
INVASIONS BIOLOGIQUES ET PROCESSUS DE COLONISATION :

CONVERGENCES ET DIVERGENCES

i.1.1 Le phénomène d'introduction biologique : un cas spécifique du processus de colonisation

Dans sa définition la plus simple, un processus de colonisation est décrit comme l'apparition d'une population dans une localité où l'espèce n'existait pas récemment (Brown & Burdon, 1987). Grâce à ce processus naturel, une espèce a la possibilité d'accroître ses chances de survie en étendant son aire de distribution vers de nouveaux habitats favorables. Par ailleurs, en favorisant l'action des forces évolutives de dérive génétique (i.e. fluctuation aléatoire de la fréquence des gènes liée à un effet d'échantillonnage des gamètes dans une population d'effectif limité ; Wright, 1921) et de sélection (i.e. survie différentielle des individus dans un environnement donné), ce phénomène peut être à l'origine d'événements de spéciation (Carson, 1987). Reznick & Ghalambor (2001) ont notamment montré qu'il existait une forte association entre l'établissement de nouvelles populations dans un nouvel environnement et l'évolution rapide des espèces. En effet, sur 47 études écologiques mettant en évidence des adaptations « contemporaines » (i.e. ayant eu lieu durant les 200 dernières années) et documentant des changements dans la morphologie, les traits de vies, le comportement ou les caractères physiologiques, 41 portaient sur des cas de colonisation et la majorité était attribuable à des influences anthropiques. Par exemple, Byrne & Nichols (1999) ont mis en évidence un changement dans la diapause et le comportement reproductif chez le moustique *Culex pipiens* au cours de la colonisation du « métro » londonien par cet insecte.

Le processus de colonisation de nouveaux sites a lieu lorsqu'une espèce envahit une nouvelle région mais également quand elle recolonise un habitat suite à une perturbation. Une distinction est alors faite entre colonisation primaire (e.g. établissement d'une population dans une aire qui n'était pas occupée par l'espèce) et colonisation secondaire (e.g. réinstallation de l'espèce après une extinction locale). Au cours d'une colonisation secondaire, la source de propagules est proche de l'aire altérée tandis que la colonisation primaire peut impliquer une dispersion à longue distance. Une classification des phénomènes de colonisation peut ainsi se faire en fonction de l'échelle géographique considérée (Brown & Burdon, 1987). Dans cette

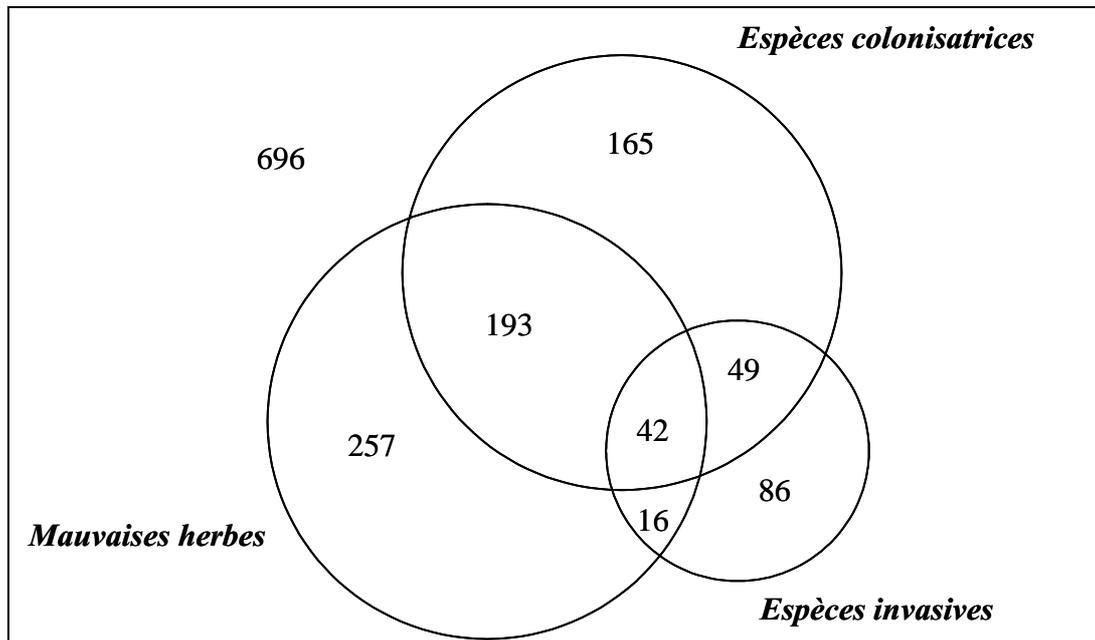


Figure i.1- Diagramme montrant le chevauchement de trois catégories d'espèces de la flore britannique : les mauvaises herbes, les espèces invasives et les espèces colonisatrices. Le nombre dans chaque secteur correspond au nombre d'espèces comptabilisées dans chaque catégorie. 696 est le nombre d'espèces qui n'appartiennent à aucune de ces catégories (d'après Williamson, 1996).

optique, on peut concevoir deux extrêmes dans ces processus de colonisation : d'une part, l'introduction liée à l'homme (ce processus n'est donc plus naturel) d'une espèce exotique venant d'une zone géographiquement lointaine (isolée par des barrières biogéographiques) et d'autre part, les processus localisés d'expansion géographique des espèces qu'elles soient natives ou exotiques. **Une introduction biologique peut donc être considérée comme un cas spécifique du processus plus général de colonisation.**

i.1.2 Comment distinguer les espèces invasives des espèces colonisatrices et/ou introduites ?

D'après Williamson (1996) il est nécessaire de distinguer les espèces colonisatrices des espèces invasives afin de mieux comprendre les phénomènes d'invasion biologique. Cette distinction est difficile car, comme le montre la figure i.1, ces deux catégories se chevauchent et les définitions que l'on trouve dans la littérature sont parfois divergentes.

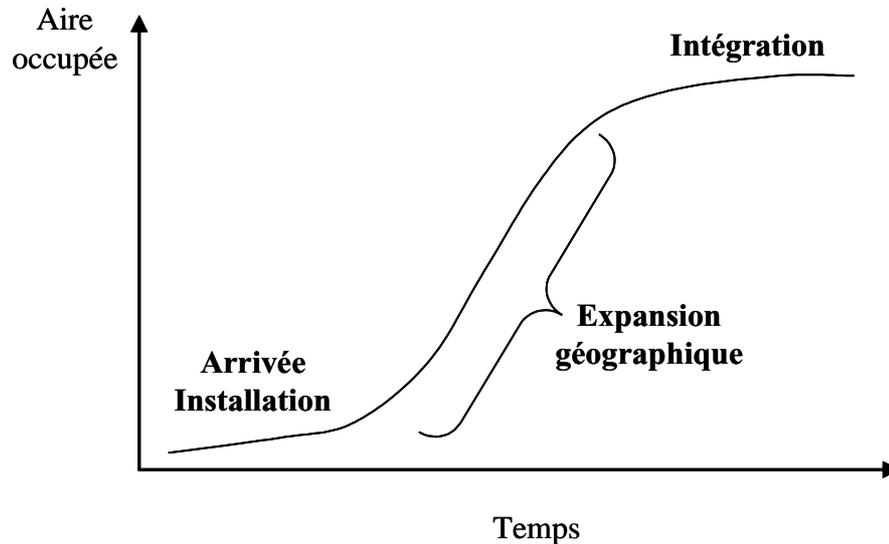
Afin de donner une définition claire des deux catégories, Davis & Thompson (2000) ont proposé une nomenclature des différents types de colonisateurs basée sur des concepts écologiques et géographiques : la distance de dispersion (courte *versus* longue), le caractère exceptionnel (le colonisateur est un nouvel arrivant *versus* le colonisateur avait déjà été répertorié dans l'environnement colonisé) et l'impact dans le nouvel environnement (négligeable ou important). Ces auteurs ont ainsi défini huit types de colonisateurs, et parmi eux seulement deux types d'envahisseurs. Selon Davis & Thompson (2000), une invasion biologique est caractérisée par l'arrivée, suite à une dispersion à courte (Type 1) ou longue distance (Type 2), d'individus dans un environnement où ils n'ont jamais été répertoriés et où ils ont un impact négatif. A la différence de Williamson (1996), pour qui une espèce invasive est toujours introduite, ces auteurs considèrent donc qu'elle peut également être native, impliquant alors une dispersion à courte distance.

Néanmoins, un point sur lequel les définitions de Davis & Thompson (2000) et Williamson (1996) s'accordent est l'effet négatif de l'envahisseur sur l'écosystème envahi. Cette définition est également appuyée par Vitousek *et al.* (1996) et Carlton (1996) qui ont montré que l'installation d'un envahisseur ne pouvait pas avoir lieu sans effets sur les communautés natives et pouvait profondément modifier le fonctionnement des écosystèmes.

On voit donc par ces quelques exemples que la terminologie est ambiguë. Aussi, dans la suite de cette thèse, le terme de colonisatrice sera employé pour une espèce ayant la capacité

ENCADRE i.1 : Le processus d'introduction biologique

Le processus d'introduction biologique peut être schématisé par **trois phrases successives**, illustrées sur cette figure qui représente l'augmentation de l'aire de distribution en fonction du temps (d'après Shigesada & Kawasaki, 1997):



Définitions (d'après Vermeij, 1996) et unités biologiques de références (d'après Radosевич *et al.* 2003) des trois étapes d'une introduction biologique :

Etape de l'invasion	Définition	Unité biologique de référence
Arrivée/installation	- Arrivée dans l'aire d'introduction suite à une dispersion à longue distance . - Reproduction locale et/ou recrutement	Individu
Expansion géographique	- Expansion par dispersion à courte (diffusion graduelle) ou longue distance (dispersion saltatoire). - Adaptation aux nouveaux sites rencontrés	Population
Intégration	- L'espèce invasive a forgé des liens écologiques stables avec les espèces natives. - Des changements évolutifs reflétant le changement des pressions de sélection du nouvel environnement peuvent avoir lieu.	Métapopulation

A chaque étape du processus d'invasion est associée une **probabilité d'échec**. Cela a amené Williamson & Fitter (1996) à énoncer « **la règle des un dixième** ». D'après cet auteur 10% des espèces introduites réussissent à s'installer ; parmi elles seules 10 % sont capables de coloniser de nouveaux milieux et de s'y établir définitivement et enfin, parmi ces dernières, 10% seraient susceptibles de provoquer des dégâts écologiques et économiques.

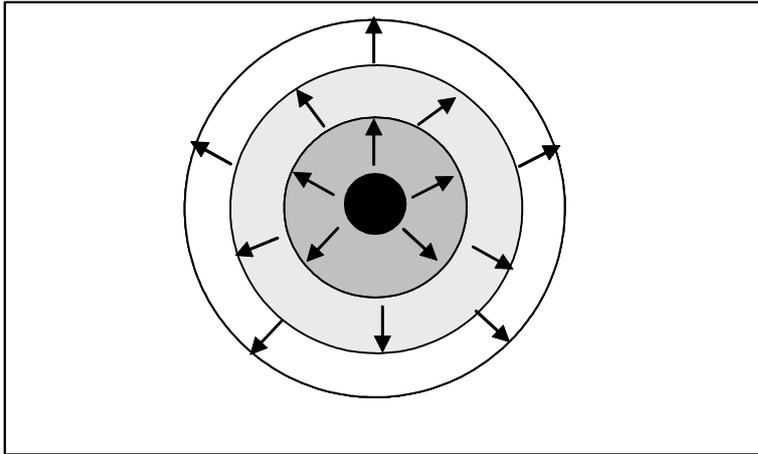
d'envahir un territoire, qu'elle soit native ou introduite ; le terme d'espèce introduite ou exotique décrira une espèce ayant été introduite par l'homme dans un environnement éloigné de son aire native et enfin, le terme d'espèce invasive sera employé pour une espèce introduite ayant eu un impact négatif sur l'écosystème envahi.

i.1.3. Le processus d'introduction biologique : différentes étapes et différents modèles de dispersion

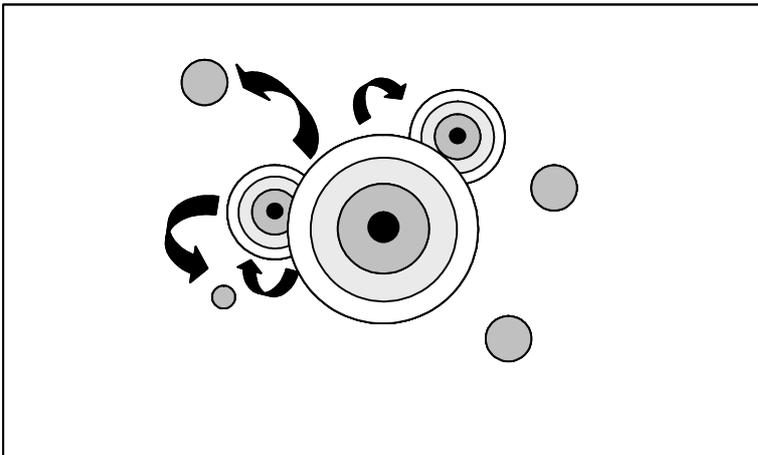
Un processus d'introduction biologique peut être divisé arbitrairement en trois étapes successives : l'arrivée et l'installation, l'expansion et l'intégration de l'espèce (Vermeij, 1996 ; Williamson, 1996). La définition de ces différentes étapes est présentée dans l'encadré i.1. L'arrivée et l'installation de l'espèce correspondent en réalité à une forme extrême d'expansion géographique attribuable aux hommes plutôt qu'à la dispersion naturelle (Vermeij, 1996) tandis que l'expansion et l'intégration de l'espèce dans son nouvel environnement s'apparentent au phénomène naturel de colonisation par des espèces indigènes. La figure i.2 illustre les différents modèles proposés pour décrire la dispersion en phase d'expansion. Alors que l'épisode primaire de colonisation est initié par une dispersion à longue distance (généralement saltatoire), il est souvent suivi par des épisodes localisés de dispersion à courte distance (par diffusion ou par sauts) dans l'aire géographique nouvellement colonisée (Davis & Thompson, 2000). Par exemple, *Dreissena polymorpha*, la moule zébrée originaire d'Europe de l'Est a été initialement introduite en Amérique du Nord sous forme larvaire dans des eaux de ballast (dispersion à longue distance ; Herbert *et al.*, 1989). Par la suite l'expansion de cette espèce s'est faite à la fois par diffusion graduelle (dispersion naturelle au sein et entre les systèmes aquatiques connectés entre eux) et par dispersion saltatoire entre bassins (par l'intermédiaire des bateaux de loisir ; Griffiths *et al.*, 1991).

i.1.4 Les introductions biologiques en milieu marin : que sait-on des étapes d'expansion et d'intégration ?

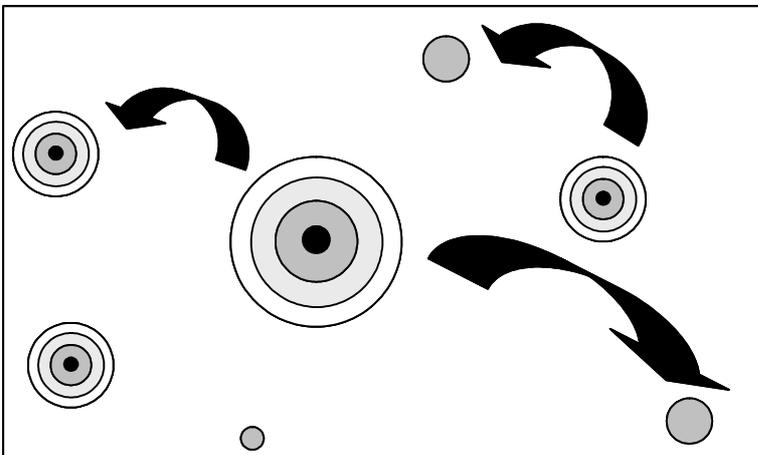
Jusqu'à maintenant, la majorité des études sur les espèces invasives en milieu marin s'est penchée sur les phases d'arrivée et d'installation de l'espèce. En effet, bien que les



Diffusion à partir de la population primaire



Diffusion à partir de la périphérie de la population primaire et formation de colonies satellites générées par une dispersion à longue distance mais qui restent suffisamment près pour que les deux types de populations finissent par se rencontrer.



Même modèle que ci-dessus mais avec des colonies satellites plus éloignées de la population parente et restant isolées pendant une longue période.

Figure i.2- Caractéristiques générales de la dispersion d'espèces introduites au cours de la phase d'expansion géographique (cf. Encadré i.1 ; d'après Shigesada & Kawasaki, 1997)

introductions d'espèces exogènes aient existé de tout temps (voir par exemple le cas des bivalves *Mya arenaria* et *Teredo navalis* introduites il y a plus de 200 ans ; Reise *et al.*, 1999 ; Strasser, 1999), la plupart des phénomènes d'invasions en milieu marin a surtout été observé depuis la fin du 20^{ème} siècle (Carlton, 1996). Leur rythme s'est accru ces dernières décennies (Zibrowius, 1991 ; Ruiz *et al.*, 1997) en raison, notamment, d'une intensification du transport maritime et de l'utilisation courante de ballasts liquides permettant de déplacer de grands volumes d'eau contenant du plancton à travers des barrières océaniques naturelles (Carlton & Geller, 1993). Les introductions liées à l'homme ont également d'autres origines, en particulier des échanges entre bassins conchylicoles à une échelle mondiale (Wolff & Reise, 2002) mais aussi le transport d'espèces sur les coques des navires, les ballast solides, l'aquariologie et les percements de canaux (Carlton, 1989 ; Zibrowius, 1991 ; Boudouresque & Ribera, 1994). Des exemples majeurs d'étude de l'étape d'installation au cours d'un processus d'invasion en milieu marin sont ceux de la caulerpe (*Caulerpa taxifolia* ; Jousson *et al.*, 1998 ; Jousson *et al.*, 2000), du crabe vert (*Carcinus maenas* ; Bagley & Geller, 2000), de la palourde asiatique (*Potamocorbula amurensis* ; Duda, 1994), de la moule brune (*Perna perna* ; Holland, 2001), de la littorine (*Littorina saxatilis* ; Knight *et al.*, 1987) et du botrylle (*Botryllus schlosseri* ; Stoner *et al.*, 2002).

Peu d'études empiriques en milieu marin ont abordé le processus de colonisation une fois que l'espèce est déjà bien intégrée dans son nouvel environnement. Des exceptions notables sont, néanmoins, les espèces d'intérêt commercial et exploitées depuis longtemps dans différentes régions du globe. Parmi ces dernières on trouve, par exemple, la moule *Mytilus galloprovincialis*, native du sud de l'Europe et de la mer Méditerranée, qui a été introduite dans de nombreuses régions telles que le Japon, Hong-Kong, Singapour, l'Afrique du Sud, le Sud de la Californie (Grant & Cherry, 1985 ; McDonald *et al.*, 1991 ; Seed, 1992 ; Sarver & Foltz, 1993 ; Geller, 1994) et l'huître creuse *Crassostrea gigas*, originaire du Japon et introduite dans de nombreuses autres régions telles que les Etats-Unis, l'Argentine, l'Europe, l'Australie et la Nouvelle-Zélande (Grizel & Heral, 1991 ; Mann *et al.*, 1991 ; Eno *et al.*, 1997 ; Carlton, 1999 ; Orensanz *et al.*, 2002). En milieu terrestre, dulçaquicole ou saumâtre de nombreuses histoires de colonisation sont, par contre, particulièrement bien documentées. C'est le cas, par exemple, de l'expansion géographique du crapaud géant *Bufo marinus* (Easteal, 1985 ; Guinand & Easteal, 1996 ; Scribner *et al.*, 1997 ; Leblois *et al.*, 2000), de la moule zébrée *Dreissena polymorpha* (Hebert *et al.*, 1989 ; Boileau & Hebert, 1993 ; Johnson & Carlton, 1996 ; Johnson & Padilla, 1996 ; Marsden *et al.*, 1996 ; Claxton & Boulding, 1998 ; Müller *et al.*, 2001) et de la mouche Méditerranéenne des fruits *Ceratitis capitata* (Carey,

1996 ; Gasparich *et al.*, 1997 ; Villablanca *et al.*, 1998 ; Davies *et al.*, 1999a ; Bohonak *et al.*, 2001 ; Bonizzoni *et al.*, 2001 ; Meixner *et al.*, 2002). Selon les traits de vie de l'espèce exotique et les caractéristiques des habitats envahis l'histoire de la colonisation est très variable, aucune généralisation relative aux patrons d'expansion géographique ne semble donc pouvoir être faite (Gray, 1986 ; Parsons, 1987). Deux caractéristiques des espèces introduites tiennent néanmoins une place importante dans les études empiriques des processus de colonisation et d'invasion biologique : le potentiel à la dispersion permettant l'arrivée au site colonisé et la reproduction locale ; deux aspects que je vais détailler dans les prochains paragraphes.

I.2 COLONISATION EN MILIEU MARIN : LE ROLE DE LA PHASE LARVAIRE

i.2.1 Capacité de dispersion des espèces marines par voie larvaire

Les communautés marines comprennent des taxons avec des cycles de vie très différents. Certaines espèces ont un développement direct de juvéniles tandis que d'autres sont caractérisées par une larve transportée dans le plancton pendant une grande partie de son développement (Thorson, 1950 ; Strathmann, 1985). Parmi les exemples d'invertébrés marins colonisateurs cités précédemment, la plupart présente un cycle de vie benthopélagique avec une phase adulte fixée et une phase larvaire pélagique. C'est le cas notamment de *Mya arenaria*, *Teredo navalis*, *Crassostrea gigas*, *Mytilus galloprovincialis*, *Potamocorbula amurensis*, *Perna perna* et *Botryllus schlosseri*.

La capacité de dispersion des espèces à cycle benthopélagique dépend de différents facteurs :

- la durée de la phase larvaire

La durée variable de la période larvaire - longue pour une larve planctonotrophe (i.e. la larve se nourrit au cours de son développement) et courte pour une larve lécitotrophe (i.e. la larve ne se nourrit pas) - influence la distance de dispersion et par conséquent, la capacité à coloniser des habitats éloignés (Scheltema, 1986 ; Palumbi, 1995 ; Palumbi, 1996 ; McQuaid & Phillips, 2000 ; Armonies, 2001). Ainsi, dans l'étude de Todd *et al.* (1998) comparant deux

espèces de nudibranches, la capacité de dispersion de l'espèce planctonotrophe (3 mois de vie larvaire) a été estimée théoriquement (à partir de données de courantologie) à 10^2 - 10^3 km tandis que celle de l'espèce lécitotrophe (2 jours de vie larvaire en laboratoire mais pouvant retarder la métamorphose plusieurs semaines) a été estimée à 10^1 - 10^2 km.

- les conditions hydrodynamiques

Du fait des faibles capacités natatoires des larves, leur dispersion dépend fortement des conditions hydrodynamiques du milieu (e.g. courant résiduel de marée, courant induit par le vent, fronts et tourbillons ; Scheltema, 1986 ; Ellien *et al.*, 2000). Ces conditions vont, en fonction de leur direction et de leur intensité, soit cantonner les larves à proximité des populations adultes conduisant à de l'auto-recrutement (Tremblay & Sinclair, 1988), soit favoriser la dissémination des larves.

- les mécanismes alternatifs de dispersion

Chez certains invertébrés benthiques, la dispersion en phase adulte peut jouer un rôle important dans le processus de colonisation. Kelaher & Rouse (2003) ont ainsi montré que la colonisation par les adultes (en nageant et en rampant) contribuait à maintenir l'abondance du polychète *Proscoloplos bondi*. Highsmith (1985) a mis en évidence deux autres mécanismes alternatifs de dispersion : la flottaison (floating) et le transport sur les algues (rafting). Chez certains invertébrés, la distance parcourue quand ils sont attachés à des plantes marines peut dépasser celle atteinte par des larves planctoniques (Worcester, 1994).

i.2.2 Une forte capacité à la dispersion fait-elle d'une espèce une bonne colonisatrice ?

Bien qu'une forte capacité à la dispersion soit souvent considérée comme un atout pour la colonisation de nouveaux habitats, ce n'est pas toujours le cas pour des animaux benthiques marins (Dethier *et al.*, 2003). L'établissement d'une population dans un habitat isolé ou nouveau implique un événement de migration vers ce site mais également un recrutement réussi. La dispersion larvaire permet la colonisation de sites éloignés à condition que les larves soient transportées vers des fonds propres à leur sédentarisation (White *et al.*, 1988). De plus, la distribution des espèces est affectée par d'autres facteurs tels que les interactions biotiques (compétition et prédation) et les perturbations abiotiques (Johnson *et al.*, 2001).

Par la suite, la persistance de la population nécessite soit un recrutement continu depuis des sources extérieures soit la rétention de descendants au sein du site (Dethier *et al.*, 2003).

ENCADRE i.2 : Statistiques F et estimateurs de Weir & Cockerham (1984)

Les statistiques F

Wright (1951) a construit un ensemble d'outils mathématiques, les statistiques F , permettant de décrire la répartition de la variabilité génétique entre et au sein des populations. Il a défini le jeu de paramètres suivant :

- F_{st} mesure la différenciation génétique entre les populations
- F_{is} mesure la déviation par rapport aux proportions attendues sous l'équilibre de Hardy-Weinberg (i.e. structure attendue lorsque l'union des gamètes se fait au hasard) au sein de chacune des populations
- F_{it} mesure la déviation par rapport aux proportions attendues sous l'équilibre de Hardy-Weinberg sur l'ensemble des populations.

Différentes méthodes d'estimation ont été développées pour estimer ces paramètres, celle développée par Weir & Cockerham (1984) est détaillée ici.

Estimations des statistiques F par la méthode de Weir & Cockerham (1984)

Weir & Cockerham (1984) ont montré la correspondance entre les paramètres F de Wright et les composantes de la variance des fréquences alléliques dans des populations structurées. Trois nouveaux paramètres, égaux respectivement à F_{st} , F_{is} et F_{it} , peuvent être estimés par le biais d'une analyse de variance :

- θ , la corrélation des allèles de différents individus dans une même sous-population
- f , la corrélation des allèles d'un même individu dans une sous-population donnée
- F , la corrélation des allèles au sein des individus sur l'ensemble des sous-populations

On considère un modèle à r sous-populations de même taille, dérivées d'une population ancêtre à l'équilibre de Hardy-Weinberg et en équilibre de liaison, les sous-populations sont supposées n'avoir divergé les unes des autres que sous l'effet de la dérive génétique et de la dérive d'échantillonnage. Pour le cas d'un locus à deux allèles, les composantes de la variance sont :

- a , la composante de la variance entre les sous-populations
- b , la composante de la variance au sein des populations
- c , la composante de la variance au sein des individus

et les estimateurs des paramètres F , θ et f sont :

$$1 - \hat{F} = \frac{c}{a + b + c}$$

$$\hat{\theta} = \frac{a}{a + b + c}$$

$$1 - \hat{f} = \frac{c}{b + c}$$

Néanmoins, un organisme avec une phase dispersive à longue distance risque d'exporter plus de propagules que le site n'en reçoit si celui-ci est isolé des populations sources ; cela se traduit par une perte nette en larves recrutées. A l'inverse, une très courte période planctonique est à l'origine d'un fort autorecrutement et donc d'un plus grand potentiel pour exploiter des conditions locales favorables. Ainsi, les organismes avec un fort potentiel à la dispersion peuvent s'avérer être de mauvais colonisateurs en raison d'une absence d'autorecrutement et les organismes avec un bon autorecrutement peuvent s'avérer être de mauvais colonisateurs en raison d'une dispersion limitée (Strathmann, 1974). Ce paradoxe a été illustré par Johannesson (1988) qui a comparé le succès du processus de colonisation chez deux espèces de littorines. Il montre que l'espèce à développement direct *Littorina saxatilis* a un plus fort potentiel de colonisation que l'espèce à dispersion larvaire *Littorina littorea* et explique cette différence par un meilleur succès reproducteur dans les groupes fondateurs de *L. saxatilis* en raison d'une plus forte rétention de juvéniles (Johannesson, 1988).

i.2.3 Les méthodes d'étude de la dispersion en milieu marin

Notre capacité à tester des hypothèses sur la dispersion en milieu marin dépend directement de notre capacité à caractériser des patrons de dispersion larvaire (Gilg & Hilbish, 2003a). Les mouvements de larves et l'échelle spatiale à laquelle ils se font sont des forces majeures régulant la dynamique des populations et des communautés marines (Gaines *et al.*, 1985 ; Gaines & Bertness, 1992). Il est néanmoins difficile de comprendre la dynamique des espèces à cycle benthopélagique car les larves recrutant sur un site ont peu de chance d'être originaire de cet endroit (Nathan, 2001). L'échelle de la dispersion larvaire ainsi que sa régulation par la circulation physique restent encore souvent inconnues, et ceci est en grande partie dû à l'impossibilité de mesurer directement la dispersion d'une larve. Grâce à de nombreux progrès technologiques, des méthodologies alternatives aux méthodes directes de mesures de la dispersion (i.e. capture-recapture) permettent de nos jours d'estimer indirectement la dispersion larvaire. Il s'agit (1) des modèles mathématiques et (2) des analyses génétiques (Nathan, 2001).

Les modèles mathématiques offrent une méthode quantitative permettant d'appliquer les informations d'océanographie physique à la problématique de la dispersion larvaire, avec, en particulier, la possibilité d'appréhender l'origine des larves et de quantifier les taux de rétention larvaire (Hill, 1991 ; Tremblay *et al.*, 1994). Il est possible, grâce à ces modèles, de

Tableau i.1- Structure génétique et dispersion chez des espèces d'invertébrés marins (d'après une revue de Palumbi, 1992). Pour chacune des espèces est indiqué le potentiel à la dispersion évalué théoriquement en fonction de la durée de la phase larvaire ainsi que le marqueur moléculaire utilisé pour estimer les différences génétiques entre localités séparées par la distance géographique indiquée.

Organismes	Capacité à la dispersion	Marqueur moléculaire	Différences génétiques entre localités	Echelle géographique (km)
Gastéropodes				
<i>Nucella</i>	Faible	Allozymes	importantes	200
<i>Littorina</i>	Faible	Allozymes	importantes	1
<i>Littorina</i>	Faible	Allozymes	importantes	1
Copépodes				
<i>Tigriopus</i>	Faible	Allozymes	importantes	2
Crabes				
<i>Limulus</i>	Faible	Allozymes	importantes	3000
<i>Limulus</i>	Faible	ADN mitochondrial	importantes	3000
Oursins				
<i>Strongylocentrotus</i>	Forte	ADN nucléaire	nulles	2000
<i>Strongylocentrotus</i>	Forte	ADN mitochondrial	nulles	1500
<i>Strongylocentrotus</i>	Forte	ADN mitochondrial	nulles	15000
<i>Arbacia</i>	Forte	Allozymes	importantes	1000
Moules				
<i>Mytilus edulis</i>	Forte	Allozymes	importantes	2000
<i>M. edulis</i>	Forte	Allozymes	importantes	40
<i>M. californianus</i>	Forte	Allozymes	faibles	4000
Huîtres				
2 genres		Allozymes	faibles	2000-3000
<i>Crassostra</i>	Forte	ADN mitochondrial	importantes	100
Gastéropodes				
<i>Littorina</i>	Forte	Allozymes	Faibles	1000
<i>Nassarius</i>	Forte	Allozymes	Nulles	1000
Homard				
<i>Homarus</i>	Forte	ADN mitochondrial	modérées	1000

déterminer l'influence relative des différentes composantes de la circulation hydrodynamique et des caractéristiques biologiques sur la dispersion larvaire (Ellien, 2000). Bien que ces méthodes soient intéressantes car elles permettent de caractériser le potentiel de dispersion larvaire, elles ne permettent pas de caractériser le succès réel de la dispersion en terme de juvéniles recrutés puis d'adultes reproducteurs.

Les approches moléculaires peuvent se montrer efficaces pour mesurer de manière indirecte la dispersion effective entre populations (Rousset, 2001). La migration d'individus entre les populations est à l'origine de flux de gènes contrebalançant la divergence génétique par dérive génétique (Palumbi, 1994 ; Bohonak, 1999). Les statistiques-F (Encadré i.2) fournissent un moyen indirect d'estimer les flux de gènes à partir des divergences de fréquence d'allèles entre populations et sont à la base de méthodologies qui ont été fréquemment utilisées dans les études de différenciation génétique des populations d'animaux marins (Féral, 2002). Il convient toutefois de noter que ces estimateurs statistiques permettent de donner une image des relations entre populations mais que leur traduction directe en terme de nombre de migrants efficaces est rarement faisable (Whitlock & McCauley, 1999).

i.2.4 Quelles sont les limites au flux de gènes en milieu marin ?

De nombreuses études d'invertébrés marins ont mis en évidence une homogénéité génétique sur de larges distances reflétant vraisemblablement la capacité dispersive des stades larvaires (exemples : tableau i.1 ; Hunt & Ayre, 1989 ; Benzie, 1994 ; Borsa *et al.*, 1994). Cependant, les fronts océaniques, les patrons locaux et globaux des courants océaniques, la topographie du fond, l'influence des estuaires et des barrières climatiques peuvent réduire la dispersion des larves pélagiques et ainsi favoriser la différenciation génétique entre populations (Bowen & Grant, 1997 ; Lessios *et al.*, 1999). Des niveaux élevés de subdivision génétique ont ainsi été mis en évidence chez des espèces récifales vivant dans des archipels (Johnson *et al.*, 1994) ou chez des espèces vivant dans des estuaires (Ayvazian *et al.*, 1994).

Chez les espèces à large distribution, et à forte capacité de dispersion, certaines de ces conditions hydrodynamiques ou géographiques peuvent être à l'origine d'un isolement par la distance (i.e. augmentation de la différenciation génétique entre populations avec l'augmentation de la distance géographique entre ces populations ; e.g. Hellberg, 1994 ; Palumbi *et al.*, 1997). Un isolement par la distance peut être décelé chez les espèces à phase larvaire sur de très grandes échelles. Ainsi, un isolement par la distance sur des distances de

5000 à 10000 km a été mis en évidence chez des espèces d'oursins *Echinometra* (Palumbi *et al.*, 1997). Parmi les espèces côtières, un isolement par la distance sur 2500 à 3000 Km a été montré chez le corail solitaire *Balanophyllia elegans* (Hellberg, 1994) et l'ormeau *Haliotis rubra* (Brown, 1991). Johnson & Black (1998), quant à eux, ont mis en évidence un isolement par la distance sur une distance de 300 Km chez la littorine *Littoraria cingulata*.

Chez les espèces à dispersion planctonique, une différenciation à petite échelle est également possible. Ainsi, les études de Burton (références dans Burton, 1997) ont illustré une structure génétique de populations de copépodes à une échelle de seulement 100 m. Une hétérogénéité génétique à petite échelle spatiale a également été décelée chez le gastéropode *Siphonaria jeanae* (Johnson & Black, 1984), l'étoile de mer *Acanthaster planci* (Nishida & Lucas, 1988), l'oursin *Echinometra mathaei* (Watts *et al.*, 1990), l'huître *Crassostrea gigas* (Hedgecock, 1994) et la spisule *Spisula ovalis* (David *et al.*, 1997). Même si ce n'est pas la règle, il semble donc que la différenciation génétique locale des populations d'invertébrés marin soit plus répandue que ce que leur forte capacité de dispersion laisse généralement supposer (Hedgecock, 1986 ; Burton, 1997).

Cette variation génétique à fine échelle peut s'expliquer par une sélection des juvéniles après le recrutement ou par une hétérogénéité dans la composition génétique des recrues. Johnson & Black (1984), Watt *et al.* (1990), Hedgecock (1994) et David *et al.* (1997) ont ainsi démontré que l'hétérogénéité génétique observée à fine échelle était temporellement instable mettant ainsi en évidence que, sur un site donné, les groupes de larves qui se fixent à des moments différents sont génétiquement différenciés. Afin d'expliquer cette instabilité temporelle, Hedgecock (1994) a émis l'hypothèse que les animaux marins ont en général une très grande variance de succès reproducteur résultant de leur forte fécondité et du côté aléatoire des conditions environnementales permettant la maturation, la fertilisation, le développement larvaire et le recrutement. Le tirage aléatoire d'un petit nombre de géniteurs par rapport à la taille réelle de la population occasionne des effets de dérive génétique et par conséquent, une différenciation entre groupes larvaires sur une petite échelle géographique.

Ces différents exemples montrent qu'il est difficile d'interpréter et de prévoir les flux de gènes chez les espèces marines car de nombreux facteurs interviennent tels que les conditions hydrodynamiques et les barrières biogéographiques mais aussi la dynamique locale de la population et les modalités de la reproduction.

**ENCADRE i.3 : Classification et critères de reconnaissance de
Crepidula fornicata (LINNE, 1758)**

Embranchement : Mollusques

Classe : Gastéropodes

Ordre : Sorbeoconcha

Famille : Calyptraéidés

Genre : *Crepidula*

- Les individus sont fixés sur divers substrat rocheux et sur les coquillages morts ou vivants de l'étage infralittoral et exceptionnellement sur l'estran. On trouve cette espèce sur de nombreux types de substrat, des vases aux cailloutis.
- La coquille est de forme ovale, de structure à peine spiralée. L'apex est postérieur, légèrement déporté sur le côté droit.
- La coloration externe de la coquille est rosée ou jaune blanchâtre marbrée de brun
- L'intérieur de la coquille a un aspect brillant porcelainé.
- Les muscles pédieux assurent la fixation des parties molles de l'animal au septum qui crée une cavité conique dorsale dans laquelle est logée la masse viscérale.
- La tête de l'animal est aplatie, pourvue d'une paire de tentacules sur la face externe desquels se trouvent les yeux (cf. figure i.7).
- Le pied est bien développé avec une partie postérieure servant à fixer l'animal au substrat et une partie antérieure mobile permettant l'exploration du substrat lors des déplacements de l'animal.
- La cavité palléale est dorsale formée de filaments branchiaux longs et rigides.



I.3 LES STRATEGIES DE REPRODUCTION DES ESPECES COLONISATRICES

Le paragraphe précédent a montré que la capacité de dispersion permet l'arrivée de l'espèce colonisatrice sur un nouveau site. Excepté dans le cas d'apports récurrents de propagules de l'extérieur, cela ne suffit cependant pas à assurer le succès de la colonisation. Il doit s'y ajouter la disponibilité en habitats adéquats et le maintien local de la population. Cette dernière condition dépend notamment du système de reproduction. Dans le cas de l'introduction d'une espèce exotique, et suite à la colonisation primaire, la reproduction locale est fondamentale car la source de propagules est trop éloignée. De plus, pour ces espèces, elle facilite l'installation durable lors de l'expansion géographique dans l'aire d'introduction. Une meilleure connaissance des processus de reproduction des espèces invasives et/ou colonisatrice est ainsi une étape clé pour la compréhension du succès de l'installation de l'espèce dans son nouvel environnement, permettant même dans certains cas le contrôle des populations établies (Myers *et al.*, 2000).

Le succès de la colonisation a souvent été mis en relation avec la capacité de se reproduire par autogamie (Baker, 1965). Ainsi, sur 400 espèces poussant sur les îles britanniques il a été mis en évidence que l'autogamie était plus fréquente chez les espèces colonisatrices ou supposées colonisatrices (e. g. Brown & Burdon, 1987). Il a aussi été montré que les systèmes reproducteurs permettant la production de jeunes à partir de femelles isolées, tels que le stockage de sperme (Whittier & Limpus, 1996) et la parthénogenèse (Gomez *et al.*, 2002), sont avantageux pour la création d'une nouvelle population.

Dans un deuxième temps, la création de nouvelles combinaisons génotypiques par reproduction sexuée et recombinaison est plus avantageuse pour l'adaptation à de nouvelles pressions de sélection abiotiques, de nouvelles espèces compétitrices ou de nouveaux agents pathogènes. De même, les stratégies de reproduction permettant d'éviter la reproduction entre apparentés ou favorisant la reproduction avec plusieurs partenaires (i.e. polyandrie ou polygynie) permettent d'éviter les effets délétères associés à la consanguinité et plus généralement, permettent d'augmenter la diversité génétique chez les jeunes.

Dans l'idéal, une espèce invasive ou colonisatrice devrait donc pouvoir être génétiquement très variable tout en se reproduisant de temps en temps de manière clonale pour assurer sa propagation. Etant donné la pluralité des fonctions nécessaires pour assurer le