

Répartition, dynamique saisonnière et analyse de l'ADN mitochondrial du crustacé mysidé invasif *Hemimysis anomala* G.O. Sars 1907 dans le Léman.

par

Franck GOLAZ¹ & Risto VÄINÖLÄ²

Résumé.—GOLAZ F. & VÄINÖLÄ R., 2013. Répartition, dynamique saisonnière et analyse de l'ADN mitochondrial du crustacé mysidé invasif *Hemimysis anomala* G.O. Sars 1907 dans le Léman. *Bulletin de la Société vaudoise des Sciences naturelles* 93.3: 101-117.

Le crustacé originaire de la région Ponto-Caspienne *Hemimysis anomala* a été observé pour la première fois dans le Léman en 2007. Une série d'observations et de récoltes ont été réalisées entre mars 2009 et juillet 2012, le long des rives du Léman. *Hemimysis anomala* est présent sur tout le pourtour du lac, avec des variations importantes de la densité des peuplements, lesquelles dépendent notamment de la nature des fonds et de la présence d'abris. Deux colonies (Genève et Hermance) plus particulièrement suivies montrent une période de reproduction allant de mars à octobre, et une durée de gestation des femelles de 40 à 45 jours. La période principale d'apparition des juvéniles se situe vers fin mai/début juin. Le sex-ratio observé varie beaucoup tout au long de l'année. Le séquençage de l'ADN mitochondrial montre que la population du Léman est apparentée à celles d'une lignée s'étant récemment répandue depuis l'Est par le Danube vers le Rhin.

Mots clés: *Hemimysis anomala*, Lac Léman, reproduction, ADN mitochondrial, distribution.

Abstract.—GOLAZ F. & VÄINÖLÄ R., 2013. Distribution, seasonal dynamics and mitochondrial DNA analysis of the invasive mysid crustacean *Hemimysis anomala* G.O. Sars, 1907 in Lake Geneva. *Bulletin de la Société vaudoise des Sciences naturelles* 93.3: 101-117.

The originally Ponto-Caspian crustacean *Hemimysis anomala* was first found in Lake Geneva in 2007. A series of observations were recorded and samples were obtained along the shores of Lake Geneva between March 2009 and July 2012. *Hemimysis anomala* is present around the entire circumference of the lake, with large variations in the density of the populations, mainly related to the bottom structure and the presence of shelters. Two colonies (Geneva and Hermance) more closely tracked show a period of reproduction between March and October, and a 40 to 45 days gestation of the females. Recruitment of juveniles takes place principally at the turn of May/June. The observed sex-ratio varied widely during the year. Mitochondrial DNA sequencing showed that the Lake Geneva population represent the lineage that recently spread from the East through the Danube to the Rhine.

Keywords: *Hemimysis anomala*, Lake Geneva, reproduction, mitochondrial DNA, distribution.

¹Petit-Veytaux 6, CH-1820 Veytaux, Suisse.

E-mail: febts.golaz@hispeed.ch

²Finnish Museum of Natural History, POB 17, FI-00014, University of Helsinki, Finland.

INTRODUCTION

Originaire de la région Ponto-Caspienne, *Hemimysis anomala* G.O. Sars, 1907, un petit crustacé de 6 à 11 mm de long, a été observé pour la première fois en Suisse en octobre 2005 dans les eaux du Rhin dans le port de Kleinhüningen (BS) (WITTMANN 2007). Dans le Léman les premières observations ont été faites en plusieurs endroits, dont Rivaz et Hermance, en novembre 2007 (LODS-CROZET, comm. pers.). La propagation de cette espèce invasive a été favorisée dès la fin des années 40 par l'introduction intentionnelle de mysidés dans de nombreux lacs et réservoirs de l'ancienne Union soviétique afin de nourrir des poissons d'élevage (WITTMANN 2007). Plus tard cette espèce s'est rapidement répandue grâce au trafic fluvial. L'ouverture à la navigation en 1992 du canal du Danube au Main, affluent du Rhin, a joué un rôle déterminant dans la propagation de cette espèce vers l'Allemagne, le nord de la France et la Suisse. La très grande vitesse d'expansion d'*Hemimysis anomala* à partir des années 1997-1998 indique que sa dispersion est vraisemblablement liée aux activités humaines, notamment au trafic fluvial (WITTMANN 2007). Les données sur la dynamique d'expansion et les marqueurs génétiques (ADN mitochondrial) semblent montrer que l'invasion des eaux du système Danube- Main-Rhin s'est cependant faite selon deux cheminements distincts. Le premier depuis le delta du Danube et le second depuis les pays Baltes, la Mer Baltique et le delta du Rhin, ces deux lignées ayant probablement dû se mélanger dans un deuxième temps au Nord-Ouest de l'Europe (MULLER *et al.* 2005, WITTMANN 2007, AUDZIJONYTE *et al.* 2008).

Les objectifs de cette étude, une première pour le Léman à propos de cette espèce potentiellement envahissante, sont les suivants:

1. Documenter l'aire de répartition d'*Hemimysis anomala* dans le Léman.
2. Fournir des informations sur la période de reproduction et sur la dynamique de ces populations afin de les comparer avec les données publiées pour d'autres lacs et plans d'eau
3. Tester la parenté génétique de la population du Léman avec celles présentes dans les eaux du Rhin.

Une série d'observations et de captures, effectuées en plongée sous-marine entre mars 2009 et juillet 2012 ont été réalisées afin d'établir un état des lieux de la présence, de l'aire de répartition et du cycle de reproduction d'*Hemimysis anomala* dans les eaux du Léman. Ces données sont complétées par les observations communiquées par différents plongeurs, entre 2007 et 2012. Afin d'apporter un éclairage sur l'origine des colonies d'*Hemimysis anomala* présentes dans les eaux du Léman, une analyse comparative de l'ADN mitochondrial a été effectuée.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Aire de répartition et habitat

L'aire de répartition suisse et française d'*Hemimysis anomala* a été établie à partir d'observations effectuées en plongée sous-marine, soit directement par l'auteur, soit

communiquées par diverses sources, la détermination de cette espèce ne posant pas de problème. Lors de chaque observation en plongée, les paramètres suivants ont été relevés: Lieu – date et heure – profondeur – densité de la colonie – nature du fond ou type d’habitat. Le choix des 27 sites prospectés (tableau 1) a été principalement déterminé par les signalements de plongeurs.

Tableau 1.–Inventaire des sites d’observation d’*Hemimysis anomala*. Observations effectuées entre septembre 2008 et juillet 2012. Les observations de l’auteur réalisées en plongée sont marquées (●), les observations rapportées par une tierce personne sont marquées (○), les observations de l’auteur réalisées depuis la surface sont marquées (◻). Dans la colonne «Date» figure celle d’une observation particulière. Lorsque plusieurs observations ont été faites, N indique le nombre d’observations effectuées. Lorsque plusieurs observations ont été faites, N indique le nombre d’observations effectuées. Auteurs des observations: S.B. = S. Barone, B.B. = B. Büttiker, X.D. = X. Disler, S.M. = S. Markert, F.C. = F. Campus, T.G. = T. Golaz.

Station	Coordonnées Latitude, °N / Longitude, °E	Date	Heure	Profondeur (m)	Densité (colonies)	Obs.
Villeneuve (Blocs situés devant la plage des Marines)	46°24'10" / 06°55'33"	24.02.12	19h.	5 à 7	Nombreux groupes de dizaines d’individus	●
Chillon (Falaise au Nord du Château)	46°24'55" / 06°55'40"	23.02.10; N > 10	20h.	5 à 40	Nombreux groupes de dizaines d’individus	●
Chillon (Enrochements au Nord du château)	46°24'55" / 06°55'40"	12.09.09; N = 3	10h.	5 à 10	Plusieurs dizaines d’individus	●
Chillon (Sous deux tuyaux, au Nord du Château)	46°24'54" / 06°55'39"	26.02.10	10h.	2	Trois individus isolés	●
Baie de Burier (Ecueils ou «Roches aux mouettes»)	46°26'49" / 06°52'19"	01.07.12	10h.	10	Plusieurs dizaines d’individus	●
La Tour-de-Peilz (Epave de l’Hirondelle)	46°26'44" / 06°51'37"	--.07.09	--	50	Nuée d’individus	○ (S.B.)
La Tour-de-Peilz (Falaise au N.-O. du port)	46°27'05" / 06°51'16"	22.12.09	20h.	10 à 20	Nombreux groupes de dizaines d’individus	●
La Pichette (Tuyau)	46°28'06" / 06°48'55"	05.08.09; N = 4	20h.	30	Nombreux groupes de dizaines d’individus	○ (B.B.)
Rivaz Gare (Falaise S. O., et sur fond de vase et cailloux)	46°28'23" / 06°47'04"	17.03.10; N = 5	20h..	3 à 25	Nombreux groupes de dizaines d’individus	●
Cully port	46°29'18" / 06°44'15"	09.12.12	19h.	--	Quelques individus isolés	○ (B.B.)

Lutry (Sous un tuyau, du côté de Lausanne)	46°29'53" / 06°41'33"	10.09.08; N = 4	20h.	30 à 35	Nombreux groupes de dizaines d'individus	○ (B. B.)
Paudex (Enrochements, à l'O. de l'embouchure de la Paudèze)	46°30'14" / 06°40'03"	21.02.10	20h.	5	Nombreux groupes de dizaines d'individus	●
Tolochenaz (Embouchure du Boiron)	46°29'29" / 06°28'55"	04.03.10	20h.	10 à 15	Deux gpes. de diz. d'individus + individus isolés	●
St Prex (Sous le débarcadère CGN)	46°28'43" / 06°27'43"	24.02.10; N = 3	20h.	5	Nuée d'individus	○ (B. B.)
St Prex (Epave)	46°28'28" / 06°27'37"	11.03.09	19h.	25	Nuée d'individus	○ (B. B.)
Promenthoux plage	46°23'30" / 06°15'59"	01.11.10	20h.	4	Nuée d'individus	○ (X. D.)
Coppet (Enrochements du port)	46°18'50" / 06°11'31"	24.02.12	12h.	2	Nb. gpes. de dizaines à centaines d'individus	●
Creux de Genthod	46°15'50" / 06°09'55"	15.03.12	19h.	10	Plusieurs dizaines d'individus	●
Genève (Quai G. Addor, hangar police navigation)	46°12'18" / 06°09'21"	30.03.10; N > 20	11h.	1	Nuée d'individus	□
Genève (Sous le bâtiment des Forces Motrices)	46°20'46" / 06°13'73"	14.03.11	--	--	Nuée d'individus	○ (S. M.)
Hermance (Sous un tuyau)	46°18'10" / 06°14'27"	30.03.10; N > 20	13h.	5	Nuée d'individus	●
Hermance (Dans une épave)	46°18'10" / 06°14'27"	04.01.11; N > 10	11h.	12	Nuée d'individus	●
Chens-sur-Léman / Tougues (Sous un tuyau)	46°19'47" / 06°15'42"	--.10.09	--	10	Nuée d'individus	○ (F. C.)
St Disdille (Dans deux épaves)	46°24'10" / 06°30'10"	18.03.10; N = 2	11h.	19 à 16	Deux nuées d'individus	●
Meillerie (Sous des gros blocs de roche)	46°24'20" / 06°43'30"	30.03.10	11h.	5 à 55	Groupes de dizaines à centaines d'individus	○ (X. D.)
Fenalet (Falaise «bikini»)	46°23'32" / 06°48'53"	24.03.10; N = 5	20h.	5 à 40	Petits groupes & individus isolés	○ (B. B.)
Le Bouveret (Devant l'Ecole des Missions)	46°23'42" / 06°50'82"	05.03.09	20h.	10 à 15	Nombreux groupes de dizaines d'individus	○ (T. G.)

Estimation de la densité des colonies

En raison de leur distribution très inégale suivant les moments de la journée, souvent en essaim le jour et en petits groupes de quelques dizaines d'individus la nuit (SALEMMA & HIETALAHTI 1993), et de fréquents phénomènes de migrations verticales et horizontales (KETELAARS *et al.* 1999, NUNN & COWCX 2012), la quantification des mysidés est généralement peu aisée et aucune méthode standardisée n'a été développée (OGONOWSKI 2010). L'estimation de la densité des colonies, basée ici sur l'observation visuelle, fait état de trois niveaux:

1. Colonie localement très dense (nuée ou essaim d'individus).
2. Colonie de moyenne densité (nombreux groupes de dizaines d'individus).
3. Colonie de faible densité (individus isolés et petits groupes).

Récolte et analyse de spécimens

Hemimysis anomala est un très fort nageur, rapide, difficile à capturer, évitant facilement un filet à plancton remonté verticalement. Les essais de piégeage, réalisés par l'auteur, à l'aide de trappes transparentes immergées durant 24 heures n'ayant pas donné de résultats probants, ils ont été abandonnés. Ce sont finalement deux grandes colonies, régulièrement observées, qui ont permis la récolte de spécimens.

La première colonie a été localisée à Genève (46°12'18" N; 06°09'21" E), juste sous la surface, sous le hangar de la police de la navigation, Quai G. Addor. La seconde à Hermance (46°18'10" N; 06°14'27" E), à 5 m de profondeur autour et dans un tuyau de 40 cm de diamètre, surplombant le fond de 1,5 m environ. Au cours de 17 visites à Genève et de 21 plongées à Hermance, respectivement 1109 et 1456 spécimens ont été récoltés entre le 1^{er} mars 2010 et le 10 juillet 2012. Les captures ont été faites depuis la surface (Genève) où en plongée (Hermance) à l'aide d'un filet à plancton (diamètre d'ouverture = 15 cm; grosseur de maille = 250 µm). Les spécimens récoltés sont conservés dans de l'éthanol 70%.

La longueur des spécimens a été mesurée, à l'aide d'une loupe binoculaire (10x) depuis l'extrémité du rostre jusqu'à celle du telson (Holmquist 1972). La détermination du sexe, chez les spécimens de plus de 6 mm, a été faite en observant la longueur de la 4^{ème} paire de pléopodes, nettement allongés chez les mâles matures. Les femelles matures se distinguent par la présence d'une poche incubatrice ou marsupium (figure 1). Les femelles matures dont



Figure 1.—*Hemimysis anomala* G.O. Sars (1907), distinction du mâle et de la femelle (individus matures).

la poche incubatrice contenait des œufs ou des embryons ont été identifiées et dénombrées. Le nombre d'œufs ou d'embryons contenus dans le marsupium a été relevé. Tous les spécimens dont la taille était inférieure à 6 mm ont été comptés comme des juvéniles. Certains spécimens immatures, pouvant atteindre une longueur de 8 mm, ne présentaient pas toujours les attributs mâle ou femelle. Ils ont été également comptabilisés comme juvéniles. La durée de la gestation, exprimée en jours, est estimée à partir de l'intervalle séparant l'observation des premières femelles portantes et l'observation des premiers juvéniles.

Analyse statistique des mesures de longueur

Les observations ont été analysées dans le cadre de planifications expérimentales *multifactorielles* impliquant deux *facteurs*.

1- Le sexe de l'animal mesuré.

2- La date de prélèvement de l'échantillon. L'analyse de variance (ANOVA) permet de tester lesquels des coefficients de régression sont *significativement différents de zéro*, avec un *risque d'erreur* toléré de type I noté α (ici $\alpha = 5\%$). L'adéquation du modèle statistique est vérifiée en observant la distribution des écarts entre les observations et les valeurs prédites par le modèle statistique (valeurs *ajustées*) (MONTGOMERY 1991). Les résultats sont présentés sous la forme de «Cartes de Contrôle» dans lesquelles les barres de l'histogramme représentent les valeurs ajustées prédites par le modèle statistique. Les triangles représentent les moyennes des $n = 4$ répliques des différents traitements. Les barres d'erreur représentent les *intervalles de confiance* dans lesquels la probabilité de trouver les moyennes est de $(1 - \alpha) = 95\%$ ($ETM = S/\sqrt{n}$ = erreur-type des moyennes des traitements, S étant l'écart-type estimé de l'erreur expérimentale). $p \leq \alpha$ est le risque effectif d'erreur de type I.

Séquençage de l'ADN mitochondrial

La méthode utilisée est basée sur l'analyse d'une séquence de 549 paires de bases d'un gène du génome mitochondrial codant pour la première sous-unité de la cytochrome oxydase I (COI) selon la procédure décrite par AUDZIJONYTE *et al.* (2005). La fiabilité de ce marqueur moléculaire, pour suivre les voies d'invasion empruntées par les crustacés de la région Ponto-Caspienne, a été démontrée par AUDZIJONYTE *et al.* (2006, 2008). Il permet de faire la distinction entre deux lignées invasives d'*Hemimysis*, l'une remontant du delta du Danube vers le Rhin (haplogroupe A), l'autre introduite en Lituanie depuis les eaux du Dniepr puis s'étant répandue via une autre route vers le delta du Rhin (haplogroupes B et C). Cette séquence est comparée avec celle de 130 spécimens, récoltés dans 20 stations réparties sur 13 pays d'Europe et 1 station en Amérique du Nord, pour lesquels les résultats ont été publiés (AUDZIJONYTE *et al.* 2008). Deux échantillons de quelques dizaines de spécimens provenant de deux lots capturés à Hermance le 30 mars 2010 et le 5 mai 2010, à 5 m de profondeur, ont été conservés dans de l'alcool à 94% puis analysés au Musée Finlandais d'Histoire Naturelle à Helsinki. Le résultat de l'analyse de l'ADN mitochondrial de six individus de chacun de ces deux échantillons, soit 12 spécimens au total, a été communiqué.

RÉSULTATS

Aire de répartition et habitat

Les observations effectuées en plongée entre 2007 et 2012 par l'auteur et par divers plongeurs sont présentées dans le tableau 1. A partir de ces données une carte du Léman, montrant les densités de population (forte, moyenne et faible) estimées, ainsi qu'une indication concernant le type d'habitat, a été établie (figure 2). La répartition des 27 sites d'observation d'*Hemimysis anomala* laisse penser que cette espèce est maintenant présente quasiment sur tout le pourtour du Léman, à l'exception probablement des zones de fonds vaseux ou sablonneux pauvres en cavités et anfractuosités.

Dans certaines stations (Genève, Hermance, St. Disdille et St. Prex), des nuées d'individus en essaim pouvant atteindre 1 m de diamètre, parfois 2 m de long pour 1 m de diamètre, ont pu être observées de façon récurrente. Il semble que ceci puisse être lié à la présence d'un abri de bonne dimension par rapport à la lumière et aux prédateurs. Ces abris sont des épaves à Hermance et St. Disdille, un gros tuyau abandonné à Hermance, des pontons à Genève et à St. Prex.

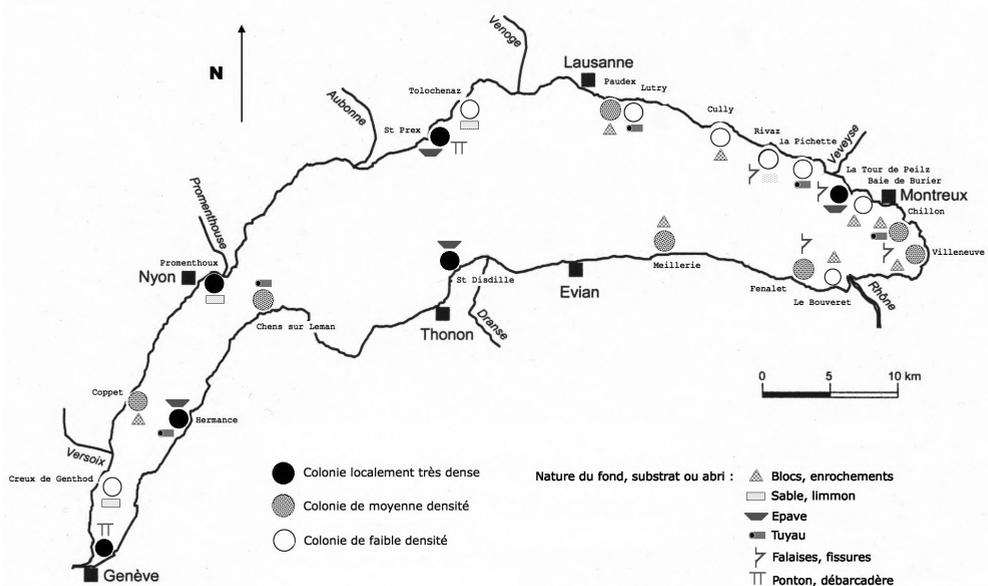


Figure 2.—Localisation des sites d'observation d'*Hemimysis anomala* dans le Léman.

Dynamique des populations d'Hemimysis anomala

Deux colonies choisies pour leur présence relativement constante sous la forme d'un grand essaim (Genève et Hermance) ont fait l'objet de captures à 11 reprises entre le 1^{er} mars et le 27 octobre 2010, puis à 4 reprises entre le 5 avril et le 7 juin 2012 à Genève et à 6 reprises entre le 21 février et le 10 juillet 2012 à Hermance (tableaux 2 et 3).

Tableau 2.—Variations saisonnières (en %) des effectifs des mâles matures, femelles matures, femelles avec embryons, juvéniles et immatures d'*Hemimysis anomala* observées à Genève au cours des années 2010 et 2012.

Année	2010										2012					
	01.03	15.03	30.03	12.04	05.05	20.05	03.06	29.06	11.08	27.10	05.04	20.04	10.05	07.06		
N =	50	60	67	86	124	129	79	79	88	41	119	139	106	> 200		
mâles matures	66.0	31.7	55.2	37.2	22.6	88.4	19.0	15.2	72.7	9.8	46.2	49.6	84.9	-		
femelles matures	14.0	5.0	41.8	50.0	10.5	-	1.3	3.8	9.1	-	35.3	3.6	3.8	-		
femelles + embryons	-	-	1.5	7.0	66.1	9.3	1.3	6.3	13.7	-	18.5	46.8	11.3	-		
Juvéniles et immatures	20.0	63.3	1.5	5.8	0.8	2.3	78.4	74.7	4.5	90.2	-	-	-	100		

Tableau 3.—Variations saisonnières (en %) des effectifs des mâles matures, femelles matures, femelles avec embryons, juvéniles et immatures d'*Hemimysis anomala* observées à Hermance au cours des années 2010 et 2012.

Année	2010										2012						
	01.03	15.03	30.03	12.04	05.05	20.05	03.06	29.06	20.07	11.08	27.10	21.02	08.03	05.04	20.04	07.06	10.07
N =	50	55	78	146	133	10	> 200	57	84	> 200	72	124	116	136	135	25	> 200
mâles matures	74.0	72.8	65.4	63.7	48.9	-	-	-	23.8	-	30.5	82.3	67.8	72.8	71.1	-	-
femelles matures	24.0	23.6	32.0	11.0	9.0	-	-	-	4.8	-	2.8	15.3	25.9	19.8	7.4	-	-
femelles + embryons	-	-	2.6	25.3	42.1	-	-	-	2.4	-	-	-	-	7.4	21.5	-	-
juvéniles et immatures	2.0	3.6	-	-	-	100	100	100	69.0	100	66.7	2.4	4.3	-	-	100	100

L'effectif des mâles matures par rapport à celui des femelles matures (sex-ratio) varie de manière importante au cours de la période d'observation (figure 3). Le nombre de mâles matures diminue par rapport à celui des femelles matures entre les mois de mars et de mai à Genève et à Hermance au cours de l'année 2010. A Genève le nombre de mâles matures surpasse à nouveau nettement celui des femelles matures vers la fin du mois de mai avant de diminuer à la fin juin. A partir de fin mai/début juin il n'est pas rare de n'observer plus que des juvéniles, les individus matures ayant disparus. Depuis la fin de l'été et jusqu'à la fin octobre, la proportion de mâles matures augmente nettement à Hermance.

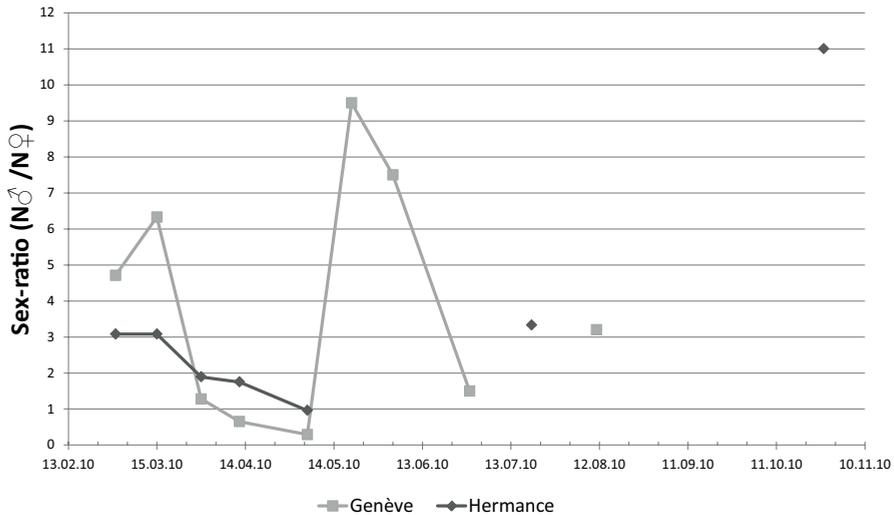


Figure 3.–Variations saisonnières du rapport de l'effectif des mâles matures et des femelles matures (sex-ratio) d'*Hemimysis anomala* observées à Genève et à Hermance au cours de l'année 2010.

Les premières femelles porteuses d'embryons sont observées vers la fin du mois de mars. Leur nombre augmente de manière significative jusque vers la deuxième quinzaine du mois de mai. La proportion de juvéniles et d'individus immatures augmente de manière nette entre les mois de mai et de juin. Des fluctuations importantes dans la proportion de juvéniles et d'immatures entre les mois de juin et d'octobre sont observées à Genève (tableau 2).

Le nombre d'embryons dénombrés dans la poche incubatrice (*marsupium*) des femelles est de 20 à 25 environ, avec un minimum de 16 et un maximum de 33 (tableau 4). Les différents stades du développement embryonnaire ont pu être observés entre le 18 mars 2010 (dans la poche incubatrice de femelles capturées à St. Disdille (F) dans une épave par -19 m), et le 5 mai 2010 (dans la poche incubatrice de femelles capturées à Hermance). La figure 4 illustre les différents stades de ce développement.

Les tailles des mâles matures et des femelles matures récoltés entre le 1^{er} mars et le 27 octobre 2010 ont été mesurées. La longueur des mâles matures et des femelles matures a été mesurée dans 10 échantillons prélevés à Genève, de même que pour les mâles matures et les femelles matures de 7 échantillons prélevés à Hermance. L'analyse statistique (ANOVA multifactorielle) porte uniquement sur 4 prélèvements effectués durant les mois de mars,

Tableau 4.–Nombre d'embryons (\pm écart-type), avec minimum et maximum observés par poche incubatrice chez les femelles d'*Hemimysis anomala*. Les moyennes sont établies sur la base de 10 poches incubatrices examinées.

Genève			Hermance		
Date	12.04.2010	05.05.2010	Date	12.04.2010	05.05.2010
Nbre. de poches incubatrices	10	10	Nbre. de poches incubatrices	10	10
Embryons/femelles \pm Ecart-type	24.1 \pm 5.3	23.3 \pm 4.4	Embryons/femelles \pm Ecart-type	25.6 \pm 5.7	23.4 \pm 5.8
minimum	16	17	minimum	17	17
maximum	31	30	maximum	32	33

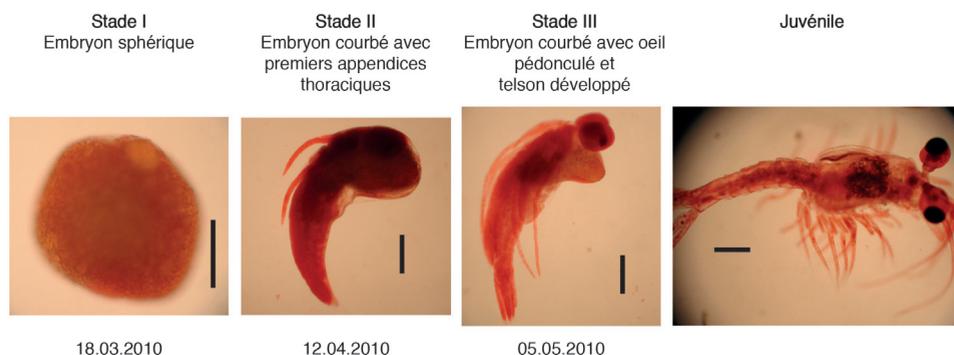


Figure 4.–Stades du développement embryonnaire chez *Hemimysis anomala*. Le tiret donnant l'échelle représente 250 μ m.

avril et mai. La taille moyenne des mâles matures est généralement supérieure à celle des femelles matures pour la station de Genève ($p \leq 0,05$) (figure 5A). Cette tendance n'est pas observée pour les individus de la station d'Hermance ($p > 0,05$) (figure 5B). De même, l'effet de la date sur les différences de taille est significatif pour la colonie de Genève, aussi bien chez les mâles matures que chez les femelles matures ($p \leq 0,05$) (figure 5A), alors qu'il ne l'est pas pour la colonie d'Hermance ($p > 0,05$) (figure 5B). La taille moyenne des femelles portant des embryons apparaît supérieure à celle des femelles non portantes ($p \leq 0,05$) (figure 6). On observe également que la taille des femelles portantes diminue entre mars et mai, ce qui n'est pas le cas pour les femelles non portantes.

Origine de la population d'*Hemimysis anomala* du Léman

Pour les 12 individus des deux échantillons du Léman, l'analyse du marqueur de la cytochrome oxydase I dans l'ADN mitochondrial montre leur appartenance à l'haplogroupe A (haplotype A1). La présence de cet haplotype caractérise également les spécimens récoltés dans le Danube et la zone de son delta dans la Mer Noire ($n = 45$, répartis dans 9 échantillons de 7 sites différents).

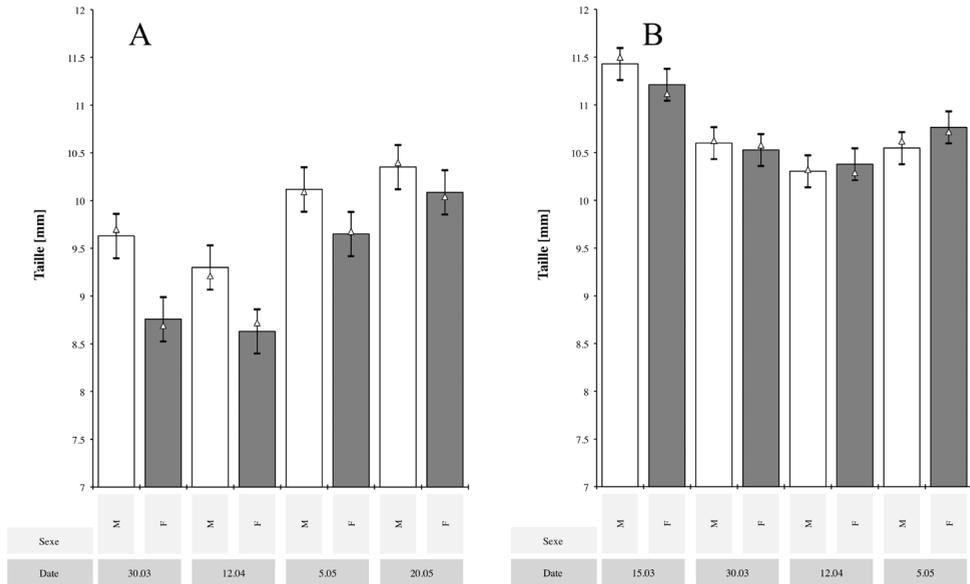


Figure 5.—Cartes de contrôle de l'ANOVA pour l'analyse statistique des longueurs des mâles matures (M) et des femelles matures (F), portantes et non portantes, d'*Hemimysis anomala*. Colonie de Genève (A) et Colonie d'Hermance (B).

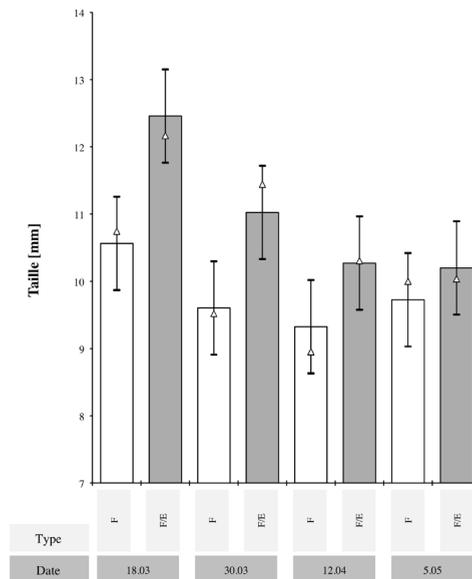


Figure 6.—Carte de contrôle de l'ANOVA pour l'analyse statistique des longueurs des femelles d'*Hemimysis anomala* portantes (F/E) et non portantes (F). Colonie de St. Disdille (18.03.2010) et de Genève (30.03 – 12.04 et 05.05.2010).

L'haplotype A1 est également présent chez certains spécimens récoltés dans les eaux du Rhin inférieur au Sud de Bonn (D). Des haplogroupes différents (B et C) sont observés chez les spécimens récoltés dans la région de la Mer Baltique, ainsi qu'ensemble avec l'haplogroupe A dans le delta du Rhin aux Pays-Bas (AUDZIŃONYTE *et al.* 2008).

DISCUSSION

Aire de répartition et habitat

Observée et identifiée pour la première fois à la fin de l'année 2007 dans le Léman, l'espèce invasive d'origine Ponto-Caspienne *Hemimysis anomala* peut être considérée aujourd'hui comme étant présente, de façon discontinue, sur tout le pourtour du lac. Comme de nombreux autres crustacés mysidés, cette espèce euryhaline a une grande capacité d'acclimatation ce qui en fait une espèce potentiellement très invasive (WITTMANN 2007, DUMONT & MULLER 2009).

Cependant, l'étendue des colonies, en regard des abris offerts par les fonds du Léman, reste très difficile à estimer. Pour un site donné, les observations varient énormément d'une plongée à l'autre, probablement à cause des courants, des vagues, du comportement inégal des nuées d'individus en essaim et de leur grande vitesse de nage.

Les rives du Léman offrent une multitude et une grande variété d'habitats privilégiés par *Hemimysis anomala*. Ce sont des habitats riches en pierres, avec des cavités, fissures et anfractuosités (SCHLEUTER *et al.* 1998, VERSLYCKE *et al.* 2000, DUMONT 2006); ainsi que de nombreux pontons et quais, une multitude de petites épaves ainsi que des tuyaux et des structures en béton abandonnées. WITTMANN (2007) et STUBBINGTON *et al.* (2008) ont mis en évidence une corrélation entre la présence d'abris fournis par des structures anthropiques et la présence d'*Hemimysis anomala* dans la zone littorale. Les observations de l'auteur, de même que celles qui lui ont été communiquées par différents plongeurs, vont dans ce sens et expliquent la distribution régionale discontinue observée le long des rives du Léman.

Dynamique des populations

L'étude de la dynamique des populations d'*Hemimysis anomala* est rendue complexe du fait des variations à la fois journalières et saisonnières très rapides de l'abondance des individus sur un même site. Qualifié de brutal et spectaculaire par LEDOYER (1989), le phénomène du déplacement et donc de la non localisation d'une colonie très dense, après une première observation, a souvent été constaté lors de cette étude. Ce comportement, bien documenté pour cette espèce de même que pour de nombreux autres mysidés (KETELAARS *et al.* 1999, BORCHERDING *et al.* 2006, OGWONSKI 2010, NUNN & COWCX 2012) rend délicate l'interprétation des données ponctuelles concernant la structure et la dynamique d'une population.

La question du caractère représentatif des échantillons capturés se pose également. On ne peut exclure que selon le sexe et l'âge, la capacité des individus à éviter le piégeage ne soit pas la même et qu'ainsi les données récoltées en soient légèrement faussées. Le rôle des

courants est peut-être aussi en cause, pour partie tout au moins, comme facteur expliquant de rapides modifications de la distribution d'*H. anomala* dans une zone donnée. C'est une hypothèse qui mériterait d'être étudiée.

La lumière semble enfin jouer un rôle important dans ces migrations (KETELAARS *et al.* 1999, KOTTA & KOTTA 2001, BORCHERDING *et al.* 2006, OGOŃOWSKI 2010), et la distribution d'*H. anomala* semble donc être le résultat de la combinaison de migrations horizontales et verticales d'après BORCHERDING *et al.* (2006). Les grands essaims qui se forment durant la journée, à proximité du rivage, migrent vers la zone pélagique et se dispersent à la tombée de la nuit, les individus à la recherche de nourriture sont alors disséminés sur le fond (SALEMAA & HIETALAHTI 1993, BORCHERDING *et al.* 2006, DUMONT & MULLER 2009). Ce phénomène a notamment été observé dans les stations du Bouveret, de Villeneuve, de Chillon, de la Tour-de-Peilz, de Rivaz, de Paudex, et Tolochenaz. Les plus fortes concentrations d'individus, pouvant dépasser les 20 individus·l⁻¹ selon KETELAARS *et al.* (1999), ont pu être observées entre la surface (Genève [quai G. Addor] par exemple) et une profondeur de 15 à 20 m (Epaves de St. Disdille). Certaines observations en plongée (Meillerie, Fenalet, Chillon, La Tour-de-Peilz) confirment la présence temporaire d'*H. anomala* jusqu'à la profondeur de 40 à 50 m (ZHURAVEL 1960, SALEMAA & HIETALAHTI 1993).

Les variations saisonnières de la proportion de mâles matures et de femelles matures observées ici corroborent celles mises en évidence par d'autres études (KETELAARS *et al.* 1999, BORCHERDING *et al.* 2006, NUNN & COWCX 2012). Les fluctuations annuelles du rapport de l'effectif des mâles matures et des femelles matures pourraient être liées à un taux de mortalité élevé chez les mâles après l'accouplement, puis chez les femelles au terme de la période de gestation (MAUCLINE 1980). Une étude anonyme, citée par HOLDICH (2006) fait état d'un possible hermaphroditisme protandre (mâle devenant femelle), toutefois ceci n'a jamais été confirmé à ce jour. D'autre part la question de la prédation rapide de grandes populations de ces crustacés par des poissons doit également être posée (NUNN & COWCX 2012). La perche commune (*Perca fluviatilis* L.) a souvent été observée à proximité des essaims d'*H. anomala*, et la prédation par les perches (BORCHERDING *et al.* 2006, DUMONT & MULLER 2009), a également pu être observée par l'auteur à différentes reprises, à Chillon et à Hermance notamment.

La durée de la période de gestation observée au cours du printemps 2010 a été de 40 à 45 jours entre mi-mars et fin avril environ. Cette durée, dépendante de la température (WORTHAM-NEAL & PRICE 2002), corrobore les données de KIPP & RICCIARDI (2007). Bacescu (1954) donne un nombre de 10-15 embryons par femelle, avec un maximum de 31. BORCHERDING *et al.* (2006) donnent des valeurs de 20 à 30 embryons par portée. Ici les effectifs sont de l'ordre de 20 à 25 embryons par portée. Les différents stades du développement embryonnaire (GHEKIERE *et al.* 2007) ont lieu dans la poche incubatrice de la femelle qui libère des individus juvéniles (WITTMANN 1984) de 1,0 – 1,5 mm de long au terme de la gestation. Certaines études signalent deux périodes de reproduction, en avril-mai et en septembre-octobre (BORCHERDING *et al.* 2006), tout en évoquant la probabilité d'une troisième période de reproduction durant l'été. DUMONT & MULLER (2009) confirment cette observation et signalent trois générations annuelles. Nos observations confirment une période principale de reproduction en mars/avril dans le Léman. Nous avons aussi observé des femelles avec des embryons en juillet à Hermance, puis en août à Genève, ce qui atteste d'une seconde période de reproduction durant l'été. Nos observations ne permettent pas de

confirmer l'existence d'une troisième période de reproduction plus tard dans l'année. La succession rapide de plusieurs cycles de reproduction est obtenue de la façon suivante. Au terme de la première période de reproduction, la femelle mue puis s'accouple à nouveau et dépose une nouvelle couvée d'œufs (ovules) dans le marsupium (WITTMANN 1984). Nos observations ne permettent pas de répondre à la question qui est de savoir si l'on a affaire à des périodes répétées de reproduction pour une même génération, ou alors à des générations successives au cours d'une même année.

La taille moyenne des femelles matures est souvent mentionnée comme étant légèrement supérieure à celle des mâles matures (BACESCU 1954, SALEMAA & HIETALAHTI 1993, KIPP & RICCIARDI 2007). Nos observations ne vont pas dans ce sens. Toutefois, les durées de vie ainsi que les taux de mortalité selon la période de l'année sont probablement différents pour les deux sexes. La maturité sexuelle, et donc l'augmentation de la taille, dépend aussi de la température et de l'état trophique des eaux (BORCHERDING *et al.* 2006).

*Origine de la population d'*Hemimysis anomala* du Léman*

H. anomala est originaire de la région de la Mer noire, mais depuis 1997-1998 l'espèce s'est signalée par une expansion très rapide dans les régions du système fluvial Danube-Main-Rhin. Cette dispersion a indubitablement été favorisée par les activités humaines. Le premier signalement d'*H. anomala* pour la Suisse a été fait dans le Rhin supérieur, au niveau du port de Kleinhüningen (BS), fin octobre 2005 (WITTMANN 2007), et notre hypothèse était que les premiers spécimens observés dans les eaux du Léman, en 2007, seraient issus de cette population. Cette invasion a pu se faire grâce à des compartiments inondés de bateaux de plaisance acheminés par la route du Rhin vers le Léman, ou par les voies de navigation fluviale du Rhin vers le Rhône en passant par le Doubs puis la Saône. En effet, *H. anomala* a également été signalé dans le Rhône, en aval du Léman, depuis 2003 (WITTMANN & ARIANI 2009). La question qui se pose alors, et qui peut être traitée par une méthode phylogéographique, est celle de la route d'invasion vers les eaux du Rhin supérieur.

Comme le montrent les précédentes données sur leur distribution et leur génétique, l'origine des envahisseurs dans le Rhin pourrait être soit des populations de la Mer Noire (delta du Danube) à l'est, ou indirectement du nord à partir de populations introduites intentionnellement dans les pays Baltes (WITTMANN 2007, AUDZIJONYTE *et al.* 2008). Ces deux origines peuvent être distinguées à partir des haplogroupes de l'ADN mitochondrial, et une étude précédente montre que les eaux du Rhin inférieur ont probablement été colonisées par ces deux voies (AUDZIJONYTE *et al.* 2008). Bien qu'il n'y ait pas encore de données sur la composition génétique des populations du Rhin supérieur (p.ex. en Suisse), ni de celles du Rhône, l'analyse de l'ADN mitochondrial indique que la population du Léman représente l'haplogroupe A.

En d'autres termes, elle appartient à la lignée qui s'est répandue à partir du delta du Danube, vers l'amont du fleuve puis vers le Rhin par le canal du Danube au Main ouvert en 1992. Ce résultat va dans le sens de notre hypothèse. Pour l'étayer il faudrait avoir des données sur la génétique des populations de la partie supérieure du Rhin. On peut cependant raisonnablement penser que cette espèce ait emprunté les mêmes modes

de dispersion (transport dans les eaux de ballast et migration active), et les mêmes voies fluviales, que plusieurs autres néozoaires invasifs originaires de la région Ponto-Caspienne, tel *Dikerogammarus villosus* présent dans le Léman depuis 2002 (BOLLACHE 2004).

On mentionnera encore que des populations d'*H. anomala* caractérisées par ce même haplotype A1, marqueur génétique des populations issues de la lignée du Danube, ont été identifiées en Angleterre et dans les lacs Ontario et Michigan en Amérique du Nord (AUDZIJONYTE *et al.* 2008, BROOKING *et al.* 2010).

Impact sur l'écosystème

Il existe encore peu de données sur l'impact d'*Hemimysis anomala* sur des écosystèmes récemment envahis. La prédilection de ce mysidé pour les cavités et abris divers en fait une espèce compétitrice nouvelle pour ce type d'habitat. *Hemimysis anomala* entre également en compétition avec les espèces se nourrissant de phytoplancton (juvéniles) et de zooplancton (adultes). Un impact négatif majeur ne semble pas être à craindre selon DUMONT & MULLER (2009), et à ce jour aucun indice statistique d'une modification de la faune ichtyologique du Léman n'a été rapporté. Il reste cependant difficile de se prononcer sur l'impact écologique de l'introduction de ce crustacé dans le Léman.

CONCLUSIONS

Les résultats de cette étude permettent d'affirmer que l'espèce invasive *Hemimysis anomala* est présente quasiment tout le long des rives du Léman, plus spécialement dans les habitats riches en cavités, fissures et anfractuosités, ainsi qu'en structures anthropiques (pontons et quais, épaves, tuyaux et structures en béton abandonnées). La gestation des femelles observée (40 à 45 jours) confirme ce qui a été publié pour cette espèce dans d'autres milieux. Cette espèce prolifique peut se reproduire deux fois par an, au moins. Cette étude n'a toutefois pas permis d'établir avec certitude le nombre de générations annuelles. Les importantes variations saisonnières de la proportion de mâles matures et de femelles matures observées ici corroborent celles mises en évidence par d'autres études.

Finalement, l'étude comparative des variations de l'ADN mitochondrial soutient l'hypothèse que la population des eaux du Léman descend de populations qui se sont répandues à partir du delta du Danube vers l'amont du fleuve, puis vers le Rhin supérieur et le Rhône par le réseau des connections fluviales.

REMERCIEMENTS

Madame Brigitte Lods-Crozet, hydrobiologiste à la Direction Générale de l'Environnement (DGE – Protection des eaux), a suivi et encouragé cette étude et elle nous a fait part de nombreuses remarques et suggestions pour améliorer ce manuscrit. Qu'elle en soit ici très chaleureusement remerciée. Monsieur Bernard Büttiker nous a accompagné et secondé lors de certaines plongées. Ses remarques nous ont permis d'améliorer le manuscrit et nous l'en remercions. Nous remercions Madame Katja Nylund qui a effectué le travail de laboratoire portant sur l'ADN. Monsieur Jacques Lemaitre (Professeur honoraire – EPFL) a effectué l'analyse statistique des données. Nous lui en sommes extrêmement reconnaissant et tenons à lui exprimer ici toute notre gratitude. Nos remerciements vont

aussi à Monsieur Frédéric Hofmann, inspecteur Cantonal de la pêche, qui a autorisé cette étude. Nous remercions Monsieur Stéphane Markert de la police de Genève qui nous a signalé la présence régulière d'*Hemimysis anomala* sous leur hangar à bateaux du quai G. Addor; ainsi que tous les membres de la police du lac de Genève qui nous ont accueilli à de très nombreuses reprises dans leurs locaux afin que nous puissions effectuer des récoltes de spécimens. Nous associons enfin à ces remerciements les plongeurs nous ayant fait part de leurs observations détaillées: MM. Salvatore Barone, Jean-Marc Blache, Bernard Büttiker, Fabrice Campus, Xavier Disler, Marc Gebhard, Tiphaine Golaz, Gérard Kohler, Stéphane Markert, Thierry Lageyre et Yves Mauch. Les remarques de Madame Mélanie Clayton ont permis d'améliorer l'Abstract.

BIBLIOGRAPHIE

- AUDZIJONYTE A., DAMGAARD J., VARVIO S.-L., VAINIO J.K. & VÄINÖLÄ R., 2005. Phylogeny of *Mysis* (Crustacea, Mysida): history of continental invasions inferred from molecular and morphological data. *Cladistics* 21: 575-596.
- AUDZIJONYTE A., DANELIYA M.E. & VÄINÖLÄ R., 2006. Comparative phylogeography of Ponto-Caspian mysid crustaceans: isolation and exchange among dynamic inland sea basins. *Molecular Ecology* 15: 2969-2984.
- AUDZIJONYTE A., WITTMANN K. J. & VÄINÖLÄ R., 2008. Tracing recent invasions of The Ponto-Caspian mysid shrimp *Hemimysis anomala* across Europe and to North America with mitochondrial DNA. *Diversity and Distributions* 14: 179- 186.
- BACESCU M., 1954. Crustacea Mysidacea. In: *Fauna Republicii Populare Romîne* 4(3): 1-126.
- BORCHERDING J., MURAWSKI S. & ARNDT H., 2006. Population ecology, vertical migration and feeding of the Ponto-Caspian invader *Hemimysis anomala* in a gravel-pit lake connected to the River Rhine. *Freshwater Biology* 51: 2376-2387.
- BOLLACHE L., 2004. *Dikerogammarus villosus* (Crustacea, Amphipoda): another invasive species in the Lake Geneva. *Revue Suisse de Zoologie* 111: 303-307.
- BROOKING T.E., RUDSTAM L.G., KRUEGER S.D., JACKSON J.R., WELSH A.B. & FETZER W.W., 2010. First occurrence of the mysid *Hemimysis anomala* in an inland lake in North America, Oneida Lake, NY. *Journal of Great Lakes Research* 36: 577-581.
- DUMONT S., 2006. A new invasive species in the North-East of France, *Hemimysis anomala* G.O. Sars, 1907 (Mysidacea). *Crustaceana* 79(10): 1269- 1274.
- DUMONT S. & MULLER C.D., 2009. Distribution, ecology and impact of a small invasive shellfish, *Hemimysis anomala* in Alsatian water. *Biological Invasions* 12: 495-500.
- GHEKIERE A., FOCKEDEY N., VERSLYCKE T., VINCX M. & JANSSEN C.R., 2007. Marsupial development in the mysid *Neomysis integer* (Crustacea: Mysidacea) to evaluate the effects of endocrine-disrupting chemicals. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 66: 9-15.
- HOLDICH D., GALLAGHER S., RIPPON L., HARDING P. & STUBBINGTON R., 2006. The invasive Ponto-Caspian mysid, *Hemimysis anomala*, reaches the UK. *Aquatic Invasions* 1: 4-6.
- HOLMQUIST C., 1972. Mysidacea. In: ELSTER H.-J. & OHLE W. (Eds.) *Die Binnengewässer BandXXVI. Das Zooplankton der Binnengewässer. 1. Teil*: 247-256.
- KETELAARS H. A. M., LAMBREGTS-VAN DE CLUNDERT F. E., CARPENTIER C. J., WAGENWOORT A. J. & HOOGENBOEZEM W., 1999. Ecological effects of the mass occurrence of the Ponto-Caspian invader, *Hemimysis anomala* G.O. Sars, 1907 (Crustacea: Mysidacea), in a freshwater Storage reservoir in the Netherlands, with notes on its autoecology and new records. *Hydrobiologia* 394: 233-248.
- KIPP R.M. & RICCIARDI A., 2007. *Hemimysis anomala* Fact Sheet. *Great Lakes Aquatic Nonindigenous Species Information System (GLANSIS)*.
- KOTTA I. & KOTTA J., 2001. Vertical migrations of mysids in the gulf of Riga. *Proc. Estonian Acad. Sci. Biol. Ecol.* 50 (4): 248-255.
- LEDOYER M., 1989. Les Mysidacés (Crustacea) des grottes sous-marines Obscures de Méditerranée Nord-Occidentale et du proche Atlantique (Portugal et Madère). *Marine Nature* 89(1): 39-62.
- MAUCLINE J., 1980. The biology of mysids. *Advances in Marine Biology* 18: 1- 369.
- MONTGOMERY D. C., 1991. Design and Analysis of Experiments. New-York, Wyley, 3^e édition, 672 p.
- MULLER O., EXNER N. & MARTENS A., 2005. *Hemimysis anomala* in der Mittleren Oder (Crustacea, Mysidacea). *Lauterbornia* 55: 93-96.

- NUNN A. D. & COWX I. G., 2012. Diel and seasonal variations in the population dynamics of *Hemimysis anomala*, a non indigenous mysid: implications for surveillance and management. *Aquatic Invasions* 7: 357-365.
- OGONOWSKI M., 2010. Detecting and explaining vertical distribution of pelagic mysids (*Mysidacea*) – Studies in Lake Vättern and the Baltic Sea. PhD Thesis: Department of Systems Ecology, University of Stockholm.
- SALEMAA H. & HIETALAHTI V., 1993. *Hemimysis anomala* G.O. Sars (Crustacea: Mysidacea) – Immigration of a Pontocaspian mysid into the Baltic Sea. *Annales Zoologici Fennici* 30: 271-276.
- SCHLEUTER A., GEISSEN H., WITTMANN K., 1998. *Hemimysis anomala* G.O. Sars 1907 (Crustacea: Mysidacea), eine euryhaline pontokaspische Schwebgarnele in Rhein und Neckar. Erstnachweis für Deutschland. *Lauterbornia* 32: 67-71.
- STUBBINGTON R., TERREL-NIELD C. & HARDING P., 2008. The first occurrence of the Ponto-Caspian invader *Hemimysis anomala* G.O. Sars, 1907 (Mysidacea) in the U.K. *Crustaceana* 81(1): 43-55.
- VERSLYCKE T., JANSSEN C., LOCK K. & MEES J. 2000. First occurrence of the Pontocaspian invader *Hemimysis anomala* (Sars, 1907) in Belgium (Crustacea: Mysidacea). *Belgian Journal of Zoology* 130(2): 157-158.
- WITTMANN K.J., 1984. Ecophysiology of marsupial development and reproduction in Mysidacea (Crustacea). *Oceanography and Marine Biology Annual Review* 22: 393-428.
- WITTMANN K.J., 2007. Continued massive invasion of Mysidae in the Rhine and Danube river systems, with first records of the order Mysidacea (Crustacea: Malacostraca: Peracarida) for Switzerland. *Revue Suisse de Zoologie* 114: 65-86.
- WITTMANN K.J. & ARIANI A.P., 2009. Reappraisal and range extension of non- indigenous Mysidae (Crustacea, Mysida) in continental and coastal waters of eastern France. *Biological Invasions* 11: 401-407.
- WORTHAM-NEAL J.L. & PRICE W.W., 2002. Marsupial developmental stages in *Americamysis bahia* (Mysida: Mysidae). *Journal of Crustacean Biology* 22(1): 98-112.
- ZHURAVEL P.A., 1960. The mysid *Hemimysis anomala* Sars (Crustacea: Malacostraca) in the Dnieper water reservoir and its feeding value for fishes. *Zoologicheskii Zhurnal* 38: 1571-1573.