

Invasion des îles basses des Tuamotu (Polynésie française) par l'algue brune *Turbinaria ornata*. Etude des flux géniques et de la structuration génétique des populations

Coordinatrice : Claude PAYRI

Université de la Polynésie française en délégation à l'IRD de Nouméa, Nouvelle-Calédonie

Participants

Audrey ROHFRIETSCH, Jeune Equipe *Terre Océan*, Université de Polynésie française, Laboratoire *Génomés, Populations, Interactions, Adaptation* UMII, CNRS, Ifremer UMR 5171

François BONHOMME, Laboratoire *Génomés, Populations, Interactions, Adaptation* UMII, CNRS, Ifremer UMR 5171

Valérie STIGER, *LEBHAMEA* 3877, IUEM, Université de Bretagne Occidentale

Mots clés : biologie des populations – phylogénie – phylogéographie - génétique des populations – *Turbinaria* - espèce invasive

Summary

In the 1980s, the Indo-Pacific brown alga *Turbinaria ornata* underwent a population explosion in the high islands of the Society archipelago (French Polynesia). The alga has recently spread into the Tuamotu atolls, indicating that it has become invasive. Drifting algal thalli from the Societies has been suggested as the means of colonisation of the Tuamotu, while the settlement of a population is then controlled locally by short-distance dispersal of germlings released by fixed thalli.

Population biology has been explored in terms of maturity, size structure, density and sex-distribution and the results were congruent with those published by Stiger and Payri (1999, 2005). Populations of this gynodioecious species are characterized by a high frequency of female thalli and recruits. Morphology and phenology are controlled by environment factors such as hydrodynamism and open surfaces for fixation. This apparent plasticity led us to investigate the phylogenetic relationships between the different species of *Turbinaria*.

The phylogeny has confirmed *T. ornata*, *T. conoides*, *T. decurrens*, *T. turbinata* and *T. foliosa* as true species and allowed a re-interpretation of some morphological characters erroneously considered to distinguish species.

The genetic structure of *T. ornata* was explored at different geographic scales (reef, island, archipelago and world wide), to identify the origin of the Tuamotu populations and quantify gene flow. Phylogenies based on *ITS2*, *Rubisco* large subunit and spacer, chloroplast elongation factor *TufA* and mitochondrial sequences data were constructed at a larger geographical scale with four other *Turbinaria* species. Two of them (*T. ornata* and *T. decurrens*) show very small divergences (less than 0.44%) at very large scales (more than 15 000 km). This weak divergence testifies to large dispersal capabilities that underscore the potentially invasive nature of the species.

Mitochondrial, chloroplast, ribosomal and nuclear markers with different evolutionary rates were used together with RAPD to estimate gene flow through French Polynesia. All these markers were monomorphic at the Polynesian scale, except one *Anonymous* locus with two alleles that indicated a strong genetic structure and high heterozygote deficiencies. A significant correlation between allele frequency and hydrodynamism was revealed. This locus might be linked to a gene under selection but the structure could also be due to habitat fragmentation and genetic drift. Our results do not allow us to infer the origin of the population that has invaded the Tuamotu. Nevertheless, the fact that a specimen from Rangiroa (Tuamotu) differs for three loci from all the other samples of French Polynesia

might even allow us to hypothesise that the Rangiroa populations are not of purely Tahitian origin.

Résultats

Scientifiques

Éléments de biologie des populations de *T. ornata* en Polynésie française

L'analyse des classes de taille a révélé un effet possible de la zone géomorphologique avec une distribution bimodale (présence de deux cohortes) sur les récifs frangeants et une distribution unimodale sur le récif-barrière et la crête. Certaines populations montrent un profil en L très marqué. Ce profil indique un cycle de disparition des plus grandes classes de taille (par arrachage lors des fortes houles) et d'apparition de petites classes de taille qui atteste d'une forte capacité de reproduction assurée par la coexistence des modes asexué et sexué.

Les populations sont composées majoritairement d'individus femelles (> 80,95%) et d'individus monoïques (< 19,5%). Les mâles sont très rares, seuls deux ont été prélevés dans les quadrats (un pour la crête et l'autre pour le récif-barrière de Bora Bora). Cette répartition confère à cette espèce les caractères d'une espèce gynodioïque.

Pour les îles hautes, un gradient décroissant de la taille moyenne des individus du récif frangeant vers la crête a été observé. Le nanisme observé sur la crête peut être interprété comme une réponse à l'action des vagues (Payri, 1984). La taille maximale des individus est également limitée par la hauteur d'eau.

Concernant la densité, des différences significatives existent entre les zones géomorphologiques. La plus forte densité est observée sur le récif-barrière. La densité diminue vers le récif frangeant et la crête pour laquelle la valeur observée est la plus faible. Ce gradient de densité peut être expliqué par la distribution de substrat disponible qui est plus abondant sur le récif-barrière que sur le frangeant et la crête.

Les indices de maturité les plus importants sont observés dans les zones telles que la crête et le récif frangeant qui sont soumises à des variations importantes des facteurs du milieu. Les populations de la crête sont largement exposées à l'action des vagues et aux radiations solaires alors que les populations des récifs frangeants sont soumises aux variations de salinité (apport en eau douce des îles), de température et au faible renouvellement des eaux.

La population de l'atoll est significativement différente des populations d'île haute pour toutes les variables étudiées. C'est en effet pour la population de Rangiroa que les valeurs de taille moyenne des individus et d'indice de maturité sont les plus faibles, et que la densité est maximale. Ces populations nouvelles sont bien différentes des populations dites « anciennes » en ce qui concerne la biologie des populations. Plusieurs facteurs peuvent expliquer ces différences. Les populations néo-installées ne sont pas au même stade d'évolution que les populations « anciennes » des îles hautes. Il est également possible que les conditions soient moins favorables sur les atolls que sur les îles hautes très anthropisées de l'archipel de la Société où les récifs coralliens sont en moins bonne santé et où l'apport en nutriments d'origine anthropique est beaucoup plus important.

Phylogénie et phylogéographie du genre *Turbinaria*

Les différentes espèces décrites et étudiées sont bien génétiquement distinctes et forment des clades monophylétiques. Les critères morphologiques d'identification sont donc *a priori* de bons critères en ce qui concerne *T. foliosa*, *T. turbinata* et *T. decurrens*. Un morphotype

particulier, ne pouvant pas être assigné à un variant génétique, a été mis en évidence pour *T. conoides* et peut être une source de confusion entre *T. ornata* et *T. conoides*.

Les divergences nettes entre les différentes espèces étudiées (*T. ornata*, *T. conoides*, *T. decurrens*, *T. turbinata* et *T. foliosa*) sont très faibles ce qui suggère des événements de spéciation récente. La divergence nette entre *T. ornata* et *T. conoides* pour l'ITS-2 est de 0,747 %. L'horloge moléculaire de Bakker (1995), basée sur les algues et les plantes vertes prédit 0,8 à 2 % de divergence par million d'années pour la région des ITS. D'après cette horloge, la divergence entre *T. ornata* et *T. conoides* aurait eu lieu il y a 350 000 à 900 000 ans. L'espèce *T. decurrens* aurait quant à elle divergé il y a un à trois millions d'années.

T. turbinata, seule espèce de l'Atlantique dans notre étude, montre une divergence d'environ 7,5 % (pour l'ITS-2) par rapport à *T. ornata*, *T. conoides* et *T. decurrens*. Cette divergence remonterait à environ 3 à 9 millions d'années, ce qui pourrait correspondre à l'émergence de l'isthme de Panama qui s'est achevée il y a environ 3 millions d'années.

T. foliosa semble avoir divergé il y a beaucoup plus longtemps, la divergence entre cette espèce et les autres est d'environ 12% (toujours pour l'ITS-2). Elle aurait donc divergé au cours du Miocène peut-être en relation avec la fermeture de la Téthys il y a 10-12 millions d'années.

Pour deux de ces espèces (*T. decurrens* et *T. ornata*), des diversités très faibles ($< 0,0044 \pm 0,0014$) ont été observées à très grande échelle géographique incluant les océans Indien et Pacifique. Cette très faible diversité génétique pourrait être le résultat d'une expansion récente et très rapide pour ces espèces. Pour expliquer ceci, on peut émettre plusieurs hypothèses. Dans un premier scénario, un génotype avantageux et principalement clonal, doué d'un important potentiel invasif, s'étend très rapidement au détriment d'autres génotypes moins performants qu'il supplante. Dans un autre scénario, les espèces sont normalement sexuées, mais subissent des alternances de forts événements de mortalité suivis d'une recolonisation de l'aire de répartition à partir d'une origine unique et très peu diversifiée. Dans tous les scénarios, il est nécessaire que la diffusion des génotypes se passe suffisamment vite à l'échelle de la planète pour qu'aucune différenciation génétique ne soit détectée sur de très grandes distances.

Concernant l'origine des populations néo-colonisées des Tuamotu, le fait qu'un échantillon de Rangiroa se différencie de tous les autres échantillons de Polynésie française pour trois locus pourrait remettre en cause une origine purement tahitienne des populations de Rangiroa.

Génétique des populations de *Turbinaria ornata* en Polynésie française

La faible diversité observée à l'échelle mondiale se retrouve donc également à petite échelle géographique. En effet à l'exception du locus *Anonyme* aucun polymorphisme n'a été observé dans les populations de *T. ornata* en Polynésie française. La faible diversité génétique observée au sein des populations de *T. ornata* en Polynésie française pourrait s'expliquer par l'histoire relativement récente de ces populations associée à un phénomène important de dérive génétique (goulot d'étranglement, faible taille efficace, autofécondation). Cette faible diversité pourrait également être la trace d'une invasion récente par un génotype agressif.

Un déficit en hétérozygote significatif a été mis en évidence pour la quasi-totalité des populations avec le locus *Anonyme*. La faible dispersion des gamètes (moins de 90 cm) peut être à l'origine d'une reproduction entre individus apparentés et ainsi créer ces déficits en hétérozygotes. En plus de ces déficits en hétérozygotes une forte structuration des populations a été montrée ($F_{st} = 0,5251^{***}$) ainsi qu'une corrélation des fréquences alléliques avec l'hydrodynamisme ($p = 0,017$).

Deux schémas principaux pourraient expliquer la structure obtenue pour le locus *Anonyme*, l'un n'excluant pas l'autre. Le locus *Anonyme* pourrait être lié à un gène sous sélection qui

maintiendrait les deux allèles dans les populations à des fréquences différentes en fonction des conditions environnementales (ici l'hydrodynamisme). Cette structuration pourrait également être le résultat d'une fragmentation des populations avec un fonctionnement de type métapopulation. La répartition actuelle serait alors le résultat combiné de la composition des îles au départ et des effets de fondation successifs et de la dérive aléatoire dans les sous-populations de toutes petites tailles efficace. Si l'on considère le locus *Anonyme* comme étant neutre, on peut discuter de l'origine des populations des Tuamotu. Les populations des Tuamotu semblent fixées pour l'allèle noir. Ce qui pourrait être concordant avec une colonisation par des thalles provenant de Tahiti où l'allèle noir est plus fréquent. Le fait qu'il n'y ait que des allèles noirs aux Tuamotu pourrait s'expliquer soit par un effet de fondation (seul cet allèle était présent dans la population de colonisateur) ou par dérive génétique.

Actions de transferts

Ce programme a permis de sensibiliser certaines populations d'atolls, et le Service de la Pêche en charge de ces questions développe un petit réseau de surveillance de l'extension des populations de *Turbinaria* sur l'atoll de Rangiroa.

La recommandation de valoriser cette matière végétale par le ramassage des thalles dérivants et échoués a été reprise par l'expertise collégiale 'Valorisation des Substances Naturelles en Polynésie française, IRD 2004'.

Recommandations

L'étude de la phylogénie du genre *Turbinaria* a mis en évidence une forme particulière de *T. conoides* qui peut être source de confusion dans l'identification de ce taxon. En effet cette forme particulière a la caractéristique de porter des dents intramarginales. La présence de ces dents est considérée, dans la bibliographie, comme un critère d'identification de *T. ornata*. Il conviendra donc de ne pas se fier à ce seul caractère pour identifier ces deux espèces. Un examen minutieux des thalles sera nécessaire.

Bien qu'il n'y ait pas d'études sur les capacités de dispersion d'autres espèces du genre *Turbinaria*, il semblerait que ces espèces possèdent d'importantes capacités de dispersion longue distance. L'étude des flux géniques de *T. ornata* mais aussi d'autres espèces du genre ont en effet montré une capacité de dispersion efficace de ces espèces ainsi que la possibilité d'invasion rapide à l'échelle mondiale par un génotype agressif. Il conviendra donc de suivre les biomasses de ces algues sur les récifs, notamment sur les récifs situés dans les zones soumises à une forte pression anthropique. En effet, il n'est pas exclu qu'un génotype extrêmement agressif puisse se développer et envahir le monde entier très rapidement.

L'origine géographique des néopopulations n'a pas pu être clairement identifiée faute de polymorphisme suffisant pour identifier les sources potentielles. Toutefois, recommander de contrôler la propagation de cette espèce ne semble pas inutile. Une des recommandations serait celle de limiter autant que possible la dispersion à longue distance de l'espèce, en limitant notamment la dérive des radeaux qui se forment dans les lagons d'îles hautes.

Une étude réalisée en 2003 à l'université de la Polynésie française avait déjà montré l'intérêt de valoriser par le ramassage ces biomasses végétales. Il conviendrait notamment de mettre en place un réseau de collecte des biomasses dérivantes et échouées pour alimenter une filière 'macroalgues' dont les débouchés en agriculture ne sont pas à négliger (Zubia, 2003).

Pour les atolls des Tuamotu, un contrôle des populations néo-installées est recommandé par l'arrache des pieds répartis principalement dans des zones d'accès facile et de faible profondeur, et par le ramassage des thalles échoués. Ces produits pouvant être incorporés aux sols pour en augmenter leur pouvoir fertilisant (Zubia, 2003).

Conclusions et perspectives

T. ornata est une espèce présentant plusieurs caractéristiques d'espèce pionnière. Elle est douée d'un important potentiel de reproduction à la fois par la multiplication végétative et par la reproduction sexuée. C'est une espèce gynodioïque avec une fréquence très élevée de femelles dans les populations ce qui permet d'optimiser la production d'oogones et d'embryons en réduisant le coût lié à la production de mâles. Cette espèce mais également d'autres espèces du genre *Turbinaria* sont douées d'un important potentiel de dispersion rapide à très longue distance. La plasticité de ces espèces et leur capacité de résistance à des conditions difficiles leur permet de se développer rapidement dans de nouveaux environnements et ce malgré un manque de diversité génétique.

Il conviendra à l'avenir d'élargir l'étude de la biologie des populations à d'autres espèces de *Turbinaria* mais également d'étudier les différences entre les populations des *T. ornata* de Polynésie française et d'autres régions du monde où cette espèce ne se développe pas autant, afin d'essayer de comprendre les mécanismes de régulation des populations de ces espèces. En raison du manque de polymorphisme observé il n'a pas été possible de quantifier la part de multiplication végétative dans les populations de *T. ornata*. Afin de pallier ce problème, l'utilisation d'un nombre très important de marqueurs multilocus ou de marqueurs hypervariables de type microsatellite pourra être envisagée.

Principales références bibliographiques

- Bakker F.T., Olsen J.L. & Stam W.T. (1995). Evolution of rDNA sequences in the *Cladophora albidalsericea* clade (Chlorophyta). *Journal of Molecular Evolution*, 40: 640-651.
- Palumbi S.R. (1997). Molecular biogeography of the Pacific. *Coral Reefs*, 16: S47-S52.
- Payri C.E. & Naïm O. (1982). Variations entre 1971 et 1980 de la biomasse et de la composition des populations de macroalgues sur le récif corallien de Tiahura (île de Moorea, Polynésie française). *Cryptogamie: algologie*, 3: 229-240.
- Stiger V. & Payri C.E. (2005). Natural settlement dynamics of a young population of *Turbinaria ornata* and phenological comparisons with other populations. *Aquatic Botany*, 81: 225-243.
- Stiger V. & Payri C.E. (1999). Spatial and seasonal variations in the biological characteristics of two invasive brown algae, *Turbinaria ornata* (Turner) J. Agardh and *Sargassum mangarevense* (Grunow) Setchell (Sargassaceae, Fucales) spreading on the reefs of Tahiti (French Polynesia). *Botanica marina*, 42: 295-306.
- Stiger V. & Payri C.E. (1999). Spatial and temporal patterns of settlement of the brown macroalgae *Turbinaria ornata* and *Sargassum mangarevense* in a coral reef on Tahiti. *Marine Ecology Progress Series*, 191: 91-100.
- Taylor W.M. (1964). The genus *Turbinaria* in eastern seas. *Journal of the Linnean Society (Botany)*, 58: 475-487.
- Wattier R.A. & Maggs C.A. (2001). Intraspecific variation in seaweeds: The application of new tools and approaches. *Advances in Botanical Research*, 35: 171-212.

Payri Claude (2006)

Invasion des îles basses des Tuamotu (Polynésie française)
par l'algue brune *Turbinaria ornata* : étude des flux géniques
et de la structuration génétique des populations

In : Programme de recherche invasions biologiques : résumé
des principaux résultats

Paris (FRA) ; Toulouse : CNRS ; Université Paul Sababier, 213-
217

Colloque de Restitution : Programme de Recherche Invasions
Biologiques