

Les Mollusques invasifs des bassins conchylicoles du littoral Manche-Atlantique : diversité et structure génétiques des populations invasives, compétition avec les taxons indigènes, gestions du risque pour les écosystèmes et la conchyliculture

Coordinateur : Guy BACHELET

Station Marine d'Arcachon, UMR 5805 CNRS, Université Bordeaux 1, 2 rue du Professeur Jolyet, 33120 Arcachon

Participants

X. de MONTAUDOUIN, C. DESCLAUX, G. MAIRESSE, H. RAIGNÉ & K. RANDRIAMBAO, Station Marine d'Arcachon, UMR 5805 *EPOC* CNRS, Université Bordeaux 1

P. GARCIA-MEUNIER, C. MARTEL, P. Y. PASCAL, P. G. SAURIAU & B. SIMON-BOUHET, Centre de Recherche sur les Écosystèmes Littoraux Anthropisés, UMR 6217 CNRS, IFREMER, Université de la Rochelle

S. ROBERT, P. GEAIRON, P. GOULLETQUER, K. GRANGERÉ, P. GUILPAIN, O. Le MOINE, N. ROSSI, J. L. SEUGNET & P. SOLETSCHNICK, Laboratoire *Environnement Ressources des Pertuis Charentais*, Station IFREMER de La Tremblade

G. THOUZEAU, Y. M. PAULET & J. RICHARD, UMR 6539 *LEMAR*, CNRS, Université de Bretagne Occidentale, Plouzané

F. CHLOUS-DUCHARME & B. CAPITAINE, Centre de Recherches Bretonne et Celtique, Université de Bretagne Occidentale, Brest

J. BONCOEUR, F. ALBAN & M. FRÉSARD, Centre de Droit et d'Économie de la Mer, Université de Bretagne Occidentale, Brest

F. VIARD, D. BERNAS, T. CARIOU, C. DAGUIN, L. DUPONT, D. JOLLIVET, I. KRUSE & D. MCGLASHAN, Station Biologique de Roscoff, UMR 7144 *AD2M* CNRS, Université P. & M. Curie, Paris

Mots clés : mollusques - bassins conchylicoles - invasions biologiques - écologie moléculaire - traits de vie

Summary

Shellfish areas usually receive a large number of introduced species. During the present project, we specially focused on 4 marine benthic molluscs introduced in shellfish areas along the Channel and Atlantic coasts of France: the gastropods *Crepidula fornicata*, *Ocenebrellus inornatus* and *Cyclope neritea*, and the bivalve *Ruditapes philippinarum*. Our study was conducted according to three main axes:

(i) the characterization of introduction and expansion patterns of species within their newly colonized area. In the three invasive gastropods *C. fornicata*, *C. neritea* and *O. inornatus*, a high level of genetic diversity was detected in the French populations which indicated a complex process of introduction (with multiple population sources or secondary introductions) and the absence of bottlenecks, whereas the life history traits of these species and their supposed dates of introduction are different ;

(ii) the study of some life history traits potentially involved in the successful settlement of introduced species, compared with 'similar' indigenous species. In *C. neritea* and *R. philippinarum*, we found a much weaker parasite load than in the closely related native species. In the three invasive gastropods studied, we also found some biological characters that gave them a reproductive or trophic competitive advantage over the similar natives;

(iii) an inventory of introduced marine and brackish water species along the French Atlantic coasts confirmed the major role of shellfish farming areas (mainly through accidental release with commercial oyster industry) in the introduction of exotic species, together with maritime transport.

These scientific results were applied to two cases in which invasive species endanger the stocks of commercial molluscs (oysters and scallops). For the oyster drill *O. inornatus*, we proposed an active control of the populations by burning deposited egg masses or collecting adult specimens. An analysis of the cost of eradicating *C. fornicata* in the Bay of Brest showed the financial and social interest of this project.

Résultats

Résultats scientifiques

Ce projet était axé sur le phylum des Mollusques, dont 4 espèces benthiques littorales, introduites dans les bassins conchylicoles du littoral atlantique, ont été retenues pour modèles : les gastéropodes *Crepidula fornicata*, *Ocenebrellus inornatus* et *Cyclope neritea*, et le bivalve *Ruditapes philippinarum*. Outre le fait que ces espèces posent des problèmes d'ordre fondamental pour la connaissance des phénomènes invasifs, les deux premières représentent un danger pour l'environnement et les stocks d'autres mollusques exploités. Ce projet reposait sur une conception pluridisciplinaire, permettant de placer dans une perspective commune écologie des populations, génétique des populations, ethnologie et socio-économique. Les objectifs généraux du projet étaient (1) d'accroître nos connaissances des mécanismes sous-jacents aux phénomènes invasifs dans le milieu marin côtier et (2) d'évaluer le rapport coût-bénéfice des invasions, à la fois d'un point de vue biologique (impact sur la biodiversité et l'équilibre trophique dans les écosystèmes) et d'un point de vue socio-économique (perception des mesures de gestion, prise en compte sociétale). Trois objectifs opérationnels ont sous-tendu ce projet : (1) caractériser, grâce à une approche d'écologie moléculaire, les grands traits de l'histoire des introductions (origine des espèces introduites, nombre d'événements d'introduction) et analyser les profils de colonisation des espèces exogènes en relation avec leurs traits de vie dans l'aire nouvellement colonisée ; (2) définir la niche écologique occupée par les espèces introduites, en regard des taxons de même fonction, des taxons proies et des taxons parasites ; (3) proposer des recommandations pour faire face aux nuisances subies par les cheptels conchylicoles.

Schémas d'introduction et d'expansion dans l'aire nouvellement colonisée

Chez *Crepidula fornicata*, l'utilisation conjointe de locus microsatellites et de séquences mitochondriales dans les populations naturelles (côte Atlantique d'Amérique du Nord) et introduites (Europe et côte Pacifique d'Amérique du Nord) a montré une grande complexité résultant de processus historiques de recolonisation post-glaciation dans l'aire native qui ont « effacé la signature » dans l'aire naturelle. Cependant, des techniques d'assignation statistique ont permis d'exclure le sud de l'aire de distribution naturelle de la crépidule comme origine des populations européennes. Par ailleurs, les importants niveaux de diversité génétique et l'absence de traces de goulots d'étranglement dans les populations introduites en France soulignent que l'introduction de cette espèce a été le fait d'un (ou de plusieurs) événement(s) ayant impliqué un très grand nombre d'individus. La phase initiale de l'introduction de la crépidule a été particulièrement efficace, tout autant que la colonisation de la façade atlantique française. Si les mouvements trans-bassins conchylicoles ont eu un impact indéniable et visible en terme de structure génétique des populations, nos résultats

mettent également en évidence le rôle majeur joué par la phase larvaire dans l'efficacité de colonisation de cette espèce.

Le bigorneau perceur *Ocenebrellus inornatus* a probablement été introduit, en même temps que d'autres espèces, au cours d'importations massives d'huîtres japonaises. La source de son introduction en France est probablement localisée aux Etats-Unis, car la population française est génétiquement plus proche de la population nord-américaine échantillonnée sur la côte Pacifique que des populations asiatiques échantillonnées en Corée et au Japon. L'introduction en France serait ainsi une introduction secondaire depuis une zone d'introduction primaire (Etats-Unis). L'introduction sur les côtes françaises n'est pas accompagnée d'effets fondateurs sévères et ne résulte pas de plusieurs événements d'introduction provenant de sources génétiquement différenciées. La faible capacité de dispersion d'*O. inornatus* semble avoir été contrebalancée par les activités de transferts entre bassins aquacoles.

Cyclope neritea est un modèle atypique : l'apparition récente et brutale de nouvelles populations s'est produite dans la continuité de son aire de distribution naturelle (Péninsule Ibérique, bassin méditerranéen, Mer Noire). Comme pour les deux espèces précédentes, les populations de *C. neritea* installées le long de la façade atlantique française présentent une forte diversité génétique nucléaire et mitochondriale. Ces patrons de diversité et les niveaux de divergences moléculaires intra-populations s'opposent complètement aux observations réalisées dans les populations de l'aire naturelle de l'espèce. *C. neritea* représente ainsi un cas d'école permettant d'illustrer un processus d'introduction depuis de multiples sources génétiquement différenciées. De façon surprenante, ces profils de mélanges (« admixture ») ont également été observés dans une population en limite d'aire naturelle de l'espèce (nord de la Péninsule Ibérique), illustrant le fait que les activités humaines d'échanges entre bassins conchylicoles peuvent également avoir un impact dans les populations naturelles, en particulier dans ces zones en limite d'aire connues pour l'instabilité des populations qui s'y trouvent.

La comparaison des résultats obtenus sur les trois espèces de gastéropodes étudiées montre des schémas d'introduction complexes (impliquant de multiples sources ou des introductions secondaires) et sans goulots d'étranglement, et ce alors que leurs traits d'histoire de vie et leurs dates supposées d'introduction sont différents. Il semble ainsi que les conditions d'introduction en milieu marin côtier (*i.e.* introduction généralement accidentelle et liée à l'importation de mollusques cultivés) et l'intensité des transferts entre bassins conchylicoles sont une composante essentielle du processus d'installation et d'invasion dans ce milieu.

Des traits d'histoire de vie potentiellement impliqués dans le succès de l'installation

Depuis son apparition sur le littoral atlantique français à la fin des années 1970, *Cyclope neritea* a vu ses populations s'accroître fortement, ce qui pose la question du devenir de l'espèce autochtone *Nassarius reticulatus*, appartenant à la même famille des Nassariidés et possédant le même régime trophique (nécrophage). L'analyse de l'habitat préférentiel des deux espèces a indiqué un chevauchement partiel de leur niche écologique (mesurée en termes de salinité, de bathymétrie et de sédiment). Des expériences de laboratoire sur la compétition trophique interspécifique ont montré que, dans des conditions d'hydrodynamisme nul, l'espèce introduite *C. neritea* est plus active et atteint sa proie plus vite que l'espèce indigène *N. reticulatus*, disposant ainsi d'un avantage compétitif sur cette dernière ; cependant, dans des conditions de courant, *N. reticulatus* devient plus active et atteint sa proie avec une efficacité similaire à celle de *C. neritea*.

Le mode particulier de reproduction (hermaphrodisme protandre) de *Crepidula fornicata* a certainement largement contribué au succès de son installation. L'ajustement du sex ratio et l'association pérenne d'individus des deux sexes (sous forme de chaînes) permet une

fécondation des femelles essentiellement « intra-chaînes » mais par plusieurs mâles, ainsi qu'un brassage génétique entre différentes classes d'âge ; l'ensemble de ces caractéristiques augmente la probabilité de reproduction des individus et limite la variance du succès reproducteur des individus chez cette espèce.

Apparue sur nos côtes en 1995, *Ocenebrellus inornatus* entre en contact avec l'espèce autochtone *Ocenebra erinacea*, proche par sa position systématique et son mode d'acquisition des ressources (prédation sur les huîtres). Or, l'étude des traits d'histoire de vie a montré qu'*O. inornatus* possédait des traits favorables à son établissement mais aussi à son expansion, tels des taux de croissance moyen et un effort reproductif plus élevés qu'*O. erinacea*. Le comportement trophique des deux espèces de bigorneaux perceurs (*Ocenebrellus inornatus*, introduit, et *Ocenebra erinacea*, indigène) a été étudié. La préférence alimentaire de ces espèces pour les huîtres de petites tailles a été confirmée, et leur attirance par chimiotactisme vers les huîtres mortes a été clairement établie. La mise en évidence d'une pression de prédation moins forte chez *Ocenebrellus* est contrebalancée par une technique de recherche aléatoire plus forte, un nombre supérieur de pontes annuelles et un renforcement de l'occupation locale par des larves benthiques. Par ailleurs, l'étude de la sensibilité au gel, réalisée sur les deux espèces de perceurs, souligne la résistance de ces animaux aux températures négatives. L'espèce indigène apparaît plus sensible aux gelées que l'espèce invasive. Les modèles établis montrent, cependant, que des températures inférieures à - 10 °C sont nécessaires pour atteindre efficacement les deux espèces ; or, de telles conditions climatiques, associées à des coefficients de marée permettant cette action, sont très rares sur les côtes charentaises.

Parmi les mécanismes pouvant expliquer le succès de certaines espèces accidentellement introduites, l'absence de parasite a été évoquée : l'espèce introduite indemne d'infestation aurait un « avantage » par rapport à une (ou des) espèce(s) indigène(s) ayant coévolué avec des parasites. Cette théorie a été testée et vérifiée avec *Nassarius reticulatus* (espèce indigène) et *Cyclope neritea* (espèce introduite) dans le Bassin d'Arcachon, avec, pour la première, une atteinte par cinq familles de Trématodes Digènes et des prévalences pouvant atteindre 18 %, et, pour la seconde, une quasi-absence de parasites. De même, les palourdes *Ruditapes philippinarum* sont apparues moins infestées par des parasites, par rapport à trois autres espèces de bivalves autochtones, ce qui pourrait avoir favorisé l'expansion de cette espèce introduite sur nos côtes.

Etat des lieux sur les espèces marines invasives

Un inventaire des espèces marines invasives nous a, en outre, permis de recenser 102 espèces introduites en milieu naturel sur les côtes Manche-Atlantique françaises : 2 protistes, 8 espèces phytoplanctoniques, 21 macroalgues, 4 végétaux supérieurs, 68 invertébrés (dont 22 mollusques) et 1 vertébré. Le taux d'invasion s'est considérablement accru durant les 40 dernières années, avec 61 % des premières signalisations d'introduction postérieurs à 1960, et, malgré une législation plus rigoureuse, encore 14 espèces introduites durant les années 1990. Plus de la moitié des espèces introduites sont originaires du Pacifique (59 %). Treize d'entre elles ont été introduites volontairement, à des fins d'aquaculture. En ce qui concerne les introductions accidentelles, les principaux mécanismes probables d'introduction sont les activités liées à la navigation (42 %, soit par les eaux ou sédiments de ballast, soit en tant que salissures sur les coques des navires) et les importations via les transferts d'huîtres. Les bassins conchylicoles apparaissent ainsi comme des points d'entrée privilégiés pour l'introduction d'espèces allochtones sur nos côtes.

Actions de transferts et recommandations

D'une manière générale, il apparaît absolument nécessaire d'effectuer des suivis précis et importants des peuplements *in situ* en milieu marin, où les conditions d'observation limitent notre capacité à détecter les espèces dès les premiers stades de leur introduction.

Dans le domaine de la gestion des phénomènes invasifs, le cas des bigorneaux perceurs a particulièrement retenu notre attention. Les observations réalisées en 2000 et 2001 ont confirmé la forte présence de l'espèce introduite *Ocenebrellus inornatus* au centre de la baie de Marennes-Oléron. La réussite d'*O. inornatus* est fortement liée aux activités ostréicoles, qui en plus d'être responsables de son introduction, représentent un facteur déterminant de son expansion le long des côtes françaises. La gestion ou l'éradication des perceurs d'huîtres doit prendre en compte les activités conchylicoles pour éviter leur dispersion et limiter les dégâts sur les huîtres. Plusieurs observations nous orientent vers un constat pessimiste quant à l'élimination naturelle d'*O. inornatus* : (1) l'orientation de la prédation des deux espèces de perceurs (*Ocenebrellus inornatus* et *Ocenebra erinacea*) vers les petites huîtres se trouve grandement favorisée dans une région de captage naturel, (2) la possibilité de s'alimenter sur des huîtres moribondes pénalise doublement l'occupation des sites d'élevage à plat, du fait d'une mortalité « naturelle » double de celle d'un élevage en poche, (3) la résistance aux gelées des perceurs adultes limite l'action de régulation que pourrait avoir la nature sur les perceurs. La solution de contrôler activement l'évolution des deux espèces de perceurs demeure la seule envisageable : soit par brûlage des capsules ovigères, soit par ramassage, ou encore par une capture en casiers.

L'expérience d'éradication de la crépidule en rade de Brest, par nettoyage des fonds (dragages des crépidules par les professionnels) sur une surface délimitée, couplée à un suivi de la recolonisation des fonds et à un suivi des changements observés au niveau du sédiment (charge en particules fines, DBO et DCO du sédiment, flux de sels nutritifs, ...), n'a pu être menée à bien dans le cadre de ce projet, par suite de reports successifs de l'obtention des subventions nécessaires à la couverture du coût de cette expérimentation « en grandeur nature ». Une analyse économique du coût de la prolifération de la crépidule en rade de Brest et du projet d'élimination-substitution a cependant été réalisée. Pour une valeur de la pêche (coquille Saint-Jacques essentiellement) en rade estimée à 30 M€ environ, le coût de l'invasion par la crépidule a été estimé à 28 M€ environ, constitué pour l'essentiel par un coût indirect, résultant de la réduction progressive des surfaces exploitables. L'analyse coût-avantage du projet d'élimination de la crépidule a fait apparaître un rendement social positif du projet, même dans l'hypothèse où la recolonisation des zones nettoyées serait rapide. Finalement, l'analyse ethnologique de la prolifération de la crépidule en rade de Brest a mis en évidence des différences importantes quant à la perception du phénomène invasif et du caractère « espèce introduite » de la crépidule, de la part des scientifiques, des professionnels de la mer, et des usagers non professionnels.

Conclusions et perspectives

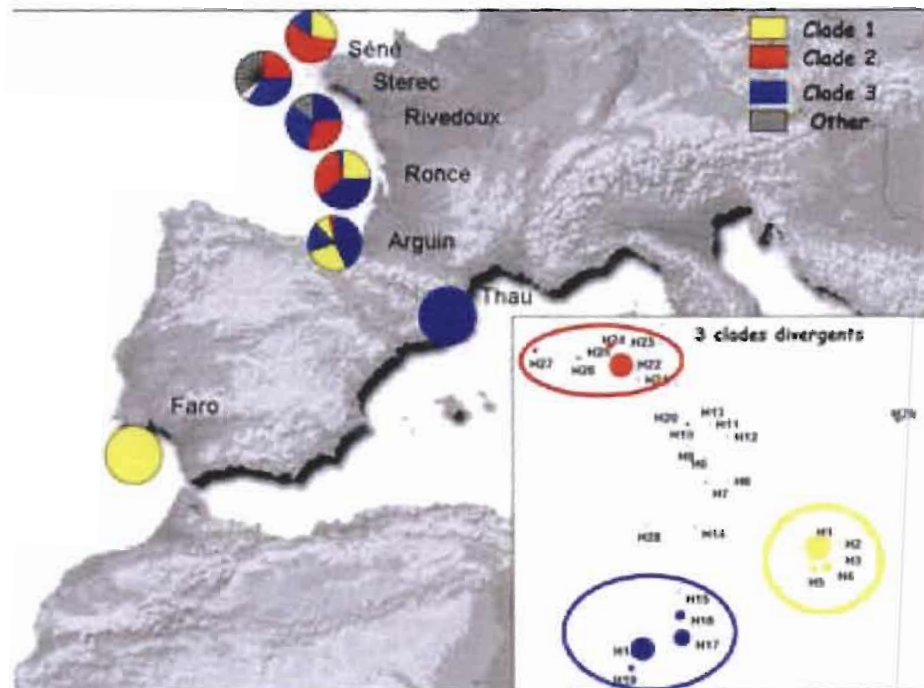
Les études réalisées au cours de ce projet avaient pour objectif essentiel de donner des schémas généraux caractérisant les introductions biologiques dans les bassins conchylicoles français et de proposer des plans d'intervention sur des espèces modèles. Certaines caractéristiques générales ressortent particulièrement. On peut citer notamment : (i) des processus d'introductions récurrents sans effets de goulots d'étranglement, (ii) des capacités d'expansion locale efficace (dispersion des larves chez *Crepidula fornicata*, vitesse de *Cyclope neritea*), (iii) des capacités compétitives conférées par les caractéristiques biologiques (par exemple, de faibles charges parasitaires). La dimension globale du projet ne

nous a cependant pas permis d'affiner notre compréhension des mécanismes sous-jacents, par exemple concernant les interactions inter-spécifiques à l'échelle de la communauté, les capacités d'adaptation des populations introduites, ou les facteurs abiotiques/biotiques qui permettraient une régulation des populations. Ces différents axes forment la base de nouvelles perspectives de recherche.

Principales références bibliographiques

- Bachelet G., Simon-Bouhet B., Desclaux C., Garcia-Meunier P., Mairesse G., de Montaudouin X., Raigné H., Randriambao K., Sauriau P.G. & Viard F. (2004). Invasion of the eastern Bay of Biscay by the nassariid gastropod *Cyclope neritea*: origin and effects on resident fauna. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 276: 147-159.
- Dupont L., Bernas D. & Viard F. (accepté). Sex and genetic structure across age groups in populations of the European marine invasive mollusc, *Crepidula fornicata* L. (Gastropoda). *Biol. J. Linnean Soc.*
- Dupont L., Jollivet D. & Viard F. (2003). High genetic diversity and ephemeral drift effects in a successful introduced mollusc (*Crepidula fornicata* : Gastropoda). *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 253: 183-195.
- Dupont L., Richard J., Paulet Y.M., Thouzeau G. & Viard F. (sous presse). Gregariousness and protandry promote reproductive insurance in the invasive gastropod *Crepidula fornicata*: evidence from assignment of larval paternity. *Mol. Ecol.*
- Dupont L. & Viard F. (2003). Isolation and characterization of highly polymorphic microsatellite markers from the marine invasive species *Crepidula fornicata* (Gastropoda: Calyptraeidae). *Mol. Ecol. Notes*, 3: 498-500.
- Garcia-Meunier P., Martel C., Pigeot J., Chevalier G., Blanchard G., Gouletquer P., Robert S. & Sauriau P.G. (2002). Recent invasion of the Japanese oyster drill along the French Atlantic coast: identification of specific molecular markers that differentiate Japanese, *Ocenebrellus inornatus*, and European, *Ocenebra erinacea*, oyster drills. *Aquat. Liv. Res.*, 15: 67-71.
- Gouletquer P., Bachelet G., Sauriau P.G. & Noel P. (2002). Open Atlantic coast of Europe – A century of introduced species into French waters. In : Leppäkoski E., Gollasch S. & Olenin S. (eds), *Invasive aquatic species of Europe: distributions, impacts and management*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, pp. 276-290.
- Martel C., Guarini J.M., Blanchard G., Sauriau P.G., Trichet C., Robert S. & Garcia-Meunier P. (2004). Invasion by the marine gastropod *Ocenebrellus inornatus* in France. III. Comparison of biological traits with the resident species *Ocenebra erinacea*. *Mar. Biol.*, 146: 93-102.
- Martel C., Viard F., Bourguet D. & Garcia-Meunier P. (2004). Invasion of the marine gastropod *Ocenebrellus inornatus* in France I. Scenario for the source of introduction. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 305: 155-170.
- Martel C., Viard F., Bourguet D. & Garcia-Meunier P. (2004). Invasion by the marine gastropod *Ocenebrellus inornatus* in France. II. Expansion along the Atlantic coast. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 273: 163-172.
- Simon-Bouhet B., Daguin C., Garcia-Meunier P. & Viard F. (2005). Polymorphic microsatellites for the study of newly established populations of the gastropod *Cyclope neritea*. *Mol. Ecol. Notes*, 5: 121-123.
- Simon-Bouhet B., Garcia-Meunier P. & Viard F. (2006). Multiple introductions promote range expansion of the mollusc *Cyclope neritea* (Nassariidae) in France: evidence from mitochondrial sequence data. *Mol. Ecol.*, 15: 1699-1711.
- Viard F., Ellien C. & Dupont L. (2006). Dispersal ability and invasion success of *Crepidula fornicata* in a single gulf: insights from genetic markers and larval-dispersal model. *Helgoland Mar. Res.*, 60: 144-152.

Illustrations



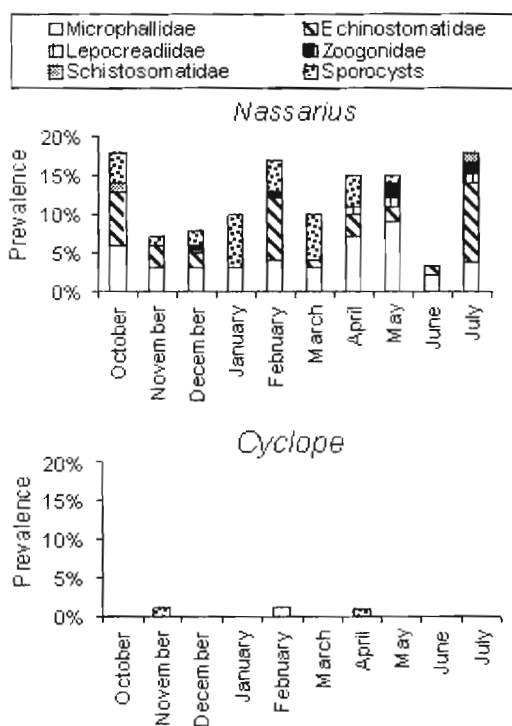
Cyclope neritea : récurrence d'introduction depuis des sources génétiquement divergentes. La carte permet de comparer la distribution des haplotypes mitochondriaux dans 5 populations introduites françaises (Arguin, Ronce, Rivedoux, Séné, Sterec) et 2 populations de l'aire naturelle (Faro et Thau). Les couleurs dans les cercles font référence à l'appartenance des haplotypes à un clade tel qu'identifié par une analyse des relations phylogénétiques entre haplotypes (cf encadré). L'encadré en bas à droite représente les relations généalogiques entre haplotypes identifiés sur un jeu de données de 20 populations (610 individus) de *C. neritea*. Trois clades ont été identifiés (groupes représentés par des couleurs différentes). La population de Faro est monomorphe (un seul haplotype présent H1 appartenant au clade 1 (jaune) dans le réseau) de même que Thau (H18 du clade 3 (bleu)). Les populations introduites sont diversifiées et présentent un mélange d'haplotypes des trois clades.



Deux *Ocinebrellus inornatus* en phase de ponte, déposant leurs capsules ovigères sur un rocher.



Chaîne de *Crepidula fornicata*. Dans chaque empilement en chaîne, les individus les plus jeunes (en haut de chaîne) sont des mâles, les plus âgés (en bas de chaîne) sont des femelles (cas d’hermaphrodisme protandre).



Chez l'espèce indigène *Nassarius reticulatus*, la prévalence (% d'individus infectés) en digènes (trématodes parasites) est élevée durant toute l'année et constitue une source de mortalité. Chez l'espèce introduite *Cyclope neritea*, la charge parasitaire est quasiment nulle, ce qui représente un avantage en terme de survie par rapport à l'espèce autochtone.