Drepanotrema surinamense* and *Drepanotrema depressissimum*. *Molecular Ecology Resources*, 9(3): 897-902

Massol, F., Munoz, F., Pointier, J-P, David, P., Jarne, P. *in prep* Metacommunity theory put into practice: an assessment of coexistence mechanisms in the metacommunity of freshwater snails in Grande-Terre, Guadeloupe

Pointier, J.P., Jarne, P., David, P. 2010 The Biological control of the snail hosts of schistosomes : the role of competitor snails and biological invasions Chap 10 in *The Biology of Biomphalaria glabrata and schistosome-transmitting snails*, ed. by R. Toledo, à paraître chez Springer

- Articles de vulgarisation publiés, sous presse, soumis et en préparation.

David, P., Facon, B. 2009 : Invasions biologiques : au carrefour entre écologie et évolution. Pour La Science, 65 : Numéro spécial "La conquête des espèces"

-

- Participations aux colloques nationaux ou internationaux (communication orale et poster).

Canard, E, David, P., Massol, F., Jarne P. : Y a-t-il un rôle du système de reproduction dans la coexistence dans une métacommunauté ? XXXe Colloque du Groupe de Biologie et Génétique des Populations, Rennes, Août 2008

- Rapports de fin d'étude (mémoires de master, de DEA, thèses...).

Canard, E. 2008 : Y a-t-il une implication du système de reproduction dans le mécanisme de coexistence d'espèces par compromis compétition-colonisation ? Cas de la communauté de mollusques de Guadeloupe. Rapport de MASTER 2, sous la direction de P. Jarne et P. David, Université Montpellier II.

- Communications dans les médias...

Plusieurs communiqués de presse (nationale et internationale) ont été effectués autour de l'article paru dans *Current Biology* (Facon et al. 2008)

- Autres

Pointier, J.P. 2008 *Guide to the Freshwater Molluscs of the Lesser Antilles*, ConchBooks, Hackenheim, Allemagne

RESUMES

En français

RESUME

Notre objectif général était de documenter les processus qui régissent l'organisation des communautés de mollusques dans des milieux fragmentés d'eau douce (mares et rivières) aux Antilles Françaises. Nous avons en particulier étudié la relation entre la diversité des traits reproductifs des espèces et leur dynamique démographique locale à court terme (extinction-recolonisation) ou régionale à long terme (invasion). Une triple approche a été suivie : écologie de terrain (suivi des communautés et populations, environ 450 sites en Martinique et Guadeloupe visités chaque année); analyse moléculaire (suivi de la diversité génétique au niveau de l'ADN sur plusieurs espèces); étude expérimentale (mesure de la diversité génétique des caractères des espèces en laboratoire).

Nous avons mis en évidence deux variables importantes pour prédire la dynamique de la biodiversité, qu'il s'agisse de la biodiversité intraspécifique (diversité génétique) ou de la diversité interspécifique (communautés d'espèces).

1) **la structuration du milieu en fragments soumis à des dynamiques naturelles d'extinction / colonisation.** La diversité des régimes d'assèchement des favorise la coexistence régionale d'espèces, notamment des espèces invasives avec les résidentes. Le seul cas observé d'extinction due à l'introduction d'espèces compétitrices est celui de *Biomphalaria glabrata*, vecteur de la Bilharziose en Martinique. En Guadeloupe, *B. glabrata* persiste dans des milieux d'arrière-mangrove où la compétition avec les escargots introduits n'a pas eu le même effet que dans les rivières martiniquaises.

2) **Le système de reproduction (reproduction préférentielle par autofécondation ou par allofécondation).** Il module la réponse de la diversité génétique à la fois face aux perturbations récurrentes des milieux (démographie et diversité génétique moins stable chez les espèces autofécondantes) et face aux situations d'invasion (perte de diversité chez les espèces autofécondantes en situation d'invasion).

Notre travail suggère que l'action parallèle de certains processus (régime de perturbation) pourrait affecter parallèlement la diversité génétique des espèces et celle des communautés.

MOTS CLES : Communautés, Diversité, invasions, systèmes de reproduction, mollusques

In English

ABSTRACT

We investigated the processes shaping the communities of molluscs in fragmented freshwater habitats (ponds and rivers) in the Lesser Antilles. We focused on the relationship between the diversity of species reproductive traits and local short-term demography (extinction-colonization dynamics) as well as regional long-term demography (invasion). We undertook three approaches : field ecology (survey of populations and communities, around 450 sites visited yearly in Martinique and Guadeloupe); molecular analysis (genetic diversity at the DNA level in several species); experimental measurement of genetic diversity of species traits in the laboratory.

We showed that two variables have important effects on biodiversity at the intraspecific (genetic) or interspecific (community) levels.

1) **the fragmentation of habitats submitted to natural extinction-colonisation dynamics.** The diversity of hydroperiods among sites favours the regional coexistence of

species, especially invasive and resident species. A single extinction due to introduced competitors has occurred, that of *Biomphalaria glabrata*, vector of Schistosomiasis, in Martinique. In Guadeloupe, *B glabrata* is still present in mangrove swamps, where competition with introduced specie appears to be less drastic than in Martinican rivers.

2) **Mating systems (self-fertilization versus cross-fertilization)**. The mating system modulates the response of genetic diversity to regular perturbations (the demography of selfing species and their genetic diversity are less stable) ; and to invasion (selfing species lose more of their genetic diversity when they invade a new territory).

Our results suggest that processes such as perturbation regimes could affect genetic diversity and community diversity in a parallel, similar way.

KEY WORDS : Communities, Diversity, biological invasions, mating systems, molluscs

RAPPORT SCIENTIFIQUE

DYNAMIQUE TEMPORELLE DES METACOMMUNAUTES DE MOLLUSQUES DES EAUX DOUCES AUX ANTILLES FRANÇAISES : UNE RENCONTRE ENTRE GENETIQUE DES POPULATIONS ET ECOLOGIE

PROGRAMME ECOSYSTEMES TROPICAUX

Responsable scientifique du projet : Patrice DAVID

CEFE UMR 5175, 1919 route de Mende 34293 MONTPELLIER

Noms et organismes des autres partenaires scientifiques bénéficiaires

Philippe Jarne, DR CNRS, CEFE, Montpellier
Marie-Pierre Dubois, IE CNRS, CEFE Montpellier
Violette Sarda, T CNRS, CEFE, Montpellier
Juan Escobar, étudiant en thèse, Montpellier
François Massol, postdoctorant, Cemagref Aix
Elsa Canard, étudiante en M2, CEFE, Montpellier
Marta Sanchez, postdoctorante, CEFE, Montpellier
Nicolas Mouquet, CR CNRS, ISEM, Montpellier
Jean-Pierre Pointier, MC EPHE, Perpignan
Thomas LAMY, étudiant en thèse, Montpellier
Benjamin PELISSIE, étudiant en thèse, Montpellier
Elodie CHAPUIS, postdoctorante, Montpellier

Introduction

Rappel succinct des objectifs et des grandes parties du programme.

Le présent programme de recherches a été mis en place en 2006-2007 dans l'objectif général de documenter les processus à la fois stochastiques (extinctions-colonisations, dérive) et déterministes (sélection naturelle, compétition) qui régissent l'organisation des communautés d'eau douce tropicales, à travers l'exemple de guildes de mollusques dans des milieux fragmentés d'eau douce (mares et rivières) aux Antilles Françaises. Il s'agit en particulier de comprendre la relation entre la diversité des traits d'histoire de vie des espèces (y compris leur système de reproduction) et leur dynamique démographique à court terme et échelle locale (extinction-recolonisation) ou à long terme et échelle régionale (invasion), dans des milieux qui varient par leur degré de contrainte physique (dynamique d'assèchement) et anthropique (eutrophisation).

Les procédures expérimentales que nous avons prévues pour répondre à ces questions sont fondées sur

(i) un suivi des communautés à périodicité annuelle, faisant suite à des suivis de même nature entamés depuis plusieurs années. Ces suivis ont lieu en Guadeloupe (milieux lenticules de type mare, communautés essentiellement de pulmonés) et en Martinique (milieux lotiques de type rivière, communautés essentiellement de prosobranches de la famille des Thiaridés).

(ii) une approche de génétique des populations spatiale et temporelle comparée, incluant la mise au point de marqueurs microsatellites sur plusieurs espèces et le typage de nombreux échantillons sur les pulmonés des mares de Guadeloupe. Cette approche permettra également de quantifier le système de reproduction préférentiel (taux d'autofécondation) chez les espèces hermaphrodites capables à la fois de reproduction croisée et d'autofécondation.

(iii) Une approche de génétique quantitative permettant de mesurer au laboratoire les traits d'histoire de vie liés au système de reproduction, ainsi que le degré de variance génétique des traits intra et inter-populations pour certaines espèces.

Aperçu général des résultats obtenus dans chaque volet du programme.

(i) Suivi de communautés

Nous avons depuis 2006 réalisé une mission par an en Guadeloupe et une par an en Martinique, ces missions s'inscrivent dans la continuité des missions précédentes et prolongent notre suivi annuel.

Nos résultats nous permettent de montrer que les communautés de mollusques ont été profondément affectées par les invasions biologiques; la biodiversité a presque doublé car de nouvelles espèces, nombreuses, sont arrivées, et une seule d'entre elles, le planorbe *B. glabrata* (vecteur de la Bilharziose) a disparu dans une des îles (la Martinique).

Les communautés actuelles de mollusques en Guadeloupe sont principalement structurées par le type d'habitat, avec un gradient Ouest-Est, correspondant à des climats de plus en plus secs et des habitats de plus en plus temporaires; les cortèges faunistiques se modifient le long de ce gradient, deviennent moins riches, et comportent des espèces spécialistes de ces conditions instables. L'analyse des données démographiques a été faite sur deux espèces : *Physa acuta* et *P. marmorata*, qui ont des systèmes de reproduction contrastés (allofécondation et autofécondation). Elle révèle des différences démographiques importantes

entre ces deux espèces, mais aussi un mécanisme possible pour leur coexistence à long terme basé sur des préférences d'habitat partiellement différentes.

En Martinique nous avons principalement les communautés de Thiaridés. De nouvelles souches invasives de Thiaridés ont été mises en élevage à Montpellier. Nous comparons les traits des souches introduites avec leurs congénères de la zone d'origine.

(ii) Approche de génétique des populations

La mise au point de nouveaux marqueurs microsatellites a été menée à bien sur 5 espèces (*Aplexa marmorata*, *Pseudosuccinea columella*, 2 espèces de *Drepanotrema*, *Biomphalaria kuhniana*; 10 à 15 locus polymorphes par espèce). Ces résultats sont publiés à *Molecular Ecology Resources*. Deux espèces (*P. columella* et *B. kuhniana*) présentent du polymorphisme à l'échelle de l'aire de distribution mais une diversité génétique nulle en Guadeloupe, signature d'événements de fondation récents. Ceci est compatible avec leur statut d'invasives récentes en Guadeloupe. Nous avons également typé plusieurs populations de *Physa marmorata* et *P. acuta* et montré une structuration particulière de la diversité : les populations de l'espèce autofécondante (*P. marmorata*) sont moins stables dans le temps et plus différentes entre elles. Le même résultat est observé sur la paire d'espèces *Drepanotrema surinamense* (autofécondante) / *Drepanotrema depressissimum* (allofécondante).

Nous avons pu, pour la paire d'espèces *P. acuta* / *P. marmorata* mettre ces résultats génétiques en regard de données démographiques. Nous avons utilisé des modèles de métapopulation en estimant les taux d'extinction des populations et leur taux de colonisation sur une période de 8 ans, en tenant compte de la détectabilité imparfaite des espèces. Nous n'observons pas de différence de dynamique d'extinction/colonisation entre les deux espèces en moyenne. Cependant, même dans des populations où les effectifs apparents des deux espèces ont été les mêmes au moment de notre passage, les données génétiques indiquent que l'espèce autofécondante est passée par des goulets d'étranglement démographiques plus forts que sa congénère allofécondante. Par ailleurs ils semblent que les sites les plus productifs (fort rapport colonisation sur extinction) soient caractérisés par une forte couverture végétale pour *P. marmorata* et par une faible couverture pour *P. acuta*. L'ensemble suggère que les différents systèmes de reproduction sont associés à différentes tolérances écologiques et différents régimes de fluctuation des effectifs efficaces.

(iii) Approche de génétique quantitative

Nous avons testé l'hypothèse d'une perte de diversité génétique pour les traits de vie dans les populations invasives chez *M. tuberculata*. Nos résultats montrent exactement l'inverse de la prédiction : une accumulation spectaculaire de diversité dans les populations invasives. ce résultat remet en cause les paradigmes classiques en montrant que des introductions multiples peuvent rapidement restaurer voire amplifier le potentiel évolutif des populations invasives.

Nous nous sommes également concentrés sur un caractère comportemental lié au système de reproduction : le temps d'attente. Ce temps est un délai observé pour la date de première reproduction entre des animaux ayant accès à des partenaires et des animaux isolés. Typiquement, nous attendons un temps positif pour des espèces allofécondantes, et négatif ou nul pour des espèces autofécondantes. Nous avons mesuré le temps d'attente sur 6 espèces : *Biomphalaria glabrata*, *Physa marmorata*, *P. acuta*, *Lymnaea columella*, *Indoplanorbis exustus*, *Drepanotrema depressissimum* et *Helisoma duryi*. Les résultats confortent nos

attentes. Nous avons également inclus d'autres espèces (ne faisant pas partie des mollusques d'eau douce de Guadeloupe) et nous observons des corrélations très significatives entre temps d'attente, dépression de consanguinité et taux d'autofécondation, comme le prévoient les modèles.

Bilan détaillé des travaux effectués

1. Aspects méthodologiques

1A MISSIONS ET TRAVAIL DE TERRAIN

Nous avons de 2007 à 2010 réalisé 7 missions qui s'inscrivent dans la continuité des missions précédentes de même nature et permettent de prolonger notre suivi annuel.

La première mission a été effectuée en janvier-février 2007 par P. David, J.-P. Pointier et J. Escobar en Guadeloupe (17 jours). Nous avons visité au cours de cette mission 280 sites dans lesquels nous avons noté, comme les années précédentes, les paramètres environnementaux de base (niveau d'eau, nature du fond, végétation, etc) ainsi que les abondances des diverses espèces récoltées (30 au total) sur une échelle logarithmique. Nous avons également expérimenté une méthode de comptage direct des nombres d'individus récoltés de chaque espèce, permettant une estimation des densités relatives, et réalisé des visites répliquées pour tester la répétabilité des données. Par ailleurs nous avons récolté des échantillons pour les espèces de pulmonés concernées par l'étude génétique, dans les mêmes sites où de tels échantillons avaient déjà été récoltés l'année précédente (de telle sorte à permettre plus tard un suivi de l'évolution de la composition génétique au cours du temps), soit entre 5 et 10 sites pour 10 espèces. La même mission a été refaite en janvier 2008 par P. Jarne, J.-P. Pointier et F. Massol; en janvier 2009 et janvier 2010 par P. David, J.-P. Pointier et T. Lamy utilisant les mêmes sites et protocoles de capture. S'ajoutant à des données de même nature portant sur la période 2000-2006 déjà récoltées par l'équipe avant le début du présent projet, ces missions nous permettent doré et déjà de disposer d'un jeu de données unique permettant de suivre en temps réel les modifications d'une communauté suite aux introductions d'espèces exotiques et aux changements environnementaux. Il est à noter qu'une des missions (2009) s'est déroulée dans un contexte difficile (grèves générales en Guadeloupe, en particulier pas de ravitaillement de carburant pendant deux semaines); nous avons réussi à limiter grandement les dégâts en éliminant seulement l'échantillonnage des mares de Marie-Galante (inaccessible de toute façon en bateau suite à l'absence de carburant pendant cette période) et en parcourant une partie de la Guadeloupe à pied (comme le faisaient les habitants de l'île dans la même situation !).

En Martinique, les missions ont été effectuées par P. Jarne et F. Massol (15 jours) en avril 2007 ; par P. David et J.P. Pointier en avril 2008; par P. Jarne et B. Péliissié en avril 2009. 184 sites ont été visités à chaque fois dans le but de suivre les communautés de Thiaridés. La détermination des échantillons récoltés (autour de 20 000 escargots par mission) a fait l'objet d'une double lecture par P. David et J.-P. Pointier au retour de mission. De nouvelles souches invasives de Thiaridés étant apparues depuis 2005-2006, nous avons mis en élevage des échantillons vivants de ces souches (souches VEL et JOS) à Montpellier pour mesure des traits d'histoire de vie. Comme en Guadeloupe, cette mission fait partie d'un suivi annuel à long terme et a été répliquée en mai 2008, cette fois-ci par P. David et J. Escobar.

1B ANALYSES DE COMMUNAUTES

Une première approche, descriptive, de l'ensemble des communautés récoltées en Guadeloupe, a été effectuée principalement par F. Massol. Cette analyse se base, pour chaque site et chaque espèce, sur la fréquence d'observation de l'espèce (nombre total d'observations où l'espèce était observée - quelle que soit sa densité- divisée par le nombre total de visites), mesurées sur l'ensemble des années du suivi. L'analyse utilise comme donnée de base quatre matrices de données : une matrice de fréquences d'espèces par site (matrice de communauté); une matrice de coordonnées géographiques des sites (matrice spatiale); une matrice de variables environnementales récoltées sur chaque site (matrice environnement) et une matrice de données climatiques. Sans rentrer dans les détails, l'analyse de ces tableaux permet d'estimer quelle part de la variabilité des communautés peut être expliquée par la proximité géographique (dispersion limitée des espèces) ; par les conditions environnementales (niches, climat); et quelle part est indépendante de ces mesures.

1C ANALYSES DEMOGRAPHIQUES

L'analyse des données démographiques s'est pour l'instant concentrée sur les données de type présence / absence d'une espèce (dans chaque site). Dans ce cadre l'intérêt principal des suivis annuels est de pouvoir évaluer les paramètres métapopulationnels tels que le taux d'occupation (proportion de sites occupés au temps t), la probabilité d'extinction (probabilité qu'un site occupé au temps $t-1$ soit inoccupé au temps t) et la probabilité de colonisation (probabilité qu'un site vide au temps $t-1$ soit occupé au temps t). La plupart des études utilisent une seule tranche de temps et doivent recourir à des hypothèses incertaines (en particulier postuler un état stationnaire) pour estimer indirectement ces paramètres; l'avantage du suivi temporel est d'observer directement extinctions et colonisations. L'analyse des données de présence/absence pose néanmoins un problème méthodologique : la probabilité de détection d'une espèce n'est pas de 1, en d'autres termes la non-observation d'une espèce dans un site peut signifier qu'elle est absente OU qu'elle est présente et non détectée. Ceci peut facilement biaiser les estimations en introduisant de "fausses extinctions" ou de "fausses colonisations" dans l'analyse. C'est pour cette raison que nous avons répliqué, au cours de chaque mission, nos visites sur une partie tirée au hasard des sites visités, ce qui permet d'estimer la probabilité de détection en utilisant des méthodes dérivées des protocoles de capture-recapture, et d'obtenir du même coup des estimateurs corrigés des taux de colonisation et d'extinction. Nous avons utilisé pour cela un logiciel récemment mis au point par MacKenzie et al. (logiciel PRESENCE) qui permet d'estimer conjointement par une procédure de Maximum de Vraisemblance, la probabilité de détection, la probabilité de colonisation, la probabilité d'extinction et le taux d'occupation, ainsi que l'effet sur ces paramètres de variables environnementales telles que le degré d'isolement ou la couverture végétale, que nous notons sur le terrain. Nous avons pour l'instant appliqué cette procédure aux données concernant les deux espèces de physes *Physa (Aplexa) marmorata* et *Physa acuta* en Grande-Terre (Guadeloupe). Ces analyses seront étendues aux autres espèces du jeu de données. Le logiciel offre également d'autres possibilités, comme de prendre en compte l'influence d'une espèce sur l'autre, ou plus exactement le comportement corrélé de deux espèces en termes de colonisation / extinction.

1D MISE AU POINT DE MARQUEURS MICROSATELLITES

Un travail considérable de mise au point de nouveaux marqueurs génétiques de type microsatellite (dinucléotides et tétranucléotides) a été entrepris sur les espèces suivantes : La physse *Physa marmorata*, la limnée *Lymnaea (Pseudosuccinea) columella*, les planorbes *Drepanotrema depressissimum*, *D. surinamense*, *Biomphalaria kuhniana*. Dans chaque cas, l'étape initiale consiste à réaliser une banque enrichie en microsatellites (pour les espèces où nous n'avons pas déjà de locus mis au point), à cloner un nombre suffisant de locus, puis à déterminer les amorces et à les tester pour établir si elles révèlent du polymorphisme en populations naturelles. L'objectif est d'obtenir environ 10 locus polymorphes pour chaque espèce. Ceci s'ajoute aux amorces microsatellites déjà connues avant le projet pour d'autres espèces : *Biomphalaria glabrata*, *Physa acuta*, *Melanoides tuberculata*. Grâce à cela, nous serons en position de faire réellement de la "génétique des communautés", c'est à dire de pouvoir obtenir des informations sur la distribution de la variabilité génétique intraspécifique d'un grand nombre d'espèces dans une même communauté ; en parallèle avec les informations sur la diversité interspécifique. Notons que pour les espèces introduites aux Antilles récemment (*L. columella*, *B. kuhniana*, *P. acuta*), il était important d'utiliser, en même temps que les populations des Antilles, des populations issues de la zone d'origine, celle-ci servant de "référentiel" pour la diversité génétique.

Cette partie du travail est maintenant terminée. Le **tableau 1** résume pour chacune des 5 espèces mentionnées, le nombre de locus polymorphes clonés et le nombre de populations et individus typées aux Antilles et en-dehors. Ce travail de mise au point a fait l'objet de publications dans la revue *Molecular Ecology Resources* (anciennement *Molecular Ecology Notes*). Cette publication est importante, non seulement pour valider notre travail, mais aussi pour mettre à la disposition de tous les chercheurs ces marqueurs génétiques, notamment en raison du fait que certaines des espèces sont impliquées dans les foyers de parasitoses en Amérique du Sud, Amérique centrale et Antilles (*L. columella* pour la fasciolose; *B. kuhniana* et les espèces voisines pour la Bilharziose), et sont donc activement étudiées et surveillées dans les pays concernés.

Tableau 1 : Mises au point de locus microsatellites sur les espèces de la guildes de mollusques de Guadeloupe

Espèce	Nombre de locus polymorphes	Nombre de populations génotypées (Guadeloupe)	Nombre de populations génotypées (ailleurs)	Référence (cf. partie "Valorisation des travaux")
<i>Physa marmorata</i>	15	3	1	Dubois et al., 2008
<i>Lymnaea columella</i>	15	2	5	Nicot et al., 2008
<i>Drepanotrema depressissimum</i>	17	3	1	Nicot et al., 2009
<i>Drepanotrema surinamense</i>	16	3	2	
<i>Biomphalaria kuhniana</i>	10	2	4	Dupuy et al. 2009

1D TYPAGE ET ANALYSE DES DONNEES GENETIQUES

Dans le cadre de la mise au point des marqueurs (paragraphe précédent) nous avons déjà typé pour chacune des espèces citées au moins deux populations en Guadeloupe, et deux extérieures.

Pour l'étude de la métacommunauté de mollusques de Grande-Terre, notre objectif était de typer plusieurs populations reprises chacune à plusieurs années différentes, et ce pour les espèces les plus représentatives de la communauté de mollusques de Grande-terre (Guadeloupe). Il s'agit d'un travail de longue haleine, qui n'a pas été complètement terminé. Il permettra de connaître à la fois la distribution spatiale et la dynamique de la variation intraspécifique, et de la mettre en parallèle avec la variation interspécifique pour éclairer les processus écologiques et démographiques qui structurent ces deux niveaux de biodiversité.

Nous avons choisi pour commencer de nous focaliser sur deux espèces proches qui coexistent dans les mares de Grande-Terre : les physes *Physa acuta* et *P. marmorata*. Pour chacune de ces deux espèces nous avons conservé des échantillons d'une dizaine de sites chaque année, les mêmes sites quand cela était possible d'une année sur l'autre. Nous avons jusqu'à présent typé cinq ou six d'entre eux pour chaque espèce (voir carte en **figure 1**), pour les années 2006 et 2007. Chaque échantillon représente environ 30 individus, soit un total d'environ 600 individus typés pour 9 à 12 loci (selon l'espèce).

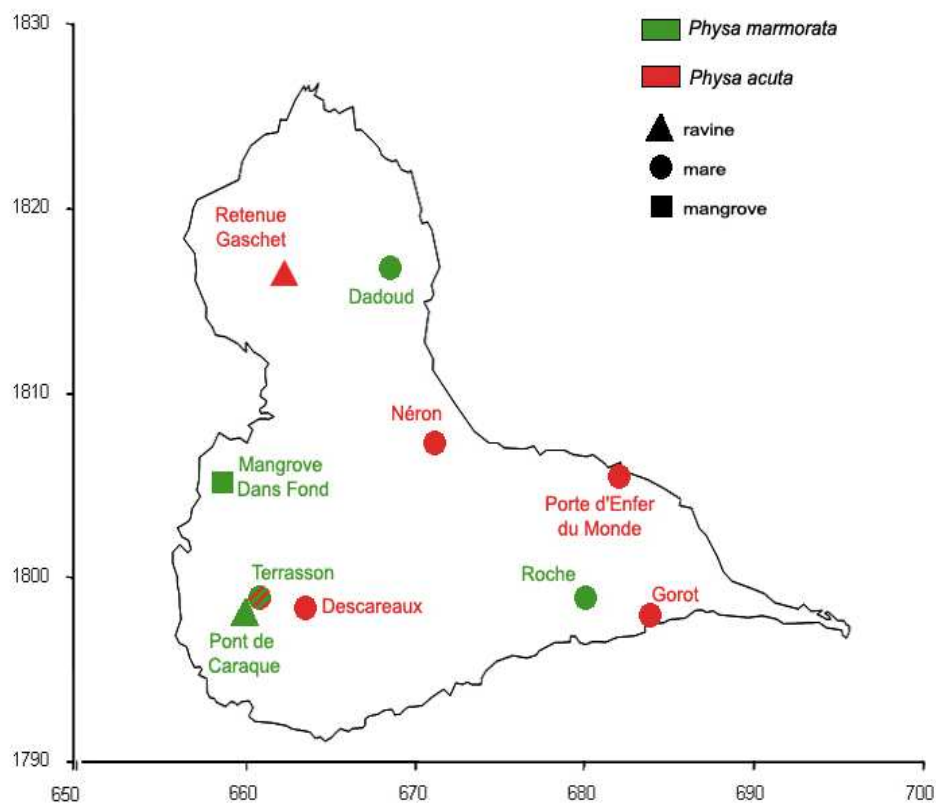


Figure 1. Localisation des populations de *Physa acuta* et *Physa marmorata* de Grande Terre retenues pour l'analyse génétique; axes X et Y = coordonnées GPS transcrites en km.

L'analyse de ces données s'est focalisée sur deux aspects. Le premier aspect est la détermination du système de reproduction (taux d'autofécondation). La fréquence des individus hétérozygotes (plus précisément le paramètre F_{is} , qui quantifie le déficit en hétérozygotes par rapport à ce qu'on attend en l'absence d'autofécondation) est traditionnellement utilisée pour estimer le taux d'autofécondation. Cependant cet estimateur est très sensible aux artefacts techniques (par exemple, l'échec d'amplification de certains allèles), et conduit à surestimer systématiquement l'autofécondation. Nous avons récemment mis au point une méthode d'analyse qui permet de s'affranchir de ce problème et d'obtenir des estimateurs non biaisés (David et al. 2007); nous avons donc appliqué cette méthode à nos données. Le deuxième aspect que nous avons étudié est la différenciation génétique entre sites et entre années au sein d'un même site. Nous avons utilisé pour cela les estimateurs de différenciation classiques F_{st} ainsi que des analyses multivariées (AFC).

Dans un deuxième temps, nous avons élargi notre effort de typage

(i) pour augmenter le nombre de populations échantillonnées chez *Physa marmorata* de sorte à pouvoir relier la diversité génétique de ces populations à la richesse spécifique et aux caractéristiques environnementales des sites; dans ces cas (où nous ne cherchions pas à comparer entre eux des échantillons repris temporellement au même site), nous avons diminué l'effectif par site (en général 12 individus) pour augmenter le nombre de sites.

(ii) pour étendre l'étude aux deux espèces de *Drepanotrema* : *D. surinamense* et *D. depressissimum*. Au vu de l'absence de variabilité chez *Lymnaea columella* et *Biomphalaria kuhniiana* nous n'avons pas cherché à typer de nombreuses populations pour ces espèces.

Le tableau 2 résume le nombre d'échantillons typés jusqu'à présent pour les quatre espèces de *Physa sp.* et *Drepanotrema sp.*

Tableau 2 : Typages microsatellites sur les espèces de la guildes de mollusques de Guadeloupe

Espèce	Nombre de locus polymorphes	Nombre de populations génotypées (Guadeloupe)	Nombre de populations avec 2 échantillons temporels typés (ou plus)	nombre total d'individus typés au 01/04/2010
<i>Physa marmorata</i>	15	32	5	700
<i>Physa acuta</i>	12	5	5	325
<i>Drepanotrema depressissimum</i>	17	10	8	700
<i>Drepanotrema surinamense</i>	16	24	0	330

1E TRAITS D'HISTOIRE DE VIE : MESURE ET GENETIQUE QUANTITATIVE

Dans cet axe, nous nous sommes tout d'abord concentrés sur la mesure d'un caractère comportemental lié au système de reproduction : le temps d'attente. Ce temps est un délai observé pour la date de première reproduction entre des animaux ayant accès à des partenaires

et des animaux isolés. Les animaux isolés, chez certaines espèces, retardent leur reproduction pour éviter l'autofécondation pendant un certain temps, temps que nous mesurons expérimentalement en conditions contrôlées. Typiquement, nous attendons un temps positif pour des espèces allofécondantes, et négatif ou nul pour des espèces autofécondantes. Nous avons mesuré le temps d'attente actuellement sur 6 espèces : *Biomphalaria glabrata*, *Drepanotrema depressissimum*, *Physa marmorata*, *Physa acuta*, *Pseudosuccinea columella*, *Indoplanorbis exustus* et *Helisoma duryi*.

Un deuxième aspect concerne la diversité des traits d'histoire de vie de type croissance, fécondité, taille à la naissance, chez les espèces invasives. Cet aspect se concentre essentiellement sur l'espèce *M. tuberculata* en Martinique. En 2008, nous avons montré l'existence d'une exceptionnelle diversité génétique pour les traits d'histoire de vie de ces populations invasives en Martinique. Ces résultats, remettant en cause l'idée reçue d'un appauvrissement génétique chez les espèces envahissantes, ont été publiés dans la revue *Current Biology* et on donné lieu à plusieurs mentions dans la presse de vulgarisation. Nous prolongeons actuellement cette étude. En effet (i) il est arrivé récemment deux nouvelles souches en Martinique, dont nous ne connaissons pas les traits de vie (ii) la diversité introduite doit être comparée à celle présente dans la zone d'origine. Nous avons actuellement au laboratoire de nombreuses souches provenant de plusieurs sites de la zone d'introduction (Antilles et plus largement, Amérique du Sud) et de la zone d'origine (Ancien Monde) et avons entrepris de mesurer leurs traits de vie à l'aide d'un gros protocole de génétique quantitative en laboratoire. Les données ont été complètement acquises mais les analyses sont encore en cours (retardées par le congé maternité de M. Sanchez). Par ailleurs, une autre expérience de génétique quantitative visant à quantifier et comparer la diversité génétique des populations introduites de *Physa acuta* et des populations natives de *P. marmorata* pour les traits de vie (croissance, fécondité) a été entreprise par E. Chapuis (postdoctorante) à partir d'échantillons ramenés en 2010 (l'initiation de ce programme était prévue en 2009 mais la situation en Guadeloupe (grèves) nous a empêchés d'échantillonner et nous avons dû reporter d'un an). Cette expérience ne sera pas détaillée dans ce rapport, bien qu'elle constitue un des prolongements du projet.

1F MOYENS HUMAINS, FORMATION.

Le projet fédère un nombre important de chercheurs et ITA du CNRS et de l'EPHE. Il s'y est ajouté la participation de plusieurs non-permanents à différents niveaux (étudiants M2, thèses, postdoctorants, ITA en CDD) qui ont contribué et/ou contribuent à différents aspects. Une des retombées du projet est, en particulier la formation scientifique d'étudiants (Thèses et M2). Nous avons recruté un étudiant en thèse (2008-2011) entièrement sur ce projet (Thomas Lamy). Les divers non-permanents impliqués à un stade ou à l'autre du projet suivent :

- Antoine Nicot (AI en CDD) : mise au point de marqueurs microsatellites et typage
- Virginie Dupuy (AI en CDD): mise au point de marqueurs microsatellites et typage
- Juan Escobar, étudiant en thèse : échantillonnage, missions, étude des traits de vie des escargots pulmonés
- François Massol, étudiant en thèse : échantillonnage, analyse démographique et communautés
- Elsa Canard, étudiante M2 : typage génétique, analyse de données démographique et génétique sur *Physa acuta* et *Physa marmorata* en Grande-Terre
- Marta Sanchez, postdoctorante : étude des traits de vie chez *Melanoides tuberculata*.

- Thomas Lamy, étudiant en thèse : échantillonnage, missions, étude de la diversité génétique (microsatellites) spatiale et temporelle et de ses relations avec la structure des communautés
- Benjamin Pélassié, étudiant en thèse : aide ponctuelle sur l'échantillonnage
- Elodie Chapuis, postdoctorante : étude de la diversité génétique des traits quantitatifs chez *Physa marmorata* et *Physa acuta* de Guadeloupe.

2. Résultats et Discussion

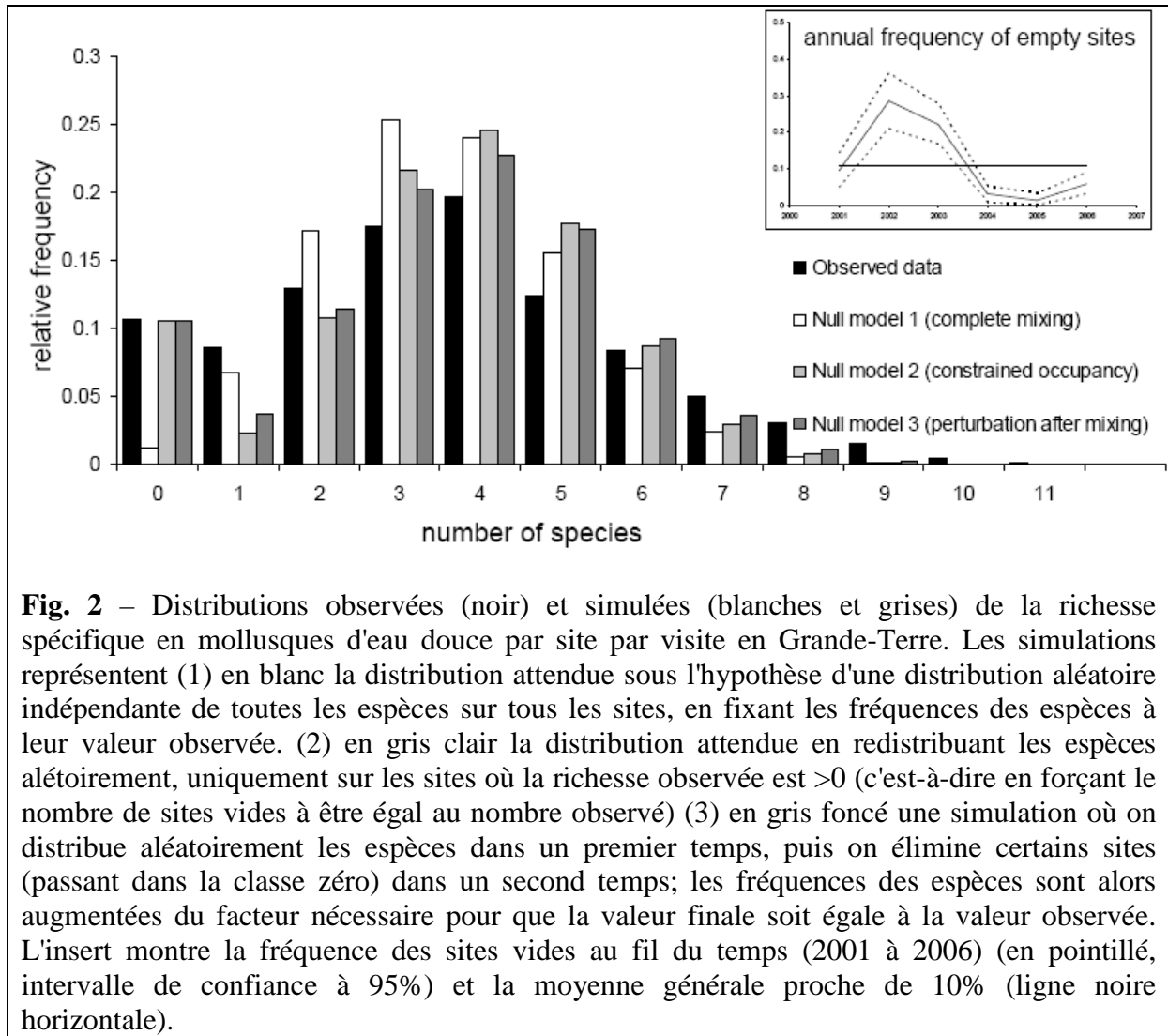
Plutôt que de reprendre dans l'ordre des matériels et méthodes (partie précédente) nous aborderons ici nos résultats par problématique (chacune d'elles utilisant plusieurs types de méthodologie différents)

2A ANALYSE DES COMMUNAUTES DE GUADELOUPE ET HISTORIQUE

2a.a Patrons généraux de richesse spécifique et variables environnementales

Nous avons trouvé 22 espèces de mollusques dans les milieux prospectés en Grande Terre, plus quelques autres qui n'ont été observées que de manière très ponctuelle et ne peuvent pas rentrer dans l'analyse (*Pisidium punctiferum*, *Indoplanorbis exustus*). La richesse spécifique est ici décrite pour chaque site comme la moyenne du nombre d'espèces observées lors d'un échantillonnage (moyenne effectuée sur 6 ans d'échantillonnage), en ne comptant que les 22 espèces considérées. Ces nombres varient dans une gamme allant de zéro espèce à 11 espèces. La distribution du nombre d'espèces par visite est bimodale avec un pic à zéro et un pic centré sur 4-5 (figure 2). Cette distribution diffère d'une distribution aléatoire, où la fréquence des zéros est beaucoup plus faible. Ce n'est pas étonnant car la plupart des observations à 0 espèces (en moyenne 10% des sites) concernent des milieux asséchés lors de la visite, où aucune espèce ne peut être observée. Des modèles intégrant cette contrainte sur la classe zéro reproduisent mieux la diversité observée (Figure 2).

La distribution de la richesse n'est pas aléatoire dans l'espace : on observe un fort gradient Ouest (riche)-Est (pauvre) en Grande-Terre (figure 3) et le variogramme (figure 3, insert) montre bien que deux sites proches tendent à avoir des diversités semblables; alors que deux sites lointains ont des diversités différentes (structure de variogramme typique d'un gradient spatial). La distribution de la diversité est liée à celle des habitats, avec une richesse spécifique plus élevée dans les milieux fortement connectés et rarement à sec (rivières, mangroves, mares permanentes); ces milieux sont abondants dans la partie ouest de l'île et plus rares dans les parties Est (Pointe des Châteaux) et Nord (Grande Vigie), reflétant en grande partie le gradient de précipitations (Figure 4).



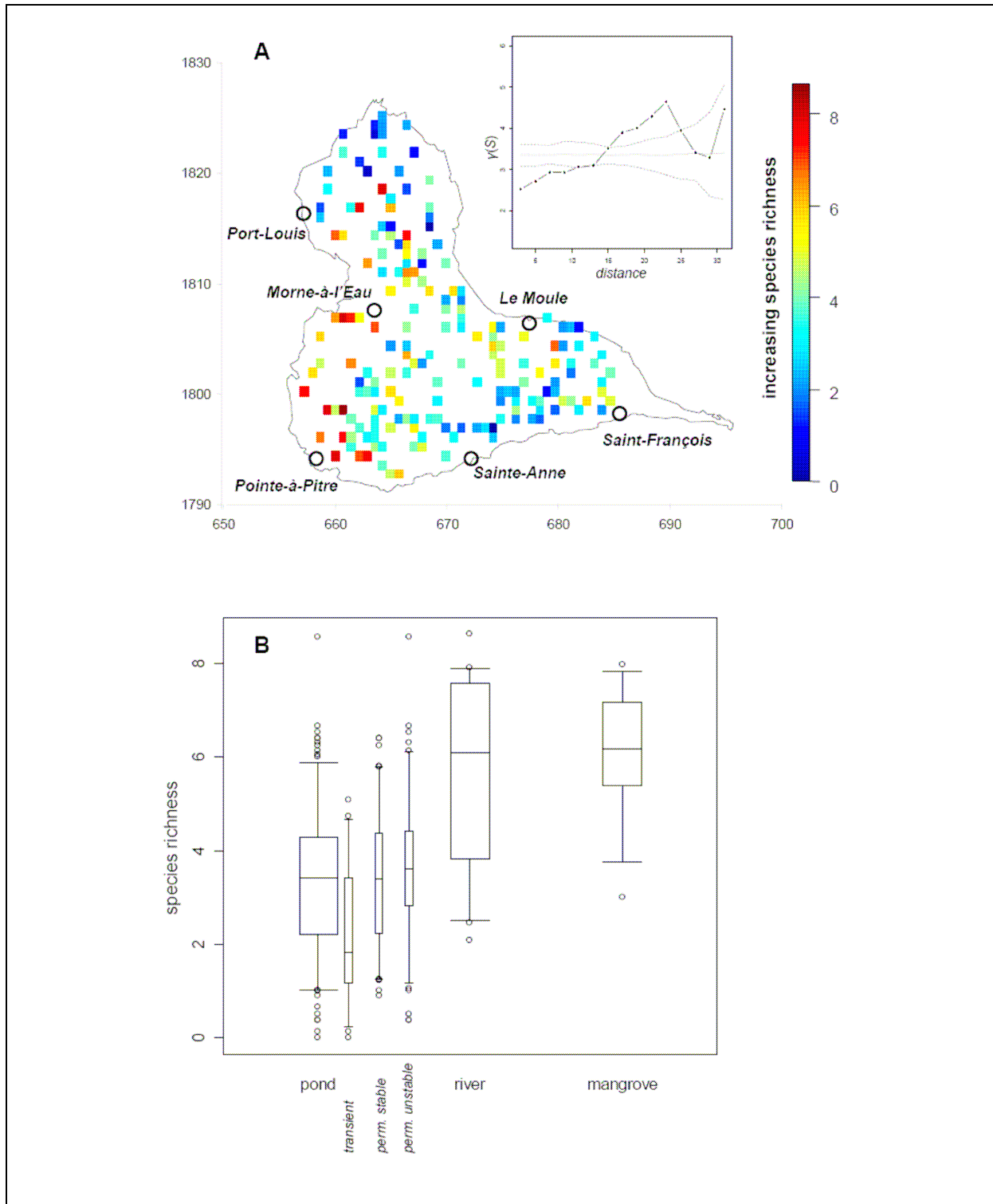


Figure 3 – (A) Distribution spatiale de la richesse spécifique en Grande-Terre représentée sur une échelle de couleurs (axes= coordonnées transcrites en km). En insert, le variogramme (ligne continue), représentant la différence (au carré) de richesse entre deux sites en fonction de la distance (km) entre ces sites. Les courbes en pointillés représentent les moyennes et bornes de l'intervalle de confiance (95%) attendu en l'absence d'autocorrélation spatiale (permutation aléatoire des sites). (B) Richesse spécifique en fonction de l'habitat (médiane, 1er et troisième quartiles, intervalle de confiance à 95% et "outliers" (cercles)). Trois types d'habitats sont distingués (mares, rivières et mangroves); Dans la première catégorie on a distingué les mares temporaires (asséchées occasionnellement ou régulièrement) des mares permanentes à marges stables ou instables.

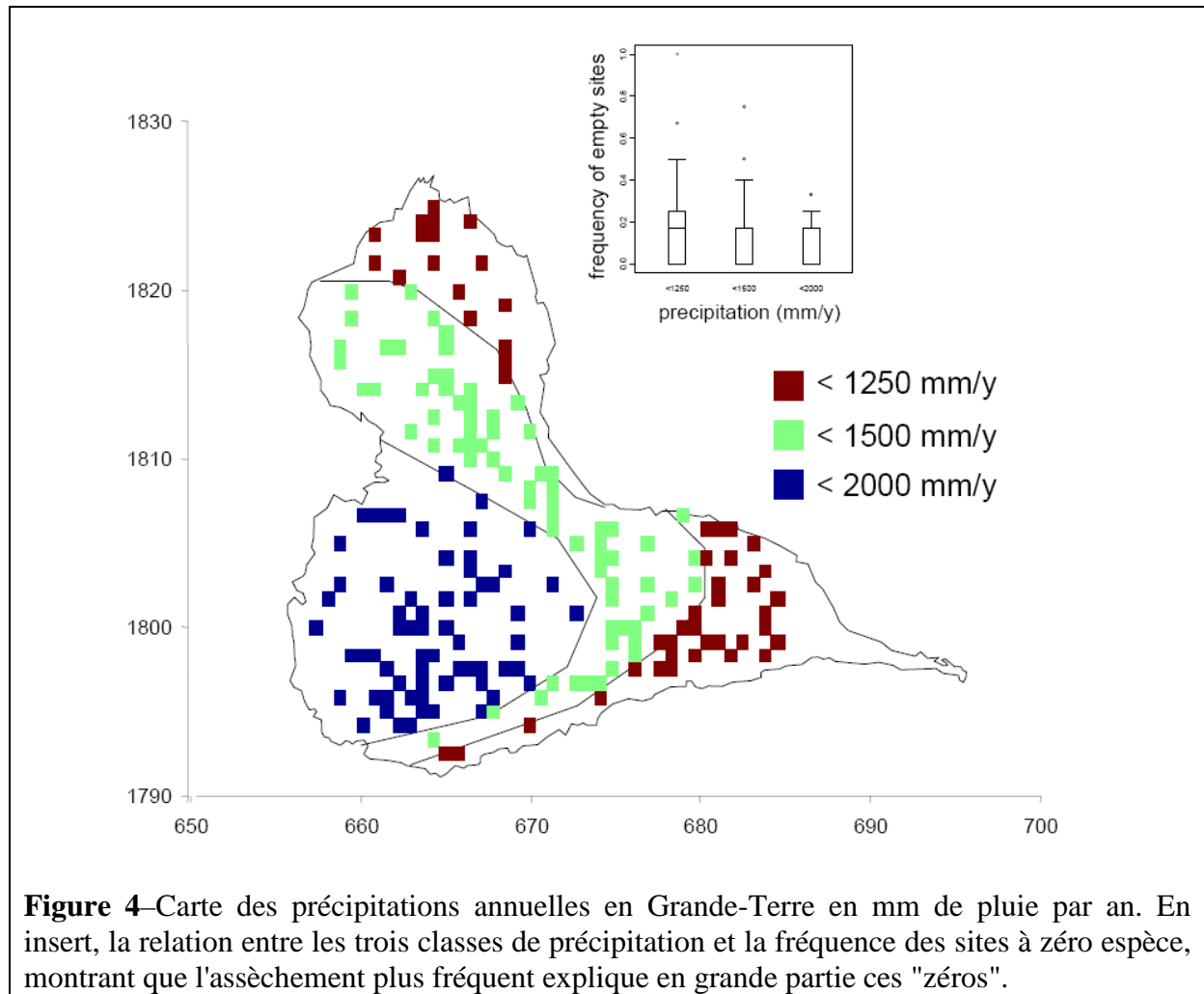


Figure 4—Carte des précipitations annuelles en Grande-Terre en mm de pluie par an. En insert, la relation entre les trois classes de précipitation et la fréquence des sites à zéro espèce, montrant que l'assèchement plus fréquent explique en grande partie ces "zéros".

Dans le détail, les différences d'habitat et de permanence des sites affectent non seulement le nombre, mais aussi l'identité des espèces trouvées. Certaines espèces semblent se spécialiser dans les mangroves et milieux saumâtres (*Drepanotrema cimex*, *Pyrgophorus coronatus*, *Neritina sp.*, *Biomphalaria glabrata*); d'autres se trouvent principalement dans des milieux temporaires (*B. schrammi*, *D. surinamense*) alors que certaines ne tolèrent pas ces milieux (*Melanoides tuberculata*, *Tarebia granifera*).

2a.b. Structure des communautés

Une analyse plus détaillée de la structure des communautés (identité des espèces) par rapport à la fois aux gradients spatiaux et aux variables d'environnement a été faite grâce à l'analyse spectrale. Sans rentrer dans les détails le principe est le suivant. Nous partons de quatre matrices de données (les lignes de ces matrices sont les différents sites).

- matrice C de communauté : cette matrice représente pour chaque espèce la fréquence de présence dans le site considéré (proportion des visites où cette espèce était présente multipliée par un facteur correctif pour tenir compte de la détection imparfaite)
- matrice S des coordonnées spatiales
- matrice H des caractéristiques de l'habitat notées sur le terrain (taille du site, pureté de l'eau, profondeur, courant, végétation, environnement bordant)

- matrice P dite des perturbations; cette matrice représente la classe climatique (cf Figure 4) à laquelle appartient le site, qui est un bon indicateur du régime de perturbations à long terme.

Chacune de ces matrices est transformée par la méthode de l'analyse spectrale qui extrait pour chacune, à partir des variables de départ, un spectre de "coordonnées principales" résumant la distribution multivariée des variables originales entre les sites. On applique ensuite un modèle (Peres-Neto et al. 2006, appliqué aux décompositions spectrales) permettant de décomposer la variation (plus précisément l'inertie) de la matrice des communautés C en effets de S, H, et P, ou effets conjoints de ces matrices, et en inertie résiduelle non expliquée. les résultats peuvent être résumés dans un diagramme de Venn (Figure 5).

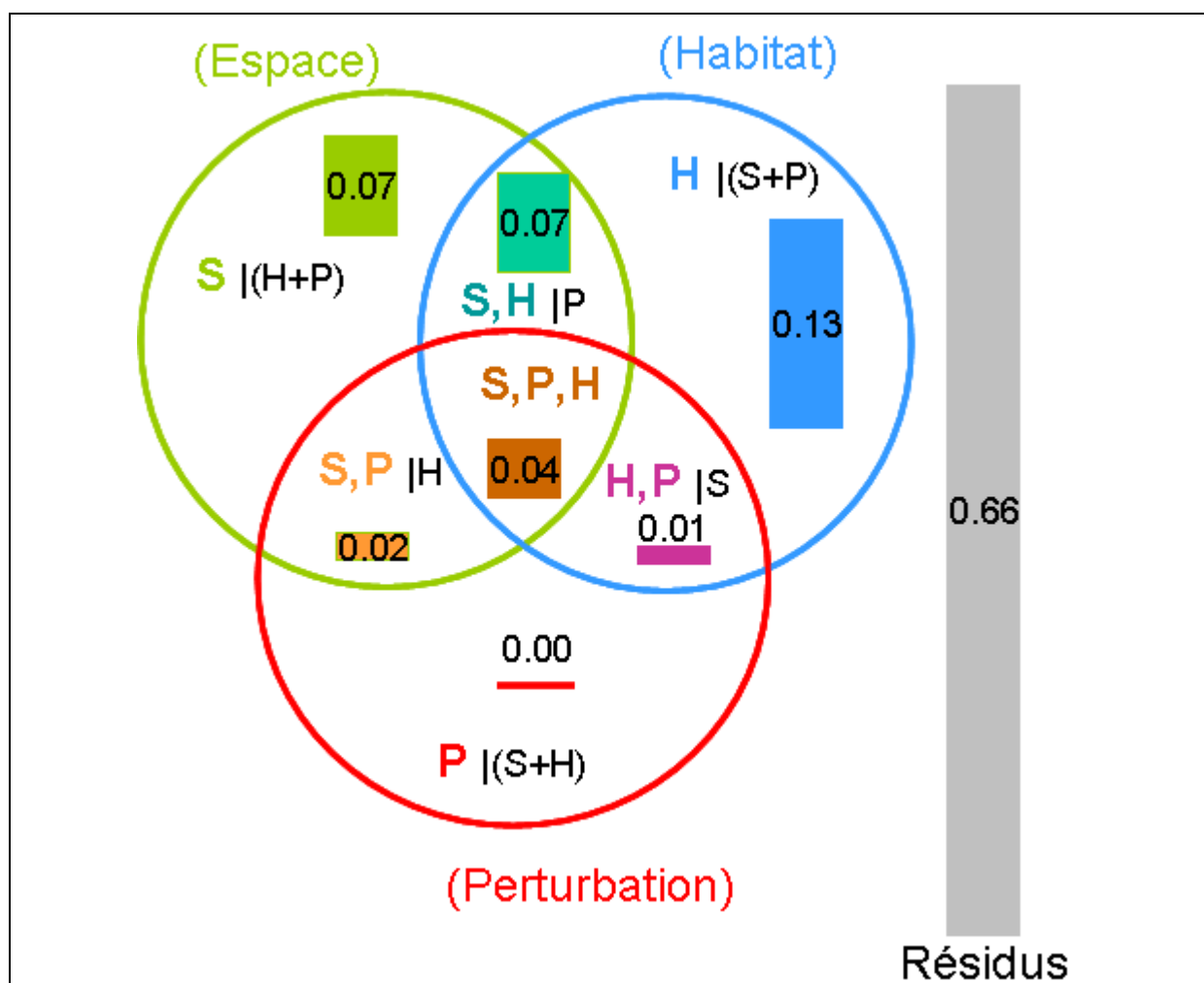


Figure 5 – Diagramme de Venn représentant les proportions de variations (barres colorées et chiffres) de la matrice spectrale des communautés expliquées par l'autocorrélation spatiale (S), les caractéristiques d'habitat (H) et les perturbations / le climat (P). Les proportions sont représentées comme des coefficients de déterminations ajustés R^2 (Peres-Neto et al. 2006). Ainsi la fraction $S|(H+P) = 0.07$ représente les effets d'autocorrélation spatiale qui ne peuvent être ni expliqués par l'habitat ni par les perturbations (qui expliquent 7% de l'inertie totale); la fraction $H|(S+P)$ représente les effets dus à l'habitat indépendamment de l'autocorrélation spatiale et des effets des perturbations (13%). La fraction $S,H|P$ (7%) représentent des effets corrélés de l'habitat et de l'autocorrélation spatiale (les variables d'habitat ayant elles-mêmes une distribution spatiale particulière, leurs effets induisent sur les communautés certaines composantes d'autocorrélation spatiale), indépendamment des perturbations. La composante S,P,H, représente les effets corrélés des trois variables. L'inertie résiduelle (non expliquée par les variables S, P ou H) représente deux tiers du total (66%).

L'examen du diagramme montre plusieurs tendances. L'effet des perturbations (en fait, des précipitations) est entièrement indistinguable de celui des autres matrices (S et H); cela reflète le fait que les perturbations suivent en grande partie un gradient spatial simple (ouest-est) qui affecte également les variables d'habitat (ces effets en forme de gradient seront donc absorbés par la composante S,P ou S,P,H); les effets résiduels de P non absorbés par ce gradient spatial sont minimales ($P|(S+H)$). En revanche la matrice des caractéristiques d'habitat explique une part substantielle d'inertie, qu'il s'agisse d'une composante spatialement non autocorrélée ($H|(S+P)$, 13% d'inertie) ou d'une composante spatialement corrélée (S,H|P : 7%).

En conclusion, une bonne partie de la structure des communautés (1/3 de variance), et en particulier de leur distribution spatiale, peut être associée à des variables d'habitat (H), reflétant le fait que la composition des communautés diffère entre habitats. Outre le rôle du type d'habitat (Mangrove versus rivière versus mare, avec des espèces relativement spécialisées dans chacun de ces types; d'autres qui sont absentes de certains types), on observe des espèces plus ou moins aptes à survivre dans des mares temporaires de l'est de l'île par rapport aux autres types de mares; et des espèces appréciant plus ou moins les sites à forte couverture végétale (cf ci-dessous le cas de *P. acuta* et *P. marmorata*).

Notons que ces analyses reflètent l'état du système au moment de l'étude (2001-2006); certaines des espèces n'ont pas alors leur répartition définitive (cf cas de *Physa acuta* ci-dessous); ces cas ne remettent certainement pas en cause le résultat global de l'analyse, mais méritent une attention particulière, sachant que les invasions biologiques dans ce système sont relativement fréquentes.

2.a.c Bilan historique global des faunes de mollusques d'eau douce des Antilles : impact des invasions et lutte biologique involontaire

Nous avons utilisé nos données et la littérature plus ancienne pour dresser un bilan des changements des faunes malacologiques des eaux-douces de Martinique et Guadeloupe. Ce bilan est résumé dans la figure 6 (issue de Pointier et al. 2010).

Deux caractéristiques principales ressortent de ces bilans :

1) les invasions biologiques successives ont profondément modifié les communautés; la moitié ou plus de la diversité présente dans chaque île (en comptant les diverses souches de *M. tuberculata* comme des espèces) est actuellement constituée d'espèces introduites. Ces espèces introduites comportent l'essentiel des espèces actuellement dominantes dans ces communautés (*Physa acuta*, *Melanoides tuberculata*, *Tarebia granifera*, *Biomphalaria straminea*); bien que certaines introductions n'aient pas abouti à des invasions de grande ampleur (*Gyraulus chinensis*, *Amerianna carinata*, *Helisoma duryi*, *Indoplanorbis exustus*).

2) les espèces locales ont relativement peu souffert de la présence d'espèces invasives. On compte très peu d'extinctions, si bien que la diversité des malacofaunes a pratiquement doublé dans les deux îles. La seule espèce pour laquelle une extinction est avérée, et liée directement à l'invasion par des mollusques compétiteurs (*M. tuberculata*, *B. straminea*, *M. cornuarietis*) est celle du planorbe *Biomphalaria glabrata*, vecteur de la Bilharziose aux Antilles. Cette espèce n'a pas été revue en Martinique depuis environ dix ans; elle est en régression lente mais constante en Guadeloupe. De ce point de vue, les invasions ont joué le rôle de lutte biologique involontaire. En revanche d'autres vecteurs de parasitoses (*Pseudosuccinea columella*, vecteur de douve du foie) ont été introduits, avec des conséquences sanitaires inconnues pour l'instant.

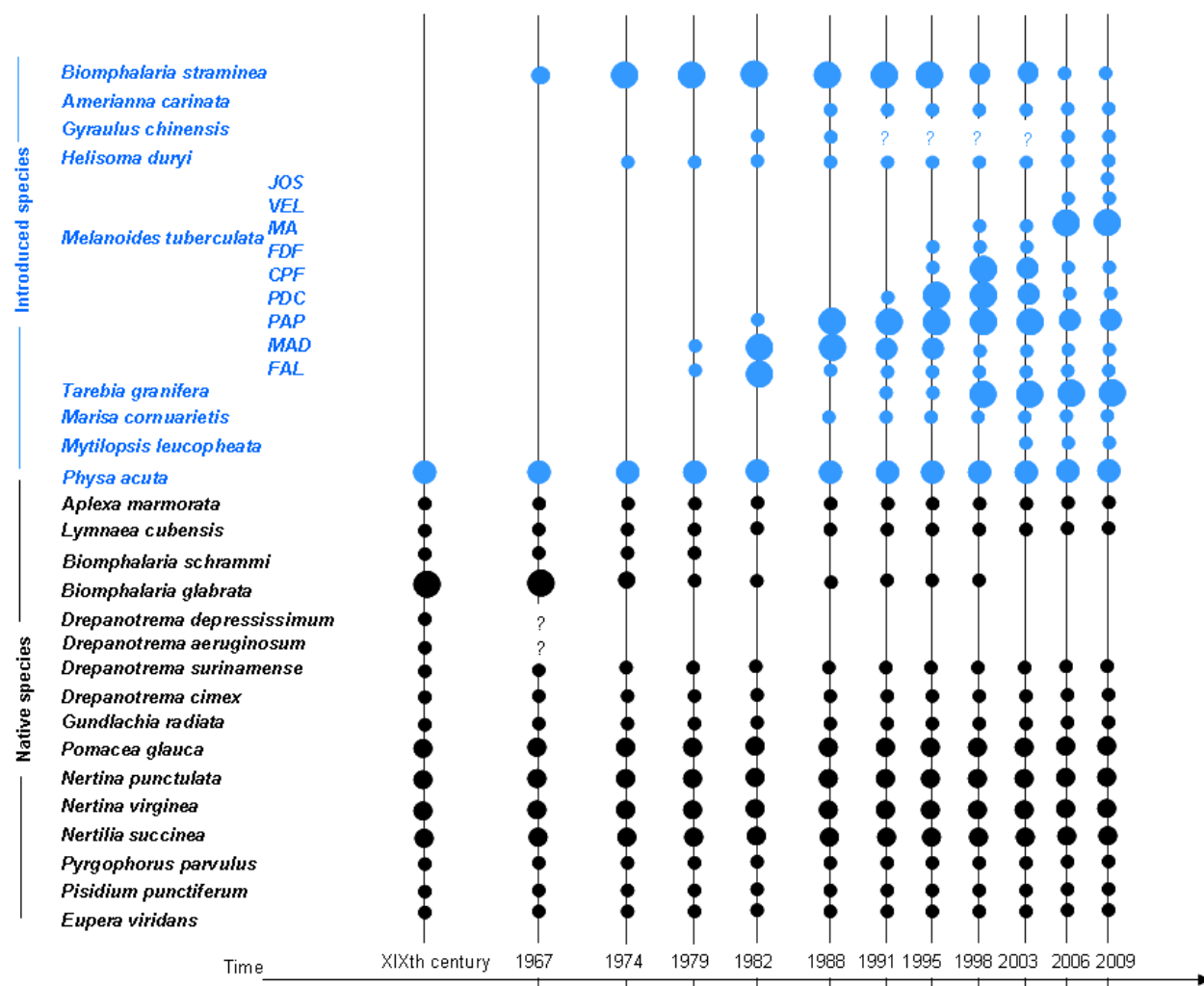


Figure 6a : Bilan historique des communautés de mollusques de Martinique depuis le XIXe siècle. En bleu, les espèces introduites; en noir les espèces natives. La taille des points correspond au niveau d'abondance : fréquent et bien réparti (gros points), bien réparti mais pas très abondant (points moyens), très localisés ou rares (petits points).

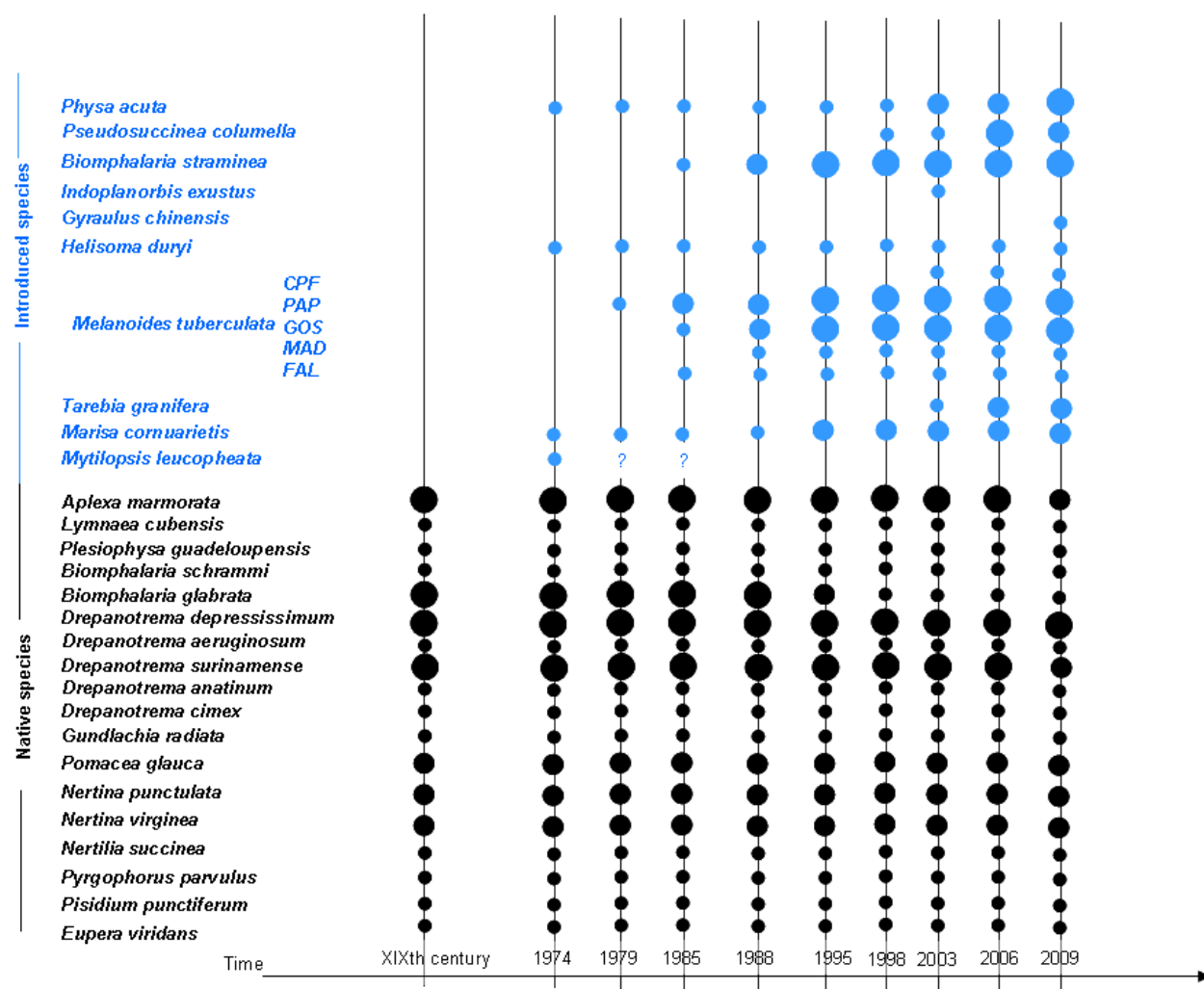


Figure 6b : Bilan historique des communautés de mollusques de Guadeloupe depuis le XIXe siècle. Même légende que fig. 6a. NB : Lors de la mission 2010, *Indoplanorbis exustus*, présumé disparu après une apparition fugace en 2003-2004, a été retrouvé dans deux mares.

2B DIVERSITE DES TRAITS ET DES SYSTEMES DE REPRODUCTION

Nos premiers résultats permettent d'approcher de deux manières le système de reproduction des espèces étudiées. La première est phénotypique, à travers le temps d'attente, un délai de reproduction observé en laboratoire en situation d'isolement forcé, caractéristique des espèces réticentes à pratiquer l'autofécondation (donc préférentiellement allogames). La deuxième est génétique, et consiste à mesurer directement la proportion d'individus issus d'autofécondation dans un échantillon pris en population naturelle, en utilisant les données microsatellites.

Le tableau 3 récapitule les résultats obtenus jusqu'ici. Il montre plusieurs caractéristiques intéressantes : (i) Il n'y a pas, dans les espèces observées jusqu'ici, de stratégie mixte véritable, c'est-à-dire avec des proportions d'autofécondation intermédiaires. Toutes les espèces étudiées sont proches de 0 (*Biomphalaria glabrata*, *Physa acuta*, *Drepanotrema depressissimum*) ou de 1 (*P. marmorata*, *Lymnaea columella*, *D. surinamense*, *B. kuhniana*). Cette observation est en accord avec la théorie classique d'évolution des systèmes de reproduction qui prévoit une sélection disruptive menant vers l'autofécondation ou l'allogécondation totales. Il est important de noter que la méthode traditionnelle d'estimation des taux d'autofécondation, basée sur l'indice de consanguinité F_{is} , fournit pour plusieurs espèces (notamment *P. acuta*) des valeurs non négligeables de taux d'autofécondation qui sont en fait liées à des artefacts techniques (allèles nuls). En effet, en utilisant la méthode multilocus que nous avons récemment développée, et qui permet de s'affranchir des biais techniques, ces taux d'autofécondation se réduisent pour la plupart à zéro. Dans certaines populations et certaines années, néanmoins on trouve des taux d'autofécondation non nuls : il s'agit d'espèces quasi-exclusivement allogécondantes qui ne recourent à l'autofécondation que ponctuellement. (ii) Les mesures phénotypiques du temps d'attente sont en correspondance avec les données génétiques. Les espèces autofécondantes ont un temps d'attente nul (voire négatif), alors que ce temps est positif pour les espèces préférentiellement allogécondantes. L'une d'entre elles (*Helisoma duryi*) semble en outre complètement auto-incompatible, car aucun des oeufs produits par autofécondation n'était viable.

Tableau 3 : Deux façons d'approcher le système de reproduction

Espèce	temps d'attente	stratégie de fécondation
<i>Biomphalaria glabrata</i>	positif	allogécondante
<i>B. kuhniana</i>	?	autofécondante
<i>Physa acuta</i>	positif	allogécondante
<i>P. marmorata</i>	nul	autofécondante
<i>Lymnaea columella</i>	nul	autofécondante
<i>Helisoma duryi</i>	positif	allogécondante
<i>Indoplanorbis exustus</i>	nul	autofécondante ?
<i>Drepanotrema surinamense</i>	?	autofécondante
<i>D. depressissimum</i>	positif	allogécondante

En résumé, au sein de la communauté d'escargots aquatiques de Grande-Terre existe une diversité de stratégies groupées autour de deux extrêmes (autofécondation très majoritaire

et allofécondation quasi-exclusive voire obligatoire). De manière intéressante chacun des principaux genres (*Biomphalaria*, *Physa*, *Drepanotrema*) contient une paire d'espèces très semblables par leur morphologie et leur écologie, différant par le système de reproduction, l'une autofécondante l'autre allofécondante. Dans les parties suivantes nous reviendrons sur le rôle possible du système de reproduction dans l'invasion d'espèces introduites (2c) et dans la coexistence à long terme d'espèces dans la communauté (2d).

Via une collaboration avec plusieurs équipes, nous avons réuni à ces données des résultats sur plusieurs autres espèces de mollusques d'eau douce et d'animaux hermaphrodites. Ce jeu de données comporte des estimations de temps d'attente, de taux d'autofécondation (marqueurs microsatellites) et de dépression de consanguinité apparente (diminution relative de survie des jeunes produit par autofécondation par rapport à des jeunes produits par des individus mis en couple; cette dépression est dite "apparente" car nous ne pouvons pas vérifier qu'il y a bien eu allofécondation chez les individus en couple). Depuis longtemps les modèles théoriques prévoient une corrélation à l'échelle interspécifique entre les taux d'autofécondation et la dépression de consanguinité : les fortes dépression devraient entraîner un maintien de l'allofécondation. Cette hypothèse n'a jusqu'ici été testée que chez un groupe d'organismes : les plantes à fleurs. Pour la première fois nous avons les données nécessaires pour la valider chez les animaux. Par ailleurs nos propres modèles théoriques (Tsitrone et al. 2003) suggèrent que des temps d'attente positifs devraient évoluer uniquement chez les espèces allofécondantes à dépression de consanguinité forte. On s'attend donc à une triple corrélation temps d'attente - dépression -allofécondation. les résultats obtenus confortent sans ambiguïté cette prédiction et valident donc notre interprétation de l'évolution des systèmes de reproduction. Ces résultats, à portée très générale, ont été soumis à *American Naturalist* (Escobar et al. soumis, Figure 7)

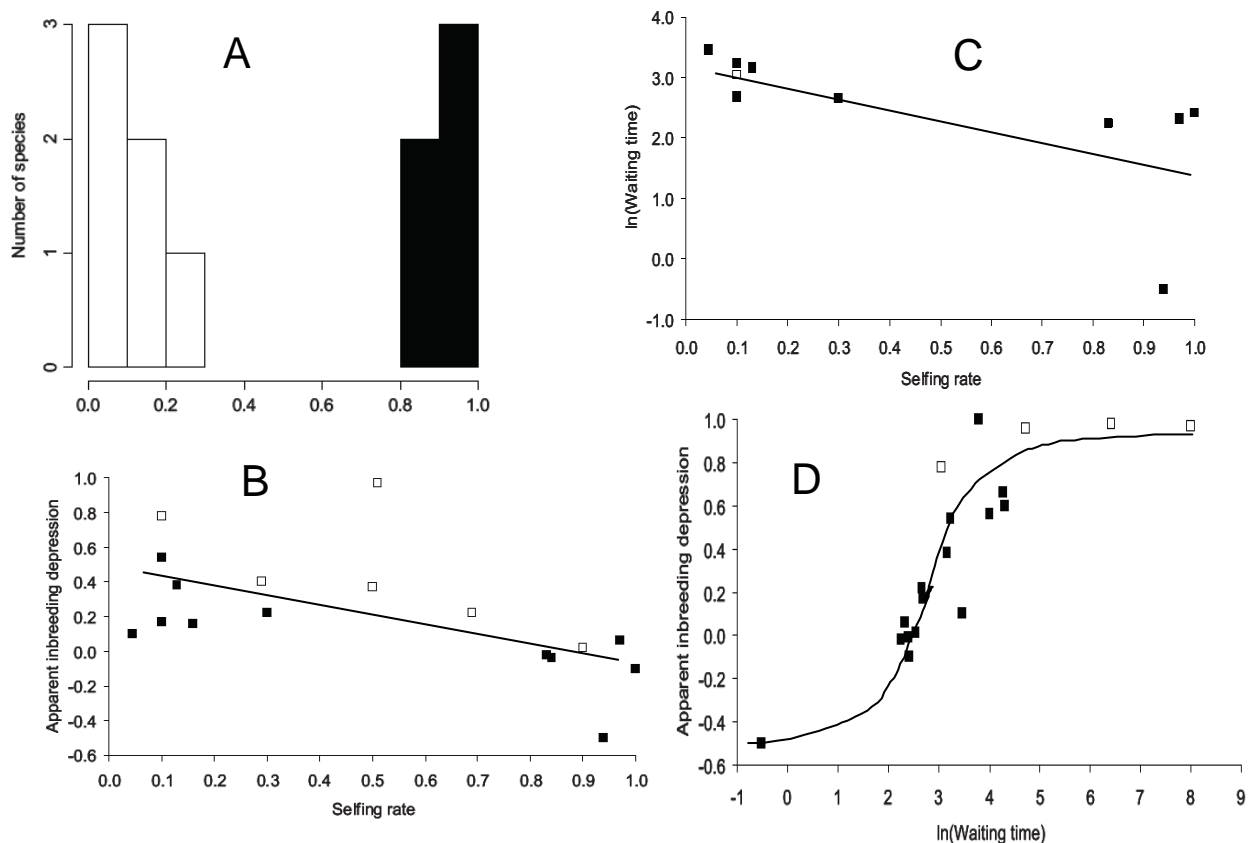


Figure 7: Systèmes de reproduction et traits de vie. A) distribution bimodale des taux d'autofécondation chez les mollusques étudiés (noir : espèces à autofécondation prédominante, blanc espèces à allofécondation prédominante). B) relation négative entre taux d'autofécondation et dépression de consanguinité apparente (noir : mollusques d'eau douce; blanc : autres espèces d'animaux hermaphrodites); C) relation négative entre taux d'autofécondation et temps d'attente (idem); D) relation positive entre temps d'attente et dépression de consanguinité apparente (idem). Les trois corrélations sont hautement significatives par le test non-paramétrique de Spearman.

2C LE SYNDROME D'INVASION : PERTE OU GAIN DE VARIABILITE GENETIQUE

La communauté d'escargots des Antilles françaises est en grande partie d'origine introduite. En Martinique, le groupe dominant (dans un milieu majoritairement constitué de rivières) est celui des Thiaridés (comprenant *Melanoides tuberculata* et *Tarebia granifera*). En Grande-Terre (Guadeloupe), *Lymnaea columella*, *Biomphalaria kuhniana*, *Marisa cornuarietis*, *Melanoides tuberculata*, *Tarebia granifera* ont été introduites dans les vingt dernières années. *Physa acuta* est notée comme présente en Guadeloupe (notamment en Basse-Terre) depuis au moins les années 1970, mais nos données montrent qu'elle a connu une augmentation récente très importante de ses populations et de son aire de répartition en Grande-Terre (**Figure 8**). Nous ne savons pas si cette montée en puissance tardive correspond à un délai aléatoire (le temps d'attente des premières colonisations dans une métapopulation étant plus long et aléatoire que la suite du processus d'invasion) ou à un changement

génétique (introduction d'une nouvelle souche de la même espèce). Il ne semble pas y avoir eu d'échange environnemental majeur susceptible de déclencher l'invasion dans les années 2000.

La diversité génétique des populations introduites est l'objet d'un débat important parmi les écologistes. La conception classique suppose que l'introduction d'une espèce s'accompagne en général d'un effet de fondation et donc d'une perte de diversité, pour les caractères neutres (tels que les génotypes microsatellites) ou sélectionnés (traits d'histoire de vie). Cependant plusieurs jeux de données récents suggèrent que les introductions sont souvent répétées ce qui limiterait la perte de diversité en apportant des souches provenant d'endroits différents de l'aire d'origine. Plus récemment il a été suggéré que les espèces autofécondantes tendent à perdre de la diversité alors que ce n'est pas le cas des espèces à reproduction biparentale non consanguine.

Notre jeu de données nous permet de tester cette hypothèse sur trois espèces invasives dont deux fortement autofécondantes (*Lymnaea columella* et *Biomphalaria kuhniana*) et une fortement allofécondante (*Physa acuta*). Les résultats confirment largement notre hypothèse : les deux espèces invasives autofécondantes sont dépourvues de toute variabilité à l'échelle de la Guadeloupe : un seul génotype (à quelques variations très mineures près) a été trouvé quelque soit le site échantillonné; ceci n'est pas dû à un mauvais choix des locus microsatellites mais bien à une perte complète de la diversité génétique : en effet les populations que nous avons typées dans la zone d'origine (Amérique du Nord pour *L. columella* et Vénézuéla pour *B. kuhniana*) sont polymorphes, bien que modérément. Par ailleurs l'espèce *Drepanotrema surinamense*, autofécondante mais autochtone et non introduite, possède, elle, du polymorphisme en Guadeloupe. Ces résultats rappellent la situation de l'escargot *Lymnaea truncatula* introduit dans l'Altiplano Andin, où ses populations sont à peu près constituées d'un seul génotype alors que dans la zone d'origine (Europe) les populations sont polymorphes. Il y a bien un syndrome d'invasion pour les espèces autofécondantes, se traduisant par la dominance quasi exclusive d'un seul génotype et la perte de toute la variabilité dans la zone d'introduction. A l'opposé, une espèce introduite allofécondante comme *Physa acuta* reste très polymorphe en Guadeloupe (bien qu'il soit difficile d'établir son origine exacte, l'espèce ayant une répartition maintenant mondiale).

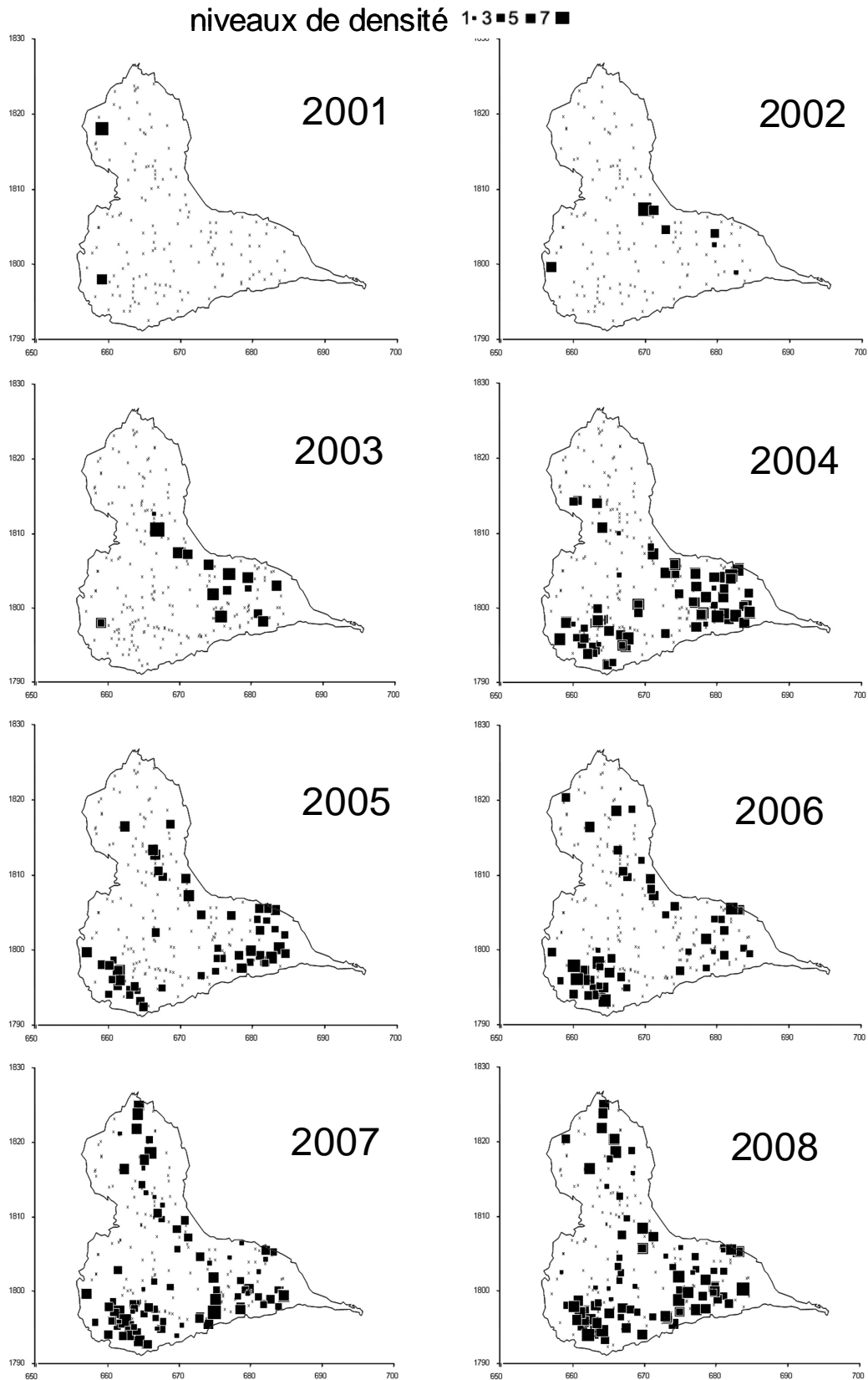


Figure 8 : Cartographie de *Physa acuta* de 2001 (en haut à gauche) à 2008 en Grande-Terre. Les points les plus petits représentent les sites prospectés où *Physa acuta* était absente. Les niveaux de densité sont représentés par des carrés de taille croissante, en échelle logarithmique (1= 1 individu par m², 2=1 à 5 ind/m², 3=5 à 10 ind/m², ... 7 = 500-1000 ind / m²).

La diversité génétique s'exprime également sur la variance génétique des traits d'histoire de vie des espèces. Nous n'avons pas pour l'instant eu le temps de tester si la perte de diversité subie par *L. columella* et *B. kuhniiana* était également visible à ce niveau (étude en cours). En revanche nous avons pu étudier un autre escargot introduit (*Melanoides tuberculata* en Martinique). Cet escargot a une reproduction parthénogénétique et les populations sont composées de lignées aisément distinguables qui sont autant de génotypes différents. La diversité morphologique et génétique des lignées présentes en Martinique s'explique par la répétition des introductions, en provenance d'endroits divers de la zone d'origine. Nous avons montré que cette diversité s'accompagne d'une variation considérable des stratégies de vie (taille à la naissance, croissance, fécondité, date de première reproduction) : loin d'être une impasse évolutive, la population introduite est un foyer de diversité qui constitue le matériau dans lequel la sélection naturelle peut extraire de nouvelles formes (Figure 9). Nous poursuivons actuellement ce travail en essayant de comparer cette diversité à celle qu'on trouve dans l'aire d'origine, en élevant dans les mêmes conditions des souches d'escargots provenant du monde entier.

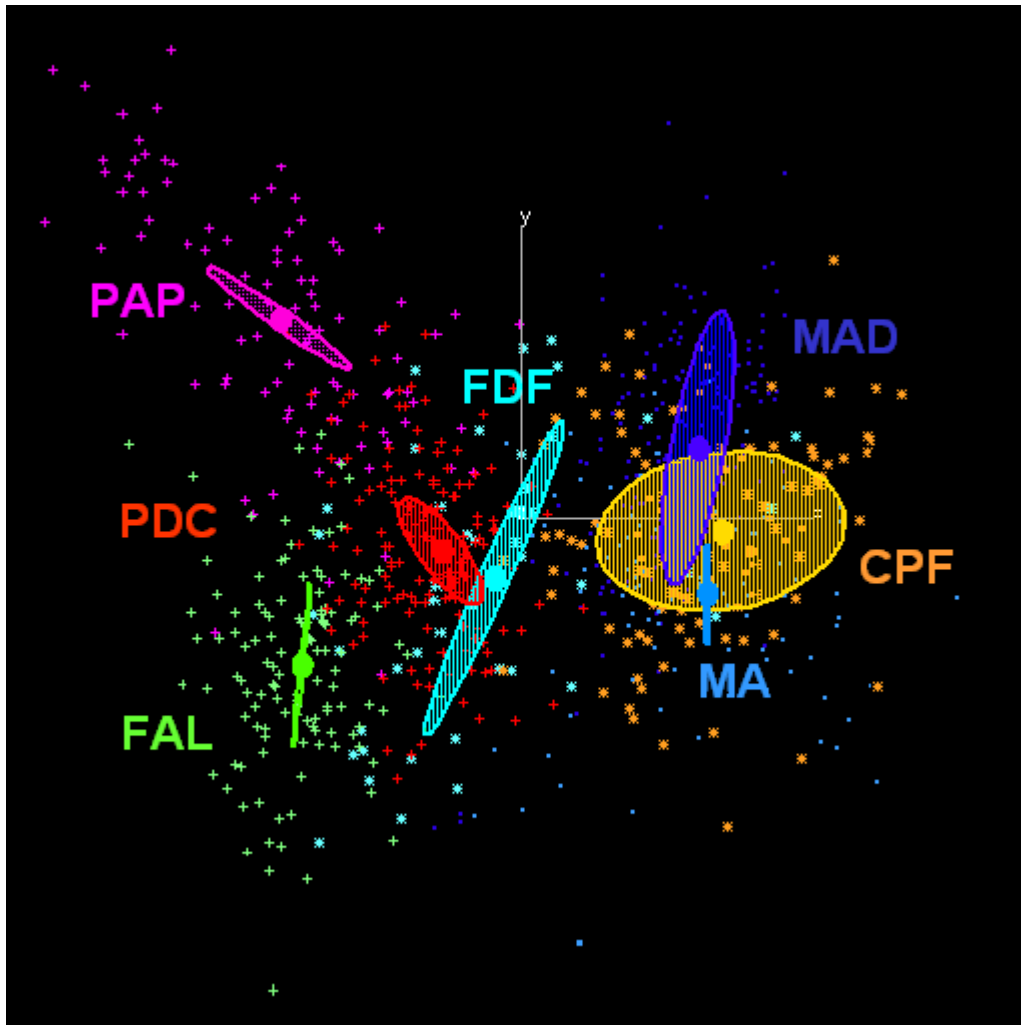


Figure 9 : Diversité des traits d'histoire de vie dans les souches invasives de *M. tuberculata* en Martinique. Les axes (x,y) représentent des valeurs synthétiques rassemblant la croissance, la taille à la naissance, la fécondité et la date de première reproduction des différents morphes (couleurs). Chaque point représente un individu; chaque ellipse contient 95% de la diversité génétique pour une lignée. Les lignées sont issues d'introductions indépendantes, sauf FDF et CPF créés sur place par croisement entre lignées introduites. in Facon et al. 2008

2D : UNE APPROCHE COMBINANT GENETIQUE, DEMOGRAPHIE, ET TRAITS D'HISTOIRE DE VIE SUR DEUX ESPECES : PHYSA ACUTA ET PHYSA MARMORATA

Comme expliqué dans la partie 1, dans l'objectif général de relier la variabilité génétique intraspécifique à la diversité interspécifique, nous nous sommes dans un premier temps concentré sur une problématique concernant deux espèces. Notre objectif était d'explorer les liens entre les mécanismes de coexistence et le système de reproduction. Un certain nombre de théories de la coexistence supposent l'existence d'événements d'extinction-recolonisation au sein d'un écosystème fragmenté en sites plus ou moins indépendants. Au premier rang d'entre elles vient la théorie de la compensation entre colonisation et compétition, qui postule que des espèces compétitivement dominées peuvent coexister avec leurs concurrentes si elles compensent leur désavantage par une colonisation plus efficace.

Le système de reproduction pourrait jouer un rôle à ce niveau car l'autofécondation est réputée favoriser la recolonisation : un individu qui s'autoféconde facilement peut refonder rapidement une population même lorsqu'il est tout seul. Pour cette raison, nous nous sommes intéressés à deux espèces très proches, morphologiquement et écologiquement semblables, coexistant dans les mares de Grande-Terre, et dont la principale différence connue porte sur le système de reproduction (figure 10): *Physa marmorata* (espèce autofécondante) et *Physa acuta* (allofécondante). Nous avons estimé le turn-over démographique pour chacune de ces deux espèces de deux manières : (i) directe, par l'estimation des taux d'extinction et de recolonisation (ii) indirecte, via le taux de renouvellement des génotypes microsatellites au sein de chaque site d'une année sur l'autre. Nous pouvons ainsi tester si l'espèce autofécondante a un taux de renouvellement supérieur à l'espèce allofécondante; par ailleurs l'utilisation de covariables environnementales permet d'explorer d'autres mécanismes possibles de coexistence que le trade-off compétition-colonisation, basés sur les préférences d'habitat des deux espèces.

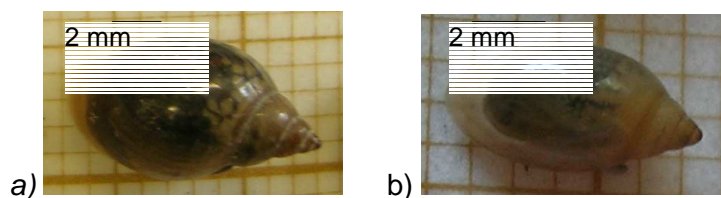


Figure 10 : Spécimens de a) *Physa acuta*, et b) *Physa marmorata*.

Nos résultats montrent que les taux de colonisation et d'extinction moyens ne diffèrent pas nettement entre les deux espèces : pour les deux on observe des fluctuations annuelles très fortes et synchrones entre les deux espèces (probablement liées à des facteurs climatiques, ou plus généralement, environnementaux); mais en moyenne elles ont des paramètres semblables (Figure 11). En revanche au sein de chaque population, le taux de renouvellement des

génotypes diffère d'une espèce à l'autre : chez l'espèce autofécondante *Physa marmorata*, les fréquences alléliques varient fortement d'une année sur l'autre (F_{st} moyen entre deux années au sein d'un même site = 0.18 (minimum : 0.07; maximum : 0.35); ces changements sont principalement associés à une perte de diversité (d'allèles) au sein de chaque site. En revanche pour l'espèce allofécondante *Physa acuta*, les deux reprises d'un même site sont toujours très semblables (F_{st} moyen inter-annuel = 0.018, minimum 0.00 maximum 0.07), ce qui dénote une plus grande stabilité des fréquences alléliques. Dans l'une des mares (Terrasson), où sont présentes les deux espèces, *Physa marmorata* montre une très forte variation entre 2006 et 2007 (F_{st} =0.31) alors que *Physa acuta* ne montre aucune variation significative entre 2006 et 2007 (F_{st} =0.00). Ceci montre que la dérive génétique affecte la première beaucoup plus fortement que la seconde, ou en d'autres termes que son effectif efficace sur la période considérée est plus faible. Or les densités estimées visuellement pour les deux espèces en 2006 et en 2007 sont exactement les mêmes; ceci suggère que dans l'intervalle, les populations de *Physa marmorata* ont subi des baisses d'effectif (goulots d'étranglement) importantes ce qui n'a pas été le cas de *P. acuta*.

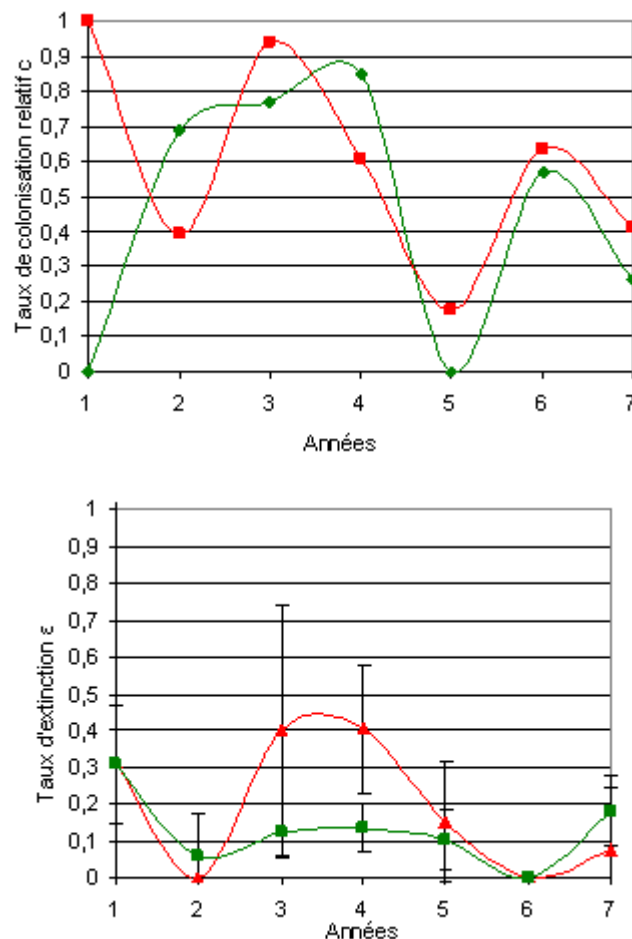


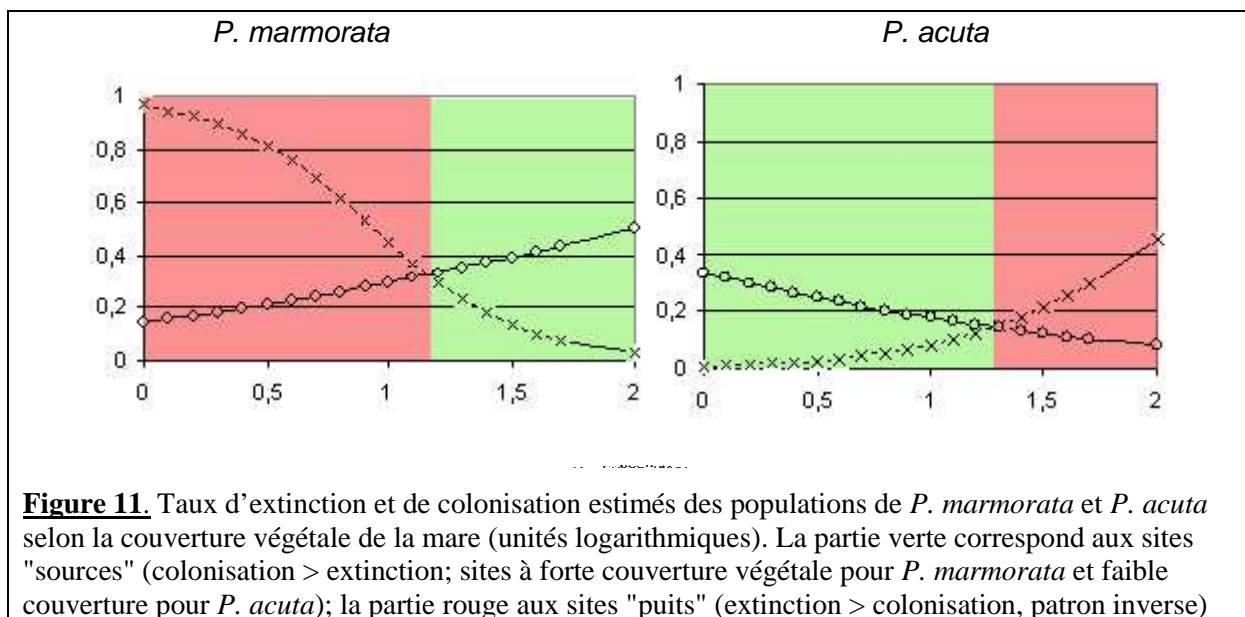
Figure 11 : Taux de colonisation (haut) et d'extinction (bas) en Grande-Terre pour *P. acuta* (rouge) et *P. marmorata* (vert), entre 2001 (année 1) et 2008 (année 7)

Bien que les deux espèces aient des taux de colonisation et d'extinction globalement proches, il semble donc que les populations de l'espèce autofécondante (*P. marmorata*) soient plus fluctuantes et plus sensibles aux variations de l'environnement que celles de l'espèce

allofécondante. En conclusion, les données démographiques et génétiques ne valident pas l'hypothèse d'un avantage de colonisation à l'espèce autofécondante, mais suggèrent des différences démographiques entre les deux espèces liées à une perception différente de l'environnement.

Nous avons approfondi cette question en incluant des covariables environnementales (degré d'isolement, taille et stabilité du milieu, couverture végétale) dans le modèle d'estimation des colonisations/extinctions. Nous avons ainsi mis à jour de nouvelles différences entre les deux espèces. Les résultats les plus frappants concernent la couverture végétale (pourcentage de recouvrement du milieu par des plantes aquatiques). Les deux espèces sont sensibles à cette variable mais de manière différente : une forte couverture végétale favorise la colonisation et limite l'extinction pour *P. marmorata*, alors qu'elle a un effet négatif sur la colonisation et positif sur l'extinction pour *P. acuta* (**figure 11**).

Ceci suggère que les métapopulations de chaque espèce ont un fonctionnement global de type source puits : un sous-ensemble des sites (ceux à forte couverture végétale pour *marmorata*; à faible couverture pour *acuta*) sont globalement favorables (colonisation > extinction) alors qu'un autre sous-ensemble sont globalement défavorables (colonisation < extinction); cette deuxième partie de la métapopulation ("puits") doit son maintien à long terme à l'influx de migrants en provenance de la première ("source"). Sachant que le milieu favorable d'une espèce correspond au milieu défavorable de l'autre, la coexistence des deux espèces pourrait reposer sur une forme de partage du milieu à l'échelle de la métapopulation.



2E. DIVERSITE GENETIQUE ET SYSTEME DE REPRODUCTION DE DREPANOTREMA SURINAMENSE ET DREPANOTREMA DEPRESSISSIMUM

Le système *Drepanotrema surinamense* / *Drepanotrema depressissimum* offre une sorte de réplique de la paire *Physa marmorata* / *Physa acuta*. Dans les deux cas nous avons deux espèces du même genre, habitant les mêmes milieux, l'une autofécondante et l'autre allofécondante. Une différence est que, contrairement à *P. acuta* qui montre une dynamique d'invasion, les deux espèces de *Drepanotrema* ont une distribution stationnaire sur l'île, bien que leurs abondances subissent de fortes fluctuations environnementales. Nous n'avons pas terminé l'analyse des données de typage moléculaire mais plusieurs tendances suggèrent une distribution de la variabilité génétique similaire à celle des *Physa spp.*

Ainsi, la diversité génétique moyenne des *Drepanotrema depressissimum* (espèce allofécondante) est beaucoup plus élevée que celle des *D. surinamense* (espèce autofécondante) (*D. depressissimum* : diversité génétique moyenne sur 12 locus et 9 populations $H_e = 0.85 \pm 0.06$ SD; *D. surinamense*, 24 populations, 9 locus : $H_e = 0.26 \pm 0.13$ SD, incluant des populations complètement dépourvues de variabilité). De même la différenciation spatiale est plus faible pour l'espèce allofécondante (F_{st} moyen entre sites = 0.046 ± 0.015) que pour l'espèce autofécondante ($F_{st} =$). Dans les deux cas nous n'observons pas d'isolement par la distance significatif bien que les F_{st} soient tous très significatifs. Enfin, la différenciation temporelle est très faible chez l'espèce allofécondante *D. depressissimum* (F_{st} entre reprises temporelles d'un même site = 0.006 ± 0.013), conformément à ce qu'on observait chez *P. acuta*; nous n'avons pas les données correspondante pour *D. surinamense*.

3. Acquis en termes de transfert

Nos suivis apportent plusieurs renseignements utiles sur les écosystèmes aquatiques de Grande-Terre et de la Martinique (cf aussi partie "synthèse" p.9 et sqq).

La première constatation est que les invasions biologiques se poursuivent à un rythme régulier. Les espèces introduites (*B. kuhniiana*, *M. tuberculata*, *T. granifera*, *M. cornuarietis*, *Lymnaea columella*) sont maintenant la composante dominante de la malacofaune des deux îles. De nouvelles espèces introduites ont été observées récemment (*Gyraulus chinensis* et les deux souches de *M. tuberculata* VEL et JOS en Martinique, *Indoplanorbis exustus* en Guadeloupe), n'aboutissant pas pour l'instant à des invasions (i.e. les observations restent ponctuelles). Mais un suivi ultérieur est nécessaire pour confirmer ceci. En effet, nous avons observé que *Physa acuta*, une espèce mentionnée depuis les années 1950 en Guadeloupe mais restée relativement discrète, s'est mise récemment à envahir la Grande-Terre où elle est maintenant très répandue. Ceci montre qu'une espèce introduite peut envahir avec retard, soit parce que les conditions lui deviennent plus favorables, soit qu'un changement génétique de l'espèce (mutation, recombinaison, introduction de nouvelles souches) ait lieu.

Pour l'instant, rien ne permet de dire que ces invasions menacent réellement des espèces autochtones. La seule espèce menacée est *Biomphalaria glabrata* (complètement disparue de Martinique et maintenant menacée en Grande-Terre, où elle se trouve restreinte à quelques milieux refuges. Globalement les invasions augmentent la biodiversité totale de la communauté de Guadeloupe; la suite des analyses dira si elle conduit également à une homogénéisation (communautés devenant globalement plus similaires entre elles). Nos premières analyses sur le couple *Physa acuta* - *Physa marmorata* suggèrent un partage partiel du milieu lié à une tolérance différente vis-à-vis des facteurs écologiques. Si ce résultat se généralise à d'autres espèces, ce processus devrait diminuer le risque d'homogénéisation.

Les génotypages montrent aussi que les espèces invasives à régime de reproduction autofécondant (*L. columella*, *B. kuhniana*) sont très uniformes génétiquement, constitués d'un seul génotype répété sur des milliers d'individus. Ceci pourra dans le futur permettre d'identifier, si nous disposons de suffisamment d'échantillons de l'aire d'origine, les sources d'où proviennent ces génotypes. Ceci présente un grand intérêt car cela permettrait d'évaluer le risque de transmission de bilharziose (*B. kuhniana*) et fasciolose (*L. columella*) par ces espèces introduites. La transmission de bilharziose par *B. kuhniana* est très peu probable, mais au sein du complexe *L. columella*, il existe des souches vectrices et d'autres non vectrices de la douve du foie (*Fasciola hepatica*); si nous pouvons rapprocher le génotype introduit en Grande-Terre d'une de ces souches, nous pourrions évaluer le risque de création de foyers de fasciolose, notamment par rapport au bétail qui s'abreuve régulièrement dans les milieux colonisés par *L. columella*.

Contacts avec les organismes régionaux

Nous avons été en contact avec la DIREN de Guadeloupe et Martinique (B. Capdeville, Fort-de-France; et L. Redaud, Pointe-à-Pître); Les rapports de nos travaux, ainsi que des publications les concernant, leur ont été transmises en novembre 2008. En particulier le *Guide des mollusques d'eau douce des Antilles* écrit par l'un d'entre nous en 2008 (Pointier, J.P., 2008, Guide to the Freshwater molluscs of the Lesser Antilles, 126pp, Conchbooks), leur a été distribué, permettant une identification précise des faunes d'eau douce; nos précédents contacts à la DIREN de Guadeloupe nous avaient exprimé le besoin d'un outil d'identification claire.

Plusieurs séminaires ont été également donnés lors de nos passages en Guadeloupe et en Martinique sur les résultats de nos recherches

- Séminaire au CIRAD de Martinique (Le Lamentin) : Avril 2009
- Séminaire à L'INRA (Petit-Bourg), Guadeloupe : janvier 2008
- Séminaire à L'université de Pointe-à-Pître, Guadeloupe, Février 2010

ANNEXE : COPIE DES PUBLICATIONS

PUBLICATIONS SCIENTIFIQUES PARUES

- David, P., Pujol, B., Viard, F., Castella, V., Goudet, V. 2007 Reliable selfing rate estimates from imperfect population genetic data. *Molecular Ecology* 16: 2474-2487
- Dubois, M.-P., Nicot, A., Jarne, P., David, P. 2008 Characterization of 15 polymorphic microsatellite markers in the freshwater snail *Aplexa marmorata* (Mollusca, Gastropoda) *Molecular Ecology Resources*, 8: 1062-1064
- Dupuy, V., Nicot, A., Jarne, P., David, P. 2009 Development of ten microsatellite loci in the pulmonate snail *Biomphalaria kuhniana* (Mollusca, Gastropoda) *Molecular Ecology Resources*, 9: 255-257
- Escobar, J.S., Correa, A.-C., David, P., 2009. Did life-history evolve in response to parasites in invasive populations of *Melanooides tuberculata* ? *Acta Oecologica*, 35: 639-644
- Facon, B., Pointier, J.-P., Jarne, P., Sarda, V., David, P. 2008 High genetic variance in life-history strategies within invasive populations by way of multiple introductions. *Current Biology*, 18: 363-367
- Nicot, A., Dubois, M.-P., David, P., Jarne, P. 2008 Characterization of fifteen microsatellite loci in the pulmonate snail *Pseudosuccinea columella* (Mollusca, Gastropoda) *Molecular Ecology Resources*, 8: 1281-1284
- Nicot, A., David, P., Jarne, P. 2009 Development of polymorphic microsatellite loci in the hermaphroditic freshwater snails *Drepanotrema surinamense* and *Drepanotrema depressissimum*. *Molecular Ecology Resources*, 9(3): 897-902

PUBLICATIONS SCIENTIFIQUES A PARAITRE

PUBLICATIONS SCIENTIFIQUES PREVUES

- Escobar, JS, Auld, JR, Correa, AC, Alonso, JM, Bony, YK, Coutellec, M-A; Koene, J., Pointier, J-P, Jarne, P., David, P *soumis* Patterns of Mating-System Evolution in Hermaphroditic Animals: Correlations among Selfing Rate, Inbreeding Depression and Delayed Selfing, *American Naturalist*
- Massol, F., Munoz, F., Pointier, J-P, David, P., Jarne, P. *in prep* Metacommunity theory put into practice: an assessment of coexistence mechanisms in the metacommunity of freshwater snails in Grande-Terre, Guadeloupe
- Pointier, J.P., Jarne, P., David, P. 2010 The Biological control of the snail hosts of schistosomes : the role of competitor snails and biological invasions Chap 10 in *The Biology of Biomphalaria glabrata and schistosome-transmitting snails*, ed. by R. Toledo, à paraître chez Springer

CF FICHER PDF JOINT

ANNEXE : PARTIE CONFIDENTIELLE

Aucune