



MASTER EN SCIENCES – TECHNOLOGIE – SANTÉ
Mention : ÉCOLOGIE



Spécialité : Écosystèmes Tropicaux Naturels et Exploités

**Statut génétique des populations de coraux
du genre *Acropora* en Guadeloupe**

Aurélien Japaud



Directeurs de stage : Claude Bouchon¹ et Cécile Fauvelot²

¹ Professeur à l'Université des Antilles et de la Guyane,
Responsable de l'équipe de recherche DYNECAR

² Chargée de Recherche au centre IRD de Nouméa (CoRéUs)

Stage effectué au sein de l'équipe de recherche DYNECAR
Campus de Fouillole de l'Université des Antilles et de la Guyane
BP 592 – 97159 Pointe à Pitre (Guadeloupe, France)

Mémoire soutenu le 24 juin 2013

* *
*

Remerciements

Je souhaite remercier l'Université des Antilles et de la Guyane et l'équipe de recherche DYNECAR pour m'avoir permis de réaliser ce stage. Je remercie également le consortium « Labex Corail » qui a financé ma bourse de stage. Je souhaite remercier le Parc National de Guadeloupe qui m'a autorisé à prélever quelques fragments de ces coraux.

Un grand merci à Claude Bouchon, mon directeur de stage et responsable de l'équipe de recherche DYNECAR, pour m'avoir accepté au sein de son équipe, pour m'avoir fourni tout le matériel nécessaire et pour avoir été à mon écoute. Merci également à Cécile Fauvelot, ma directrice de stage et chargée de recherche à l'IRD de Nouméa, qui même à 14 964 kilomètres de moi (environ et « à vol d'oiseau »), a pris le temps de partager ses connaissances et ses précieux conseils et m'a aidé à corriger les petites « pétouilles » (et les plus grosses) de mon rapport. Je les remercie également tous les deux pour m'avoir accordé toute leur confiance au cours de ce stage.

Je souhaite remercier Malika Trouillefou et Soazig Lemoine, maîtres de conférence à l'Université des Antilles et de la Guyane, et Béatrice Gaume, post-doctorante, pour m'avoir aidé et conseillé lors des moments de doute.

Merci à Sébastien Cordonnier, technicien ultra-polyvalent du laboratoire de biologie marine, pour sa gentillesse et pour m'avoir accompagné et initié aux techniques de matelotage lors des sorties en mer.

Je remercie Julie et Thibaud, mes partenaires de laboratoire pendant ce stage, mais aussi mes partenaires de plongée les week-ends, mes partenaires de vie étudiante durant ces deux années de Master et mes partenaires de que sais-je encore...

Merci également à toutes les personnes que je n'ai pas citées et qui entretiennent une agréable ambiance au laboratoire de biologie marine.

Et enfin, je souhaite remercier mille fois Maud pour sa patience, son soutien et pour bien plus encore.

Sommaire

1. Introduction	- 1 -
2. Matériel et méthodes.....	- 5 -
2.1. MODÈLES D'ÉTUDE	- 5 -
2.2. PROSPECTION ET SITES D'ÉTUDE	- 6 -
2.3. ÉCHANTILLONNAGE.....	- 8 -
2.4. EXTRACTION DE L'ADN	- 9 -
2.5. GÉNOTYPAGE	- 9 -
2.6. ANALYSE DE DONNÉES.....	- 11 -
2.6.1. Diversité génotypique	- 11 -
2.6.2. Différenciation génétique	- 11 -
2.6.3. Lien de parenté	- 12 -
3. Résultats	- 13 -
3.1. NOMBRE DE GÉNOTYPES MULTI-LOCUS ET DIVERSITÉ GÉNOTYPIQUE	- 13 -
3.2. DIVERGENCE GÉNÉTIQUE AU SEIN DES <i>ACROPORA</i>	- 15 -
3.3. DIFFÉRENCIATION GÉNÉTIQUE POUR <i>ACROPORA PALMATA</i>	- 16 -
<i>Matrice de F_{ST}</i>	- 16 -
<i>Analyse en Composantes Principales</i>	- 16 -
3.4. LIEN DE PARENTÉ.....	- 18 -
4. Discussion.....	- 19 -
<i>HYBRIDATION ET DIVERGENCE GÉNÉTIQUE DES ESPÈCES ACROPORA PALMATA ET A. CERVICORNIS</i>	- 19 -
<i>DIVERSITÉ GÉNOTYPIQUE</i>	- 21 -
<i>DISPERSION LARVAIRE ET DIFFÉRENCIATION GÉNÉTIQUE DES POPULATIONS</i>	- 23 -
<i>CONCLUSION GÉNÉRALE</i>	- 24 -
5. Références bibliographiques.....	- 25 -
6. Annexes.....	- 31 -

1. Introduction

Depuis maintenant plusieurs décades, les écosystèmes marins tropicaux caraïbes montrent des signes d'altération (Jackson, 2001 ; Knowlton, 2001 ; Pandolfi *et al.*, 2003 ; Wilkinson, 2004, 2008). Une réduction de 80% de la surface des récifs coralliens s'est ainsi produite ces 30 dernières années (Gardner *et al.*, 2003 ; Wilkinson, 2004, 2008), avec notamment un déclin dramatique des populations coralliennes d'*Acropora*. Ce déclin massif est décrit comme un évènement unique dans l'histoire écologique de ces espèces (Greenstein *et al.*, 1998 ; Wapnick *et al.*, 2004 ; Lirman *et al.*, 2010). La diminution de la couverture corallienne de coraux comme les acropores est couramment attribuée à des phénomènes de grandes envergures difficilement prédictibles (maladies, blanchiment induit par de hautes températures, dommages physiques dus aux ouragans) ainsi qu'à de nombreux autres facteurs d'origines naturelles et/ou anthropiques (Chadwick-Furman, 1996 ; Precht *et al.*, 2002 ; Wapnick *et al.*, 2004 ; Donner *et al.*, 2005 ; Williams et Miller, 2005, 2012 ; Cramer *et al.*, 2012).

Les récifs coralliens qui abritent une biodiversité élevée sont un moteur important pour l'économie d'un grand nombre de régions. Ils servent d'habitat pour de nombreuses espèces à fort intérêt commercial (mollusques, crustacés, poissons) et sont un atout pour le tourisme. De plus, les structures récifales coralliennes ont un rôle physique significatif en termes d'inhibition et de dispersion de l'énergie des vagues et de la houle et protègent ainsi les littoraux et les infrastructures côtières de l'érosion. Les espèces *Acropora palmata* (Lamarck, 1816) et *A. cervicornis* (Lamarck, 1816) ont un rôle prépondérant en termes de bio-construction et de structuration des récifs dans la Caraïbe. La morphologie, l'abondance et les taux de croissance élevés d'*A. palmata* font de cette espèce corallienne, l'une des plus importantes en termes de bio-construction de récifs. La morphologie branchue d'*Acropora cervicornis* et, dans une moindre mesure, celle d'*Acropora palmata*, sont largement responsables de l'architecture complexe des récifs et structurent ainsi spatialement l'écosystème récifal qui fournit des abris pour de nombreux autres organismes (Gladfelter, 1982 ; Bruckner, 2002 ; Burke et Maidens, 2004).

Acropora palmata et *A. cervicornis* sont les deux seules espèces du genre qui existent dans la région caribéenne par opposition aux près des 150 espèces du même genre qui structurent les récifs dans l'Indo-Pacifique. Ces deux espèces de coraux endémiques de la Caraïbe sont classées en danger critique d'extinction sur la Liste Rouge IUCN des Espèces Menacées depuis 2008. La réduction actuelle de l'abondance d'*A. palmata* et d'*A. cervicornis* associée au faible nombre d'espèces coralliennes dans la région caraïbe compromettent gravement l'écosystème récifal qui semble peu résilient et les fonctions écosystémiques associées. Dans ce contexte global, estimer la connectivité et la capacité de résilience des populations locales d'*Acropora palmata* et d'*A. cervicornis* apparaît crucial afin de mieux comprendre le fonctionnement de ces populations dans un objectif de conservation.

Évaluer la diversité génétique à l'échelle de l'espèce ou des populations régionales/locales est fondamental pour pouvoir estimer leur capacité de résilience face à des changements environnementaux rapides. En effet, une forte diversité génétique dans une population, issue notamment de la reproduction sexuée et de son brassage génétique engendrant de nouveaux génotypes, est nécessaire pour son succès d'adaptation face à des modifications de conditions environnementales (Miller et Ayre, 2004 ; Yeoh et Dai, 2009). En revanche, sans brassage génétique, la reproduction asexuée permettra de maintenir des populations bien adaptées à un environnement local mais potentiellement plus vulnérables face à des changements du milieu (Miller et Ayre, 2004). Aussi, dans une population isolée géographiquement qui ne reçoit pas ou peu de gènes, la dérive génétique entraîne la fixation de certains allèles, réduit la diversité génétique et génère ainsi une différenciation entre les populations. À l'opposé, une différenciation faible est observée entre populations génétiquement connectées.

La connectivité représente ainsi les liens qui existent entre des populations distantes. En d'autres termes, ces liens représentent les flux de gènes entre les différentes populations. Ces flux peuvent être estimés en étudiant la structure génétique et la différenciation entre ces populations. Chez la majorité des espèces marines, les flux de gènes entre les populations, et donc leur connectivité, sont maintenus grâce à la dispersion des larves. En milieu marin, la dispersion est le résultat d'une suite de phénomènes qui s'étendent depuis l'émission des gamètes jusqu'à l'installation des larves sur un récif, en passant par la probabilité de fécondation, le transport larvaire et la survie de ces larves

(Cowen *et al.*, 2007). Le déplacement des larves dans la masse d'eau est soumis à deux phénomènes : le transport passif (par les courants par exemple) et le transport actif (comportement natatoire des larves ; Ayata, 2010). Chez les coraux, la phase de recrutement correspond à la fixation de la larve sur le substrat. Pour un recrutement efficace, il faut que les larves s'installent sur le récif et survivent. De nombreux facteurs, biotiques et abiotiques sont susceptibles d'influencer et/ou de limiter la dispersion des larves.

Le déclin des populations d'*Acropora palmata* et d'*A. cervicornis* et leur statut d'espèce menacée d'extinction, a conduit la communauté scientifique depuis le début des années 2000, à s'intéresser à la structure génétique et à la dynamique des populations de ces espèces. Les études de génétique des populations ont principalement été menées sur les récifs de la Floride et des Grandes Antilles ; aussi, le statut génétique des populations des Petites Antilles est moins connu. Dans ce contexte, l'objectif principal de cette étude est de comprendre le fonctionnement de la dispersion larvaire sur les récifs de l'archipel de Guadeloupe (Petites Antilles françaises). En particulier, ce travail vise à tester l'hypothèse selon laquelle les populations des récifs de la Guadeloupe sont soumises à l'autorecruement (recrutement autochtone) avec des liens de parenté « parent - enfant » étroits entre les individus, ou l'hypothèse alternative, mais non exclusive, selon laquelle ces récifs dépendent d'autres récifs pour le recrutement larvaire (recrutement allochtone). De plus, dans le cas d'un recrutement majoritairement allochtone, les échelles spatiales auxquelles il opère seront étudiées ; à savoir, quelles sont les populations connectées par les flux larvaires et quels sont les facteurs qui peuvent expliquer les différences possiblement observées entre les récifs.

Étant donné qu'il n'est pas possible de marquer les larves pour connaître les échelles spatiales de dispersion larvaire, celles-ci ne peuvent être estimées que de façon indirecte grâce à des marqueurs génétiques hyper-polymorphes permettant d'évaluer les flux de gènes entre différentes populations. Cependant, la reproduction asexuée ou reproduction clonale, est un mode de reproduction important chez les coraux branchus qui possèdent des taux de croissance élevés, notamment chez *Acropora palmata* et *A. cervicornis* qui peuvent se propager par fragmentation (Highsmith, 1982). La reproduction asexuée par fragmentation permet l'installation d'une nouvelle colonie sur le récif par la fixation d'un fragment de branche d'une colonie déjà en place sur le récif. La nouvelle colonie et la

colonie originelle sont alors identiques génétiquement, ce sont des clones. À maturité sexuelle, les clones augmenteraient la quantité de gamètes émis par l'individu génétique cloné et donc ses possibilités de reproduction sexuée. Cela contribuerait à prévenir les taux de mortalité importants des larves et des juvéniles issus de reproduction sexuée et à répartir le risque de mortalité pour le génotype cloné. Cependant, un fort taux de clones a pour conséquence une faible diversité génétique et augmente potentiellement les dangers liés à des événements de stress pour lesquels le génotype cloné n'est pas adapté (Reusch *et al.*, 2005). Les effets à longs termes de cette reproduction clonale dépendent de la balance entre les bénéfices et les coûts de ce processus (Lirman, 2000).

Pour cette étude qui s'intéresse à la dynamique et à la structure des populations des coraux du genre *Acropora* de Guadeloupe, il conviendra dans un premier temps, de déterminer à travers les colonies échantillonnées, le nombre d'individus génétiquement uniques (les génotypes) pour pouvoir estimer dans un second temps les diversités et structures génétiques des populations de chaque espèce et leur connectivité associée.

2. Matériel et méthodes

2.1. Modèles d'étude

Les espèces *Acropora palmata* et *A. cervicornis* appartiennent à la famille des Acroporidae (Classe Anthozoa, Ordre Scleractinia) et sont retrouvées sur les récifs peu profonds de la région caribéenne, comprenant le sud-ouest du golfe du Mexique, la côte caraïbe de l'Amérique centrale et de l'Amérique du sud, l'archipel des Bahamas, et les Grandes et Petites Antilles.

Acropora cervicornis (Photo 1 - A) est appelé plus communément « corne de cerf » du fait de ces ramifications qui forment une structure complexe. Les colonies sont caractérisées par des branches cylindriques d'un diamètre de 0,25 à 1,5 centimètres qui croissent légèrement courbées ou droites. Les colonies peuvent ne pas être attachées solidement au fond. Cette espèce se développe généralement à une profondeur comprise entre 1 et 20 mètres. *Acropora palmata* (Photo 1 - B) est aussi connu sous le nom de « corne d'élan ». Les ramifications des colonies sont aplaties et arrondies aux extrémités, elles forment une structure plus simple que pour *A. cervicornis* mais beaucoup plus robuste. Considérée comme la plus grande espèce du genre *Acropora* (Veron, 2000), les plus grandes colonies peuvent faire plus de 2 mètres de haut et 4 mètres de diamètre. Ce corail est retrouvé à des profondeurs moindres qu'*A. cervicornis* (0 à 10 mètres). Le taxon appelé *A. prolifera* (Lamarck, 1816 ; Annexe 1) est un hybride de première génération des espèces *A. palmata* et *A. cervicornis* (Van Oppen *et al.*, 2000 ; Vollmer et Palumbi, 2002).



Photo 1 A - *Acropora cervicornis* - © Claude Bouchon et B - *Acropora palmata* - © Claude Bouchon

Ces coraux vivent en symbiose avec des algues du genre *Symbiodinium* qui contribuent à leur développement et leurs confèrent leur couleur.

Les deux espèces sont hermaphrodites simultanées et se reproduisent durant les mois d'août et septembre, pendant les quelques jours qui suivent une pleine lune. Après une phase larvaire pélagique de 3 à 20 jours environ (Harrison et Wallace 1990 ; Hayashibara *et al.*, 1993 ; Fogarty, 2007, 2012 ; Ritson-Williams *et al.*, 2009), la larve *planula* issue de la reproduction sexuée s'installe, se métamorphose et génère un premier squelette d'aragonite en forme de boîte cylindrique. La bouche située alors sur la partie apicale de l'animal est entourée d'une couronne de tentacules, cette nouvelle unité est appelée « polype ». L'expansion de l'organisme se fait par le bourgeonnement de nouveaux polypes à partir du polype originel. La colonie s'étend dans toutes les directions et prend la forme d'un buisson. Chaque polype est un individu qui dispose de systèmes digestif, nerveux, respiratoire et reproducteur propres. Il contribue de manière semi-indépendante à maintenir la colonie qui peut contenir des milliers de polypes. L'ensemble de la colonie issue du bourgeonnement d'un polype initial est identique génétiquement, excepté en cas de mutations somatiques (Van Oppen *et al.*, 2011). Pour les coraux, le terme « individu » peut donc être utilisé pour un polype (individu fonctionnel), une colonie (individu structural) ou un génotype (individu génétique) (Hughes *et al.*, 1992).

2.2. Prospection et sites d'étude

Afin d'identifier et de localiser des populations d'*Acropora*, l'unité de recherche DYNECAR a réalisé des prospections sur les récifs de Guadeloupe dès le début de l'année 2011. Bien que des individus soient rencontrés ponctuellement presque tout autour de l'île, peu de populations composées de plusieurs colonies ont été rencontrées. Afin de compléter les données recueillies par les missions de prospection, un poster réalisé au début du stage a été adressé aux clubs de plongée de Guadeloupe (Annexe 2).

Cinq sites ont été retenus pour supporter l'étude génétique (Figure 1). Le site de la Caye à Dupont (16°09'26''N ; 61°32'38''O) se situe à l'est de l'île de Basse-Terre au niveau du Petit Cul-de-Sac Marin (PCSM) et au large de la ville de Goyave. Le site de l'îlet Fajou (16°21'00''N ; 61°35'08''O) se trouve près de la barrière récifale qui délimite le nord du Grand Cul-de-Sac Marin (GCSM). Environ 22 km sépare la Caye à Dupont de l'îlet Fajou, mais

le détroit qui sépare l'île de Grande-Terre et l'île de Basse-Terre limite les échanges de masses d'eau entre le GCSM au nord et le PCSM au sud. La Tête à l'Anglais ($16^{\circ}22'53''N$; $61^{\circ}45'53''O$) est un îlet situé au large de la pointe nord de l'île de Basse-Terre, à environ 20 km de l'îlet Fajou. Les îlets de Pigeon ($16^{\circ}10'00''N$; $61^{\circ}47'24''O$) se situent à l'ouest de l'île de Basse-Terre au large de l'anse à Galets, à environ 25 km de la Tête à l'Anglais. Le site de la Pointe à Lézard ($16^{\circ}08'23''N$; $61^{\circ}46'46''O$) se trouve au nord de la ville de Bouillante et à environ 3 km au sud des îlets de Pigeon (Figure 1).

Les sites de l'îlet Fajou, de la Tête à l'Anglais et des îlets de Pigeon sont compris dans le « cœur » du Parc National de Guadeloupe et constituent des aires marines protégées.

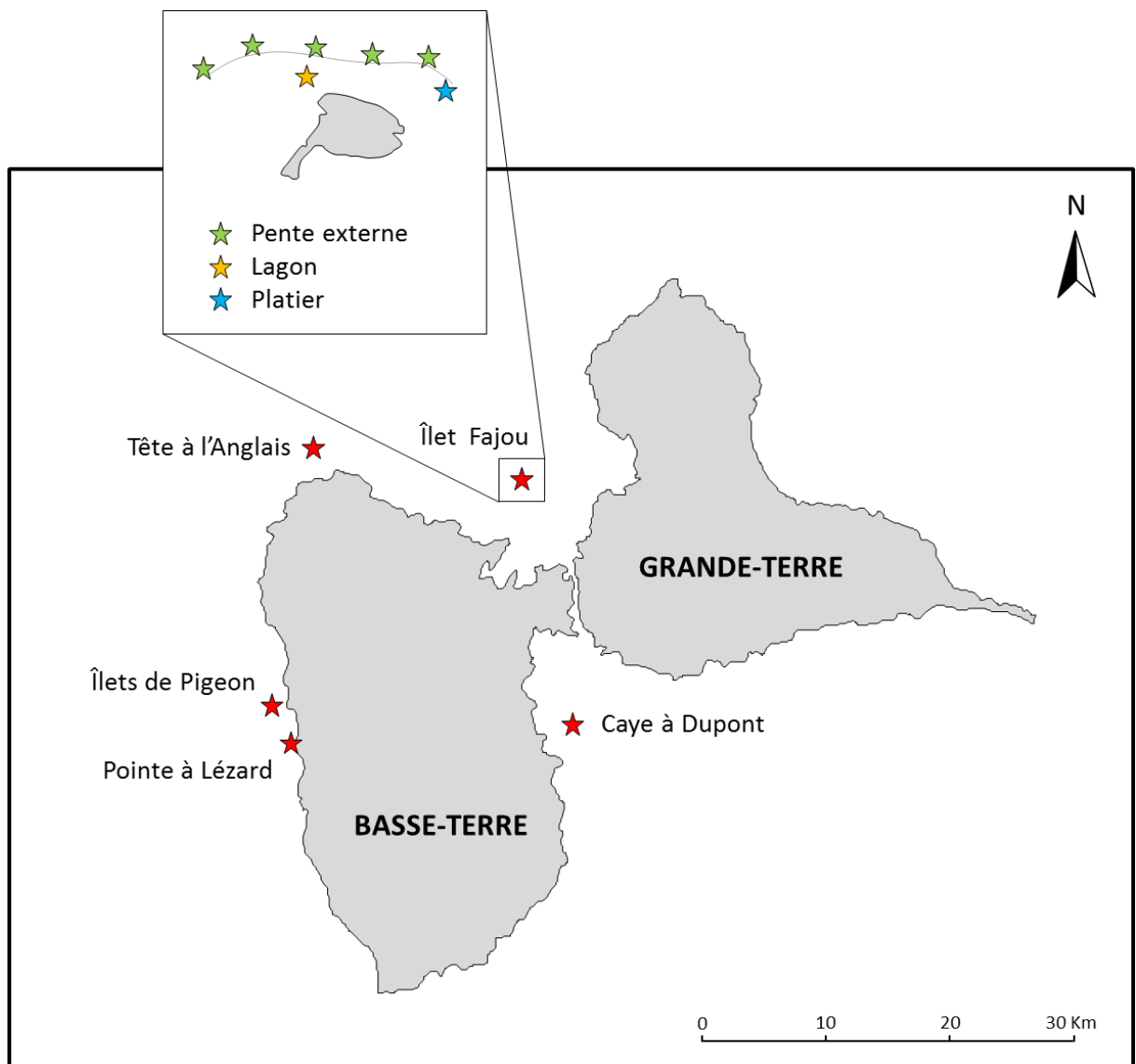


Figure 1 Carte des sites d'échantillonnage d'*Acropora* en Guadeloupe.

2.3. Échantillonnage

Les deux espèces d'*Acropora* sont soumises à législation. Ainsi, des demandes d'autorisation de prélèvement auprès du Parc National de la Guadeloupe et de la Direction de la Mer ont été faites pour l'étude. Une partie des sites a été échantillonnée par l'équipe de recherche au cours de l'année 2011 et l'autre partie au cours du stage.

Sur le site de la Caye à Dupont, une population d'*Acropora cervicornis* (16°09'27,07"N ; 61°32'42,36"O) et une population d'*Acropora palmata* (16°09'25,60"N ; 61°32'33,18"O) ont été échantillonnées le 2 décembre 2011. La zone de la pente externe du récif située sur le site de l'îlet Fajou (Figure 1) a été échantillonnée entre 0 et 8 mètres selon la méthode par transect au cours des mois de mai, juin et juillet 2011 et s'étend sur 3,4 km (de 16°21'23,70"N ; 61°36'27,5"O à 16°21'30,1"N ; 61°34'36,7"O). La périphérie des îlets de Pigeon (16°10'00"N ; 61°47'24"O) a été échantillonnée le 8 septembre 2011. Sur l'ensemble de ces sites, les deux espèces d'*Acropora* sont présentes. Le site de la Pointe à Léopard (16°08'29,16"N ; 61°46'47,28"O) qui ne comprend que des *Acropora palmata*, a été échantillonné le 25 octobre 2011.

Le site de l'îlet Fajou (Figure 1) comprend une zone de platier (16°21'16,20"N ; 61°34'21,50"O) et une zone de lagon (16°21'24,19"N ; 61°35'35,12"O) qui ont été échantillonnées le 10 janvier 2013. Seules des *Acropora palmata* ont été retrouvés sur le platier alors que des *A. cervicornis* étaient présents dans le lagon. Le site de la Tête à l'Anglais (16°22'54,27"N ; 61°45'49,73"O) a été échantillonné le 4 mars 2013 ; les deux espèces d'*Acropora* y étaient présentes.

Dans chaque site, pour chaque colonie rencontrée, un fragment d'acropore a été prélevé et conservé dans un tube Falcon rempli d'eau de mer. Lorsque la densité des colonies n'a pas permis de discerner individuellement chaque colonie, les prélèvements ont été espacés afin de ne pas échantillonner à deux reprises la même colonie. La taille des échantillons (environ 2-3 centimètres) est réduite à la quantité de matière nécessaire pour l'extraction de l'ADN des tissus afin de perturber le moins possible la biologie (croissance, reproduction sexuée) des coraux. Les colonies qui présentaient de grandes surfaces endommagées (par des maladies, la prédation, les algues) ou qui étaient trop petites (moins de 20 cm de hauteur et de diamètre) n'ont pas été échantillonnées. Afin de préserver l'ADN,

les fragments ont été reconditionnés au laboratoire ; l'eau de mer a été remplacée par de l'éthanol à 70% (analar NORMAPUR pour analyse).

2.4. Extraction de l'ADN

Pour chaque échantillon, entre 20 et 30 polypes ont été récupérés dans un tube Eppendorf de 1,5 ml et laissés toute la nuit à l'air libre afin de laisser l'alcool s'évaporer. L'ADN génomique a ensuite été isolé à partir de ces polypes, à l'aide d'un kit de purification d'ADN (Gentra Puregene ; Qiagen, Germantown, États-Unis) en suivant le protocole du fabricant. Pour certains échantillons, la quantité d'ADN obtenue a été contrôlée à l'aide d'un spectrophotomètre.

2.5. Génotypage

Les séquences microsatellites sont des régions de l'ADN génomique non codantes qui présentent des motifs de quelques nucléotides (ici 3 à 4) répétés en tandem entre 8 et n fois selon les microsatellites. Le polymorphisme de longueur de ces fragments microsatellites amplifiés permet de différencier génétiquement des individus, même s'ils possèdent des liens de parenté. Des amorces spécifiques aux régions flanquantes de 10 loci microsatellites d'*Acropora palmata* ont été utilisées ; bien que non-spécifiques à *A. cervicornis*, les mêmes amorces peuvent être utilisées pour les deux espèces qui sont très proches génétiquement (Baums *et al.*, 2005a, 2009).

Les réactions de polymérisation en chaîne (*Polymerase Chain Reaction* = PCR) ont été réalisées à l'aide d'un kit spécifique aux PCR microsatellites (Type-it® Microsatellite PCR Kit ; Qiagen, Germantown, États-Unis). Chaque amplification de PCR a été effectuée dans un volume total de 5 µl avec du Master Mix à la concentration 1X (Type-it Multiplex PCR Master Mix), de la solution Q à la concentration 1X, chaque amorce à la concentration de 0,2 µM et environ 60 à 80 ng d'ADN. Pour amplifier tous les loci de chaque échantillon en un minimum de réactions, deux PCR ont été réalisées avec des mélanges d'amorces (Primer Mix) différents (Tableau 1). La première PCR a été réalisée avec les amorces qui correspondent aux marqueurs du Primer Mix 1 en suivant ce programme : 5 min de dénaturation à 95°C, suivi de 28 cycles de 30 s à 95°C, 1 min 30 s à la température d'hybridation des amorces de 57°C, 30 s à 72°C et une phase d'élongation final de 30 min à 60°C. L'autre PCR a été

effectuée avec les amorces des marqueurs du Primer Mix 2 en suivant le même programme, excepté pour la température d'hybridation des amorces qui est de 55°C. Le thermocycleur utilisé pour l'ensemble des PCR est le GeneAmp®PCR System 2700 (Applied Biosystems).

Pour le génotypage des échantillons, 1 µl de produit de PCR a été envoyé à l'entreprise GenoScreen (Lille, France). Les fragments amplifiés ont été séparés sur un séquenceur ABI 3730 XL (Applied Biosystems), avec pour marqueur de taille interne le GeneScan 500 LIZ (Applied Biosystems).

Tableau 1 Description des 10 marqueurs microsatellites (Baums *et al.*, 2005a, 2009) utilisés pour chaque mélange d'amorce (a. Primer Mix 1 et b. Primer Mix 2).

a. Primer Mix 1			b. Primer Mix 2		
Marqueur	Couleur	Taille	Marqueur	Couleur	Taille
007	NED (jaune)	108-160	181	NED (jaune)	153-180
166	PET (rouge)	120-188	182	PET (rouge)	139-196
207	VIC (vert)	161-200	513	6-FAM (bleu)	185-212
1195	PET (rouge)	203-230	585	VIC (vert)	149-176
5047	NED (jaune)	215-236	9253	VIC (vert)	233-259

Les coraux du genre *Acropora* sont des organismes diploïdes. Les fragments amplifiés correspondent aux allèles des régions microsatellites. Si l'individu est homozygote alors des fragments de même taille sont obtenus et si l'individu est hétérozygote, ce sont alors des fragments de deux tailles différentes. Un marqueur fluorescent (ou fluorochrome) d'une certaine couleur (bleu, vert, jaune ou rouge) a été ligué à l'extrémité 5' de l'amorce « forward » de chaque locus microsatellite (Tableau 1). Avec cette technique, chaque fluorochrome est ainsi incorporé à chacun des brins d'ADN néosynthétisé lors de l'amplification. Le génotypage permet alors d'obtenir des spectres de fluorescence qui sont analysés avec le logiciel GeneMapper v5.0 (Applied Biosystems) afin de déterminer les allèles associés aux loci microsatellites de tous les échantillons et donc de connaître les « génotypes multi-locus » (MLG) des colonies échantillonnées.

2.6. Analyse de données

2.6.1. Diversité génotypique

Les deux espèces pouvant se propager par reproduction asexuée, la présence de clones et le nombre de génotypes dans chaque population ont été déterminés avec le logiciel GenClone v2.0 (Arnaud-Haond et Belkhir, 2007). Des indices de diversité (richesse génotypique et indice de Simpson adaptés à la diversité génotypique) ont également été calculés pour chaque population avec ce logiciel.

La richesse génotypique (R) (Dorken et Eckert, 2001) est comprise entre 0 et 1. Au sein d'une population, plus la valeur de R est proche de 1, plus le nombre de génotypes est élevé et plus le nombre de clones est faible. La richesse génotypique se calcule avec la formule suivante :

$$R = \frac{(G - 1)}{(N - 1)}$$

G : nombre de génotypes

N : nombre d'individus échantillonnés

L'indice de Simpson (noté S) (1949) est lui aussi adapté à la richesse génotypique et permet de calculer la probabilité que deux individus sélectionnés aléatoirement dans une population donnée soient du même génotype. L'indice varie entre 0 et 1. Plus il se rapproche de 1, plus les chances d'obtenir des individus de génotypes différents sont élevées. Il donne plus d'importance aux génotypes abondants. Il est calculé à l'aide de cette formule :

$$S = \sum \frac{n_i(n_i - 1)}{N(N - 1)}$$

n_i : nombre d'individus du génotype i

N : effectif total (somme des individus de tous les génotypes)

2.6.2. Différenciation génétique

La différenciation génétique des populations a été évaluée à l'aide de deux méthodes : l'estimation de l'indice F_{ST} (Weir et Cockerham, 1984 ; Weir, 1990) et la réalisation d'une analyse en composantes principales.

L'indice F_{ST} permet d'évaluer le niveau de différenciation des populations. Il reflète la variance des fréquences alléliques entre échantillons. Cet indice varie entre 0 et 1. Une valeur de 1 exprime une différenciation totale des sous-populations. Il a été calculé avec le logiciel Genetix v4.05.2 (Belkhir *et al.*, 2004). La formule pour estimer le F_{ST} (noté $\hat{\theta}$) est la suivante.

$$\hat{\theta} = \frac{A}{A + B + C}$$

Les calculs de A, B et C sont détaillés dans Weir et Cockerham (1984) et Weir (1990).

La différenciation génétique des populations a également été appréciée à l'aide d'une analyse en composantes principales réalisée avec le logiciel PCAGEN v1.2 (Goudet, 2005)¹ à partir des allèles retrouvés aux différents loci pour chacun des génotypes des individus qui composent les populations.

2.6.3. Lien de parenté

Le logiciel Colony v2.0.4.3 (Jones et Wang, 2010), permet de mettre en évidence les liens familiaux entre les génotypes des individus. Différents paramètres ont été renseignés pour lancer l'analyse des liens de parenté. En l'absence d'informations, ces paramètres sont renseignés de la manière la plus neutre possible afin de ne pas influencer les résultats. Les colonies échantillonnées peuvent s'être reproduites ou être issues de la reproduction d'autres colonies potentiellement échantillonnées. Ainsi, pour l'analyse de parenté, tous les génotypes identifiés avec les logiciels GeneMapper v5.0 et GenClone v2.0 sont utilisés par le logiciel comme étant potentiellement « parents » et « enfants ». La probabilité que certains génotypes soient reproducteurs a été estimée à 0,5 et aucune fratrie n'est connue et ne peut être exclue. Les colonies sont considérées comme polygames et hermaphrodites, et la consanguinité n'est pas exclue.

¹ PCAGEN [Online]. Site Internet modifié le 23 août 2005 (*Dernier accès le 7 juin 2013*)
Disponible à l'adresse : <http://www2.unil.ch/popgen/softwares/pcagen.htm>

3. Résultats

3.1. Nombre de géotypes multi-locus et diversité génotypique

Au total 448 colonies ont été échantillonnées, 292 de l'espèce *Acropora palmata* et 143 d'*A. cervicornis* (Tableau 2). Le nombre d'échantillons d'*A. palmata* par site varie de 15 (îlets de Pigeon) à 80 (Caye à Dupont). Pour *A. cervicornis*, le nombre d'échantillons par site varie de 2 (îlets de Pigeon) à 80 (Caye à Dupont).

Dans le lagon du site de l'îlet Fajou, des colonies très denses de l'hybride *Acropora prolifera* ont été identifiées morphologiquement (Annexe 1) lors de l'échantillonnage du 10 janvier 2013 alors qu'elles n'ont pas été observées lors des prospections réalisées en 2011 ; 13 colonies de cet hybride ont été échantillonnées.

Les 448 échantillons prélevés n'ont pas permis d'obtenir des géotypes complets fondés sur les 10 marqueurs microsatellites sélectionnés. Seuls les 410 échantillons pour lesquels au moins 5 loci ont été amplifiés, ont été conservés pour la suite des analyses (Figure 2). C'est-à-dire 255 d'*Acropora palmata*, 142 d'*A. cervicornis* et 13 d'*A. prolifera*.

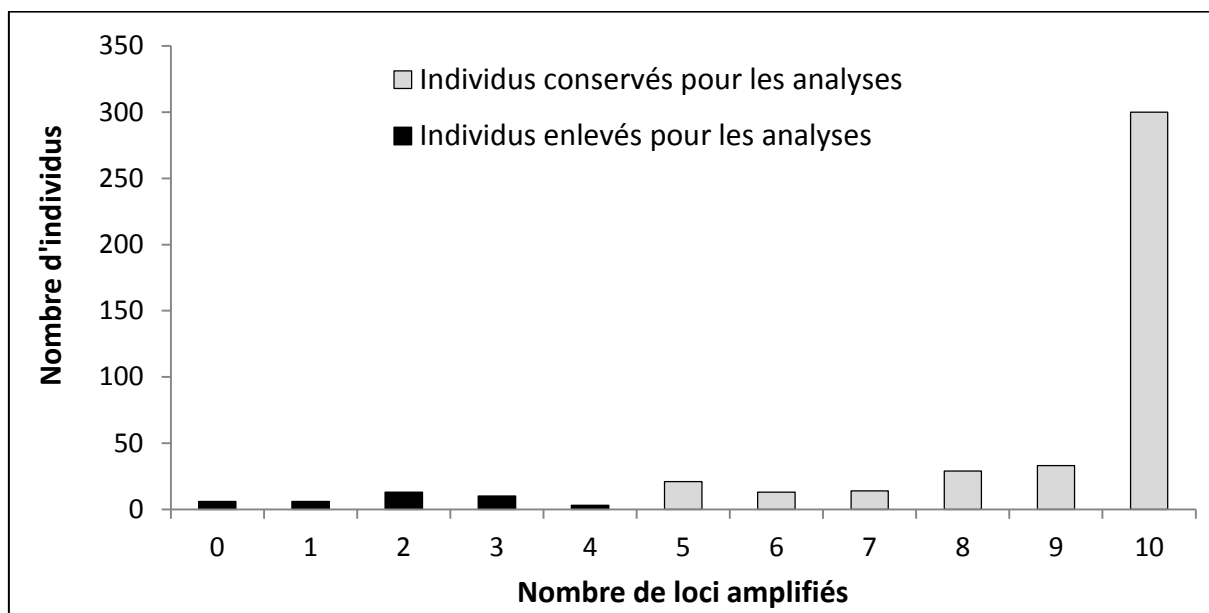


Figure 2 Sélection des individus pour les analyses en fonction du nombre de loci amplifiés.

Le Tableau 2 regroupe le nombre d'échantillons (N), le nombre de géotypes (N_{MLG}), le nombre maximal de clones (N_{Cmax}) et les indices de diversité génotypique (R et S) des populations échantillonnées.

Sur les 397 colonies analysées d'*Acropora palmata* et d'*A. cervicornis*, 160 géotypes multi-locus (MLG) sont retrouvés. Pour *A. palmata*, entre 2 et 34 clones d'un même géotype sont retrouvés par site alors que pour *A. cervicornis*, entre 2 et 80 clones sont identifiés par site. Aucun clone n'a été trouvé sur deux sites distincts. Le nombre de MLG pour les 255 colonies d'*Acropora palmata* analysées est de 143 et la richesse génotypique (R) associée est de 0,35. Pour *A. cervicornis*, les 142 colonies analysées sont réparties en 17 MLG et la richesse génotypique est de 0,11. L'indice de Simpson pour *A. palmata* (0,99) est plus fort que pour *A. cervicornis* (S = 0,63).

Tableau 2 Nombre d'échantillons (N) et de géotypes multi-locus (N_{MLG}) ; rapport du nombre de géotypes multi-locus sur le nombre d'échantillons (N_{MLG}/N) par récif ; nombre maximal de clones dans la population échantillonnée (N_{Cmax}) et indices de diversité : richesse génotypique (R) et indice de Simpson (S) adapté à la richesse génotypique.

Récif	Zone du récif	N	N_{MLG}	N_{MLG}/N	N_{Cmax}	R	S
<i>Acropora palmata</i>		255	143	0,56	34	0,35	0,99
Caye-à-Dupont		80	10	0,13	34	0,11	0,78
Îlet Fajou	Platier	26	2	0,08	24	0,04	0,15
	Pente externe	48	46	0,96	2	0,96	1,00
Tête à l'Anglais		36	26	0,72	5	0,71	0,97
Îlet de Pigeon		15	14	0,93	2	0,93	0,99
Pointe à Léopard		50	45	0,90	3	0,90	1,00
<i>Acropora cervicornis</i>		142	17	0,12	80	0,11	0,63
Caye-à-Dupont		80	1	0,01	80	0,00	0,00
Îlet Fajou	Lagon	43	5	0,12	33	0,10	0,40
	Pente externe	14	8	0,57	3	0,54	0,91
Tête à l'Anglais		3	2	0,67	2	0,50	0,67
Îlet de Pigeon		2	1	0,50	2	0,00	0,00
<i>Acropora prolifera</i>		13	1	0,08	13	0,00	0,00
Îlet Fajou	Lagon	13	1	0,08	13	0,00	0,00

Pour *Acropora palmata*, le nombre de MLG varie de 2 (Platier de l'île Fajou) à 46 (Pente externe de l'île Fajou). Les sites de la pente externe du récif de l'île Fajou et de la Pointe à Léopard ont les indices de diversité génotypique les plus élevés ($N_{MLG}/N > 0,9$; $R > 0,9$ et $S = 1$). Avec un nombre de 2 MLG pour 26 colonies échantillonnées, la zone de platier du site de l'île Fajou a les indices de diversité génotypique les plus faibles ($N_{MLG}/N = 0,08$; $R = 0,04$ et $S = 0,15$), un grand nombre de colonies sont des clones des mêmes géotypes. Pour *A. cervicornis*, le nombre d'échantillons par site varie de 2 (îlets de Pigeon) à 80 (Caye à Dupont). Sur les sites des îlets de Pigeon et de la Caye à Dupont, toutes les colonies

échantillonnées sont des clones d'un même MLG (différent d'un site à l'autre). Pour *A. cervicornis*, la pente externe de l'îlet Fajou est la plus diversifiée en termes de génotypes ($N_{MLG}/N = 0,57$; $R = 0,54$ et $S = 0,91$). Les 13 échantillons d'*Acropora prolifera* possédant le même MLG, les indices de diversité génétiques sont nuls.

3.2. Divergence génétique au sein des *Acropora*

Afin d'estimer le pouvoir discriminant des marqueurs microsatellites pour la reconnaissance des deux espèces et de l'hybride, une analyse factorielle des correspondances (AFC) a été réalisée avec le logiciel Genetix v4.05.2 (Figure 3 ; Belkhir *et al.*, 2004).

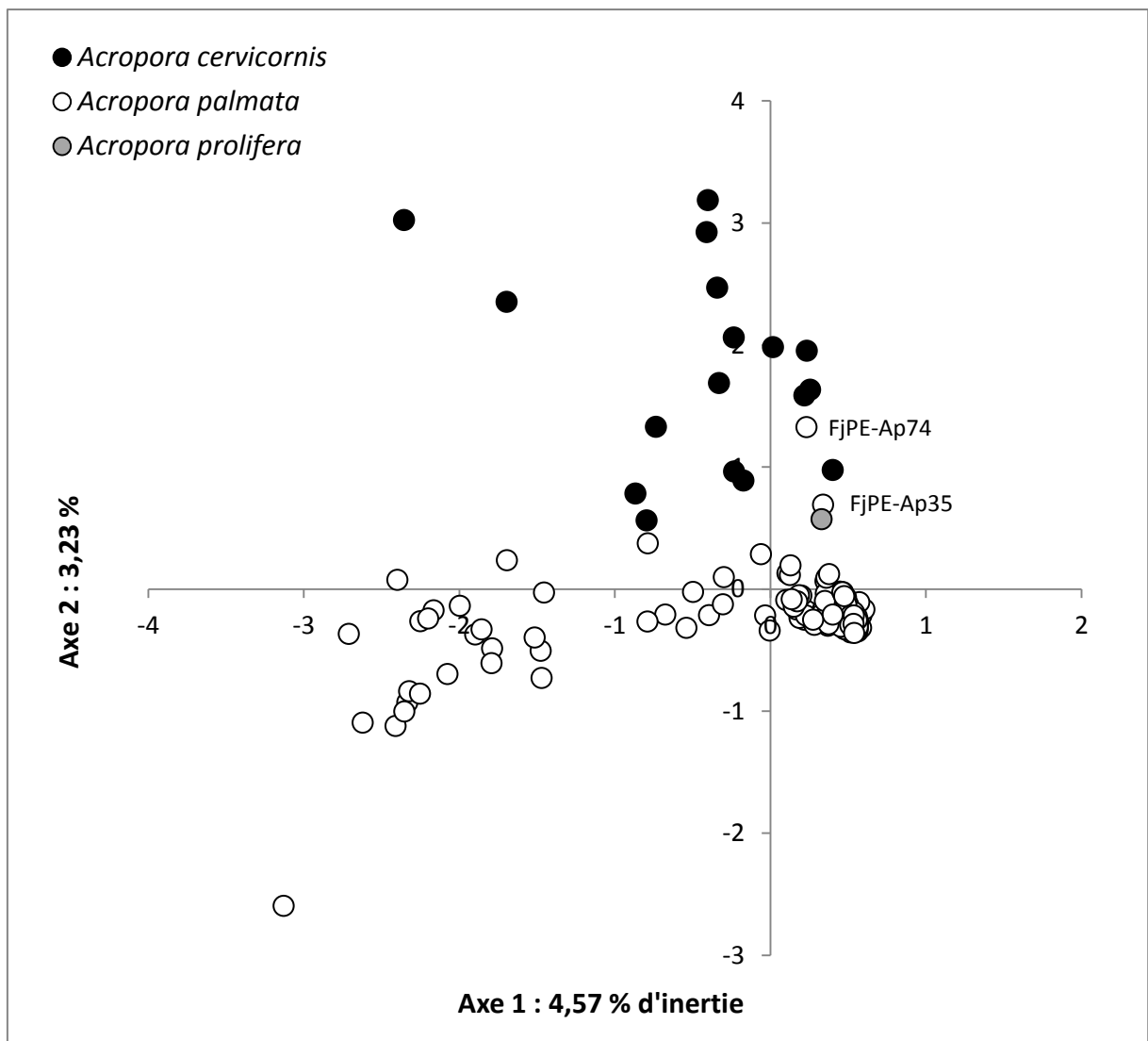


Figure 3 Analyse factorielle des correspondances (AFC) représentant l'ensemble des individus d'*Acropora* à partir des allèles retrouvés aux différents loci pour chacun des génotypes multi-locus (MLG).

L'AFC fondée sur les allèles retrouvés aux différents loci des MLG a permis de distinguer les MLG retrouvés chez *Acropora palmata*, *A. cervicornis* et *A. prolifera*. L'axe 2 (vertical) qui représente 3,23% d'inertie sépare les individus des espèces *A. palmata* (points blancs) et *A. cervicornis* (points noirs). Les MLG des individus FjPE-Ap74 et FjPE-Ap35 de l'espèce *A. palmata* sont très proches de quelques MLG d'*A. cervicornis*, les deux espèces semblant peu diverger génétiquement. Le génotype d'*Acropora prolifera* (point gris) est situé dans cette zone de chevauchement, ce qui confirmerait son statut d'hybride et l'identification morphologique qui avait été faite.

3.3. Différentiation génétique pour *Acropora palmata*

Matrice de F_{ST}

Les valeurs de F_{ST} (estimées avec le logiciel Genetix v4.05.2) entre chaque paire de populations d'*Acropora palmata* sur l'ensemble des 10 loci sont présentées dans le Tableau 3. Le nombre de MLG pour la population de la zone de platier de l'îlet Fajou est faible ($N_{MLG} = 2$), interpréter les données de la matrice de F_{ST} ne serait donc pas fiable, elles ont été enlevées.

Tableau 3 Matrice des F_{ST} par paire de populations d'*Acropora palmata* et significativité.

		CD	FjPE	IP	PLz
Caye à Dupont	CD				
Îlet Fajou - Pente externe	FjPE	0,089 **			
Îlets de Pigeon	IP	0,057 *	0,023 *		
Pointe à Lézard	PLz	0,073 **	0,037 **	0,003	
Tête à l'Anglais		0,135 **	0,011	0,073 **	0,087 **

* $P < 0,05$ ** $P < 0,001$

Les valeurs de F_{ST} calculées entre la population de la Caye à Dupont et les autres sont globalement les plus élevées, cette population diverge génétiquement des autres de manière significative. Les populations des îlets de Pigeon et de la Pointe à Lézard divergent significativement des populations de la Tête à l'Anglais et de la pente externe de l'îlet Fajou.

Analyse en Composantes Principales

En complément de la matrice de F_{ST} , une Analyse en Composantes Principales (ACP) permet de représenter sous la forme d'un nuage de points la différenciation génétique des populations d'*Acropora palmata* (Figure 4). Comme pour la matrice de F_{ST} , le nombre de

MLG pour la population de la zone de platier de l'îlet Fajou étant faible ($N_{MLG} = 2$), interpréter les données de l'ACP ne serait donc pas fiable, l'ACP a donc été réalisée sans cette localité.

L'axe 1 (47,22 % d'inertie) sépare nettement la population de la Caye à Dupont des autres populations. La population du site de la Caye à Dupont est différenciée des autres populations. L'axe 2 (23,95 % d'inertie) sépare de manière nette les populations de la Tête à l'Anglais et de la pente externe de l'îlet Fajou des autres. Dans l'ensemble, il semblerait donc que la population des îlets de Pigeon et de la Pointe à Léopard soient proches génétiquement ; que les populations de la Tête à l'Anglais et de la pente externe de l'îlet Fajou le soient également entre elles et que la population de la Caye à Dupont soient significativement différenciée de toutes les autres. Cela est en accord avec les résultats de la matrice de F_{ST} .

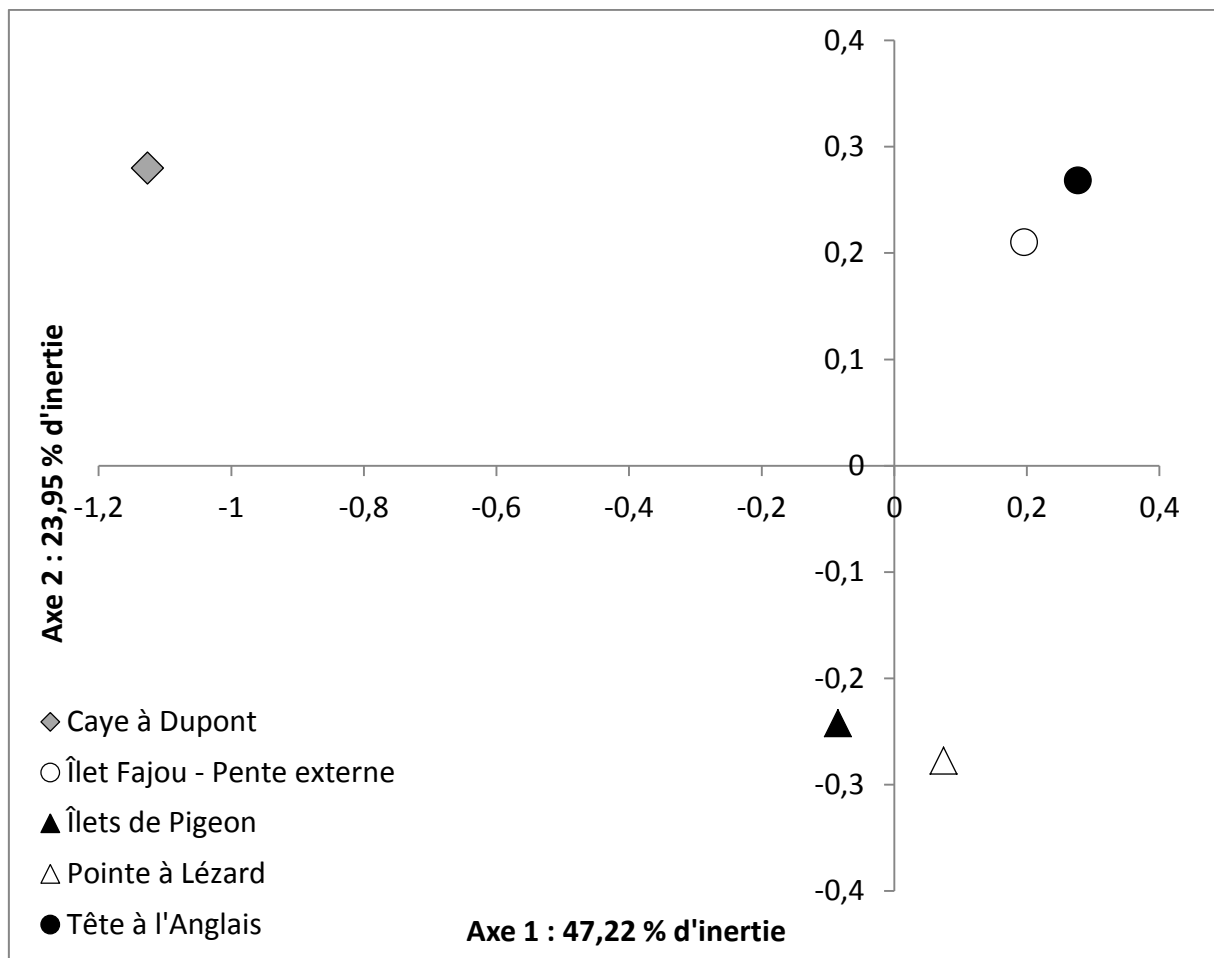


Figure 4 Analyse en composantes principales qui représente l'ensemble des populations d'*Acropora palmata* à partir des allèles retrouvés aux différents loci pour chacun des génotypes des individus.

Les sites d'*Acropora cervicornis* échantillonnés ne présentent que peu de génotypes multi-locus par population ($N_{MLG} < 10$; Tableau 2) ; l'interprétation des résultats obtenus pour la matrice de F_{ST} ou pour l'Analyse en Composantes Principales (ACP) ne serait pas fiable. La différenciation génétique entre les populations d'*Acropora cervicornis* ne peut donc pas être étudiée.

3.4. Lien de parenté

Le logiciel Colony v2.0.4.3 (Jones et Wang, 2010) permet de mettre en évidence les liens familiaux entre les individus à partir des allèles qui constituent leurs génotypes multi-locus. Le Tableau 4 regroupe toutes les vraies fratries (avec les mêmes parents) qui ont été trouvées sur l'ensemble des colonies échantillonnées. Les individus pour lesquels le nombre de loci amplifiés est inférieur à 7 peuvent induire un biais au sein des fratries, ils ont été enlevés.

La fratrie 3 inclue une colonie de l'hybride *A. prolifera* et une colonie d'*A. cervicornis*. C'est théoriquement impossible, il se peut donc que la colonie FjPE-Ac 12 n'ait pas été identifiée correctement lors de l'échantillonnage. Les fratries 1, 2 et 6 regroupent des individus d'une unique population. Un individu de la population du lagon de Fajou (FjL-Ac46) et un individu des îlets de Pigeon (IP-Ac1) sont de la même fratrie (4). Les fratries 7, 8 et 9 regroupent des individus de la population de la Pointe à Léopard et de la pente externe de l'îlet Fajou.

Tableau 4 Vraies fratries (F) retrouvées parmi l'ensemble des échantillons et probabilités associées (P). N_{LA} correspond au nombre de loci amplifiés pour chaque individu.

F	P	Membres	N_{LA}
1	0,973	CD-Ap1	10
		CD-Ap69	10
2	1,000	FjL-Ac1	10
		FjL-Ac18	8
		FjL-Ac40	10
3	1,000	FjL-Ah1	10
		FjPE-Ac12	7
4	1,000	FjL-Ac46	10
		IP-Ac1	9
5	1,000	FjP-Ap2	10
		FjP-Ap9	7
		FjPE-Ap47	7
6	1,000	FjPE-Ac1	8
		FjPE-Ac3	7
		FjPE-Ac5	8
7	1,000	FjPE-Ap15	10
		PLz-Ap28	8
8	0,998	FjPE-Ap16	9
		PLz-Ap26	10
9	1,000	FjPE-Ap69	9
		PLz-Ap44	10

4. Discussion

La communauté scientifique a conféré le statut d'espèce menacée d'extinction à *Acropora palmata* et *A. cervicornis* en 2008. Les études qui s'intéressent à la structure génétique et à la dynamique des populations de ces deux espèces sont principalement menées sur les récifs de la Floride et des Grandes Antilles ; aussi, le statut génétique des populations des Petites Antilles est moins connu. Cette étude de génétique des populations réalisée en Guadeloupe (Petites Antilles françaises) s'inscrit dans ce contexte.

Hybridation et divergence génétique des espèces Acropora palmata et A. cervicornis

Acropora palmata et *A. cervicornis* se reproduisent de manière synchrone une ou deux fois dans l'année au cours d'une nuit des mois d'août et septembre qui suit un évènement de pleine lune (Szmant, 1986 ; de Graaf *et al.*, 1999). Ces espèces sont hermaphrodites et produisent donc à la fois des spermatozoïdes et des ovules, mais l'autofécondation est impossible car de nombreux mécanismes l'empêchent (Palumbi, 1994). En revanche, *Acropora palmata* et *A. cervicornis* peuvent s'hybrider et donner une descendance F1 viable connue dans la littérature sous le nom d'*Acropora prolifera*. L'apparition de quelques individus d'*A. prolifera* dans le lagon du Grand Cul-de-Sac Marin est récente car ces individus n'ont pas été signalés lors des prospections de 2011. De plus en plus de publications signalent également l'apparition de cet hybride sur les récifs caribéens (Van Oppen *et al.*, 2000 ; Vollmer et Palumbi, 2002 ; Willis *et al.*, 2006 ; Fogarty, 2007, 2012). Ce phénomène a été expliqué par Fogarty (2007, 2012), il est décrit ici.

Les gamètes ont une plus grande compatibilité au sein de la même espèce et la fécondation en est facilitée. Ainsi, lorsque les colonies d'une même espèce sont nombreuses, la densité de gamètes est plus importante et les ovules sont rapidement fécondés par les spermatozoïdes de la même espèce. L'hybridation est ainsi limitée lorsque les densités de populations d'*Acropora palmata* et d'*A. cervicornis* sont plus importantes. Cependant, le déclin des populations caribéennes d'*Acropora* a conduit à une diminution importante des quantités de gamètes produits et lâchés dans la colonne d'eau lors de la reproduction. Certaines populations d'*A. palmata* et d'*A. cervicornis* sont maintenant sujettes à une baisse de capacité (voire une incapacité) à pouvoir se reproduire à cause du manque d'individus de la même espèce, ce qui s'appelle l'effet Allee (Knowlton, 1992 ; Levitan *et al.*, 1992). En

Guadeloupe, la probabilité de rencontre de deux gamètes de la même espèce est donc certainement diminuée en raison de la diminution des densités, conduisant parallèlement à une augmentation de la probabilité de l'hybridation.

Des études ont récemment décrit que les ovules d'*A. palmata* sont plus résistants à l'hybridation que les ovules d'*A. cervicornis* (Fogarty, 2007, 2012 ; Palumbi *et al.*, 2012). L'hybride *A. prolifera* qui pratique la gamétogénèse peut ainsi se reproduire à de rares occasions avec *A. cervicornis* et non avec *A. palmata*. Cette compatibilité de fécondation asymétrique permet une introgression unidirectionnelle de certains gènes d'*A. palmata* dans le génome d'*A. cervicornis*. Les colonies de l'hybride *A. prolifera* présentent des morphologies souvent intermédiaires aux morphologies d'*A. palmata* et d'*A. cervicornis* ; cependant, certains *A. prolifera* présentent une morphologie très proche de l'une ou de l'autre des espèces parentales, ce qui peut rendre l'identification morphologique difficile (Vollmer et Palumbi, 2002 ; *Acropora* Biological Review Team, 2005). L'analyse factorielle des correspondances (Figure 3) réalisée sur l'ensemble des génotypes d'*Acropora palmata* et d'*A. cervicornis* a montré une zone de chevauchement entre les génotypes des deux espèces, révélant une divergence génétique peut importante entre les deux espèces. Cette zone de chevauchement comprend le génotype associé aux colonies de l'hybride *A. prolifera* retrouvées sur le site du lagon de l'îlet Fajou. D'autres colonies de l'hybride pourraient être présentes dans l'échantillonnage à cause d'une mauvaise identification sur le terrain et ainsi diminuer la divergence observée ici entre les espèces. Les prospections, l'enquête auprès des clubs de plongée et l'échantillonnage réalisés au cours de cette étude semble indiquer que l'espèce *Acropora cervicornis* est peu représentée en Guadeloupe. Nos résultats suggèrent donc qu'une introgression importante des gènes d'*A. palmata* au sein de l'espèce *A. cervicornis* dans les populations de Guadeloupe pourrait également justifier la faible divergence génétique observée entre les génotypes des deux espèces.

L'introgression de certains gènes d'*A. palmata* au sein de l'espèce *A. cervicornis* pourrait permettre à cette espèce en déclin d'augmenter sa diversité génétique et le nombre de génotypes qui composent les populations. De plus, les colonies d'*A. prolifera* qui présentent des morphologies intermédiaires aux espèces parentes pourraient faire de cet hybride un nouvel écotype qui enrichirait le potentiel évolutif du genre *Acropora* (Vollmer et Palumbi, 2002).

Diversité génotypique

Au sein des populations d'*Acropora*, la richesse génotypique (Tableau 2) varie fortement d'une population à l'autre. Pour les deux espèces, une certaine analogie en termes de richesse génotypique apparaît pour certains sites qui regroupent à la fois *Acropora palmata* et *A. cervicornis*. Ainsi pour la Caye à Dupont, la richesse génotypique (R) est faible (0,11 pour *A. palmata* et 0 pour *A. cervicornis*) alors que pour la pente externe de l'îlet Fajou, la richesse en génotypes est plutôt élevée (0,96 pour *A. palmata* et 0,57 pour *A. cervicornis*). Cela induit pour les deux espèces que sur le site de la Caye à Dupont la reproduction asexuée a un impact plus important sur la structure des populations que sur la pente externe du récif de l'îlet Fajou. Les variations de reproduction asexuée au sein d'une population à l'échelle d'une province, d'une région ou d'un récif sont influencées par les taux de fragmentation, la taille des populations et les conditions géo-climatiques (intensité de la houle, fréquence et intensité des dégâts dus aux ouragans, topographie) qui lui sont propres (Coffroth et Lasker, 1998 ; Baums *et al.*, 2006). Ainsi, la forte capacité de reproduction asexuée des populations d'*Acropora* au niveau de la Caye à Dupont est induite par une taille importante de chaque population (80 individus pour les deux espèces), un mode hydrodynamique souvent battu (houle dominante induite par l'alizé qui vient de l'est) et une faible pente des fonds qui permet la rétention des fragments. De la même manière, la population d'*A. palmata* située sur le platier de l'îlet Fajou qui n'est composée que de deux génotypes pour 26 colonies, est soumise à des conditions idéales pour la propagation par reproduction asexuée ; les vagues lors des fortes houles viennent se briser sur le platier dont la topologie plane laisse le temps aux fragments coralliens formés de s'y fixer.

Pour *Acropora cervicornis*, la richesse génotypique (Tableau 2) est globalement et pour chaque population plus faible que pour *A. palmata*. Il semblerait que l'espèce *A. cervicornis* qui présente dans chaque population de nombreux clones, se propage plus avec la reproduction asexuée qu'*A. palmata*. Cela pourrait être expliqué par la structure de ses ramifications qui sont beaucoup plus fragiles que pour *A. palmata* (Photo 1 et Photo 2). Une faible diversité génotypique peut aussi indiquer une stratégie de reproduction asexuée ayant pour but d'augmenter le nombre d'individus de l'espèce et de maintenir une certaine diversité génétique lors du déclin des populations. (Honnay et Bossuyt, 2005). Les génotypes ne sont pas tous sensibles aux mêmes perturbations des conditions environnementales et

des populations avec une faible richesse génotypique comme celles d'*A. cervicornis* seraient menacées de disparaître face à des conditions extrêmes pour lesquelles les génotypes ne seraient pas résistants. De nombreuses études montrent que la diversité génotypique des espèces qui structurent un écosystème joue un rôle similaire à la diversité spécifique, en conférant une résilience de l'écosystème face à des perturbations des conditions environnementales (Willis *et al.*, 2006). La faible richesse génotypique au sein des populations d'*A. cervicornis* en Guadeloupe suggère que les populations sont en déclin et que l'espèce et les services écosystémiques associés sont menacés de disparaître.

Pour *Acropora palmata*, de précédentes études réalisées sur 26 récifs répartis dans 8 régions de la Caraïbe ont démontré qu'une barrière bio-océanographique située au niveau du canal de la Mona (entre Porto Rico et la République Dominicaine) limiterait les échanges larvaires (Baums *et al.*, 2005b et 2006). Les populations d'*Acropora palmata* de l'ouest de la Caraïbe sont génétiquement distinctes des populations de l'est car il n'y a pas eu (ou très peu) de récents échanges génétiques. Les populations situées à l'est du canal de Mona présentent une richesse génotypique supérieure ($N_{MLG}/N = 0,64 \pm 0,17$) aux populations de la province de l'ouest ($N_{MLG}/N = 0,43 \pm 0,31$). Pour la Guadeloupe située dans l'arc des Petites Antilles et donc dans la province de l'est, si l'on considère l'ensemble des colonies *Acropora palmata* échantillonnées, la richesse génotypique est estimée à 0,56. La richesse et la diversité génotypiques sont corrélées négativement à la densité des colonies et les zones de forte densité en colonies ont des taux de reproduction asexuée plus élevés que les populations moins denses (Baums *et al.*, 2006). Une richesse génotypique inférieure à celle observée pour l'ensemble de la province pourrait donc être expliquée par le fait que seules des populations à forte densité de colonies ont été retenues pour l'échantillonnage de cette étude. Afin de mieux comparer la richesse génotypique de la Guadeloupe à l'ensemble de la province située à l'est du canal de Mona, il serait nécessaire d'échantillonner également les colonies présentes ponctuellement tout autour de l'île. Il est probable que la richesse génotypique en serait augmentée et s'approcherait des valeurs retrouvées pour l'ensemble des populations situées à l'est du canal de Mona. *A. palmata* et *A. cervicornis* se reproduisant de la même manière et à la même période, la barrière à la dispersion larvaire entre Porto Rico et la République Dominicaine pourrait donc potentiellement avoir le même impact sur les populations d'*A. cervicornis* à l'échelle de la région Caraïbe.

Dispersion larvaire et différenciation génétique des populations

Nous avons démontré que pour les deux espèces de notre étude, les individus échantillonnés sur le site de la Caye à Dupont apparaissent génétiquement distincts du reste des individus échantillonnés autour de la Basse-Terre (Tableau 3 ; Figure 4). Le site de la Caye à Dupont est séparé des îlets de Pigeon et de la Pointe à Léopard par l'île de Basse-Terre. Le chenal entre l'île de Basse-Terre et l'île de Grande-Terre (la Rivière Salée) limite les flux de masse d'eau entre les baies du Petit et du Grand Cul-de-Sac Marin. De plus, au niveau de ce détroit l'eau qui est saumâtre pourrait nuire aux larves. Cette isolement géographique expliquerait que la population d'*Acropora palmata* de la Caye à Dupont soit significativement divergente des autres populations (Tableau 3 ; Figure 4) et qu'aucun lien de parenté entre des individus de cette population et une autre population n'ait été mis en évidence. Pour cette même espèce, les populations situées à l'ouest de l'île de Basse-Terre (îlets de Pigeon et Pointe à Léopard) et celles situées dans le Grand Cul-de-Sac Marin (îlet Fajou et Tête à l'Anglais) semblent diverger génétiquement (Tableau 3 ; Figure 4). Une différenciation génétique entre les populations des *Acropora* est donc observée en Guadeloupe à l'échelle de quelques dizaines de kilomètres. Cependant, pour *Acropora palmata* des génotypes retrouvés dans la population de la Pointe à Léopard possèdent des liens de parenté étroits avec des génotypes de la pente externe de l'îlet Fajou (Tableau 4). De plus, un génotype d'*A. cervicornis* du lagon de Fajou possède les mêmes géniteurs qu'un génotype de l'îlet de Pigeon. Ces liens de parenté étroits entre des populations séparées de quelques dizaines de kilomètres laissent penser que des flux de gènes entretiennent une connectivité des populations entre les populations situées en côte sous le vent (ouest de l'île de Basse-Terre) et les populations du Grand Cul-de-Sac Marin.

La phase pélagique des larves d'*Acropora* semble relativement courte car celles-ci peuvent se fixer au bout de 3 à 5 jours (Fogarty, 2007, 2012). Pour une phase larvaire de 5 jours, le potentiel de dispersion estimé dans certaines études, est alors de l'ordre d'une dizaine de kilomètres (Baums *et al.*, 2005b ; Hemond et Vollmer, 2010). Cependant, ce potentiel de dispersion larvaire dépend de la vitesse et de l'orientation des courants côtiers. La zone choisie par la larve pour se fixer et se développer doit posséder des conditions environnementales particulières ; par exemple, il semble que la présence de colonies de la même espèce influence favorablement l'installation de certaines espèces (Carlson, 2002 ;

Baird *et al.*, 2004 ; Vermeij *et al.*, 2008). Face à ces contraintes environnementales, il semble que la phase pélagique des larves peut atteindre près d'une vingtaine de jours (Harrison et Wallace, 1990 ; Hayashibara *et al.*, 1993). Baums *et al.* (2005b) ont mis en évidence que le recouvrement des populations d'*Acropora cervicornis* serait principalement issu des populations locales pour lesquelles le recrutement serait principalement autochtone et non d'une dispersion larvaire depuis des récifs distants. Bien qu'aucun lien de parenté « parent-enfant » n'ait été mis en évidence dans cette étude (les colonies reproductrices pourraient ne pas avoir été échantillonnées ou avoir disparues), les limites apparentes de la dispersion larvaire et le contexte insulaire impliqueraient que le recrutement larvaire pour les populations d'*Acropora* de Guadeloupe soit aussi autochtone. Afin que les populations de ces espèces se maintiennent en Guadeloupe, il est donc impératif de protéger les populations actuelles en déclin à une échelle locale voire régionale.

Conclusion générale

En conclusion, les résultats de notre étude ont montré que les populations d'*Acropora palmata* se différencient génétiquement pour des sites séparés de quelques dizaines de kilomètres, mais que certaines populations peuvent toutefois rester connectées par la dispersion larvaire. Cela insinue qu'en Guadeloupe, le recrutement larvaire est limité à de courtes distances. Le contexte insulaire induit qu'il est donc impératif de protéger les populations actuelles en déclin à une échelle locale voire régionale. Nos résultats ont également montré que les populations d'*A. cervicornis* sont en déclin. Ces résultats suggèrent qu'en Guadeloupe cette espèce et les services écosystémiques qui lui sont associés sont ainsi menacés de disparaître, ce qui n'avait jamais été montré auparavant. Toutefois, l'introgression de certains gènes d'*Acropora palmata* au sein de l'espèce *A. cervicornis* pourrait permettre à cette espèce en déclin d'augmenter sa diversité génétique et ainsi conférer aux populations d'*A. cervicornis* une meilleure résilience face à une perturbation des conditions environnementales.

5. Références bibliographiques

- Acropora Biological Review Team (2005) Atlantic *Acropora* Status Review Document. *Report to National Marine Fisheries Service, Southeast Regional Office. March 3, 2005.* 152 pp. + App.
- Arnaud-Haond S, Belkhir K (2007) GenClone 1.0: a new program to analyze genetics data on clonal organisms. *Mol. Ecol. Notes* 7: 15–17
- Ayata SD (2010) Importance relative des facteurs hydroclimatiques et des traits d'histoire de vie sur la dispersion larvaire et la connectivité à différentes échelles spatiales (Manche, Golfe Gascogne). *Thèse de Doctorat, Université Pierre et Marie Curie* : 412 pp.
- Baird AH, Morse ANC (2004) Induction of metamorphosis in larvae of the brooding corals *Acropora palifera* and *Stylophora pistillata*. *Mar. Freshw. Res.* 55: 469–472
- Baums IB, Hughes CR, Hellberg MH (2005) Mendelian microsatellite loci for the Caribbean coral *Acropora palmata*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 288: 115-127
- Baums IB, Miller MW, Hellberg ME (2005) Regionally isolated populations of an imperiled Caribbean coral, *Acropora palmata*. *Mol. Ecol.* 14: 1377-1390
- Baums IB, Paris CB, Chérubin LM (2006) A bio-oceanographic filter to larval dispersal in a reef-building coral. *Limnol. Oceanogr.* 51(5): 1969-1981
- Baums IB, Devlin-Durante MK, Brown L, Pinzón H (2009) Nine novel, polymorphic microsatellite markers for the study of threatened Caribbean acroporid corals. *Mol. Ecol. Resources.* 9: 1155-1158
- Belkhir K, Borsa P, Chikhi L, Raufaste N, Bonhomme F (2004) GENETIX 4.05, logiciel sous Windows TM pour la génétique des populations. *Laboratoire Génome, Populations, Interactions, CNRS UMR 5000, Université de Montpellier II, Montpellier (France).*
- Bruckner AW (2002) Proceedings of the Caribbean *Acropora* workshop: Potential application of the U.S. Endangered Species Act as a conservation strategy. *NOAA Tech. Memo. NMFS-OPR-24, Silver Spring, MD*

- Burke L, Maidens J (2004) Reefs at risk in the Caribbean. *World Resources Institute Washington DC*. 84 pp.
- Carlson DB (2002) Production and supply of larvae as determinants of zonation in a brooding tropical coral. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 268: 33-46
- Chadwick-Furman NE (1996) Reef coral diversity and global change. *Global Change Biol.* 2(6): 559-568
- Coffroth MA, Lasker HR (1998) Population structure of a clonal gorgonian coral: the interplay between clonal reproduction and disturbance. *Evolution* 52: 379-383
- Cowen RK, Gawarkiewicz G, Pineda J, Thorrold SR, Werner FE (2007) Population connectivity in marine systems : An overview. *Oceanography* 20(3): 14-21
- Cramer KL, Jackson JBC, Angioletti CV, Leonard-Pingel J, Guilderson TP (2012) Anthropogenic mortality on coral reefs in Caribbean Panama predates coral disease and bleaching. *Ecol. Letters* 15: 561-567
- de Graaf M, Geertjes GJ, Videler JJ (1999) Observations on spawning of scleractinian corals and other invertebrates on the reefs of Bonaire (Netherlands Antilles, Caribbean). *Bull. Mar. Sci.* 64: 189–94
- Donner SD, Skirving WJ, Little CM, Oppenheimer M, Hoegh-Guldberg O (2005) Global assessment of coral bleaching and required rates of adaptation under climate change. *Global Change Biol.* 11: 2251-2265
- Dorken ME, Eckert CG (2001) Severely reduced sexual reproduction in northern populations of a clonal plant, *Decodon verticillatus* (Lythraceae). *Journal of Ecology* 89: 339–350
- Fogarty ND (2007) Reproductive Isolation and Hybridization dynamics in threatened Caribbean Acroporid Corals. *Electronic Theses, Treatises and Dissertations*. Paper 4429
- Fogarty ND (2012) Caribbean acroporid coral hybrids are viable across life history stages. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 446: 145-159
- Gardner TA, Côté IM, Gill JA, Grant A, Watkinson AR (2003) Long-term region-wide declines in Caribbean corals. *Science* 301: 958-960

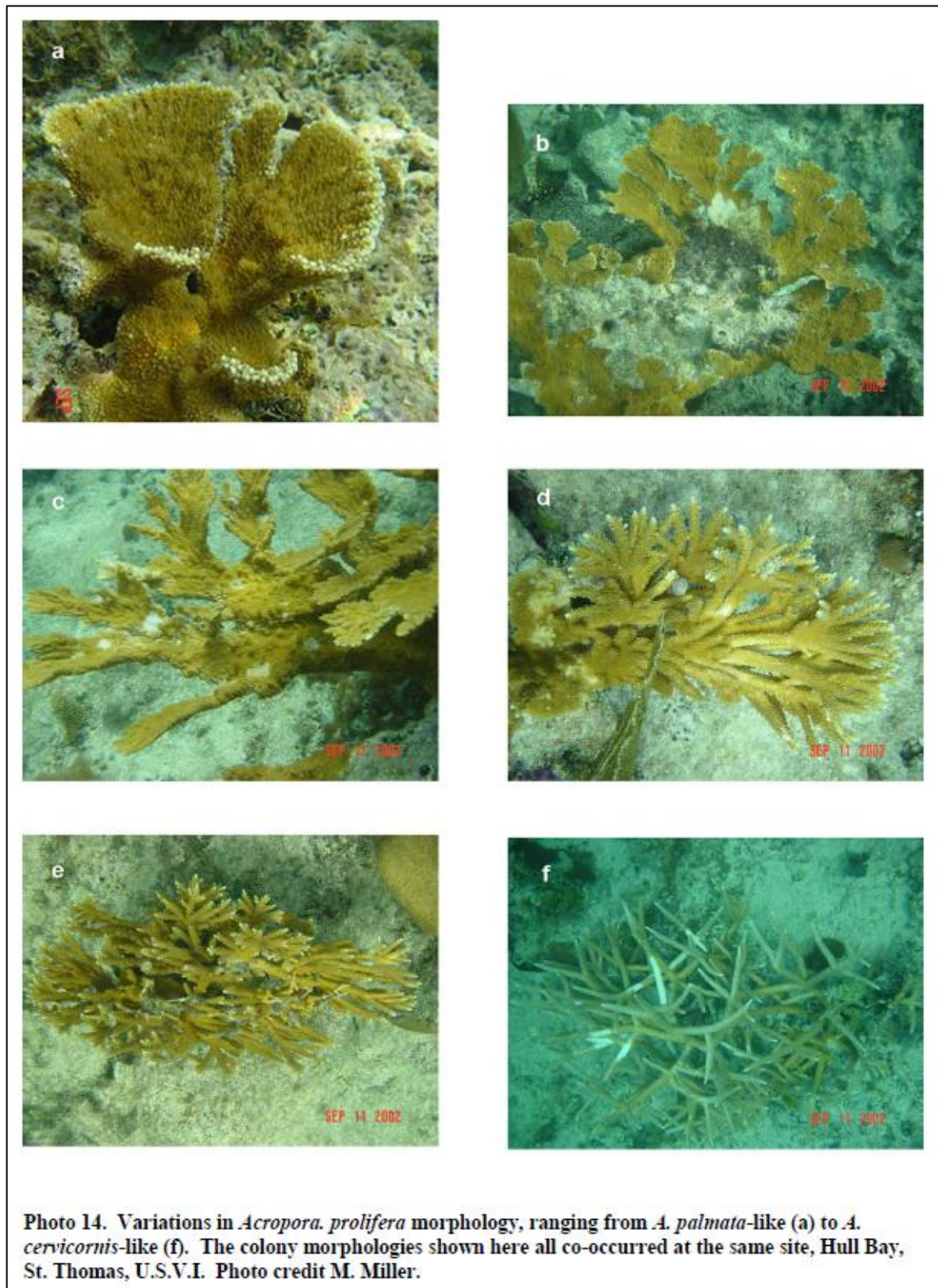
- Gladfelter W (1982) White-band disease in *Acropora palmata*: implications for the structure and growth of shallow reefs. *Bull. Mar. Sci.* 32: 639-643
- Greenstein BJ, Curran HA, Pandolfi JM (1998) Shifting ecological baselines and the demise of *Acropora cervicornis* in the western North Atlantic and Caribbean Province: a Pleistocene perspective. *Coral Reefs* 17: 249-261
- Harrison PL, Wallace CC (1990) Reproduction, dispersal and recruitment of scleractinian corals: 133–207. In: Z. Dubinsky ed. *Ecosystems of the World, 25: Coral Reefs*, Amsterdam, Elsevier: 550 pp.
- Hayashibara T, Shimoike K, Kimura T, Hosaka S, Heyward A, et al. (1993) Patterns of oral spawning at Akajima Island, Okinawa, Japan. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 10: 253–62
- Hemond EM, Vollmer SV (2010) Genetic Diversity and Connectivity in the Threatened Staghorn Coral (*Acropora cervicornis*) in Florida. *PLoS ONE* 5(1): e8652.
doi:10.1371/journal.pone.0008652
- Highsmith RC (1982) Reproduction by Fragmentation in Corals. *Mar Ecol Prog Ser* 7: 207-226
- Honnay O, Bossuyt B (2005) Forum: Prolonged clonal growth: escape route or route to extinction? *Oikos* 108: 427-432
- Hughes TP, Ayre D, Connell JH (1992) The evolutionary ecology of corals. *TREE* 7: 292-295
- Jackson JBC (2001) What was natural in the coastal oceans? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 98(10): 5411-5418
- Jones OR, Wang J (2010) COLONY: a program for parentage and sibship inference from multilocus genotype data. *Molecular Ecology Resources* 10(3): 551–555
- Knowlton N (2001) The future of coral reefs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 98(10): 5419-5425
- Levitan DR, Sewell MA, Chia FS (1992) How distribution and abundance influence fertilization success in the sea urchin *Strongylocentrotus franciscanus*. *Ecology* 73: 248–254

- Lirman D (2000) Fragmentation in the branching coral *Acropora palmata* (Lamarck): growth, survivorship, and reproduction of colonies and fragments. *J. Experiment. Mar. Biol. Ecol.* 251: 41-57
- Lirman D, Bowden-Kerby A, Schopmeyer S, Huntington B, Thyberg T, Gough M, Gough T, Gough R, Gough Y (2010) A window to the past: documenting the status of one of the last remaining 'megapopulations' of the threatened staghorn coral *Acropora cervicornis* in the Dominican Republic. *Aquatic Conserv.: Mar. Freshw. Ecosyst.* 20: 773-781
- Miller K, Ayre D (2004) The role of sexual and asexual reproduction in structuring high latitude populations of the coral *Pocillopora damicornis*. *Heredity* 92: 557-568
- Morse DE, Morse ANC, Raimondi PT, Hooker N (1994) Morphogen-based chemical flypaper for *Agaricia humilis* coral larvae. *Bio. Bull. (Woods Hole)* 186: 172-181
- Morse ANC, Morse DE (1996) Flypapers for coral and other planktonic larvae. *Bioscience* 46: 254-262
- Palumbi SR (1994) Genetic divergence, reproductive isolation, and marine speciation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 25: 547-72
- Palumbi SR, Vollmer S, Romano S, Oliver T, Ladner J (2012) The role of genes in understanding the evolutionary ecology of reef building corals. *Evol. Ecol.* 26: 317-335
- Pandolfi JM, Bradbury RH, Sala E, Hughes TP, Bjorndal KA, Cooke RG, McArdle D, McClenachan L, Newman MJH, Paredes G, Warner RR, Jackson JBC (2003) Global Trajectories of the Long-Term Decline of Coral Reef Ecosystems. *Science* 301: 955-958
- Precht WF, Bruckner AW, Aronson RB, Bruckner RJ (2002) Endangered acroporid corals of the Caribbean. *Coral Reefs* 21: 41-42
- Reusch TBH, Ehlers A, Hämmerli A, Worm B (2005) Ecosystem recovery after climatic extremes enhanced by genotypic diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 102(8): 2826-2831

- Ritson-Williams R, Arnold SN, Fogarty ND et al. (2009) New perspectives on ecological mechanisms affecting coral recruitment on reefs. *Smithsonian Contrib. Mar. Sci.* 38: 437-458
- Simpson EH (1949) Measurement of diversity. *Nature* 163(4148): 688
- Szmant AM (1986) Reproductive ecology of Caribbean reef corals. *Coral Reefs* 5: 43–54
- Van Oppen MJH, Willis BL, van Vugt HWJA, Miller DJ (2000) Examination of species boundaries in the *Acropora cervicornis* group (*Scleractinia*, *Cnidaria*) using nuclear DNA sequence analyses. *Mol. Ecol. Resources* 9: 1363-1373
- Van Oppen MJH, Souter P, Howells EJ, Heywards A, Berkelmans R (2011) Novel Genetic Diversity Through Somatic Mutations: Fuel for Adaptation of Reef Corals? *Diversity* 3: 405-423
- Vermeij MJA, Sandin SA (2008) Density-dependent settlement and mortality structure the earliest life phases of a coral population. *Ecology* 89: 1994–2004
- Veron JEN (2000) Corals of the World. *Australian Institute of Marine Science* 1: 463
- Vollmer SV, Palumbi SR (2002) Hybridization and the Evolution of Reef Coral Diversity. *Science* 296: 2023-2025
- Wapnick CM, Precht WF, Aronson RB (2004) - Millennial-scale dynamics of staghorn coral in Discovery Bay, Jamaica. *Ecol. Letters* 7: 354–361
- Weir BS (1990) Genetic data analysis. *Sinauer Associated, Sunderland, Massachusetts*. 445 pp.
- Weir BS, Cockerham C (1984) Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38: 1358–1370
- Wilkinson C (2004) Status of coral reefs of the world: 2004, Vol. 1. *Global Coral Reef Monitoring Network* : 301 pp.
- Wilkinson C (2008) Status of coral reefs of the world: 2008. *Global Coral Reef Monitoring Network* : 298 pp.

- Williams DE, Miller MW (2005) Coral disease outbreak: Pattern, prevalence and transmission in *Acropora cervicornis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 301: 119-128
- Williams DE, Miller MW (2012) Attributing mortality among drivers of population decline in *Acropora palmata* in the Florida Keys (USA). *Coral Reefs* 31: 369-382
- Willis BL, van Oppen MJH, Miller DJ, Vollmer SV, Ayre DJ (2006) The role of hybridization in the evolution of reef corals. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 37: 489–517
- Yeoh SR, Dai CF (2009) The production of sexual and asexual larvae within single broods of the scleractinian coral, *Pocillopora damicornis*. *Marine Biology* 157: 351-359

6. Annexes



Annexe 1 Planche de photographies qui illustrent la divergence morphologique des colonies d'*Acropora prolifera*. Extraite de : *Acropora* Biological Review Team (2005) Atlantic *Acropora* Status Review Document. Report to National Marine Fisheries Service, Southeast Regional Office. March 3, 2005. 152p + App.



WANTED



Corail « corne d'élan »



Corail « corne de cerf »

Ces deux espèces de coraux sont en déclin depuis les années 1980. C'est pourquoi, depuis 2008, elles sont classées en danger critique d'extinction sur la Liste Rouge de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (IUCN).

Avez-vous vu ces coraux ?

L'Université des Antilles et de la Guyane recherche toute information concernant la localisation de ces coraux en Guadeloupe, dans le but d'aider à gérer au mieux la conservation de ces deux espèces en voie de disparition. En cas d'observation, Aurélien Japaud et Claude Bouchon recherchent les informations suivantes : localisation, quantité. Contacter l'un ou l'autre :

Tel : (0590) 88 91 25

Tel : (0590) 48 30 05 ou 02

Courriel : aurelien.japaud@hotmail.fr

Courriel : claud.bouchon@univ-ag.fr

Identification : Les coraux « corne d'élan » (*Acropora palmata*) et « corne de cerf » (*Acropora cervicornis*) sont les seules espèces d'« acropores » dans la mer Caraïbe. Considérées comme des espèces ayant un rôle écologique important, elles participent à la construction des récifs qui protègent nos côtes des ouragans (cornes d'élan) et forment un habitat privilégié pour les habitants des récifs comme de nombreux poissons et crustacés (cornes de cerf).



Équipe DYNECAR Université des Antilles et de la Guyane
BP 592 - 97 159 Pointe-à-Pitre cedex (Guadeloupe, France)
Tel. : (0590) 48 30 05/02 Fax. : (590) 48 32 83
Email : claud.bouchon@univ-ag.fr



Annexe 2 Poster adressé aux clubs de plongée de Guadeloupe afin de répertorier les colonies d'*Acropora*

UNIVERSITÉ DES ANTILLES ET DE LA GUYANE
FACULTÉ DES SCIENCES EXACTES ET NATURELLES

Résumé :

Les espèces coralliennes *Acropora palmata* (Lamarck, 1816) et *A. cervicornis* (Lamarck, 1816) ont un rôle majeur en termes de bio-construction et structuration des récifs dans la Caraïbe. Cependant, les populations de ces deux espèces sont en déclin et elles sont maintenant classées en danger critique d'extinction. De récentes études principalement menées sur les récifs de la Floride et des Grandes Antilles se sont intéressées à la structure et à la dynamique des populations de ces espèces, mais le statut génétique des populations des Petites Antilles est moins connu. Dans ce contexte, cette étude suggère que les populations de Guadeloupe (Petites Antilles françaises) ont un recrutement larvaire limité et qu'il est donc nécessaire de les protéger localement. De plus, les résultats indiquent que les populations d'*A. cervicornis* sont peu nombreuses et génétiquement peu diversifiées. Cette espèce et les services écosystémiques associés sont ainsi menacés, ce qui n'avait jamais été montré auparavant. Toutefois, la présence de l'hybride *A. prolifera* et l'introgression de certains gènes d'*A. palmata* vers *A. cervicornis* pourrait conférer un potentiel évolutif au genre *Acropora*.

Mots clés : coraux caribéens, étude génétique, espèces menacées, *Acropora palmata*, *Acropora cervicornis*, *Acropora prolifera*

Abstract:

In the Caribbean, Acropora palmata (Lamarck, 1816) and A. cervicornis (Lamarck, 1816) are major coral species for reef building. Since the 80's, these species populations are decreasing and are now classified as critically endangered species. Recent studies, conducted on the reefs of Florida and the Greater Antilles mainly concerned in the structure and the dynamics of Acropora populations, while the genetic status of the populations in the Lesser Antilles remain less studied. This study suggests that the populations of Guadeloupe (French West Indies) have a limited larval recruitment and need conservation measures at the local scale. In addition, results show that A. cervicornis populations are rare and genetically undiversified. Thus, the survival of this species and associated ecosystem services are threatened, which has never been shown before. However, the presence of the hybrid A. prolifera and the introgression of some genes from A. palmata to A. cervicornis could give an evolutionary potential to the genus Acropora.

Keywords: Caribbean corals, genetic study, threatened species, *Acropora palmata*, *Acropora cervicornis*, *Acropora prolifera*