

Processus et dynamique d'installation des espèces introduites en milieu marin : une illustration avec l'algue brune asiatique *Undaria pinnatifida*

par Marie Voisin, Claire Daguin, Carolyn Engel, Daphné Grulois, Cédric Javanaud & Frédérique Viard

Unité « Adaptation & Diversité en Milieu Marin » (UMR CNRS-UPMC 7144), Équipe Évolution et Génétique des Populations Marines, Station Biologique de Roscoff, Place Georges-Teissier, BP 74, 29682 Roscoff cedex.
Correspondance : voisin@sb-roscoff.fr; viard@sb-roscoff.fr

Reçu le 22 juin 2007

RÉSUMÉ

Les introductions biologiques sont en constante augmentation et sont reconnues comme la deuxième cause de diminution de la biodiversité, après la fragmentation ou la disparition des habitats. Au delà de la menace qu'elles représentent pour l'équilibre des écosystèmes, les espèces introduites constituent des modèles privilégiés pour aborder des questions fondamentales en écologie et en évolution, telles que les modalités de la dispersion et les capacités d'adaptation. Dans ce contexte, les espèces introduites à une échelle mondiale et dans un large spectre d'environnements sont des modèles particulièrement intéressants. Elles offrent en effet l'opportunité de comparer les mécanismes responsables de l'introduction et de l'installation durable entre différentes régions d'introduction et/ou habitats. Dans cet article, nous présentons quelques uns des aspects liés aux processus d'introduction et illustrons l'intérêt de l'analyse du polymorphisme

génétique pour leur étude. Le modèle utilisé ici est l'algue brune *Undaria pinnatifida* introduite mondialement en moins de 30 ans. Nos résultats montrent que *i)* de multiples schémas d'introduction ont favorisé l'introduction de cette algue à une échelle mondiale, soulignant la nécessité d'étudier les espèces en regard de l'écosystème envahi, *ii)* que les récurrences d'introduction sont essentielles dans la dynamique globale d'installation et que *iii)* si les activités anthropiques sont responsables de l'introduction primaire, elles peuvent également constituer des « réservoirs » et agir dans l'établissement durable des espèces introduites dans les milieux naturels. Ces résultats démontrent qu'en regard de la complexité des processus agissant sur l'installation des espèces introduites, la prise en compte de dimensions à la fois spatiale et temporelle dans l'étude des espèces introduites est indispensable.

SUMMARY Introduction and establishment processes of marine species: a study case with the japanese brown kelp *Undaria pinnatifida*

The number of biological introductions has increased since the 1970's and is now considered as the second major cause of the biodiversity erosion, after fragmentation or disappearance of habitat. Beyond the threat they represent for the ecosystem equilibrium, introduced species are interesting models to study fundamental issues in ecology and evolution like the processes of dispersal and adaptation to novel environments. In this context, species introduced over a large geographic range and spectrum of habitats provide an excellent opportunity for comparing the mechanisms that promote introduction and settlement between different environments. In this paper, based on a case study, the worldwide introduction of the brown alga *Undaria pinnatifida*, and on the use of

molecular tools, we aim at examining several processes promoting or occurring during biological introductions. Our results showed that *i)* multiple processes can account for the success of the pandemic introduction of this alga, highlighting the necessity to study introduced species in relation with the ecosystem they invaded, *ii)* the recurrence of introductions is a critical component in the dynamics of settlement and *iii)* human activities can play a major role not only during the primary introduction but also for the sustainable settlement of introduced species in natural environments by providing reservoir of migrants. Taken together, these results demonstrate that the complexity of mechanisms occurring in biological invasion require spatial but also long-term analysis.

INTRODUCTION

Les aires de répartition des espèces et la composition des peuplements résultent de phénomènes évolutifs pro-

gressifs et rythmés par des phénomènes géologiques ou climatiques à grande échelle. Les peuplements se modifient ainsi à l'échelle des temps géologiques, en fonction des phénomènes de compétition, de spéciation et d'adap-

tation des espèces les constituant. Les introductions biologiques, au contraire, sont définies comme l'apparition soudaine et imprévisible d'espèces originaires d'aires géographiques éloignées (Carlton, 1996a). Ce phénomène n'est pas nouveau en milieu marin, puisque dès les premiers voyages transcontinentaux, des espèces fixées sur les coques des caravelles ont été transportées et introduites hors de leur aire naturelle de distribution (Carlton, 1996a). À l'heure actuelle, près de 3 000 espèces sont transportées, chaque jour, dans les eaux de ballast des navires et sont susceptibles d'être dispersées hors de leur aire native (Carlton, 1996b). Seule une faible proportion de ces espèces introduites dans une nouvelle aire s'établit durablement, et une part encore plus faible pose de véritables problèmes (Williamson, 1996). Néanmoins, compte tenu de l'intensification des activités humaines et du très grand nombre d'espèces transportées, les cas d'invasions biologiques sont en constante augmentation depuis le début des années 1970 et sont désormais considérés comme l'une des principales menaces de la biodiversité, particulièrement en zones côtières (Mooney & Cleland, 2001 ; Sakai *et al.*, 2001 ; Grosholz, 2002).

Les invasions biologiques sont souvent des phénomènes irréversibles, tant les efforts et les coûts d'éradication sont importants (Myers *et al.*, 2000) et les stratégies par lutte biologique risquées (Bax *et al.*, 2001). Anticiper et prévoir apparaissent comme les principales solutions soit en empêchant l'introduction initiale, soit en proposant des stratégies de lutte dans les premiers stades d'introduction (*i.e.* avant la prolifération conduisant à l'invasion). De nombreuses études récentes ont essayé de synthétiser les mécanismes d'introduction et les caractéristiques communes aux introductions biologiques. L'objectif est de définir le « profil type » d'une espèce invasive et d'identifier les écosystèmes pouvant être envahis (Kolar & Lodge, 2001 ; Rejmanek & Reichard, 2001 ; Sax *et al.*, 2005). Bien qu'un certain nombre de critères semble commun à de nombreuses espèces introduites (par exemple, des temps de génération courts, de la reproduction asexuée, une production importante de propagules, etc.) et à de nombreux écosystèmes envahis (ex : milieux perturbés, voir Lozon & MacIsaac, 1997), les nombreux contre-exemples empêchent toute généralisation (Ruiz *et al.*, 1997). Facon *et al.* (2006) attribuaient finalement notre faible capacité de prédiction au fait que la majorité des études s'intéresse aux espèces introduites et aux écosystèmes envahis séparément, plutôt qu'à leur adéquation.

Au-delà de l'étude de leurs conséquences et de leur gestion, les espèces exotiques représentent d'excellents modèles d'étude des processus de colonisation et d'adaptation des espèces dans de nouveaux habitats. L'introduction d'espèces dans un nouvel environnement, dans lequel elles ne sont *a priori* pas adaptées, permet en effet d'aborder des questions fondamentales d'écologie, d'évolution et de biogéographie à une échelle de temps très courte et de mesurer directement certains processus, comme les capacités de dispersion des espèces ou les taux d'évolution (Reznick & Ghahambor, 2001).

Les espèces introduites à large spectre de distribution, quelque fois mondial, sont dans ce contexte des modèles d'étude privilégiés puisqu'ils offrent l'opportunité de comparer les processus écologiques et évolutifs responsables de leur installation initiale, de leur maintien local, de leur dispersion et de leur installation durable, entre les différentes régions d'introduction. L'algue brune *Undaria pinnatifida* est un exemple emblématique de ces espèces qui ont parfaitement réussi leur installation à une échelle mondiale. Originaires d'Asie, elle a colonisé depuis les années 1970 et en moins de 30 ans la plupart des océans du globe ; elle est aujourd'hui présente en Australie et Nouvelle-Zélande, en Europe (mer Méditerranée, océan Atlantique, Manche et mer du Nord), Argentine et États-Unis (côtes de Californie) ainsi qu'au Mexique (Silva *et al.*, 2002). En Europe, comme dans son aire d'origine, cette espèce est cultivée pour l'alimentation humaine, mais des populations se développent également dans les ports, marinas et autres types d'enrochements ainsi qu'en milieu naturel rocheux parmi les espèces algales locales. *U. pinnatifida*, définie comme l'une des espèces d'algues présentant les plus forts potentiels d'invasion (Nyberg & Wallentinus, 2005), a ainsi été introduite avec succès à l'échelle mondiale sur un large spectre d'environnements et accroît progressivement sa répartition au sein des régions d'introduction, en marge des activités anthropiques.

Dans cet article, nous ferons le point sur quelques questions relatives aux processus d'introduction biologique et d'expansion géographique en utilisant *U. pinnatifida* comme exemple. Nous nous intéresserons en particulier aux questions suivantes :

1 - Comment une espèce parvient-elle à coloniser de multiples environnements ? Est-ce que les mêmes vecteurs d'introduction sont intervenus dans les différentes régions d'introduction ?

2 - Quelle influence les activités anthropiques peuvent-elles avoir sur l'expansion des populations d'une espèce introduite par rapport aux capacités intrinsèques de l'espèce à se disperser ? En d'autres termes, une fois le processus d'introduction primaire réalisé (depuis l'aire native vers la région d'introduction), quelle est la part des activités humaines dans la dispersion régionale et locale de l'espèce ?

Ces différents aspects des introductions biologiques seront abordés ici grâce aux résultats d'études basées sur l'analyse du polymorphisme génétique selon les méthodes et concepts de la génétique des populations. Ces outils moléculaires sont des compléments essentiels aux observations des relevés de terrain et aux expériences d'écologie (Sakai *et al.*, 2001). Ils permettent en particulier de retracer l'histoire des introductions et d'identifier des introductions cryptiques (*i.e.* nouveaux événements d'introduction non distinguables des premiers sur le terrain) et des espèces cryptogéniques (*i.e.* espèce dont le statut introduit vs. natif est ambigu du fait de très fortes interactions avec les activités humaines), de caractériser les taux et les distances de dispersion efficace dans les régions d'introduction, d'analyser des traits

d'histoire de vie ou encore d'étudier l'hybridation potentielle avec la faune/flore native.

INTRODUCTION INITIALE : IDENTIFIER LES SOURCES ET LES VECTEURS

L'identification des sources et des vecteurs d'introduction est cruciale dans l'étude des processus d'installation d'une espèce exotique. En effet, le potentiel d'invasibilité, tel qu'il est décrit par Williamson & Fitter (1996), est en relation directe avec les conditions biotiques et abiotiques des milieux d'origine. Plus spécifiquement, en déterminant quels sont les points d'origine et les vecteurs d'introduction (ex : culture, eaux de ballast), il est possible de canaliser et de limiter les récurrences d'introductions à l'origine d'un renforcement des populations nouvellement installées. La détermination de la zone d'origine permet également d'avoir un référentiel quant à l'environnement dans lequel a évolué l'espèce et donc de leur capacité d'évolution vis-à-vis des nouvelles conditions environnementales rencontrées.

Les différents processus d'invasion, à l'origine du succès d'installation d'une espèce, ont des signatures génétiques spécifiques – en termes de diversité et de structure génétique des populations – décelables sur de longues périodes (Fig. 1). En théorie, des introductions multiples, depuis des populations génétiquement différenciées, se

traduisent par une forte diversité dans les populations introduites. En revanche, des événements d'introduction rares ou d'un faible nombre d'individus entraînent une perte de diversité (*i.e.* goulot d'étranglement) dans les populations introduites (Fig. 1).

Ces différents scénarios ne sont pas virtuels : ils ont déjà été identifiés en milieu marin. Par exemple, dans le cas de l'algue verte *Caulerpa taxifolia*, les populations introduites en mer Méditerranée sont peu polymorphes et très proches phylogénétiquement des souches cultivées en Europe occidentale. Jousson *et al.* (1998) ont ainsi proposé que l'introduction de la caulerpe en Méditerranée serait due à des individus échappés des aquariums de la côte méditerranéenne. En revanche, chez le gastéropode *Crepidula fornicata*, les niveaux de diversité allozymiques des populations introduites européennes sont similaires à ceux trouvés dans les populations de l'aire d'origine (Dupont *et al.*, 2003); les résultats de Wolff & Reise (2002) et Dupont *et al.* (2003) suggèrent que des événements d'introduction multiples ont eu lieu depuis des populations peu différenciées de la côte est des États-Unis. Quant au gastéropode *Cyclope neritea* introduit le long des côtes atlantiques françaises, il illustre tout à fait le scénario C de la figure 1 : la diversité génétique des populations introduites est très largement supérieure à celle observée dans les populations de l'aire naturelle (Simon-Bouhet *et al.*, 2006), montrant que l'introduction a eu lieu depuis des groupes de populations génétique-

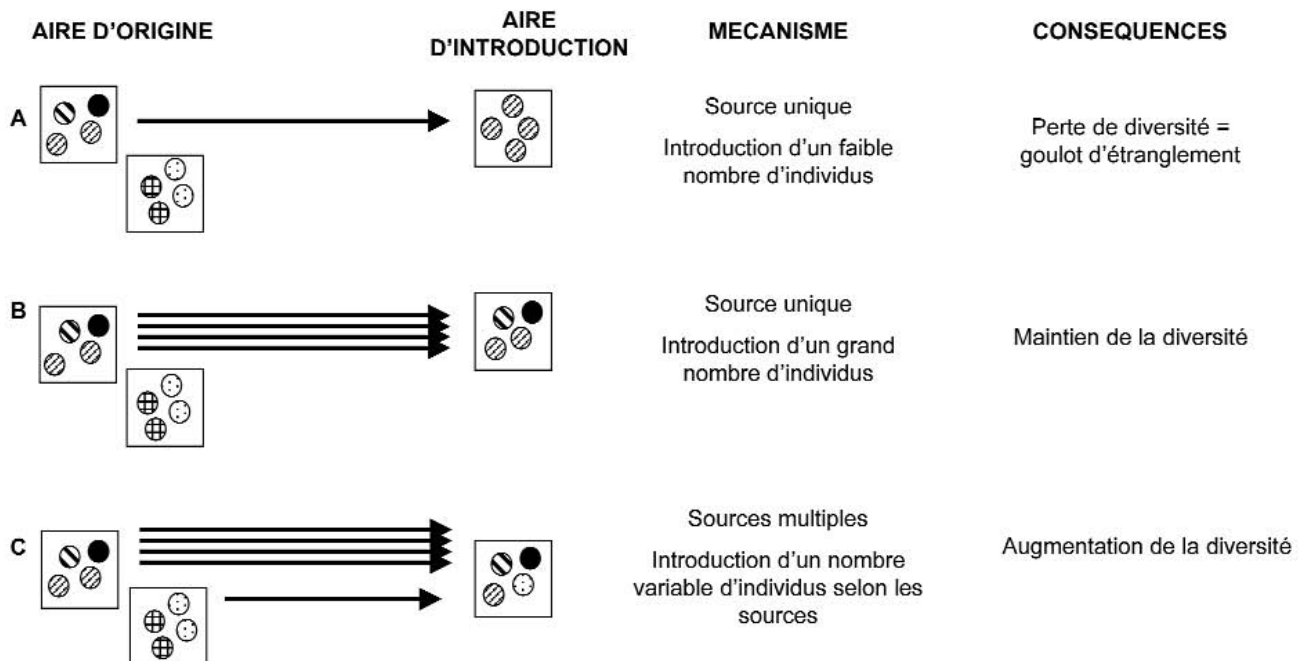


FIG. 1. – Différents scénarios d'introduction primaire et signatures génétiques associées. Chaque carré représente une population et les cercles les individus la constituant. L'identité génétique des individus est symbolisée par des figurés différents. Trois scénarios sont explicités : (A) effet de fondation (caractérisé notamment par une perte de diversité génétique entre l'aire d'origine et l'aire d'introduction) lié à l'introduction d'un nombre limité d'individus et d'un événement unique d'introduction, (B) absence d'effet de fondation due à l'introduction d'un grand nombre d'individus pouvant impliquer plusieurs événements d'introduction depuis la même source, (C) absence d'effet de fondation due à l'introduction de différentes sources qui sont génétiquement différentes; dans ce dernier scénario, la diversité génétique dans une population introduite est supérieure à la diversité génétique moyenne d'une population de l'aire d'origine.

ment différenciés et ainsi à l'origine de la mise en contact d'individus provenant de populations isolées depuis très longtemps dans leur aire naturelle.

L'introduction mondiale d'*U. pinnatifida* offre l'opportunité d'étudier si différents processus et mécanismes d'introduction ont eu lieu dans les régions d'introduction et peuvent expliquer l'apparent paradoxe de la colonisation, par cette espèce, d'un large spectre d'environnement. L'étude que nous avons réalisée (Voisin *et al.*, 2005) a porté sur des populations échantillonnées sur l'ensemble de l'aire de répartition d'*U. pinnatifida*, (*i.e.* aire d'origine asiatique et aires d'introduction européenne, australienne, américaine) et l'analyse du polymorphisme de séquences de deux régions inter-géniques mitochondriales (Engel *et al.*, 2008). Les événements d'introduction d'une espèce sont classiquement séparés en deux catégories : *i)* les introductions de types « pré-adaptés », associées à une forte diminution de la diversité génétique ou *ii)* les introductions récurrentes depuis des sources multiples, associées à une forte diversité et une forte capacité d'adaptation. Nos résultats ont montré que chez *U. pinnatifida* différents schémas d'introduction avaient eu lieu selon les régions d'introduction (Fig. 2).

En Australasie, les haplotypes (*i.e.* signature génétique mitochondriale des individus) qui composent les populations sont très divergents et la diversité génétique de

ces populations est identique voire supérieure à celle observée dans les populations de l'aire d'origine. Localement certaines populations présentent ainsi une diversité double (*e.g.* population de Dunedin en Nouvelle-Zélande, Voisin *et al.*, 2005). Ce résultat indique que des introductions récurrentes et indépendantes ont eu lieu depuis des régions d'Asie génétiquement différenciées vers l'Australie et la Nouvelle-Zélande. Ceci est en accord avec les données de trafic maritime en Nouvelle-Zélande qui avaient permis de suggérer au moins trois événements d'introduction indépendants d'*U. pinnatifida* (Hay & Luckens, 1987 ; Hay, 1990). Le succès d'introduction d'*U. pinnatifida* en Australasie serait donc dû à des introductions récurrentes *via* le trafic maritime entre l'Asie et l'Australasie.

En Europe en revanche, les haplotypes sont génétiquement proches (Fig. 2). De plus, l'haplotype majoritaire (63 %) et présent dans toutes les populations européennes est rare dans les populations naturelles asiatiques, mais présent dans les deux populations cultivées asiatiques analysées dans cette étude. L'introduction initiale d'*U. pinnatifida* en Europe a eu lieu suite à l'importation de naissains d'huîtres de *Crassostrea gigas*, depuis le Nord du Japon (Perez, 1981 ; Wolff & Reise, 2002), région ostréicole et de cultures de wakamé. Il y a ainsi eu un effet de fondation important, en comparaison de la

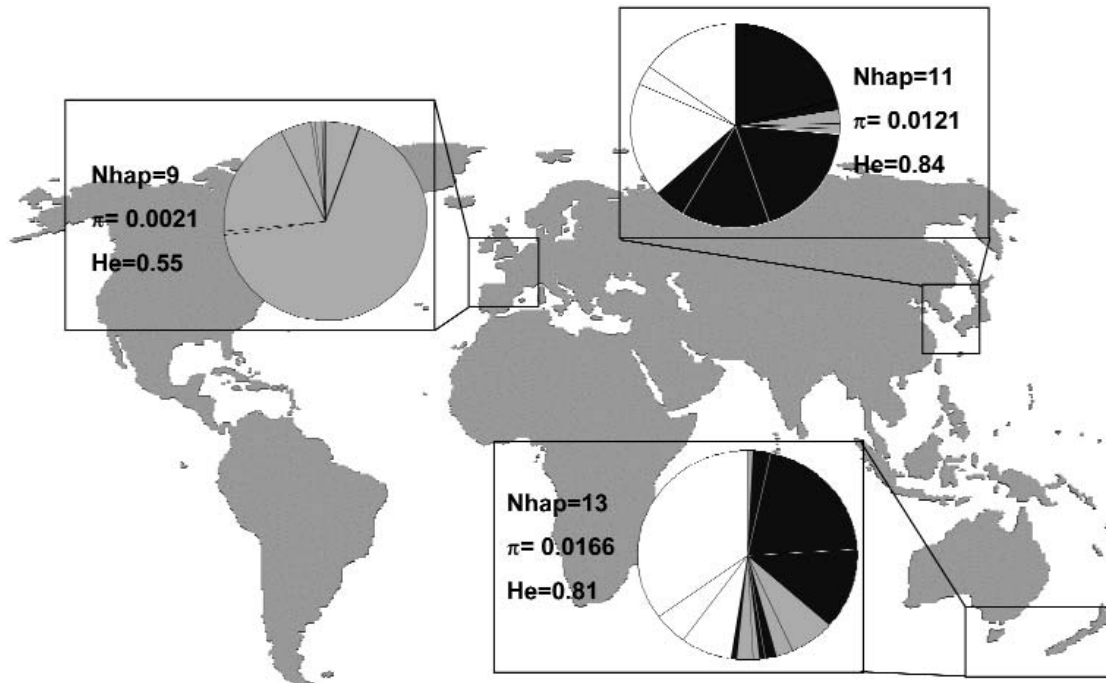


FIG. 2. – Polymorphisme génétique observé sur un échantillon de populations de l'aire d'origine (Asie) et des deux principales régions d'introduction (Europe et Australasie) d'*Undaria pinnatifida*.

Chaque camembert représente la composition génétique des populations d'une région et le code couleur (noir, gris, blanc) symbolise la proximité phylogénétique entre les différents variants génétiques. Le nombre de variants génétiques (haplotype mitochondrial, Nhap) ainsi que les indices de diversité nucléotique (π) et haplotypique (He) sont donnés pour chaque région.

Tableau I. – Quelques exemples de signature génétique associée aux processus d'introduction d'invertébrés sur les côtes européennes. La diversité génétique moyenne (H_{emoy}) ou totale (H_{etot}) est donnée pour chaque espèce, dans l'aire d'origine et dans l'aire d'introduction.

Espèce	Diversité des populations dans l'aire native	Diversité des populations dans l'aire d'introduction
<i>Crepidula fornicata</i> ¹	États-Unis (côte est) $H_{\text{emoy}} = 0,25$	France (Manche et Atlantique) $H_{\text{emoy}} = 0,23$
<i>Ocenebrellus inornatus</i> ²	Asie $H_{\text{emoy}} = 0,30$	France (Atlantique) $H_{\text{emoy}} = 0,32$
<i>Cyclope neritea</i> ³	Bassin Méditerranéen $H_{\text{emoy}} = 0,22$	France (Atlantique) $H_{\text{emoy}} = 0,74$
<i>Undaria pinnatifida</i> ⁴	Asie $H_{\text{etot}} = 0,84$	France (Atlantique) $H_{\text{etot}} = 0,55$

1 - Dupont *et al.*, 2004 ; 2 - Martel *et al.*, 2004 ; 3 - Simon-Bouhet *et al.*, 2006 ; 4 - Voisin *et al.*, 2005.

situation en Australie/Nouvelle-Zélande, lié aux activités aquacoles, le vecteur majeur d'introduction primaire et secondaire d'*U. pinnatifida* en Europe.

Le schéma d'introduction d'*U. pinnatifida* en Europe est ainsi très différent des schémas d'introduction identifiés pour de nombreuses espèces d'invertébrés introduites sur ces côtes : une récurrence d'évènements d'introductions et une forte diversité génétique dans les populations introduites ont en effet été observées chez ces espèces qui ont également eu des relations étroites avec les activités aquacoles et conchylicoles (par exemple : *Crepidula fornicata* (Dupont *et al.*, 2003) ; *Ocenebrellus inornatus* (Martel *et al.*, 2004) ; *Cyclope neritea* (Simon-Bouhet *et al.*, 2006) (Tableau I).

Ainsi, les processus d'introductions biologiques apparaissent diversifiés dans leurs mécanismes à une échelle globale. Ceci implique des stratégies de gestion adaptées non seulement pour chaque espèce mais également des ajustements spécifiques pour chaque région. La pression de propagule est un des facteurs clés dans le succès d'introduction des espèces exotiques (Lockwood *et al.*, 2005) qui pourrait expliquer le caractère aléatoire, voire paradoxal, du succès d'introduction de certaines espèces. L'intensification des transports entre deux régions, et l'intérêt de l'homme pour une espèce sont néanmoins toujours déterminants. Dans le cas d'*U. pinnatifida*, ces deux situations sont illustrées par le rôle du trafic maritime en Australasie et celui de l'aquaculture en Europe.

COLONISATION EXPANSION DANS LES RÉGIONS D'INTRODUCTION

La proximité des espèces exotiques avec les activités humaines peut également jouer un rôle prépondérant dans les mécanismes d'expansion au sein des régions d'introduction. Le transport de propagules sur de longues distances peut en effet augmenter considérablement la vitesse d'expansion géographique d'une espèce (Bossenbroek *et al.*, 2001 ; Lockwood *et al.*, 2005).

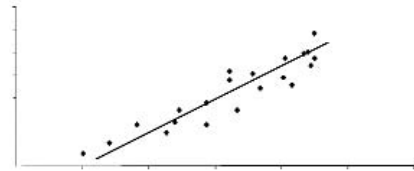
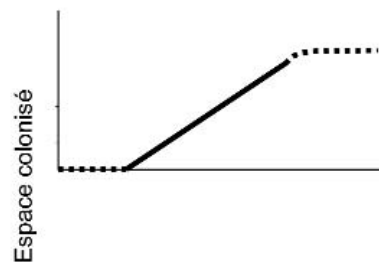
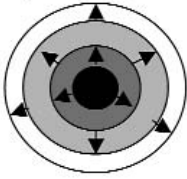
Cette probabilité de transport saltatoire, à longue distance, associée aux activités humaines fait ainsi partie

des critères utilisés par Nyberg & Wallentimus (2005) pour déterminer le caractère invasif et à risque des algues exotiques, au même titre que la tolérance des espèces aux conditions environnementales et leurs conséquences sur les écosystèmes envahis. La culture d'*U. pinnatifida* dans certaines régions d'introduction, comme la France et l'Espagne, et la capacité de se développer sur des substrats artificiels et mobiles (ex. coques des navires, coquilles de mollusques), ont ainsi largement contribué à classer *U. pinnatifida* parmi les espèces d'algues introduites présentant le plus fort potentiel d'invasion (Nyberg & Wallentimus, 2005).

Il semble que les activités humaines aient bien contribué à l'expansion de cette espèce le long des côtes européennes. En Espagne par exemple, où elle est cultivée, des populations d'*U. pinnatifida* ont été signalées dans des marinas ou à proximité d'activités aquacoles, sur l'ensemble de la façade Atlantique. Chacun de ces points chauds d'activité humaine peut représenter un noyau de dispersion source pour l'expansion de l'espèce. Expansion graduelle ou saltatoire, deux scénarios qui peuvent être testés avec des approches de génétique des populations (Figs 3A et 3B). Dans le cas d'*U. pinnatifida*, afin de distinguer l'importance relative des processus de colonisation graduelle et de dispersion saltatoire liée aux activités humaines, nous avons étudié la structure génétique de 8 populations espagnoles, avec 10 locus microsatellites (Voisin *et al.*, en préparation). Aucune relation entre la distance génétique et la distance géographique des populations, caractéristique d'une dispersion naturelle graduelle, n'a été révélée (Fig. 3C). Les échanges entre bassins conchylicoles et les trajectoires des bateaux sont aléatoires, sans continuité particulière. L'absence de structure géographique des populations suggère donc que la colonisation de la côte espagnole aurait été largement favorisée par le transport d'individus fixés sur les coques de bateaux de marinas en marinas ou par des échanges entre bassins aquacoles.

Des introductions secondaires au sein des régions d'introduction accélèrent donc le phénomène d'introduction d'*U. pinnatifida* à l'échelle européenne. D'autres espèces exotiques, dont le succès d'introduction est particulièrement remarquable, ont également profité des activités humaines pour augmenter rapidement leur

A- dispersion graduelle



B- dispersion saltatoire

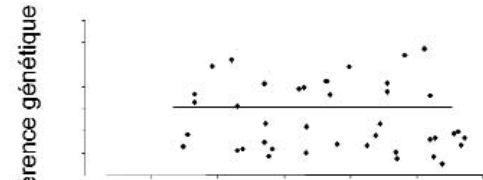
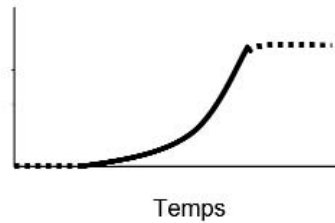
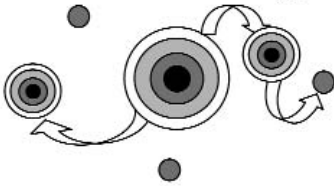
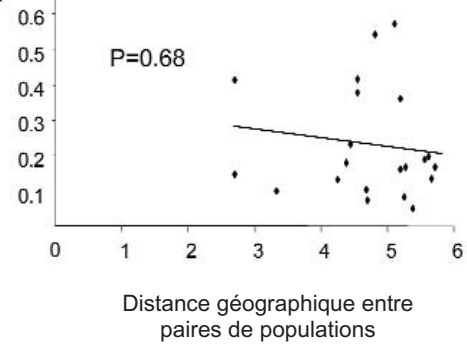
C- dispersion d'*Undaria pinnatifida* en Galice

FIG. 3. – Dynamique spatio-temporelle d'expansion dans une région d'introduction en fonction de modes de dispersion graduel ou saltatoire et conséquences génétiques associées (adapté de Dupont 2004).

A) Une dispersion graduelle depuis le point d'introduction initial (cercles concentriques autour du cercle noir) implique généralement une expansion spatiale lente et progressive au cours du temps. Sous ce scénario, les différences génétiques entre paires de populations sont une fonction linéaire de la distance géographique les séparant (modèle d'isolement par la distance).

B) Une dispersion saltatoire à partir du point d'introduction initial conduisant à la formation de populations satellites à plus ou moins longue distance se traduit par un schéma d'expansion géographique importante et rapide. L'aspect aléatoire de la formation des nouvelles populations ne se traduit pas par un modèle d'isolement par la distance.

C) Illustration avec le cas d'*U. pinnatifida* : l'absence de modèle d'isolement par la distance montre le rôle important de la dispersion par les bateaux et les activités aquacoles dans l'expansion régionale.

répartition dans les régions d'introduction. C'est notamment le cas de *C. fornicata*, dont la colonisation à grande échelle a largement été favorisée par les échanges entre bassins conchylicoles français (Wolff & Reise, 2002 ; Dupont *et al.*, 2003). Dans le cas de l'expansion de la moule zébrée *Dreissena polymorpha*, les observations de terrain suggéraient une expansion graduelle et les analyses du polymorphisme de six locus microsatellites ont révélé que des phénomènes de dispersion saltatoire, liés au trafic maritime, avaient également favorisé son expansion rapide (Wilson *et al.*, 1999).

Ces introductions secondaires au sein de la région d'introduction sont à l'origine d'une installation de nouvelles populations, y compris dans des habitats plus favorables à l'espèce, ou à des renforcements démographiques de populations déjà installées favorisant alors leur installation voire leur prolifération locale. Globalement, les activités humaines au sein de la région d'introduction

agissent comme des vecteurs de dispersion à longue distance ou des réservoirs (*i.e.* de sources potentielles récurrentes) de propagules augmentent la probabilité d'installation durable des populations. Le rôle de réservoir joué par des populations situées au contact direct des activités humaines a été analysé chez *U. pinnatifida* dans une baie particulièrement colonisée de la côte bretonne, la baie de Saint-Malo, où trois types de populations coexistent : *i*) des populations cultivées maintenues par l'homme et récoltées à maturité, *ii*) des populations dans les marinas, sur les pontons et les coques des bateaux et *iii*) des populations en milieu naturel rocheux, au milieu de espèces indigènes comme *Laminaria digitata* et *Himantalia elongata*. Les deux premiers types de populations pourraient jouer un rôle de sources, permettant le maintien des populations naturelles.

Afin d'analyser les relations entre la diversité génétique de ces populations et les activités humaines et de

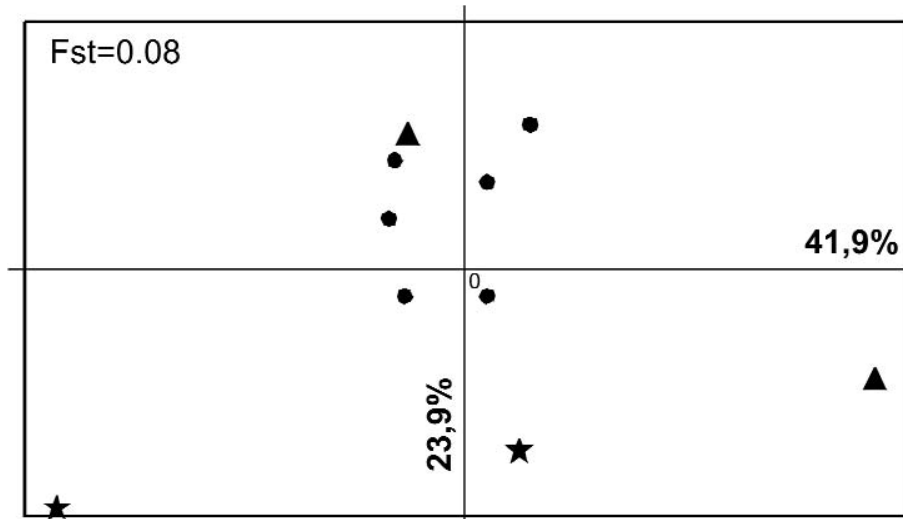


FIG. 4. – Résultats d'une analyse en composante principale basée sur les fréquences alléliques obtenues dans 10 populations d'*Undaria pinnatifida* de la baie de Saint-Malo en 2006. La position des populations les unes par rapport aux autres est fonction de leur différence génétique. Les deux premiers axes expliquent 65,89 % de la variance totale. Les populations cultivées sont représentées par une étoile (★), les populations des marinas par des triangles (▲) et les populations de milieu rocheux par des points (●).

déterminer le rôle de ces activités dans le renforcement des populations de milieu rocheux, nous avons analysé 10 populations (2 cultures, 2 marinas et 6 populations spontanées de milieu naturel) à l'aide de 10 locus microsatellites (Voisin & Viard, en préparation). Les différents types de populations présentent des caractéristiques génétiques contrastées et des niveaux d'interaction variables (Fig. 4).

Les deux populations cultivées sont les populations les moins diversifiées et les plus différentes génétiquement par rapport aux populations des marinas et du milieu rocheux (Fig. 4). Ce résultat peut être mis en relation avec les pratiques culturales utilisées pour l'obtention des semences, qui sont issues d'un faible nombre d'individus matures, prélevés aléatoirement dans différents sites du milieu naturel. Les populations des marinas et des milieux rocheux naturels présentent des caractéristiques communes. Leur niveau de diversité est similaire et la plupart ne sont pas génétiquement très différentes les unes des autres. Seule une des deux marinas apparaît nettement différenciée des autres populations du jeu de données (Fig. 4). Cette population est une marina fermée par une écluse, accueillant peu de bateaux. Il est donc peu surprenant que les flux de gènes entre les populations de la baie et cette population soient limités. L'absence de différences génétiques entre les populations du milieu rocheux et la seconde marina étudiée suggère en revanche un lien entre ces populations : la population d'*U. pinnatifida* dans cette marina comprend plusieurs centaines voire milliers d'individus se développant sur toutes sortes de substrats (ex : les bouts, les pontons, les coques des bateaux) et semble constituer un formidable réservoir de migrants pour alimenter les populations du milieu rocheux alentours.

CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Nos études des patrons d'introduction et de colonisation d'*U. pinnatifida* ont révélé que différents processus

d'introduction et d'expansion avaient favorisé l'installation de cette algue sur un large spectre d'environnements et d'habitats en dehors de son aire de répartition. Les activités humaines, comme l'aquaculture, le trafic maritime et les activités nautiques ont largement contribué à ce succès. Néanmoins, les populations d'*U. pinnatifida* semblent désormais installées durablement dans l'environnement naturel, hors des habitats fortement anthropisés. Il apparaît indispensable de suivre l'évolution de ces populations (par exemple pour analyser les processus d'adaptation locale ou examiner l'évolution démographique des populations), ainsi que les modifications des écosystèmes envahis, grâce à des études à long terme. L'intégration d'une dimension temporelle à l'étude des introductions biologiques est nécessaire pour le développement de stratégies de gestion de ces espèces exotiques installées durablement. À l'heure actuelle, par manque de données empiriques et de cadre théorique, il est difficile de prédire comment les espèces exotiques vont évoluer dans les environnements envahis et quels vont être leurs impacts à long terme (Strayer *et al.*, 2006).

Remerciements. – MV remercie la Région Bretagne pour avoir financé son allocation de recherche doctorale (programme ARED, projet CAIN-UP, resp. FV). Cet article repose également sur des études réalisées grâce au soutien financier du CNRS (projet ATIP-Biodiversité attribué à FV) et du Réseau d'Excellence Européen « *Marine Genomics Europe* ». Les échantillonnages réalisés en Bretagne lors de la thèse de MV n'auraient pas pu être menés à bien sans l'aide précieuse des plongeurs du Service Mer & Observation, Laurent LÉVEQUE, Guillaume DE LIEGE, Wilfried THOMAS, Sylvain MERY et Yann FONTANA. Les étudiants et membres de l'équipe EGPM ont également largement participé aux suivis des populations d'*U. pinnatifida*. Mr Alain CABIOCH du club de plongée Émeraude de St-Malo nous a permis de mettre en place la logistique nécessaire sur ce site d'étude. Les cultivateurs de wakamé, Patrick PODEUR, Scarlette LECORRE, Magali MOLLA et Jean-François ARBONA, ont également toujours répondu positivement à nos sollicitations. Enfin, l'échantillonnage mondial a été réalisé grâce au concours de très nombreux collègues de par le monde (*cf.* Annexes dans Voisin *et al.*, 2005). Les auteurs remercient vivement toutes ces personnes pour leur contribution et leur collaboration à la réalisation de ces travaux de recherche.

BIBLIOGRAPHIE

- Bax N., Carlton J.T., Mathews-Amos A., Haedrich R. L., Howarth F. G., Purcell J. E. & Gray A., The control of biological invasions in the world's oceans. *Conserv. Biol.*, 2001, *15*, 1234-1246.
- Bossenbroek J. M., Kraft C. E. & Nekola J. C., Prediction of long-distance dispersal using gravity models: Zebra mussel invasion of Inland Lakes. *Ecol. Appl.*, 2001, *11*, 1778-1788.
- Carlton J. T., Biological invasions and cryptogenic species. *Ecology*, 1996a, *77*, 1653-1655.
- Carlton J. T., Pattern, process, and prediction in marine invasion ecology. *Biol. Conserv.*, 1996b, *78*, 97-106.
- Dupont L., Invasion des côtes françaises par le mollusque exotique *Crepidula fornicata* : contribution de la dispersion larvaire et du système de reproduction au succès de la colonisation. *ED Diversité du Vivant UPMC*, Paris VI, 2004.
- Dupont L., Jollivet D. & Viard F., High genetic diversity and ephemeral drift affects in a successful introduced mollusc (*Crepidula fornicata*: Gastropoda). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 2003, *253*, 183-195.
- Engel C. R., Billard E., Voisin M. & Viard F., Conservation and polymorphism of mitochondrial intergenic sequences in brown algae. *Eur. J. Phycol.*, 2008, sous presse.
- Facon B., Genton B. J., Shykoff J., Jarne P. & Estoup A. & David P., A general eco-evolutionary framework for understanding bioinvasions. *Trends Ecol. Evol.*, 2006, *21*, 130-135.
- Grosholz E., Ecological and evolutionary consequences of coastal invasions. *Trends Ecol. Evol.*, 2002, *17*, 22-27.
- Hay C. H., The dispersal of sporophytes of *Undaria pinnatifida* by coastal shipping in New-Zealand, and implications for further dispersal of *Undaria* in France. *Br. Phycol. J.*, 1990, *25*, 301-313.
- Hay C. H. & Luckens P. A., The Asian kelp *Undaria pinnatifida* (Phaeophyta: Laminariales) found in a New-Zealand harbour. *N. Z. J. Bot.*, 1987, *25*, 329-332.
- Jousson O., Pawlowski J., Zaninetti L., Meinesz A. & Boudouresque C. F., Molecular evidence for aquarium origin of the green alga *Caulerpa taxifolia* introduced to the Mediterranean Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1998, *172*, 275-280.
- Kolar C. S. & Lodge D., Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends Ecol. Evol.*, 2001, *16*, 199-204.
- Lockwood J. L., Cassey P. & Blackburn T., The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends Ecol. Evol.*, 2005, *20*, 223-228.
- Lozon J. D. & MacIsaac H. J., Biological invasions: are they dependent on disturbance? *Environ. Rev.*, 1997, *5*, 131-144.
- Martel C., Viard F., Bourguet D. & Garcia-Meunier P., Invasion by the marine gastropod *Ocenebrellus inornatus* in France. I. Scenario for the source of introduction. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 2004, *305*, 155-170.
- Mooney H. A. & Cleland E. E., The evolutionary impact of invasive species. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2001, *98*, 5446-5451.
- Myers J. H., Simberloff D., Kuris A. M. & Carey J. R., Eradication revisited: dealing with exotic species. *Trends Ecol. Evol.*, 2000, *15*, 316-320.
- Nyberg C. D. & Wallentinus I., Can species traits be used to predict marine macroalgal introductions? *Biol. Invasions*, 2005, *7*, 265-279.
- Perez R., Observations sur la biologie de l'algue japonaise *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar introduite accidentellement dans l'étang de Thau. *Science et Pêche, Bull. Inst. Pêches marit.*, 1981, *315*, 1-12.
- Rejmanek M. & Reichard S., Predicting invaders. *Trends Ecol. Evol.*, 2001, *16*, 545.
- Reznick, D. N. & Ghalambor C. K., The population ecology of contemporary adaptations: what empirical studies reveal about the conditions that promote adaptive evolution. *Genetica (Dordr)*, 2001, *112-113*, 183-198.
- Ruiz G. M., Carlton J. T., E.D. G. & Hines A. H., Global invasions of marine and estuarine habitats by non-indigenous species: mechanisms, extent, and consequences. *Am. Zool.*, 1997, *37*, 621-632.
- Sakai A. K., Allendorf F. W., Holt J. S., Lodge M., Molofsky J., K.A. W., Baughman S., Cabin R. J., Cohen J. E., Ellstrand N. C., Mc Cauley D. E., O'Neil P., Parker I. M., Thompson J. N. & Weller S. G., The population biology of invasive species. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 2001, *32*, 305-332.
- Sax D. F., Stachowicz J. J. & Gaines S. D., Species invasions – Insights into ecology, evolution and biogeography – 2005, Sinauer Associates, Inc.
- Silva P. C., Woodfield A. R., Cohen A. N., Harris L. H. & Goddard J. H. R., First report of the Asian kelp *Undaria pinnatifida* in the northeastern Pacific Ocean. *Biol. Invasions*, 2002, *4*, 333-338.
- Simon-Bouhet B., Garcia-Meunier P. & Viard F., Multiple introductions promote range expansion of the mollusc *Cyclope neritea* (Nassaoridae) in France: evidence from mitochondrial sequence data. *Mol. Ecol.*, 2006, *15*, 1699-1711.
- Strayer D. L., Eviner V. T., Jeschke J. M. & Pace M. L., Understanding the long-term effects of species invasions. *Trends Ecol. Evol.*, 2006, *21*, 645-651.
- Voisin M., Engel C. R. & Viard F., Differential shuffling of native genetic diversity across introduced regions in a brown alga: Aquaculture vs. maritime traffic effects. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2005, *102*, 5432-5437.
- Voisin M., Javanaud C. & Viard F., Secondary introductions or natural expansion of populations of the introduced brown alga *Undaria pinnatifida* in Europe? En préparation.
- Voisin M. & Viard F., Populations of the brown alga *Undaria pinnatifida* suffering different anthropogenic pressures exhibited different genetic characteristics. En préparation.
- Williamson M., Biological invasions, 1996 London, Chapman & Hall.
- Williamson M. H. & Fitter A., The characters of successful invaders. *Biol. Conserv.*, 1996, *78*, 163-170.
- Wilson A. B., Naish K.-A. & Boulding E. G., Multiple dispersal strategies of the invasive quagga mussel (*Dreissena bugensis*) as revealed by microsatellites analysis. *Can. J. Fish Aquat. Sci.*, 1999, *56*, 2248-2261.
- Wolff W. J. & Reise K., Oyster imports as a vector for the introduction of alien species into northern and western European coastal waters. In: Leppakoski E. (Ed.) Invasive aquatic species of Europe. 2002, Kluwer Academic Publishers, Netherlands, pp. 193-205.