

Thèse de doctorat

pour obtenir le grade de

Docteure en Biologie des Organismes à l'Université des Antilles

École doctorale n° 636 : Dynamique des environnements dans l'espace Caraïbes-Amériques (DEECA)

Laboratoire d'accueil - UMR 7205 ISYEB, MNHN – CNRS – SU – EPHE – Université des Antilles, Équipe Biologie de la Mangrove

Les Gerroidea (Insecta Hemiptera) des habitats marins de Guadeloupe : taxonomie intégrative, écologie et interactions microbiennes

Suzanne Conjard

Dirigée et Co-dirigée par MM. Olivier GROS et Romain GARROUSTE

Soutenue le 25 novembre 2022 devant le jury composé de :

Dr. Nathalie BECKER	MNHN, Saint-Denis de la Réunion	Rapporteure
DR Yvan RAHBE	INRAE INSA, Lyon	Rapporteur
Pr. Dominique MONTI	Université des Antilles, Pointe-à-Pitre	Examinateuse
Dr. Anubis VEGA RUA	Institut Pasteur de Guadeloupe, Pointe-à-Pitre	Examinateuse
Pr. Olivier GROS	Université des Antilles, Pointe-à-Pitre	Directeur
Dr. Romain GARROUSTE	MNHN, Paris	Co-Directeur



En mémoire de la mémoire de
mon grand-père, Joseph Réthoré,
qui m'a appris la détermination, la
pugnacité et la curiosité de la
connaissance.

Remerciements

Au cours des trois années de thèse, j'ai eu l'occasion de rencontrer et d'être soutenue par un grand nombre de personnes qui ont su m'aider, m'inspirer et me conseiller.

Je souhaite en premier lieu remercier avec beaucoup de gratitude messieurs Olivier GROS et Romain GARROUSTE, qui ont cru en moi et m'ont fait confiance pour mener à bien cette thèse. Ils ont su se rendre disponibles pour m'accompagner pendant toutes ces années. Je remercie également Philippe GRANDCOLAS qui a rendu cette collaboration possible ainsi que toute l'équipe Biologie de la Mangrove qui m'a accueillie à l'Université des Antilles. Cette thèse n'aurait pas été possible sans la Région Guadeloupe et la bourse doctorale qui m'a été allouée. Merci à vous tous pour l'opportunité que vous m'avez offerte.

D'autre part, je souhaite remercier tous les laboratoires avec qui j'ai eu l'occasion de collaborer : l'équipe « Évolution, fonctionnelle et taxonomie » (EvoFonct) de l'ISYEB qui m'a accueillie dans les collections du MNHN ; toute l'équipe de l'UMR ASTRE au CIRAD du Domaine Duclos avec entre autres Nonito PAGES-MARTINEZ, Damien F. MEYER et Rosalie APRELON qui m'ont aidée sur le projet *Wolbachia* ; l'équipe du LECoV à l'Institut Pasteur de Pointe-à-Pitre avec Anubis VEGA-RUA qui a toujours eu de bons conseils ; l'équipe du C3MAG avec Yves BERÇION et Philippe BILAS pour les travaux sur le MEB et le MET ; Mathieu BONNEAU de l'Unité de recherches zootechniques à l'INRAE du Domaine Duclos et Gérardo CEBRIAN-TORREJON du laboratoire COVACHIM-M2E à l'Université des Antilles pour l'étude sur l'attractivité olfactive des insectes.

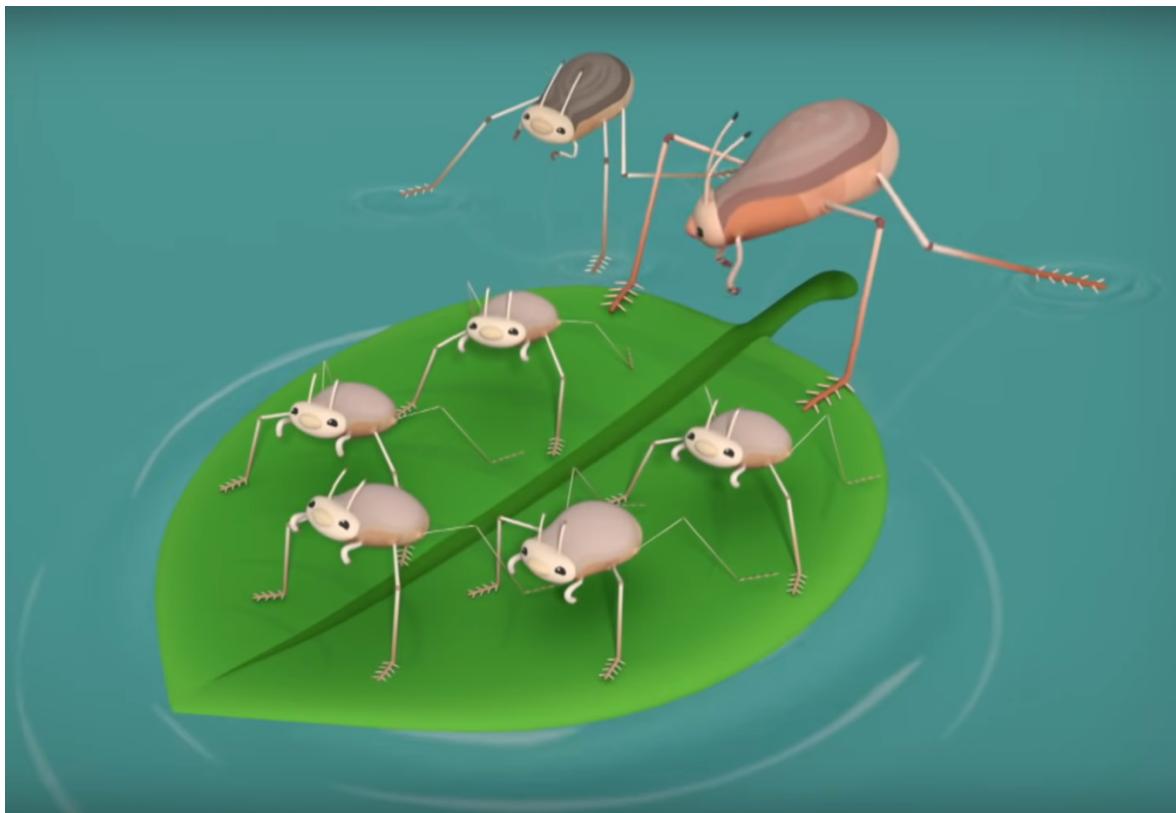
Au sein de l'Université des Antilles, je souhaite également remercier toutes les personnes qui m'ont aidée pendant ces trois ans : mercis à Mariette LAURENT et Marie-Line REMUS, pour leur aide administrative à l'école doctorale ; merci à Éliane FALCO de la Bibliothèque Universitaire, pour ses conseils et ses recherches précieuses pour dénicher des ouvrages ; merci au service informatique pour leur réactivité. Je remercie également toutes les équipes enseignantes et plus particulièrement Mélody PHILIPPON, qui m'a offert l'occasion de découvrir que j'aime enseigner.

Ensuite, je tiens à exprimer toute ma gratitude à l'association AEVA qui m'a soutenue dès le début, en finançant le stage prélude à cette thèse, avec tout particulièrement Claudie PAVIS et Émilie PEUZIAT. À cette même occasion, je remercie Toni JOURDAN pour sa passion entomologique et son goût de la transmission des connaissances. Je remercie également l'association des Hétéropteristes Zicrona que j'ai rencontrée tardivement mais qui m'a accueillie dans son réseau avec beaucoup de bienveillance.

J'adresse mes sincères remerciements à tous les doctorants que j'ai eu l'occasion de rencontrer et plus particulièrement Naëma BEZIAT et Adrien GRIMONPREZ pour leurs conseils, leurs oreilles attentives et leurs coups de main techniques. Merci également aux stagiaires que j'ai rencontrés ou accompagnés, Anne-Marie, Ema, Mélanie, Yancy et tous les autres.

Enfin, je remercie toute ma famille, mes amis, mes déesses pour leur aide physique et morale (merci Alexandra pour ta relecture).

Merci à toi Martin, d'avoir été là pour me soutenir dans les bons et les mauvais moments de cette thèse, à nos prochaines aventures...



Une famille d'Halobates dans la série d'animation de vulgarisation scientifique les Octonauts. Merci à Jean-Marie, Nathalie et leur fille pour m'avoir fait découvrir cette étrange et magnifique petite histoire.

Résumé

Les Gerroidea (Insecta : Hemiptera) sont présents sur tous les continents, ils représentent une grande diversité d'espèces aquatiques vivant à la surface de l'eau.

Non décrites en Guadeloupe avant cette thèse, neuf espèces ont nouvellement été observées sur l'archipel : *Brachymetra albinervia* (Amyot & Serville, 1843), *Halobates micans* Eschscholtz, 1822, *Limnogonus franciscanus* (Stål, 1859), *Microvelia pulchella* Westwood, 1834, *M. longipes* Uhler, 1894, *Rhagovelia plumbea* Uhler, 1894, *Rheumatobates imitator* (Uhler, 1894), *R. mangrovensis* (China, 1943) et *R. trinitatis* (China, 1943). L'identification taxonomique a été faite grâce aux clés de détermination et après analyse des séquences du gène de la Cytochrome Oxydase de la sous-unité I. Certaines espèces comme *H. micans*, *Rhagovelia plumbea* et *Rheumatobates trinitatis* sont exclusivement marines. *Halobates micans* est une espèce pélagique observée échouée sur les plages de la façade Atlantique et *Rhagovelia plumbea* et *Rheumatobates trinitatis* sont présentes sur le littoral à mangrove du Grand-Cul-de-Sac-Marin. Les autres espèces sont prélevées dans des milieux d'eau douce d'arrière mangrove ou des mares de Grande-Terre. *Brachymetra albinervia* n'a été observée qu'en arrière mangrove. *Microvelia longipes* et *M. pulchella* sont présentes dans les plans d'eau douce comme les mares de Grande-Terre. *Rheumatobates mangrovensis* n'a été observée qu'à l'embouchure de la Grande-Rivière à Goyaves. Par ailleurs, *L. franciscanus* et *R. imitator* sont ubiquistes et sont observées dans les mares d'eau douce, mais également en mangrove suite à des épisodes pluvieux importants.

Si la présence et la distribution des Gerroidea sont peu connues en Guadeloupe, c'est aussi le cas de leur biologie. Ainsi plusieurs pistes de recherches ont été abordées au cours de la thèse. La bactérie *Wolbachia* connue pour infecter des Arthropodes (entre 40 et 60% des espèces décrites étant infectées par *Wolbachia*). Grâce à l'amplification par PCR du gène spécifique *wsp*, cette bactérie a été détectée chez quatre des espèces de Gerroidea de l'étude. Après séquençage du gène *wsp*, trois nouvelles souches ont pu être décrites : *wLfran* présente chez *L. franciscanus* et *Rheumatobates trinitatis* ; *wRimit* présente chez *R. imitator* et *wRmang* présente chez *R. mangrovensis*. La souche *wRimit* a déjà été observée chez un moustique hôte du genre *Culex* Linné, 1758 (Diptera : Culicidae). Ces souches de *Wolbachia* ont alors été recherchées sur des insectes collectés en mangrove, en arrière mangrove et dans des mares.

Seules des araignées et des fourmis se sont avérées infectées par *Wolbachia* mais par des souches différentes de celles colonisant les Gerroidea. La transmission horizontale par l'alimentation semble être écartée.

D'autres études préliminaires sur la biologie de ces insectes ont porté sur l'analyse des sphérocristaux et sur l'attractivité olfactive. Les sphérocristaux sont de petites concrétions sphériques présentes dans les tissus des organes digestifs des Arthropodes pour aider à l'assimilation ou à l'élimination de minéraux. Des sphérocristaux ont pu être analysés par spectroscopie de rayons X à dispersion d'énergie chez *Rhagovelia plumbea* et *Rheumatobates trinitatis*. L'étude sur l'attractivité olfactive a pour but de vérifier si l'odorat fait partie des moyens de prédation. Un dispositif en Y, des extractions organiques chimiques et un algorithme de détection ont été développés afin d'aider cette l'analyse.

Cette thèse, à visée exploratoire, est le point de départ de plusieurs pistes d'études à venir, que ce soit la création d'une clé de détermination taxonomique pour l'île ; l'identification du mode de transmission de *Wolbachia* chez les Gerroidea ; l'identification du potentiel rôle de bio-indicateur de milieu des Gerroidea grâce aux éléments contenus dans les sphérocristaux ou la poursuite des analyses sur l'attractivité olfactive pour savoir si l'odorat est un moyen de détecter les proies pour les Gerroidea.

Mots clés : Insectes néo-tropicaux, insectes aquatiques, entomologie, distribution spatiale, Petites-Antilles, *Wolbachia*, attractivité olfactive, sphérocristaux

Abstract

Gerroidea (Insecta Hemiptera) from Guadeloupe marine habitats: integrative taxonomy, ecology and microbial interactions

Gerroidea (Insecta: Hemiptera) are present on all continents where they represent a great diversity of aquatic species living on the water surface.

While undescribed in Guadeloupe before this thesis, nine species have been newly observed on the archipelago: *Brachymetra albinervia* (Amyot & Serville, 1843), *Halobates micans* Eschscholtz, 1822, *Limnogonus franciscanus* (Stål, 1859), *Microvelia pulchella* Westwood, 1834, *M. longipes* Uhler, 1894, *Rhagovelia plumbea* Uhler, 1894, *Rheumatobates imitator* (Uhler, 1894), *R. mangrovensis* (China, 1943) and *R. trinitatis* (China, 1943). The taxonomic identification was made using determination keys and analysis of the sequences of the Cytochrome Oxidase gene of subunit I. Some species like *H. micans*, *Rhagovelia plumbea* and *Rheumatobates trinitatis* are exclusively marine. *Halobates micans* is a pelagic species observed stranded on the beaches of the Atlantic coast and *Rhagovelia plumbea* and *Rheumatobates trinitatis* were present on the mangrove coast of Grand-Cul-de-Sac-Marin. The other species were collected in freshwater environments of the swamp forest or ponds of Grande-Terre. *Brachymetra albinervia* was only observed in the back mangrove. *Microvelia longipes* and *M. pulchella* were present in fresh water bodies such as ponds of Grande-Terre. *Rheumatobates mangrovensis* was only observed at the mouth of the Grande-Rivière à Goyaves. On the other hand, *L. franciscanus* and *R. imitator* are ubiquitous and mainly observed in freshwater pools and occasionally in mangrove after important rainy episodes. If the presence and distribution of Gerroidea were not well known in Guadeloupe, it was also the case of their biology. Thus, several questions have been addressed during the thesis. The *Wolbachia* bacterium known to infect most of Arthropods (40 and 60% of described species being infected by *Wolbachia*). Using PCR amplification of the specific *wsp* gene, this bacterium was detected in Gerroidea. Three new strains have been described thanks to sequence analysis: *wLfran* present in *L. franciscanus* and *Rheumatobates trinitatis*; *wRimit* present in *R. imitator* and *wRmang* present in *R. mangrovensis*. *wRimit* has already been observed in a mosquito

host of the genus *Culex* Linnaeus, 1758 (Diptera: Culicidae). The possibility of transmission by feeding between Gerroidea and its prey was explored. Insects were collected in mangrove, swamp forest and in ponds and only spiders and ants were found to be infected by *Wolbachia* but by different strains than those colonizing Gerroidea. Horizontal transmission by feeding seems to be ruled out.

Other preliminary studies on the biology of these insects have focused on the analysis of spherocrystals and olfactory attractiveness. Spherocrystals are small spherical concretions present in the tissues of the digestive organs of Arthropods to assist in the assimilation or elimination of minerals. Spherocrystals could be analyzed by energy dispersive X-ray spectroscopy in *Rhagovelia plumbea* and *Rheumatobates trinitatis*. The study on olfactory attractiveness aimed at verifying if the sense of smell was part of the means of predation. A Y-shaped device, organic chemical extractions and a detection algorithm were developed to help running this analysis.

This exploratory thesis is the starting point for several future studies, such as the creation of a taxonomic determination key for the island; the identification of the transmission mode of *Wolbachia* in Gerroidea; the identification of the potential role of Gerroidea as an environmental bioindicator thanks to the elements in the spherocrystals; or the continuation of the analyses on olfactory attractivity to know if the sense of smell is a means of detecting prey for Gerroidea.

Keywords: Neotropical insects, aquatic insects, entomology, spatial distribution, Lesser Antilles, *Wolbachia*, olfactory attractiveness, spherocrystals

Sommaire

Remerciements.....	4
Résumé	6
Abstract.....	8
Sommaire	10
Liste des figures	12
Liste des tableaux	14
Listes des abréviations, des acronymes et des symboles	15
Introduction générale	18
Partie I : État de l'art : Qui sont ces insectes si peu étudiés ?.....	22
I. 1. HISTOIRE ET CLASSIFICATION DE L'ORDRE DES HEMIPTERES.....	24
I. 2. BIOLOGIE ET ECOLOGIE DES INSECTES SEMI-AQUATIQUES	30
I. 3. WOLBACHIA CHEZ LES ARTHROPODES.....	38
I. 4. LES ECOSYSTEMES ETUDES.....	45
I. 5. ORGANISATION DE LA THESE.....	52
Partie II : Matériels et méthodes.....	54
II. 1. LA ZONE D'ETUDE.....	56
II. 2. L'ECHANTILLONNAGE	57
II. 3. TAXONOMIE MORPHOLOGIQUE : CLES DE DETERMINATION, COLLECTIONS, LOUPE BINOCULAIRE ET APPAREIL PHOTO	57
II. 4. TAXONOMIE MOLECULAIRE : EXTRACTION, AMPLIFICATION ADN ET SEQUENÇAGE.....	67
II. 5. SEQUENÇAGE ET ANALYSES PHYLOGENETIQUES	69
II. 6. MICROSCOPIE ÉLECTRONIQUE A BALAYAGE (MEB)	69

PARTIE III : Résultats	70
Chapitre 1 : La présence des insectes semi-aquatiques en Guadeloupe	72
III. 1. 1. LES ESPECES D'INSECTES OBSERVES	74
III. 1. 2. LA REPARTITION DES GERROIDEA EN GUADELOUPE.	86
III. 1. 3. LA PHYLOGENIE DES GERROIDEA DE GUADELOUPE	96
III. 1. 4. DISCUSSION	99
Chapitre 2 : La bactérie Wolbachia chez les Gerroidea de Guadeloupe.....	106
III. 2. 1. L'INFECTION A WOLBACHIA CHEZ LES GERROIDEA DE GUADELOUPE.....	108
III. 2. 3. LA PHYLOGENIE DES SOUCHES DE WOLBACHIA	114
III. 2. 4. WOLBACHIA CHEZ LES PROIES POTENTIELLES DES GERROIDEA	117
III. 2. 5. DISCUSSION	126
Chapitre 3 : Éléments de biologie des Gerroidea	134
III. 3. 1. MISE EN EVIDENCE DES SPHEROCRISTEAUX INTRA-CELLULAIRES CHEZ PLUSIEURS GERROIDEA	136
III. 3. 2. L'ATTRACTIVITE OLFACTIVE CHEZ LES GERROIDEA ?	145
Partie IV : Conclusion et perspectives	156
Bibliographie	164
Table des espèces	186
Table des Matières	190
Annexes.....	196
1. AUTORISATIONS DE PRELEVEMENTS	198
2. COMMUNICATIONS DANS DES CONGRES	204
3. ARTICLES	211

Liste des figures

Figure 1 Florilège de Gerroidea dans leur milieu.	28
Figure 2 Anatomie générale de l'insecte (Modifié d'après BAKIRI, 2021).	30
Figure 3 Illustration d'une coupe longitudinale du <i>Gerris sp.</i> mâle pour comprendre l'anatomie interne de l'insecte.	32
Figure 4 Les différents modes de locomotion entre <i>Mesovelia spp.</i> qui marche à gauche et <i>Velia spp.</i> qui rame à droite (ANDERSEN, 1982).	37
Figure 5 Schéma représentatif des quatre différents effets principaux de <i>Wolbachia</i> sur l'hôte (WERREN et al., 2008).	40
Figure 6 Schéma du fonctionnement de la mangrove en Guadeloupe (modifié d'après LAMBS et al., 2015).	46
Figure 7 Cartographie de la répartition de la mangrove dans les territoires Français d'Outre-Mer (issu du projet CARNAMA, 2020).	47
Figure 8 Carte des milieux humides du Grand et Petit-Cul-de-Sac-Marin (Carte : DEAL, 2017 / Typologie : MENARD, 2007).	49
Figure 9 Carte des milieux humides de Grande-Terre (Carte : DEAL, 2017 / Typologie : MENARD, 2007).	50
Figure 10 Carte des milieux humides de Marie-Galante (Carte : DEAL, 2017 / Typologie : MENARD, 2007).	52
Figure 11 Regroupement des illustrations des clés de détermination permettant l'identification de <i>Brachymetra albinervia</i> (composition issue de ce travail).	58
Figure 12 Regroupement des illustrations des clés de détermination permettant l'identification d' <i>Halobates micans</i> (composition issue de ce travail).	59
Figure 13 Regroupement des illustrations des clés de détermination permettant l'identification de <i>Limnogonus franciscanus</i> (composition issue de ce travail).	60
Figure 14 Regroupement des illustrations des clés de détermination permettant l'identification de <i>Rheumatobates imitator</i> (composition issue de ce travail).	61
Figure 15 Regroupement des illustrations des clés de détermination permettant l'identification de <i>Rheumatobates mangrovensis</i> (composition issue de ce travail).	62
Figure 16 Regroupement des illustrations des clés de détermination permettant l'identification de <i>Rheumatobates trinitatis</i> (composition issue de ce travail).	63
Figure 17 Regroupement des illustrations des clés de détermination permettant l'identification de <i>Microvelia longipes</i> (composition issue de ce travail).	64
Figure 18 Regroupement des illustrations des clés de détermination permettant l'identification de <i>Microvelia pulchella</i> (composition issue de ce travail).	65
Figure 19 Regroupement des illustrations des clés de détermination permettant l'identification de <i>Rhagovelia plumbea</i> (composition issue de ce travail).	66
Figure 20 Planche photos de <i>Brachymetra albinervia</i>	74
Figure 21 Planche photos du prélèvement d' <i>Halobates micans</i> à Anse Maurice.	75

Figure 22 Planche photos de <i>Limnogonus franciscanus</i>	76
Figure 23 Planche photos de <i>Rheumatobates imitator</i>	77
Figure 24 Photos de <i>Rheumatobates imitator</i> vivants dans leur milieu naturel.....	78
Figure 25 Planche photos de <i>Rheumatobates mangrovensis</i>	79
Figure 26 Planche photos de <i>Rheumatobates trinitatis</i>	80
Figure 27 Photo de <i>Microvelia longipes</i> vivant dans son milieu naturel (Photo : R. GARROUSTE).....	82
Figure 28 Photo de <i>Microvelia pulchella</i> vivants dans leur milieu naturel (Photo : R. GARROUSTE).	83
Figure 29 Planche photos de <i>Rhagovelia plumbea</i>	84
Figure 30 Radeau de <i>Rhagovelia plumbea</i> à Marie-Galante.....	84
Figure 31 Atlas des cartes illustrant les résultats de l'échantillonnage dans le Grand-Cul-de-Sac-Marin.....	87
Figure 32 Îlet Mangle à Laurette, mangrove du littoral (Photo : S. CONJARD)	88
Figure 33 C1 : Carte illustrant la distribution des espèces dans le Grand-Cul-de-Sac-Marin.	88
Figure 34 Mangrove du littoral protégée de la houle, Manche à Eau (Photo : O. GROS).	90
Figure 35 Grande-Rivière à Goyaves (source : guadeloupe-tourisme.com).....	90
Figure 36 Photos de la forêt marécageuse à la Maison de la Mangrove (Taonaba).	92
Figure 37 C2 : Carte illustrant la distribution des espèces à la Maison de la Mangrove (Taonaba).	92
Figure 38 Photos des prairies humides de la Maison de la Mangrove (Taonaba).	93
Figure 39 Photos des étangs à la Maison de la Mangrove (Taonaba).....	94
Figure 40 Schéma récapitulatif de la distribution des espèces par rapport aux milieux (Schéma issu de ce travail).	95
Figure 41 Arbre phylogénétique réalisé à partir des séquences d'ADN codant pour la Cytochrome Oxydase sous unité I (avec les amores COI#s1859 et COI#a2590).....	98
Figure 42 Histogramme illustrant l'effort d'échantillonnage pour chaque espèce ainsi que la présence ou l'absence de Wolbachia pour chaque espèce.	110
Figure 43 Carte de distribution des espèces et souches de Wolbachia associées.....	114
Figure 44 Arbre phylogénétique montrant les relations phylogénétiques des souches de Wolbachia chez les Gerroidea de Guadeloupe basées sur l'analyse de l'alignement de séquences partielles du gènes wsp limitées ici à 434 nucléotides.....	116
Figure 45 Carte de localisation des lieux de prélèvements associés aux milieux humides correspondant.	117
Figure 46 Graphique illustrant l'effort d'échantillonnage général pour chaque ordre d'Arthropode.....	118
Figure 47 Graphique illustrant l'effort d'échantillonnage des différents ordres prélevés à la Baie à Chat.....	118
Figure 48 Graphique illustrant l'effort d'échantillonnage des différents ordres prélevés à l'Etang Fréchou.	119
Figure 49 Graphique illustrant l'effort d'échantillonnage des différents ordres prélevés à la Maison de la Mangrove.	119
Figure 50 Graphique illustrant l'effort d'échantillonnage des différents ordres prélevés dans la Manche à Eau.	120
Figure 51 Part des PCR positives à Wolbachia dans l'ensemble des échantillons prélevés et forme d'échantillonnage dans les échantillons positifs.....	121

Figure 52 Arthropodes de milieux humides positifs à Wolbachia.....	122
Figure 53 Arbre phylogénétique montrant les relations phylogénétiques des souches de Wolbachia chez des Arthropodes de Guadeloupe basées sur l'analyse de l'alignement de séquences partielles de gènes wsp limitée ici à 444 nucléotides.	124
Figure 54 Coupe de cellules provenant de <i>Rhagovelia plumbea</i> avec présence de sphérocristaux.....	141
Figure 55 Coupe de tissus provenant de <i>Rheumatobates trinitatis</i>	141
Figure 56 Coupe transversale de <i>Rheumatobates trinitatis</i> illustrant l'évacuation des cellules chargées en sphérocristaux.	142
Figure 57 Schéma du dispositif expérimental développé.....	148
Figure 58 Photo du dispositif expérimental issue de la vidéo du teste de l'attractivité olfactive par les moustiques.	148
Figure 59 Fréquence d'occupation du dispositif expérimental par les Gerroidea.	152
Figure 60 Nombre de fois cumulées dans le temps où les Gerroidea entrent dans les boîtes.	152
Figure 61 Préférence d'occupation du dispositif expérimental en fonction des zones d'intérêts.	153
Figure 62 Marge d'erreur de l'algorithme, par lieu et par expérimentation.....	154

Liste des tableaux

Tableau 1 Liste des zones étudiées en fonction du type de milieu humide.....	56
Tableau 2 Références générales sur les amorces utilisées.....	67
Tableau 3 Nombre de séquence déjà présentes dans la base de données du NCBI, par espèce ou par genre, toutes amorces confondues.....	96
Tableau 4 Recensement des Gerroidea <i>Limnogonus franciscanus</i> et <i>Rheumatobates trinitatis</i> hôtes de Wolbachia et correspondances existantes dans BLAST. Code couleur pour les séquences du BLAST identiques.	111
Tableau 5 Recensement des Gerroidea <i>Rhagovelia plumbea</i> , <i>Rheumatobates imitator</i> et <i>R. mangrovensis</i> hôtes de Wolbachia et correspondances existantes dans BLAST. Code couleur pour les séquences du BLAST identiques.	112
Tableau 6 Liste des espèces positives à Wolbachia et lieux de prélèvement.....	122
Tableau 7 Liste des pools positifs à Wolbachia et lieux de prélèvement	123
Tableau 8 Liste du matériel étudié pour l'observation des sphérocristaux.....	140
Tableau 9 Composition chimique des sphérocristaux observés dans deux cellules de <i>Rheumatobates trinitatis</i>	143
Tableau 10 Liste des analyses et techniques utilisées pour étudier l'attractivité olfactive.....	149

Listes des abréviations, des acronymes et des symboles

Liste des abréviations

cm	Centimètre
et al.	Latin « <i>et alius</i> » ou « et autre »
g/l	Gramme par litre
h	Heure
km	Kilomètre
kV	Kilovolt
m	Mètre
μl	Microlitre
μm	Micromètre
Mb	Mégabase soit le nombre de nucléotide ou 1 million de nucléotide
ml	Millilitre
mm	Millimètre
mM	Millimolaire
min	Minute
nm	Nanomètre
s	Seconde
spp.	Latin « <i>species plurimae</i> » (« plusieurs espèces »)
sp.	Latin ou anglais « <i>species</i> » (« espèce » au singulier)

Liste des acronymes

ADN	Acide DésoxyriboNucléique
ARNr	Acide RiboNucléique ribosomal
ARNr 16s	ARN de la petite sous-unité 30S des ribosomes procaryotes
BLAST	« Basic Local Alignment Search Tool » ou outil de base de recherche d'alignement local
CardObs	Carnet d'Observation, outil mis à disposition par l'INPN
CHU	Centre Hospitalier Universitaire
CIRAD	Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement
CNN	« Convolutional Neural Network » ou réseau de neurone convolutionnel
CO ₂	Formule chimique du dioxyde de carbone
COI	Gène codant pour la Cytochrome Oxydase de la sous-unité I

<i>coxA</i>	Gène codant pour la sous-unité I de la cytochrome C oxydase
dNTP	Desoxy n Tri-Phosphate
Eau PPi	Eau pour Préparation injectable
ETD	« Everhart Thornley Detector » ou capteur d'électron secondaires pour image topographique au MEB
ETM	Élément Trace Métallique
EDX	« Energy Dispersive X » ou microanalyse à rayon-X dispersive en énergie, un capteur de composition élémentaire pour obtenir un spectre à dispersion d'énergie au MEB
<i>fbpA</i>	Gène codant pour le diacylglycérol acyltransférase/mycolyltransférase Ag85A
FISH	« Fluorescence In Situ Hybridization » ou hybridation in situ en fluorescence
FtsZ	« Filamenting temperature-sensitive mutant Z » ou mutant Z thermo-sensible filamenteux gène codant pour une protéine permettant la séparation de cellules filles lors de la division cellulaire chez les bactéries.
<i>gatB</i>	Gène codant pour la glutamyl-ARNt de l'amidotransférase de la sous-unité B
H ₂ O	Formule chimique de l'eau
ICP	« Inductively Coupled Plasma » ou Spectrométrie à plasma à couplage inductif
INPN	Inventaire National du Patrimoine Naturel
INRAE	Institut National de Recherche pour l'Agriculture, l'Alimentation et l'Environnement
INSERM	Institut National de la Santé et de la Recherche Médicale
MEB	Microscope Électronique à Balayage
MET	Microscope Électronique à Transmission
MgCl ₂	Formule chimique du Chlorure de Magnésium
MLST	« Multilocus Sequence Typing » ou typage par séquençage multilocus
MNHN	Muséum National d'Histoire Naturelle
NCBI	« National Center for Biotechnology Information » ou centre américain pour les informations biotechnologique
NJ	Neighbor Joining
pb	Paire de base
PCR	« Polymerase Chain Reaction » ou réaction en chaîne de polymérisation
qPCR	PCR en temps réel ou méthode quantitative de réaction en chaîne de polymérisation
STEM	Microscope électronique à balayage par transmission
TaxRef	Référentiel Taxonomique de l'INPN
T1	Segment du thorax 1
T2	Segment du thorax 2
T3	Segment du thorax 3
UV	Ultra-violet
<i>wsp</i>	« <i>Wolbachia</i> Surface Protein » ou un gène codant une protéine de surface spécifique à <i>Wolbachia</i>

Liste des symboles

†	Symbole pour les espèces éteintes
≈	Symbole mathématique « environ » ou « à peu près égale à »
&	Symbole littéraire esperluette qui signifie « et »
%	Symbole du pourcentage
±	Symbole mathématique « plus ou moins »
®	Symbole commerciale de marque déposé
°C	Symbole de l'unité d'échelle de la température en « degré Celsius »
♀	Symbole représentant de féminin (femelle en zoologie)
♂	Symbole représentant de masculin (mâle en zoologie)

Introduction générale

En 2018, le nombre d'espèces d'insectes présents dans le monde était estimé à 5,5 millions d'espèces et 80 à 90% de ces espèces n'ont pas encore été décrites (STORK, 2018). Cet article précise également que bon nombre d'écosystèmes jusqu'alors négligés par les entomologistes restent encore à étudier, ce qui accroîtrait l'estimation des 5,5 millions d'espèces (STORK, 2018).

Les milieux tropicaux aquatiques, comme les zones marécageuses saumâtres ou les mangroves, font partie de ces écosystèmes délaissés et peu étudiés qui ont dans un premier temps été dévalorisés (FROMARD *et al.*, 2018). Aujourd'hui, nous savons que ces milieux offrent des services écosystémiques importants comme l'épuration de l'eau par les forêts marécageuses ou encore pour éviter l'érosion des côtes lors des ouragans grâce aux mangroves (BONHEME *et al.*, 1998 ; IMBERT, 2002 ; FROMARD *et al.*, 2018). Malgré ces connaissances, la pression anthropique reste forte sur ces écosystèmes et le changement climatique global accroît cette tendance. C'est ce que démontrent des recherches faites entre l'île de Hainan en Chine et les côtes de la Thaïlande. L'impact du changement climatique a été démontré, avec une augmentation du niveau de la mer et un accroissement de la pression anthropique, sur la mangrove et les palétuviers qui la composent (Guo *et al.*, 2018). Comment peut-on préserver ces milieux menacés et si importants s'ils ne sont pas suffisamment étudiés ?

Bien que ces milieux tropicaux humides restent difficiles d'accès, avec l'amélioration et l'accroissement des techniques d'analyses ADN, il est désormais possible d'augmenter les connaissances sur la biodiversité des mangroves et plus particulièrement sur les insectes qui la composent (LIU *et al.*, 2018). L'endémisme insulaire est important, car chaque espèce lutte pour un territoire en s'adaptant à celui-ci. Ces diverses adaptations peuvent entraîner des modifications génétiques telles que de nouvelles espèces se développent indépendamment (KIER *et al.*, 2009). Ainsi, dans la caraïbe, le taux d'endémisme est de 51% (24% en Europe et 78% à Madagascar) (GROS-DESORMEAUX, 2012). Le taux d'endémisme étant conséquent pour la

caraïbe, il est possible d'envisager qu'il existe une grande diversité entomologique en Guadeloupe.

Avec 3 306 ha de superficie, la Guadeloupe détient la mangrove la plus importante des Petites Antilles (CARNAMA, 2020). Pourtant, malgré l'importance de ce milieu pour le territoire guadeloupéen, peu de données sur la faune de mangrove ont été publiées. Des recherches ont été faites sur des bactéries (GROS *et al.*, 2018), des poissons (BOUCHEREAU *et al.*, 2008 ; BOUCHEREAU & CHANTREL, 2009 ; VASLET *et al.*, 2010), des bivalves (MOUEZA *et al.*, 2006), des crabes (BOURGEOIS-LEBEL, 1980 ; BEZIAT *et al.*, 2021) ou sur la meiofaune (PASCAL *et al.*, 2015 ; GRIMONPREZ *et al.*, 2018). La seule étude sur des insectes retrouvée à ce jour, concerne un papillon, *Junonia evarete* (Cramer, 1779) (Lepidoptera : Nymphalidae), ravageur des feuilles du palétuvier noir, *Avicennia germinans* Linné, 1764 (Plantae : Lamiales : Acanthaceae) (SAUR *et al.*, 1999). Les insectes, qui sont pourtant une part majeure de la biodiversité de la faune de ces milieux humides, sont peu étudiés (CHEMNITZ *et al.*, 2020).

En 2020, un article a compilé toutes les données bibliographiques existantes sur l'entomologie de Guadeloupe et pas moins de 3 097 espèces ont été recensées (MEURGEY & RAMAGE, 2020). Les insectes évoluant dans les milieux aquatiques qui concernent cette thèse, sont présents au sein de l'ordre des Hémiptères Linné, 1758 (Insecta : Hemiptera) (HECKMAN, 2011). Il faut cependant distinguer les insectes évoluant autour des milieux aquatiques les Nepomorpha Popov, 1968 et ceux évoluant sur l'eau les Gerromorpha Popov, 1971 (HECKMAN, 2011). La thèse va donc s'attacher à déterminer les différentes espèces de Gerromorpha présentes en Guadeloupe et comprendre leurs distributions parmi les différents types de milieux aquatiques mais aussi approfondir les connaissances sur leur biologie. En 2020, deux travaux ont essayé de référencer le nombre d'Hémiptères présents sur l'archipel guadeloupéen. Selon l'inventaire national TaxRef conduit par l'INPN, 354 espèces différentes de cet ordre ont été répertoriées (GARGOMINY *et al.*, 2020). MEURGEY et RAMAGE (2020) quant à eux, dénombrent 385 espèces différentes d'Hémiptères en Guadeloupe.

Au vu du manque de connaissance sur la faune des milieux aquatiques de l'île, d'une différence d'inventaire dans l'ordre des Hémiptères pour une même année et de la grande

diversité d'habitats pour ces espèces, cela laisse entrevoir de potentielles lacunes qu'il est nécessaire de combler. De plus, le taux d'endémisme étant plus élevé chez divers plantes et Arthropodes en milieu tropical insulaire (KIER *et al.*, 2009), accroître les renseignements sur ces milieux aidera les gestionnaires de réserves ou de milieux naturels à mieux protéger ces habitats et ces habitants.

*Partie I : État de l'art : Qui sont ces insectes
si peu étudiés ?*

I. 1. Histoire et classification de l'ordre des Hémiptères

L'ordre des Hémiptères est décrit pour la première fois par LINNE en 1758, mais la première clé qui permet de distinguer les Hémiptères des autres ordres remonte au début du 19^{ème} siècle (LATREILLE, 1810). Les premiers critères de détermination de la première clé de détermination sont les suivants : « Bouche consistant en un bec articulé, muni de soies internes. » (AMYOT & SERVILLE, 1843). AMYOT et SERVILLE (1843) divisent les Hémiptères en deux sous-ordres, appelés à l'époque « parties », les Heteroptera Latreille, 1810 et les Homoptera Latreille, 1810. Le développement de la biologie moléculaire et la recrudescence d'études phylogénétiques sur les Hémiptères ont incité les généticiens à proposer cinq à six nouveaux sous-ordres (BOURGOIN *et al.*, 1997 ; BOURGOIN & CAMPBELL, 2002 ; BOURGOIN *et al.*, 2004 ; SZWEDO *et al.*, 2004).

L'ordre des Hémiptères regroupe l'une des plus grande variété d'insectes, soit 890 000 espèces sur toute la surface terrestre (GARROUSTE, 2015 ; MOREIRA *et al.*, 2019) avec une grande diversité morphologique (LECOINTRE & LE GUYADER, 2017a). Il existerait environ 4 000 espèces aquatiques, avec une répartition mondiale (LECOINTRE & LE GUYADER, 2017). Au sein de cet ordre, cinq sous-ordres sont présents : les Cicadomorpha Evans, 1946, Coleorrhyncha Myers & China, 1929, les Fulgoromorpha Evans, 1946, les Heteroptera et les Sternorrhyncha Duméril, 1806 (GARROUSTE, 2015). La détermination peut se baser sur des critères environnementaux, mais elle se fait principalement sur des critères morphologiques. Il est à noter que le sous-ordre des Hétéroptères regroupe uniquement des espèces aquatiques ou vivants autours de milieux aquatiques (HECKMAN, 2011) c'est ce sous-ordre qui sera étudié au cours de cette thèse.

I. 1. 1. Le sous-ordre Heteroptera chez les Hémiptères

Les Hétéroptères (Heteroptera) regroupent des insectes avec la plus grande variation dans les choix d'habitats (SCHUH & SLATER, 1995). Certains taxons ne sont terrestres qu'occasionnellement et d'autres sont exclusivement aquatiques. Certains ont des préférences pour l'eau douce et d'autres pour l'eau salée ou peuvent avoir la capacité de s'adapter aux deux. Selon SCHUH & SLATER (1995), les Hétéroptères sont peu nombreux lorsqu'ils sont comparés à d'autres sous-ordres, mais leurs diverses adaptations pour se

développer dans tous ces habitats, révèlent une longue histoire évolutive. Les Hétéroptères se distinguent par le développement d'une série de stades larvaires, par la présence d'un corps divisé en trois parties (abdomen, thorax, tête) et de pièces buccales capables de perçage et de succion (POLHEMUS & POLHEMUS, 2008).

Il existe sept infra-ordres chez les Hétéroptères (FORERO, 2008) mais seuls trois sont aquatiques : les Nepomorpha, les Leptopodomorpha Popov, 1971 et les Gerromorpha (SCHUH & SLATER, 1995). Les Nepomorpha vivent sous l'eau mais respirent en surface. Les Leptopodomorpha vivent sur les bordures des plans d'eau et sur les rivages des cours d'eau. Les Gerromorpha quant à eux, vivent sur la surface de l'eau, sur la couche de tension superficielle (HECKMAN, 2011). Ce sont les genres présents dans l'infra-ordre des Gerromorpha, vivant à la surface de l'eau, qui seront étudiés au cours de cette thèse.

I. 1. 2. L'infra-ordre Gerromorpha chez les Hétéroptères

Les Gerromorpha regroupent des Hétéroptères qui ont la capacité de vivre à la surface de l'eau. Les Gerromorpha sont présents sur toutes sortes de surfaces aquatiques, que ce soit de l'eau douce, lente ou lotique (ANDERSEN, 1982 ; HECKMAN, 2011) ou de l'eau salée, sur le littoral ou pélagique (CHENG, 1985 ; ANDERSEN & CHENG, 2004).

Il existe cinq familles de Gerromorpha : Gerridae Leach, 1815 (environ 750 espèces décrites), Hebridae Amyot & Serville, 1843 (220 espèces décrites), Hyrometridae Billberg, 1820 (125 espèces décrites), Mesoveliidae Douglas & Scott, 1867 (46 espèces décrites) et Veliidae Amyot & Serville, 1843 (environ 960 espèces décrites) (ANDERSEN, 1982 ; POLHEMUS & POLHEMUS, 2008 ; MOREIRA *et al.*, 2019). Les familles des Gerridae et des Veliidae, qui ont le plus d'espèces décrites, étaient anciennement regroupées dans une super-famille commune, les Gerroidea Leach, 1815, mais visiblement cet usage aurait disparu (MOREIRA *et al.*, 2019). Au sein de ces cinq familles, seules trois colonisent le milieu marin : les Mesoveliidae, les Gerridae et les Veliidae (MOREIRA *et al.*, 2019).

I. 1. 3. Les familles inféodées aux milieux marins chez les *Gerromorpha* et les principaux genres dans les Antilles

La famille des Mesoveliidae regroupe le plus petit nombre d'espèces décrites, soit 46 espèces pour 12 genres (POLHEMUS & POLHEMUS, 2008 ; MOREIRA *et al.*, 2019). Elles ont une grande capacité d'adaptation et ont été observées un peu partout dans le monde : dans toute l'Afrique et ses îles périphériques du canal du Mozambique ; en Australie et dans les îles de l'océan pacifique ; en Amérique tropicale et subtropicale (DAMGAARD *et al.*, 2012). En Amérique du Sud, centrale et dans les Caraïbes, cinq genres sont présents, mais seulement deux sont observés dans les Antilles avec trois espèces différentes : *Mesoveloides williasi* Hungerford, 1929, *Mesovelia mulsanti* White, 1879 (Figure 1) et *M. amoera* Uhler, 1894 (HECKMAN, 2011). Cependant, aucune de ces espèces n'est susceptible d'être observée en milieu marin à saumâtre. Aucune donnée écologique n'est disponible pour *Mesoveloides williasi* alors que *Mesovelia mulsanti* n'est observable qu'en milieu marécageux (DA MOTTA *et al.*, 2018) et *M. amoera* est présent dans les rivières de Saint-Martin côté néerlandais (ANDERSEN, 1982).

Les particularités des Gerridae concernent leur grande variation morphologique à l'intérieur de chaque genre (ANDERSEN, 1982) et la diversité des habitats occupés. Les Gerridae peuvent être semi-aquatiques, de milieu terrestre humide, ou même vivre en mer pour certains genres (MOREIRA *et al.*, 2019). C'est la seule famille à posséder un genre uniquement néritique, le genre *Halobates* Eschscholtz, 1822 (ANDERSEN & POLHEMUS, 1976). La famille des Gerridae regroupe un grand nombre d'espèces, soit 750, réparties dans 60 genres différents (DAMGAARD *et al.*, 2012 ; MOREIRA *et al.*, 2019). L'ensemble de ces genres et de ces espèces est regroupé dans huit sous-familles : Charmatometrinae Andersen, 1975, Cylindrostethinae Andersen, 1975, Eotrechinae Matsuda, 1960, Gerrinae Leach, 1815, Halobatinae Bianchi, 1896, Ptilomerinae Bianchi, 1896, Rhagadotarsinae Lundblad, 1933 et Trepobatinae Matsuda, 1960 (ANDERSEN, 1982 ; DAMGAARD, 2008 ; HECKMAN, 2011). Les sous-familles Charmatometrinae et Cylindrostethinae peuvent parfois être considérées comme des tribus de la sous-famille Gerrinae (MATSUDA, 1960 ; SAMPAIO & PY-DANIEL, 1993). Les sous-familles Eotrechinae et Ptilomerinae ne sont pas représentées en Amérique du Sud et dans les Caraïbes (HECKMAN, 2011). Dans les quatre sous-familles restantes, seule la sous-famille Gerrinae n'a pas d'espèce vivant en milieu marin (ANDERSEN & POLHEMUS, 1976). Cette sous-famille est représentée dans

les Antilles grâce à quatre genres et sept espèces (HECKMAN, 2011) : *Eurygerris beieri* Drake & Harris, 1934, *Limnogonus aduncus* Drake & Harris, 1933 (Figure 1), *L. franciscanus* Stål, 1859, *L. hyalinus* Fabricius, 1803, *Neogerris hesione* Kirkaldy, 1902, *N. lotus* White, 1879, *N. lubricus* White, 1879 et *Tachygerris adamsoni* Drake, 1942. Les Gerrinae peuvent être observés dans des milieux d'eau douce à marécageux (NIESER & ALKINS-KOO, 1991 ; HECKMAN, 2011). Les trois autres sous-familles, Halobatinae, Rhagadotarsinae et Trepobatinae ont, quant à elles, des espèces présentes dans toutes sortes de milieux marins : estuaires, forêts marécageuses, lagons, littoraux, mangroves, marais côtiers et pleine mer (ANDERSEN & POLHEMUS, 1976). La sous-famille Halobatinae possède des espèces présentes dans les lagunes, sur les littoraux, dans les mangroves, dans les marais côtiers, mais également dans les eaux néritiques. Le genre *Halobates* est l'unique genre à avoir des espèces pélagiques (cinq espèces représentantes) et côtières (37 espèces) autours de 40° nord et 40° sud de latitude (ANDERSEN & POLHEMUS, 1976). *Halobates micans* Eschscholtz, 1822 (Figure 1) est une espèce uniquement marine et pélagique et l'unique représentante du genre pour l'Atlantique (HERRING, 1961 ; STONER & HUMPHRIS, 1985 ; ANDERSEN & CHENG, 2004). Elle peut occasionnellement se retrouver sur les côtes, mais seulement en cas de dérivation, un phénomène qui a notamment été observé et décrit sur l'île de Clipperton dans le Pacifique (GARROUSTE & HERVE, 2009). Le genre *Halobates* est peu présent sur les côtes de la zone Caraïbe et de l'Atlantique car les habitats propices à leur développement sont occupés par d'autres espèces (CHENG, 1989). La sous-famille des Rhagadotarsinae est commune aux mangroves marécageuses et à certains littoraux (ANDERSEN & POLHEMUS, 1976). La sous-famille de Trepobatinae est observable dans les estuaires et sur les littoraux (ANDERSEN & POLHEMUS, 1976), mais seules deux espèces ont été observées dans les Antilles sur l'île de Trinidad : *Metrobates amblydonti* Nieser, 1993 et *Trepobates taylori* Kirkaldy, 1899 (HECKMAN, 2011). Un seul genre regroupant six espèces a été décrit pour l'Amérique du Sud et les Antilles : *Rheumatobates bergrothi* Meinert, 1895, *R. crassifemur esakii* Schroedet, 1931, *R. imitator* (Uhler, 1894) (Figure 1), *R. mangrovensis* (China, 1943), *R. minutus* Hungerford, 1936 et *R. trinitatis* (China, 1943) (HUNGERFORD, 1954 ; NIESER, 1970 ; NIESER & ALKINS-KOO, 1991 ; HECKMAN, 2011 ; YOKOYAMA, 2013).



Figure 1 Florilège de Gerroidea dans leur milieu.

1 : *Limnogonus aduncus* par W. ISHIKAWA pour planetainvertebrados.com.br ; 2 : *Rhagovelia obesa* par P. CHENG pour BugGuide.net ; 3 : *Rheumatobates imitator* par R. GARROUSTE ; 4 : *Microvelia mulsanti* par C. PILON pour entomofaune.qc.ca ; 5 : *Halobates micans* par R. GARROUSTE

La famille des Veliidae regroupe le plus grand nombre d'espèces différentes, soit 960 espèces pour 60 genres (POLHEMUS & POLHEMUS, 2008 ; MOREIRA *et al.*, 2019). Une grande partie des espèces vivent en eau douce, mais les espèces marines semblent adaptées pour vivre dans les mêmes milieux que les Gerridae : les littoraux, les estuaires, les mangroves, mais également les côtes coralliennes, les grottes côtières, les zones intertidales entre les côtes coralliennes et rocheuses et les récifs coralliens (ANDERSEN & POLHEMUS, 1976). L'ensemble des espèces de Veliidae est regroupé en trois sous-familles : les Microveliinae China & Usinger, 1949, les Rhagoveliinae China & Usinger, 1949 et les Veliinae Brullé, 1836 (HECKMAN, 2011). En Amérique du Sud et dans les Caraïbes, un seul genre est présent chez les Rhagoveliinae : *Rhagovelia* Mayr, 1865 (Figure 1), autrefois appelé *Trochopus* (DRAKE & VAN DOESBURG, 1966 ; HECKMAN, 2011). Tout milieu confondu, sept espèces différentes sont susceptibles d'être observables dans les Antilles : *Rhagovelia angustipes* Uhler, 1894, *R. calopa* Drake & Harris 1927, *R. elegans* Uhler, 1894, *R. plumbea* Uhler, 1894, *R. sabrina* Drake, 1958, *R. tenuipes* Champion, 1898 et *R. zela* Drake, 1959 (DRAKE & VAN DOESBURG, 1966 ; HECKMAN, 2011). L'ensemble de ces espèces du genre *Rhagovelia* correspond à des espèces d'eau douce. Seule *Rhagovelia plumbea* (auparavant *Trochopus plumbea*) est une espèce parfaitement adaptée au milieu marin (DRAKE & VAN DOESBURG, 1966 ; ANDERSEN & CHENG, 2004 ; HECKMAN, 2011).

Dans la sous-famille des Veliinae, sept genres sont présents en Amérique du Sud et dans les Caraïbes, mais seulement deux espèces vivent potentiellement dans les Antilles : *Stridulivelia tersa* Drake & Harris, 1941 et *Platyvelia brachialis* Stål, 1860 (HECKMAN, 2011). *Stridulivelia tersa* est une espèce d'eau douce de milieu lentique (FLORIANO *et al.*, 2017). *Platyvelia brachialis* est également une espèce d'eau douce qui a été observée en République Dominicaine et à Trinidad & Tobago (CORDEIRO & MOREIRA, 2015). Dans la sous-famille des Microveliinae, deux genres sont communs en Amérique du Sud et dans les Caraïbes, mais seulement un est représenté dans les Antilles avec dix espèces potentielles : *Microvelia albonotata* Champion, 1901, *M. argentata* Nieser & Alkins-Koo, 1991, *M. distanti* Lundblad, 1933, *M. hinei* Drake, 1920, *M. longipes* Uhler, 1894, *M. marginata* Uhler, 1893, *M. mimula* White, 1879, *M. pulchella* Westwood, 1834, *M. stellata* Kirkaldy, 1902 et *M. summersi* Drake & Harris, 1928 (HECKMAN, 2011). Les espèces du genre *Microvelia* Westwood, 1834 sont principalement d'eau douce et certaines peuvent être observées dans l'eau des Broméliacées (Jussieu, 1789) (Plantae : Bromeliales : Bromeliaceae) de Trinidad et de la Dominique (POLHEMUS & POLHEMUS, 1991).

La présence des Gerromorpha dans les Antilles n'est pas récente et plusieurs individus ont déjà été retrouvés dans de l'ambre (ANDERSEN & POINAR, 1998 ; ANDERSEN, 2001 ; NEL & GARROUSTE, 2010) ou à l'état de fossiles (ANDERSEN, 1999) en République Dominicaine. Ainsi, *Halovelia electrodominica* † Andersen & Poinar, 1998 est la première espèce éteinte à avoir été décrite dans les Antilles (ANDERSEN & POINAR, 1998 ; ANDERSEN, 2001). Plusieurs autres espèces, également éteintes, ont été observées dans des morceaux d'ambres datant d'il y a 15 à 30 millions d'années : *Brachymetroides atra* † Andersen, 2000, *Electrobates spinipes* † Andersen & Poinar, 1992 (ANDERSEN, 2001), *Mesovelia dominicana* † Garrouste & Nel, 2010 (NEL & GARROUSTE, 2010), *Microvelia grimaldii* † Andersen, 2001, *M. electra* † Andersen, 2000 (ANDERSEN, 2001), *M. polhemi* † Andersen, 2000 (ANDERSEN, 1999 ; ANDERSEN, 2001) et *Miohebrus anderseni* † Garrouste & Nel, 2010 (NEL & GARROUSTE, 2010). Ces espèces fossiles étaient présentes au Miocène et certaines sont peut-être les formes ancestrales du peuplement actuels des Antilles où ces genres sont toujours présents (sauf *Electrobates*).

I. 2. Biologie et écologie des insectes semi-aquatiques

I. 2. 1. Morphologie générale

Le corps des Gerroidea est formé par une cuticule protectrice externe composée de soies et de spiracles, de petites ouvertures sur la cuticule qui servent à respirer (ANDERSEN & POLHEMUS, 1976 ; ANDERSEN & CHENG, 2004 ; HECKMAN, 2011). Les soies sont présentes sur tout le corps, en différentes couches : une strate de soies denses, fines et recourbées au bout, d'une longueur variant entre 20 et 30 µm et une strate moins dense avec des soies légèrement plus longues. En fonction des espèces, peuvent également s'ajouter des épines de défense (ANDERSEN & POLHEMUS, 1976 ; HECKMAN, 1983). La strate de soies courtes et denses servent de manteau protecteur, tandis que les soies longues permettent d'éviter que la surface de tentions de l'eau se rompre (HECKMAN, 1983). Lorsqu'un Gerroidea est accidentellement immergé sous l'eau, il entraîne avec lui une bulle d'air capturée par ses poils et ses soies, qui va l'aider à remonter à la surface (ANDERSEN & POLHEMUS, 1976 ; HECKMAN, 1983 ; ANDERSEN & CHENG, 2004). Le corps des insectes est composé de trois parties : **la tête, le thorax et l'abdomen** (CAMPBELL *et al.*, 2012) (Figure 2). Chez les Gerroidea, **la tête** comporte : les antennes, qui sont divisées généralement en quatre segments ; les pièces buccales, en forme de rostre piqueur-suceur ; et des yeux composés ou yeux à facettes (HECKMAN, 2011).

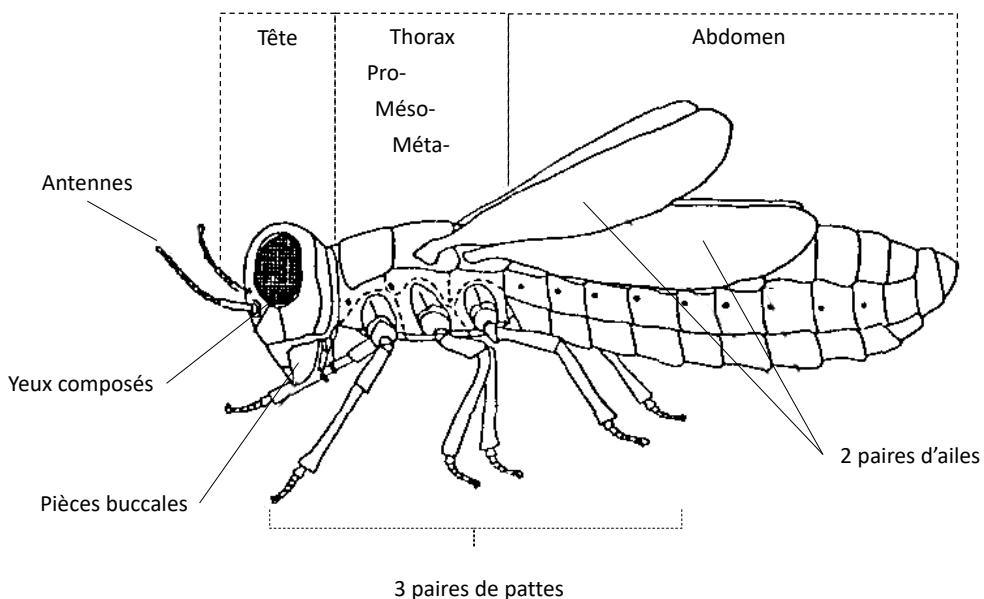


Figure 2 Anatomie générale de l'insecte (Modifié d'après BAKIRI, 2021).

Le thorax est divisé en trois segments : T1, T2 et T3. Le segment T1 est le prothorax, c'est le premier segment du thorax qui porte la tête et les membres antérieurs. Il est divisé en trois sclérites : pronotum (sclérite dorsale), prosternum (sclérite ventrale) et propleurons (sclérites latérales). Le segment T2 est le mésothorax, c'est le deuxième segment du thorax qui porte les membres médians et éventuellement les ailes. Le mésothorax est divisé en trois sclérites : mésonotum (sclérite dorsale), mésosternum (sclérite ventrale) et mésopleuron (sclérites latérales). Le segment T3 est le métathorax, c'est le troisième segment du thorax qui porte les membres postérieurs et rejoint l'abdomen. Le métathorax est divisé en trois sclérites : métanotum (sclérite dorsale), métasternum (sclérite ventrale) et métapleuron (sclérites latérales).

Les membres sont fixés sur le thorax et divisés en différents segments avec des variations de tailles entre les membres antérieurs, médians et postérieurs. Les tailles varient en fonction de chaque espèce. La coxa (au pluriel coxae) est le premier segment à la base de patte, rattaché au thorax. Le trochanter est le segment le plus petit en deuxième position. Le fémur est le troisième segment, plus long et allongé que les deux précédents. Le tibia correspond au quatrième segment. Enfin, une dernière partie correspond au tarse qui peut lui-même être découpé en cinq articles et se terminer par des griffes (GARROUSTE, 2015 ; LECOINTRE & LE GUYADER, 2017). La présence d'une multitude de petites soies fines sur l'ensemble des pattes et du corps, capture l'air en augmentant ainsi la surface hydrophobe, leur permettant de se stabiliser sur l'eau (ANDERSEN, 1982 ; HECKMAN, 2011).

Les ailes, lorsqu'elles sont présentes, sont fixées sur la partie thoracique et sont, elles aussi, composées de petites soies. Les Gerroidea peuvent être aptères, macroptères ou encore avoir des ailes vestigiales. La présence des ailes peut être saisonnière, pour la recherche alimentaire ou pour la recherche d'un partenaire (NUMMELIN, 1997 ; HECKMAN, 2011 ; GARROUSTE, 2015).

L'abdomen est composé de plusieurs segments avec le tergite pour la partie dorsale, le sternite pour la partie ventrale et les latérotergites et laterosternites pour les parties latérales. L'abdomen comporte le système digestif et reproducteur ; grâce aux différents segments, l'insecte peut adapter la morphologie de l'abdomen en fonction de ses besoins alimentaires ou reproducteurs (GARROUSTE, 2015).

I. 2. 2. La structure interne

La structure interne a bien été détaillé chez le genre *Gerris* Fabricius, 1794, Gerroidea de milieu tempéré, afin d'étudier le système nerveux de cette espèce (GUTHRIE, 1961) (Figure 3).

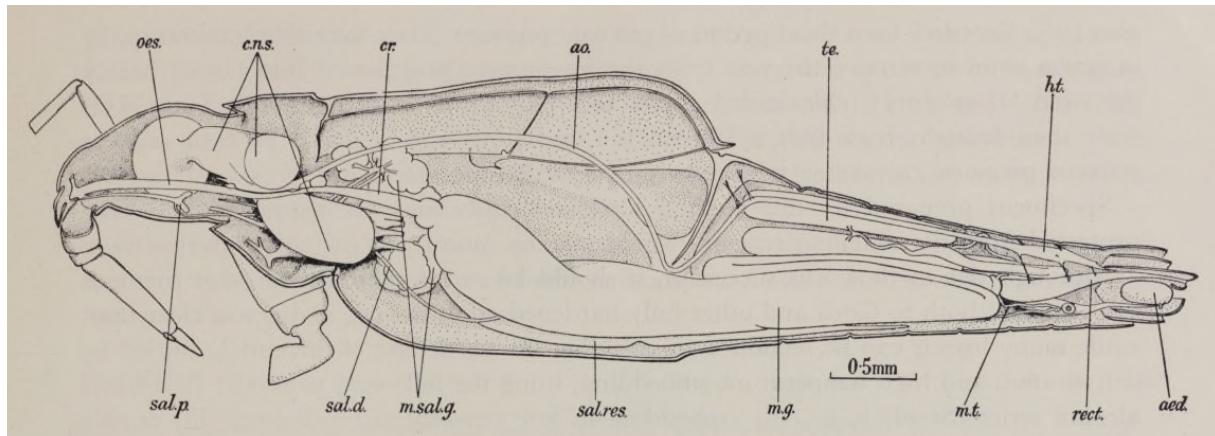


Figure 3 Illustration d'une coupe longitudinale du *Gerris* sp. mâle pour comprendre l'anatomie interne de l'insecte. aed. Aedeagus (pénis) ; ao. aorte ; cns. système nerveux central ; cr. jabot ; ht. cœur ; mg. estomac ; m.sal.g glande salivaire principale ; m.t. tube de Malpighian ; oes. œsophage ; rect. rectum ; sal.d. canal salivaire ; sal.p. pompe salivaire ; sal.res. réservoir salivaire ; te. testicule (GUTHRIE, 1961).

Le système salivaire est bien développé car les Gerroidea (et les Hémiptères en général), pratiquent la digestion externe. Lorsqu'un individu pique la cuticule d'une proie avec son rostre, un canal dans le rostre va envoyer une enzyme salivaire pour liquéfier les tissus de la proie et un second canal, qui se prolonge dans l'œsophage, va ensuite aspirer les tissus liquéfiés pour les stocker dans l'estomac puis l'intestin (ANDERSEN & POLHEMUS, 1976). Dans l'intestin, des cellules digestives sont également présentes pour poursuivre l'assimilation des nutriments (SANTOS *et al.*, 2017).

Pour maintenir un bon fonctionnement interne, certains Arthropodes sont dotés de sphérocristaux. Ce sont des concrétions qui mesurent entre un et plusieurs micromètres de diamètres, formées de différentes strates concentriques. Ces concrétions sont situées dans le cytoplasme des cellules présentes dans les tissus tels que ceux du tube digestif, les tissus adipeux, les téguments et les organes génitaux (BALLAN-DUFRANÇAIS, 2002). Les sphérocristaux permettent de diffuser des minéraux nécessaires comme le calcium (Ca), le cuivre (Cu), le fer (Fe) et le zinc (Zn) ou de stocker ceux non désirés comme le cadmium (Cd) ou le plomb (Pb)

(BALLAN-DUFRANÇAIS, 2002). Les sphérocristaux ont déjà été étudiés chez des annélides Lamarck, 1802 (Animalia : Annelida) (IRELAND & RICHARDS, 1977) ; des crustacés Brünnich, 1772 (Arthropoda : Crustacea) (SCHILL & KÖHLER, 2004 ; BARKA, 2007) ; des mollusques Cuvier, 1795 (Animalia : Mollusca) (GREAVES *et al.*, 1984 ; GIBBS *et al.*, 1998 ; LOBO-DA-CUNHA, 1999 ; TAÏEB & VICENTE, 1999) et de nombreux insectes (BALLAN-DUFRANÇAIS, 2002 ; LIPOVSEK DELAKORDA *et al.*, 2009 ; DA CUNHA *et al.*, 2012 ; CARNEIRO *et al.*, 2013 ; KUPPER *et al.*, 2016).

I. 2. 3. La phénologie

La phénologie des Gerroidea est assez peu étudiée et seules quelques espèces ont fait l'objet d'analyses approfondies. Chez les espèces d'eau douce, ANDERSEN (1982) a détaillé le fonctionnement de sept genres : *Gerris*, *Hebrovelia* Lundbald, 1939, *Hebrus* Curtis, 1833, *Hermatobates* Carpenter, 1892, *Hydrometra* Latreille, 1796, *Mesovelia* Mulsant & Rey, 1852 et *Microvelia* Westwood, 1834. Chez les espèces marines, l'ensemble des connaissances est issu du genre *Halobates*.

La reproduction est mise en place par le mâle qui monte sur le dos de la femelle et se maintient avec ses deux pattes avant (ANDERSEN & POLHEMUS, 1976). Chez *Rhagovelia plumbea*, le mâle peut rester longtemps sur le dos de la femelle même si l'acte de reproduction est terminé (ANDERSEN & POLHEMUS, 1976). Chez la femelle, les oviposeurs sont présents dans les segments huit et neuf de l'abdomen (ANDERSEN, 1982). La terminaison est en forme de plaque avec un volet qui permet d'insérer les œufs dans le substrat. ANDERSEN (1982) rapporte que chez des Gerridae et des Veliidae, il est possible de trouver jusqu'à quatre ovaires chez la femelle alors que le nombre moyen est de sept chez les Heteroptera. L'appendice génital du mâle est bien souvent utilisé pour déterminer une espèce dans les clés de détermination des Gerroidea. L'appendice génital se rétracte dans le segment huit de l'abdomen lorsqu'il est au repos. Lorsqu'il se déploie, des paramères en forme d'agrafeuse s'activent pour maintenir la femelle lors de l'accouplement (ANDERSEN, 1982). Le système reproducteur mâle des Gerroidea est composé d'une paire de testicules et d'un canal ejaculateur (CANDAN *et al.*, 2018).

Les œufs ont une forme allongée et leurs tailles varient entre 1 à 2 mm en fonction de l'espèce (ANDERSEN & POLHEMUS, 1976 ; DIAS & LOPES, 2009). Les espèces d'eau douce ont tendance à pondre leur œufs dans le substrat, sur les végétaux en bordure des cours d'eau (ANDERSEN, 1982) ou sur des débris flottants pour la dispersion des œufs (TAYLOR, 2009). Les *Halobates micans*, qui vivent au cœur des océans, pondent leurs œufs sur toutes sortes de matériaux flottants comme par exemple des morceaux de plastique dérivant, sur des plaques de sargasses flottantes, des algues, du liège, des coquilles de mollusques, du bois flottant, des morceaux de goudron, des morceaux de charbon, des plumes d'oiseaux ou même les plumes de la queue d'un oiseau de mer vivant (HERRING, 1961 ; ANDERSEN & POLHEMUS, 1976 ; DIAS & LOPES, 2009). Les espèces d'*Halobates* côtières peuvent pondre leurs œufs sur les rochers coralliens proches du rivage (ANDERSEN & POLHEMUS, 1976). Le temps d'incubation est d'environ 18 jours (ANDERSEN & POLHEMUS, 1976).

Lors de l'éclosion, au premier stade larvaire, la larve est très faible. Il faut attendre 30 min pour qu'elle sèche, étende ses pattes et pour devenir très active. La cuticule de la nouvelle larve peut rester fragile plusieurs jours (ANDERSEN & POLHEMUS, 1976). Pour atteindre le stade adulte, les *Gerroidea* subissent une succession de six stades larvaires sur 40 jours, le sixième étant le stade adulte (ANDERSEN & POLHEMUS, 1976 ; HECKMAN, 2011). Au total, les larves vont muer cinq fois. Lors de la mue, la cuticule se rompt sur la partie dorsale au niveau du thorax d'où la nouvelle larve s'extract (ANDERSEN & POLHEMUS, 1976). La présence de soies oculaires est très importante au premier stade de développement de la larve mais au fil des étapes de développements, elles deviennent de moins en moins présentes (ANDERSEN, 1982). Le dernier stade larvaire est parfois difficile à distinguer de la forme adulte ; c'est uniquement grâce aux segments abdominaux et aux parties génitales qu'il est possible de le déterminer (HECKMAN, 2011). Chez les espèces macroptères, c'est lorsque l'individu atteint le stade adulte qu'il développe ses ailes (HECKMAN, 2011). La distinction à l'espèce des individus au stade larvaire est très difficile car aucune clé de détermination n'existe. Chez certaines espèces, aux derniers stades larvaires, il est possible d'utiliser des critères identiques aux adultes (HECKMAN, 2011).

TAYLOR (2009) rapporte que les espèces des *Gerroidea* vivant en milieux tempérés en cohabitation avec d'autres espèces vont fractionner leur habitat mais également leur période

de développement. Chaque espèce développe ses différents stades phénologiques à une période légèrement différée des autres espèces afin de se partager les ressources (TAYLOR, 2009).

I. 2. 4. La nutrition

La nutrition des Gerroidea est globalement peu connue car ils sont opportunistes et se nourrissent de ce qu'ils trouvent. La majeure partie des Hétéroptères sont des prédateurs carnivores ou charognards polyphages qui se nourrissent principalement d'autres insectes ou plus généralement d'Arthropodes (ANDERSEN, 1982 ; SPENCE & ANDERSEN, 1994 ; SCHUH & SLATER, 1995). Leur alimentation provient de proies, mortes ou mourantes, prisonnières sur le film de l'eau (ANDERSEN, 1982 ; HECKMAN, 2011). Il n'est pas rare d'observer des individus s'alimentant d'espèces plus grosses qu'eux (ANDERSEN, 1982). Il existe une différence de taille des proies des adultes et des juvéniles, les adultes préfèrent les proies plus grosses car plus facilement préhensibles (DOMINGOS & ARCIFA, 2016). Le cannibalisme est une pratique couramment signalée sur toutes les espèces pour réguler une population ou lorsque les proies viennent à manquer (ANDERSEN, 1982 ; CARCAMO *et al.*, 1994).

La taille d'une population à la surface de l'eau est limitée par la quantité de nourriture disponible dans un milieu, qui est induit par une compétition entre individus et donc une sélection naturelle (SPENCE & ANDERSEN, 1994). Sur un plan d'eau, les Gerridae et les Veliidae n'ont pas le même comportement de prédation. Les Gerridae souvent présents dans les milieux lenticques ont une capacité de réaction plus lente pour attraper leurs proies en comparaison aux Veliidae qui se sont adaptés pour survivre dans des milieux lotiques avec des proies plus difficiles à capturer (DITRICH & PAPACEK, 2016).

Les Gerroidea marins, côtiers ou de cours d'eau n'ont pas la même alimentation. Les *Halobates* spp. vivant en haute mer, peuvent s'alimenter de tout ce qui flotte, mort ou vivant, à la surface de l'eau : petits crustacés planctoniques ou petits poissons morts (ANDERSEN & POLHEMUS, 1976 ; ANDERSEN, 1982). Quant aux Gerroidea côtiers, ils peuvent également s'alimenter de ce qui provient de la mer : de petits copépodes ou de poissons morts, d'anémones de mer, de micro-crustacés zooplanctoniques ou encore des larves de poissons

piégés par les marées descendantes ; mais aussi de ce qui provient de terre : araignées, fourmis, collamboles, mouches, papillons ou tous autres Arthropodes tombant à la surface de l'eau (ANDERSEN & POLHEMUS, 1976 ; ANDERSEN, 1982 ; DOMINGOS & ARCIFA, 2016).

Les Veliidae évoluant dans les cours d'eau, peuvent chasser à plusieurs dans les zones de courants pour capturer les proies dérivant de l'amont. Certaines espèces de *Rhagovelia* spp. de cours d'eau peuvent s'alimenter de petits insectes ou crustacés piégés à la surface de l'eau (ANDERSEN, 1982). Des *Microvelia* spp. ont été remarquées s'alimentant sur des larves d'*Anopheles* Meigen, 1818 (Diptera : Culicidae) (FRICK, 1949), des œufs de moustiques frais (Diptera : Culicidae) ou encore des collemboles Lubbock, 1870 (Arthropoda : Collembola) et divers Arthropodes (ANDERSEN, 1982 ; SPENCE & ANDERSEN, 1994).

I. 2. 5. Moyens de locomotion et déplacement

Les Gerroidea ont une capacité d'adaptation importante leur permettant de se stabiliser entre deux éléments, l'eau et l'air, sur la surface de tension (ANDERSEN & POLHEMUS, 1976). Chaque insecte semi-aquatique a un mode de déplacement qui lui est propre en fonction de son environnement et de sa morphologie (ANDERSEN, 1982) (Figure 4). La plupart des travaux sur les déplacements ont été faits sur des *Gerris* spp. de milieux tempérés (ANDERSEN & POLHEMUS, 1976).

ANDERSEN (1982) dénombre trois moyens de déplacement à la surface de l'eau : la marche (comme à la surface terrestre), la rame (à l'aide des membres médians et postérieurs) et les sauts (avec la propulsion simultanée des membres médians). La marche est le déplacement simultané des trois paires de pattes, d'un côté, puis de l'autre. Les genres pratiquant ce moyen de déplacement sont *Hebrus*, *Hydrometra* et *Mesovelia* (ANDERSEN, 1982) (Figure 4). Les genres *Hebrus* et *Hydrometra* conservent le même mode de déplacement lorsqu'ils sont sur un substrat de milieu solide ou liquide (CRUMIERE *et al.*, 2016). Le déplacement dit « à la rame » est un déplacement similaire à un aviron, qui s'effectue en deux temps, un temps de poussée et un temps de récupération (Figure 4). Chaque paire de pattes se déplace de façon successive, ce qui rend la démarche assez fluide. Les membres médians étant plus longs, ce sont eux qui auront plus d'amplitude. Il est possible de dénombrer entre 10 et 20 poussées

par seconde. C'est le moyen de locomotion le plus courant chez les Veliidae (ANDERSEN, 1982). Le déplacement par saut se fait par la propulsion simultanée des membres médians, qui va ainsi abaisser le corps au plus proche de l'eau, pour ensuite étendre l'ensemble des membres médians et postérieurs vers l'arrière. La phase de poussée est extrêmement courte par rapport à la phase de récupération des membres. Ce moyen de déplacement est spécifique aux Gerroidea (ANDERSEN, 1982).

Il existe une corrélation entre la taille des membres médians et la vitesse de déplacement. Plus les membres médians seront grands, par rapport aux autres membres, plus la vitesse de déplacement sera considérablement augmentée et moins l'individu aura besoin de faire de battements, économisant ainsi de l'énergie (CRUMIERE *et al.*, 2016).

La plupart des insectes patineurs ont une morphologie des membres leur permettant de sauter verticalement de plusieurs centimètres (ANDERSEN & POLHEMUS, 1976). Cette capacité à se déplacer verticalement s'est développée afin d'éviter les prédateurs (YANG *et al.*, 2016). La taille des pattes, la morphologie des tibias ou encore la masse corporelle se sont ajustées au fil du temps afin d'aboutir à une morphologie optimale permettant aux patineurs d'eau d'éviter leurs prédateurs (YANG *et al.*, 2016).

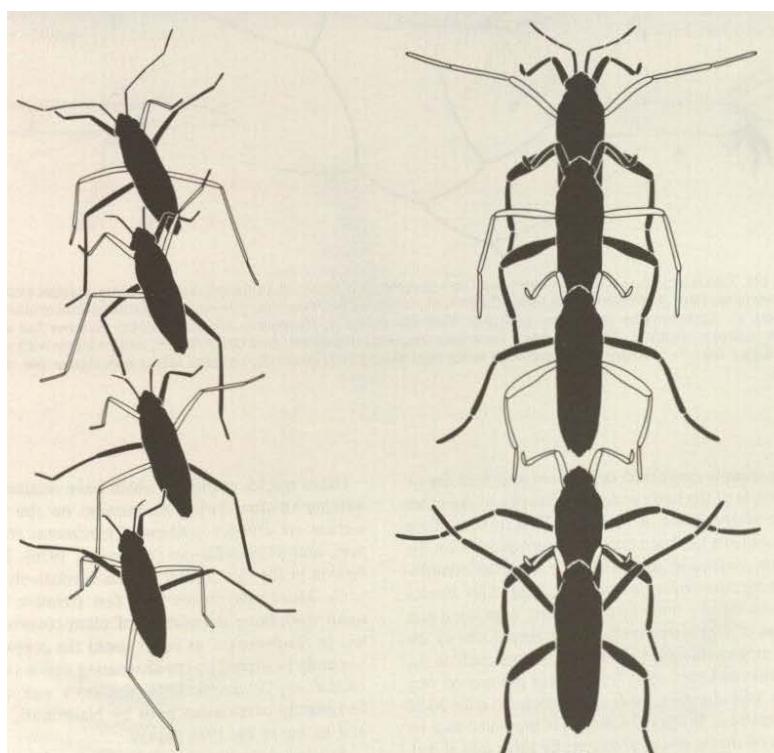


Figure 4 Les différents modes de locomotion entre *Mesovelia spp.* qui marche à gauche et *Velia spp.* qui rame à droite (ANDERSEN, 1982).

En dehors du mode de déplacement en marche, les membres antérieurs sont peu utilisés pour le déplacement, ils servent principalement pour la préhension des proies ou des femelles (ANDERSEN & POLHEMUS, 1976). Chez la famille des Rhagovelinae, les espèces pourvues de soies en éventail à l'apex des tarses médians peuvent les déployer sous l'eau pour les aider à la propulsion (ANDERSEN & POLHEMUS, 1976).

I. 3. Wolbachia chez les Arthropodes

Wolbachia pipiensis Hertig, 1936, communément appelée *Wolbachia*, est une alpha-protéobactérie appartenant à l'ordre des Rickettsiales et c'est la seule espèce du genre *Wolbachia* qui soit actuellement décrite. *Wolbachia* est une bactérie intracellulaire, évoluant dans le cytoplasme des cellules présentes dans les tissus des organes reproducteurs (WERREN *et al.*, 1995 ; DOBSON *et al.*, 1999), de la poche stomacale (FORTIN, 2016), des viscères, des glandes salivaires (LI *et al.*, 2020), du cerveau, des muscles, de l'intestin moyen, des ailes et de l'hémolymphé (DOBSON *et al.*, 1999). Très répandue chez plus de 60% des Arthropodes (WERREN, 1997 ; FORTIN, 2016), elle est également présente chez des nématodes Diesing, 1861 (Ecdysozoa : Nematoidea) (ZUG & HAMMERSTEIN, 2012).

I. 3. 1. La transmission de la bactérie Wolbachia

Il existe plusieurs modes de transmission des bactéries. La transmission verticale est la transmission directe de la bactérie d'un hôte parent à sa progéniture (FINE, 1975 ; EWALD, 1987). Chez *Wolbachia*, la transmission verticale est la plus fréquente, générée principalement de la mère à la progéniture de par la présence des symbiotes dans ses ovocytes (FINE, 1975 ; BONNEAU, 2018). La transmission horizontale est effective lorsque le symbiose est transmis d'un hôte symbiotique à un autre hôte non symbiotique n'ayant pas forcément de lien de parenté, par l'alimentation ou par contact dans l'environnement (FINE, 1975). Chez *Wolbachia*, la transmission horizontale est moins fréquente, mais elle est tout de même présente chez différents Arthropodes. Chez l'isopode terrestre *Armadillidium vulgare* Latreille, 1804 (Crustacea : Isopoda), un individu non infecté consommant un individu infecté, en cas de

cannibalisme, peut acquérir le symbiose (LE CLEC'H *et al.*, 2013). La transmission horizontale de *Wolbachia* peut également avoir lieu entre les guêpes biliaires (Hymenoptera : Cynipoidea) et leurs parasitoïdes (ZHAO *et al.*, 2021). La guêpe biliaire va transmettre un parasite à un chêne qui va produire une galle. *Wolbachia* est naturellement présente chez la guêpe qui peut être transmise au parasite (ZHAO *et al.*, 2021). Enfin, il existe également une transmission mixte, où les deux modes de transmission peuvent être présents. C'est notamment le cas chez les collemboles où les deux modes de transmission verticale et horizontale ont été notés et mis en évidence avec des cas de co-évolution de différentes souches de *Wolbachia* chez une même espèce (TIMMERMANS *et al.*, 2004 ; BONNEAU, 2018).

I. 3. 2. L'impact de *Wolbachia* chez l'hôte

Bien souvent, les bactéries persistent dans le cadre d'interactions symbiotiques durables avec leur hôte lorsque ces deux organismes vivent en contact direct (CAMPBELL *et al.*, 2012). Cependant, dans le cas de *Wolbachia* l'interaction avec l'hôte peut être considérée comme du mutualisme, dans le sens anglo-saxon du terme, avec transfert de gènes entre l'hôte et la bactérie symbiotique. Le terme de mutualisme est surtout employé lorsqu'il y a transmission verticale où l'infection est plus stable et permanente dans la lignée de l'hôte (MERÇOT & POINSOT, 2009). Malgré tout, dans certains cas de transmission horizontale, l'infection de l'hôte par une nouvelle souche de *Wolbachia* entraîne un changement où la bactérie devient un parasite (MERÇOT & POINSOT, 2009 ; BONNEAU, 2018). L'impact néfaste ou bénéfique de la présence de la bactérie pour l'hôte est difficile à démontrer et dépend de la virulence de l'infection (BONNEAU, 2018). Par exemple, la présence de la souche de *Wolbachia* wMelPop est réputée pour réduire l'espérance de vie de son hôte comme c'est le cas chez *Drosophila melanogaster* Meigen, 1830 (Diptera : Drosophilidae) (LEPAGE & BORDENSTEIN, 2013 ; WOOLFIT *et al.*, 2013).

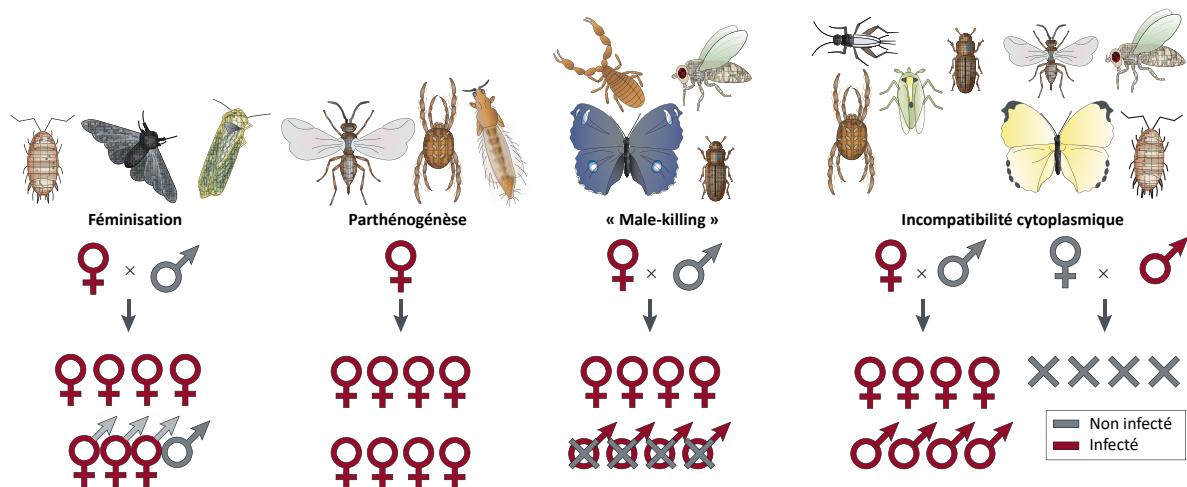


Figure 5 Schéma représentatif des quatre différents effets principaux de Wolbachia sur l'hôte (WERREN et al., 2008).

Chez les Arthropodes, la bactérie *Wolbachia* est principalement connue pour sa capacité à manipuler la reproduction de l'hôte infecté vers une augmentation du nombre de femelles. De cette façon, elle assure sa propre reproduction. Plusieurs effets sur la reproduction sont induits chez l'hôte (Figure 5) : production de femelles infectées sans mâles induisant la parthénogénèse (1), la féminisation des mâles génétiques (2), le « male-killing » (3) et incompatibilité cytoplasmique (4) (WERREN et al., 2008 ; MERÇOT & POINSOT, 2009 ; LEPAGE & BORDENSTEIN, 2013).

1. La parthénogénèse induit un développement d'œufs femelles plus important. Les œufs non fécondés chez une femelle hôte infectée deviennent systématiquement des femelles. Ainsi, la reproduction de la bactérie est facilitée. Cet effet a été relevé chez des Acari Leach, 1817 (Animalia : Arachnida), des Hymenoptera Linné, 1758 (Animalia : Insecta) et des Thysanoptera Haliday, 1836 (Animalia : Insecta) (WERREN et al., 2008 ; MERÇOT & POINSOT, 2009 ; FORTIN, 2016).
2. La féminisation des mâles génétiques en femelles est un des effets de la présence de certaines souches chez des hôtes tels que des Isopoda (Animalia : Crustacea), des Lepidoptera (Animalia : Insecta) ou encore des Hemiptera (WERREN et al., 2008 ; MERÇOT & POINSOT, 2009 ; FORTIN, 2016).
3. Le « male-killing » est un effet sur la reproduction principalement observé chez les Coleoptera (Animalia : Insecta), les Diptera (Animalia : Insecta) et les Lepidoptera. Dans la mesure où les mâles ne transmettent pas la bactérie, pendant le développement des embryons, les embryons mâles décèdent, ce qui augmente les chances de survie des

embryons femelles qui pourront transmettre la souche bactérienne (WERREN *et al.*, 2008 ; DUPLOUY *et al.*, 2010 ; FORTIN, 2016).

4. L'incompatibilité cytoplasmique est l'effet le plus souvent répandu chez les hôtes infectés par *Wolbachia*. Lorsqu'un mâle infecté se reproduit avec une femelle non infectée, la fécondation ne fonctionne pas. Lorsqu'un mâle et une femelle sont infectés, la reproduction fonctionne. Les femelles infectées produisent donc en moyenne plus de descendants viables que les femelles non infectées, ainsi les femelles infectées ont un avantage reproducteur et peuvent ainsi transmettre la bactérie plus facilement. L'incompatibilité cytoplasmique est également présente lorsque deux individus sont infectés par des souches de *Wolbachia* non compatibles (WERREN *et al.*, 2008 ; MERÇOT & POINSOT, 2009 ; FORTIN, 2016 ; BONNEAU, 2018 ; MADHAV *et al.*, 2020).

De par cette capacité à réguler une population d'insectes, *Wolbachia* est particulièrement étudiée pour aider à la lutte contre les espèces nuisibles ; c'est le cas chez les nématodes responsables de maladies telles que la filariose (Lo *et al.*, 2007), dans l'agriculture pour lutter contre des parasites des animaux d'élevage (GLOWSKA *et al.*, 2015 ; MADHAV *et al.*, 2020) ; ou encore chez les moustiques (Diptera : Culicidae) pour lutter contre le chikungunya, la dengue, la fièvre jaune et le zika (VAN DEN HURK *et al.*, 2012 ; LE PAGE & BORDENSTEIN, 2013 ; CARAGATA *et al.*, 2016). Par exemple, le moustique *Aedes aegypti* Linné, 1762 (Diptera : Culicidae) est le principal vecteur du chikungunya, de la dengue et de la fièvre jaune. Cependant, une fois en contact avec la souche de *Wolbachia* wMel, la bactérie va totalement inhiber le virus du chikungunya ou de la fièvre jaune (VAN DEN HURK *et al.*, 2012 ; LE PAGE & BORDENSTEIN, 2013).

I. 3. 3. Déterminer la présence de la bactérie chez l'hôte

Pour déterminer la présence de *Wolbachia* dans les tissus eucaryotes, les chercheurs utilisent soit l'imagerie pour visualiser les bactéries après marquage par sonde FISH dans les tissus des insectes, soit la PCR conventionnelle, soit la PCR quantitative (qPCR) avec plusieurs jeux d'amorces (LE CLEC'H *et al.*, 2013 ; SAURAV *et al.*, 2016). Les marqueurs génétiques les plus fréquemment utilisés sont le gène codant pour l'ARNr 16S (O'NEILL *et al.*, 1992), le gène *FtsZ* qui code pour une protéine de la division cellulaire (Lo *et al.*, 2002) et le gène *wsp* qui code

pour une protéine majeure de la couche superficielle de la membrane externe de la paroi de la cellule, spécifique à *Wolbachia* (DURON *et al.*, 2008). En utilisant ce gène spécifique à *Wolbachia*, il est possible de déterminer rapidement si l'individu étudié est infecté ou non. L'utilisation de la technique « Multilocus sequence typing » (MLST) permet de caractériser une souche grâce à une combinaison de marqueurs (BALDO *et al.*, 2006) : en utilisant par exemple les marqueurs *gatB* (gène codant pour la glutamyl-ARNt de l'amidotransférase de la sous-unité B), *coxA* (gène codant pour la sous-unité I de la cytochrome C oxydase), *fbpA* (gène codant pour le diacylglycérol acyltransférase/mycolyltransférase Ag85A), et *FtsZ* (gène codant pour une protéine responsable de la division cellulaire). La technique MLST permet également d'identifier les éventuelles divergences et recombinaisons des différentes souches chez un Arthropode, c'est une technique fiable pour l'analyse phylogénétique (WANG *et al.*, 2020). Enfin, la technique du séquençage du génome complet de chaque souche de *Wolbachia* est la méthode la plus sûre pour déterminer la phylogénie des différentes souches de *Wolbachia* (MADHAV *et al.*, 2020). L'analyse MLST et du génome complet sont deux techniques plus précises, mais qui nécessitent beaucoup de temps et de préparation en amont en laboratoire.

I. 3. 4. La phylogénie de la bactérie Wolbachia : des super-groupes

La phylogénie de *Wolbachia* se décline en différents super-groupes. En fonction de l'évolution des techniques utilisées pour étudier *Wolbachia*, le nombre de super-groupes a évolué au fil du temps. Dans les années 90, les gènes *FtsZ* ou l'ADNr 16S permettaient de distinguer quatre super-groupes, le A et le B regroupant divers Arthropodes (WERREN *et al.*, 1995 ; WERREN, 1997) puis le C et le D pour des nématodes filaires (BANDI *et al.*, 1998). À la fin des années 1990, début des années 2000, l'apparition de l'usage du gène *wsp* va confirmer la phylogénie existante (ZHOU, 1998) et permettre d'accroître le nombre de super-groupes signalés. Ainsi, apparaissent le super-groupe E pour les collemboles et le super-groupe F pour les termites Linné, 1750 (Insecta : Blattodea : Termidoidea) (LO *et al.*, 2002 ; TIMMERMANS *et al.*, 2004) et les scorpions Koch, 1837 (Animalia : Arachnida : Scorpiones) (BALDO *et al.*, 2007). À l'époque, il était estimé que chaque super-groupe infectait des espèces différentes (LO *et al.*, 2002). À la fin des années 2000, apparaît une méthode particulière qui consiste à réaliser des arbres phylogénétiques regroupant plusieurs gènes (méthode MLST). Les nouveaux arbres

phylogénétiques contiennent alors 10 super-groupes (de A à K) (Ros *et al.*, 2009) voire même jusqu'à 16 super-groupes (de A à P) (GLOWSKA *et al.*, 2015).

Aujourd'hui, avec la méthode MLST, la précision phylogénétique a augmenté, sans pour autant apporter plus d'informations quant à la composition de ces super-groupes, mais en montrant la grande variabilité et recombinaison des gènes (BALDO *et al.*, 2006). La méthode MLST permet également d'identifier les cas de multiples infections (ASIMAKIS *et al.*, 2019).

I. 3. 5. La grande variabilité des souches de Wolbachia

Il existe différents paramètres variables sur le modèle *Wolbachia*. La variation des formes d'infection : une souche peut être présente chez différentes espèces d'insectes et une espèce hôte peut héberger plusieurs souches de *Wolbachia*. La variabilité d'infection géographique : une population peut être infectée par *Wolbachia* dans une zone géographique précise, mais peut ne pas l'être dans une autre. Enfin, le génome des souches de *Wolbachia* peut également être variable d'un hôte à un autre.

- Le cas de la variabilité des formes d'infections :

Par exemple, la souche wPip est présente chez *Culex pipiens* Linné, 1758 (Diptera : Culicidae) (ATYAME *et al.*, 2011), chez *Limnogonus cereiventris* Signoret, 1862 et chez *Rhagovelia* sp. (ESEMU *et al.*, 2019). À l'inverse, la souche wlrr n'a pour le moment été découverte que chez la mouche du bétail, *Haematobia irritans irritans* Linné, 1758 (Diptera : Muscidae) (MADHAV *et al.*, 2020). Enfin, il existe des populations d'insectes comme le Coléoptère *Rhynchophorus ferrugineus* (Olivier, 1790) (Coleoptera : Dryophthoridae), qui n'a jamais été détecté positif à *Wolbachia* malgré la présence de la bactérie chez 30 autres espèces de Coléoptères (ALI *et al.*, 2018).

- Le cas de la variabilité d'infection en fonction de la zone géographique :

La mouche du fruit, *Bactrocera dorsalis* Hendel, 1912 (Diptera : Tephritidae), est un ravageur de culture important en Chine. Des recherches sur des populations de *B. dorsalis* dans différentes zones du territoire ont démontré que certaines populations sont infectées par *Wolbachia* et d'autres non. De plus, en fonction d'où *B. dorsalis* infecté par *Wolbachia* a été prélevée, les taux d'infections peuvent être variables (SUN *et al.*, 2007).

- Le cas de la variabilité du génome de *Wolbachia*

La Mouche des Cornes, *Haematobia irritans irritans* une mouche hématophage du bétail, est infectée par la souche de *Wolbachia* wlrr. En comparant les gènes de la mouche et de la souche de *Wolbachia*, il a été possible de constater une fusion d'une partie du génome entre la mouche et la souche de *Wolbachia*, c'est un cas avéré de mutualisme ; en comparant le génome de cette souche de *Wolbachia* prélevée dans différents lieux, les chercheurs ont constaté, que le génome de la souche de *Wolbachia* peut acquérir de nouveaux éléments. L'acquisition de ces nouveaux éléments par le contact avec d'autres souches présente un cas avéré de transmission horizontale (MADHAV *et al.*, 2020).

Autre exemple, chez *Culex pipiens*, où la souche la plus répandue est wPip qui induit l'incompatibilité cytoplasmique chez le moustique. Il a été démontré que le génome de cette souche est très instable et présente de nombreux cas de recombinaisons dans différentes régions du génome entre l'hôte et la bactérie du fait de l'incompatibilité cytoplasmique (ATYAME *et al.*, 2011 ; BONNEAU, 2018). Ainsi, chez des *Cx. pipiens* dans le sud de la France, 49 variations de la souche wPip ont été révélées, contre seulement six dans des populations d'Afrique du Sud ou de Crète (DURON *et al.*, 2006). À l'inverse, en Tunisie, une population de *Cx. pipiens* a été suivie pendant plus de sept ans et les mêmes souches wPip11 et wPip31 ont été observées pendant toute cette période (ATYAME *et al.*, 2015).

Ces recombinaisons génétiques montrent de grandes variabilités du génome de la bactérie, et donc une difficulté supplémentaire pour comprendre clairement les liens phylogénétiques de *Wolbachia*.

I. 3. 6. La présence de *Wolbachia* chez les Gerroidea

En dehors de la richesse des publications concernant *Wolbachia* dans de nombreux domaines, il n'existe que peu de publications sur l'infection par *Wolbachia* des Gerroidea aquatiques. Au Cameroun, ESEMU *et al.* (2019) ont démontré la présence de *Wolbachia* chez des Gerroidea d'eau douce qui représentent un réservoir potentiel pour la bactérie *Mycobacterium ulcerans* MacCallum, 1948 (Bacteria : Actinomycetales) responsable de l'ulcère de Buruli. Cette recherche s'est concentrée sur neuf espèces des familles Gerridae et Veliidae, notamment les genres *Limnogonus* Stål, 1868, *Microvelia* Westwood, 1834 et *Rhagovelia* Mayr, 1865 mais

sans avoir réussi à déterminer les espèces concernées. Selon ESEMU *et al.* (2019), la plupart des individus prélevés étaient infectés par la souche de *Wolbachia* wPip, sauf *Rhagovelia* sp. 2 qui était infecté par la souche wMel du super-groupe A et *Microvelia* sp. qui était infecté par une souche divergente associée à des souches des super-groupes D et F. Plus récemment, au Panama, une étude a analysé le cortège bactérien, dont *Wolbachia*, présent chez six espèces de la famille Gerridae des genres *Platygerris* Buchanan-White, 1883, *Potamobates* Champion, 1898, *Rheumatobates* Bergroth, 1892 et *Telmatometra* Bergroth, 1908 (CASTILLO *et al.*, 2020). Si dans la première étude (ESEMU *et al.*, 2019), les espèces hôtes n'ont pas été déterminées, la seconde (CASTILLO *et al.*, 2020) n'apporte pas de précision quant aux souches de *Wolbachia* présentes. Dans les deux cas, aucune séquence n'a été enregistrée dans les bases de données du NCBI.

Sachant qu'il existe une grande variabilité des souches de *Wolbachia* chez les Arthropodes, que les Gerroidea de Guadeloupe ne sont pas encore étudiés et qu'ils évoluent dans des milieux fragiles eux aussi peu étudiés, il s'avère intéressant de montrer la présence de la bactérie *Wolbachia* chez ces insectes.

I. 4. Les écosystèmes étudiés

Les Gerroidea sont des insectes aquatiques qui évoluent à la surface de plans d'eau ouverts. La thèse s'attache donc à présenter uniquement les milieux avec des surfaces d'eau suffisamment importantes pour les accueillir, ce qui n'inclue pas l'ensemble des zones humides de Guadeloupe telles que les prairies inondées, les marais d'herbacées ou les rivières.

I. 4. 1. La mangrove, un milieu à l'interface entre la terre et la mer

La mangrove est une forêt intertidale à l'interface entre la terre et la mer aux latitudes tropicales. De ce fait, cet écosystème a une forte biodiversité car il regroupe des espèces des deux milieux, mais également des espèces qui lui sont spécifiques (WOOLFIT *et al.*, 2013).

Au niveau mondial, il est possible de distinguer deux grandes aires de distributions différentes en fonction des espèces de palétuviers qu'abrite la mangrove : la mangrove orientale, riche de plus de 60 espèces végétales et la mangrove occidentale qui regroupe uniquement une douzaine d'espèces (FROMARD *et al.*, 2018). Ces auteurs précisent également qu'il n'y a aucune espèce commune entre ces deux grandes aires de distribution. Des côtes des petites Antilles jusqu'aux côtes du Brésil, seulement cinq à huit espèces de palétuviers évoluent dans ces mangroves (FROMARD *et al.*, 2018). Selon SPALDING *et al.* (1997), les marées montantes et descendantes pourraient favoriser l'implantation d'espèces végétales capables de s'adapter à ces milieux qui possèdent une salinité importante (35g/L). En Guadeloupe, le marnage avoisine les 30 cm en moyenne, ce qui est relativement faible en comparaison avec certaines mangroves qui peuvent supporter des marnages de 3,5 m (SPALDING *et al.*, 1997). Ce faible marnage, induit une relative stabilité du milieu en fonction d'un gradient de salinité (Figure 6).

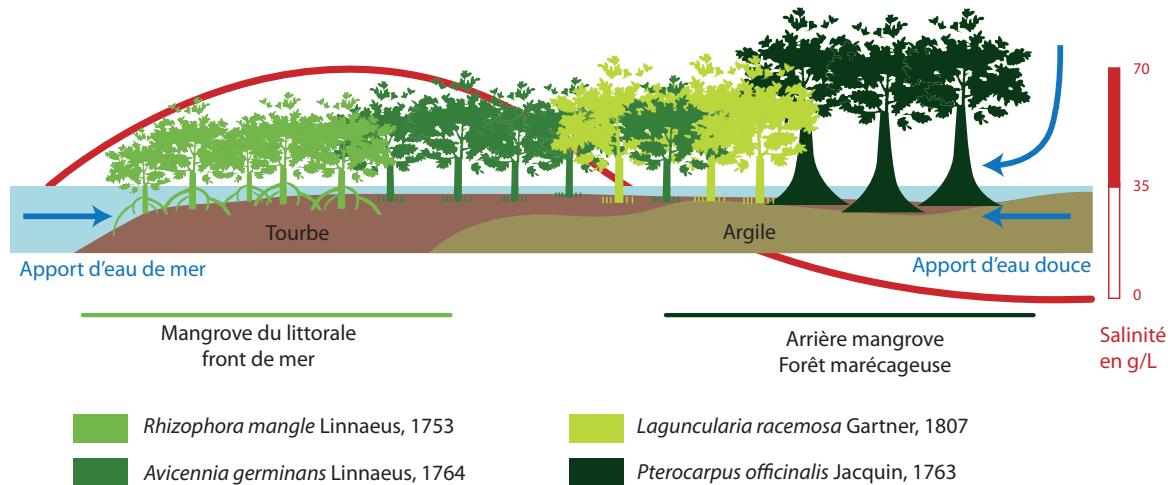


Figure 6 Schéma du fonctionnement de la mangrove en Guadeloupe (modifié d'après LAMBS *et al.*, 2015).

En France, la mangrove représente 87 794 ha répartis sur 10 territoires d'outre-mer (dont 15 îles et un territoire continental en Guyane). La Guadeloupe est le troisième territoire d'outre-mer qui détient la plus grande surface de mangrove (3 306 ha) (CARNAMA, 2020) (Figure 7).

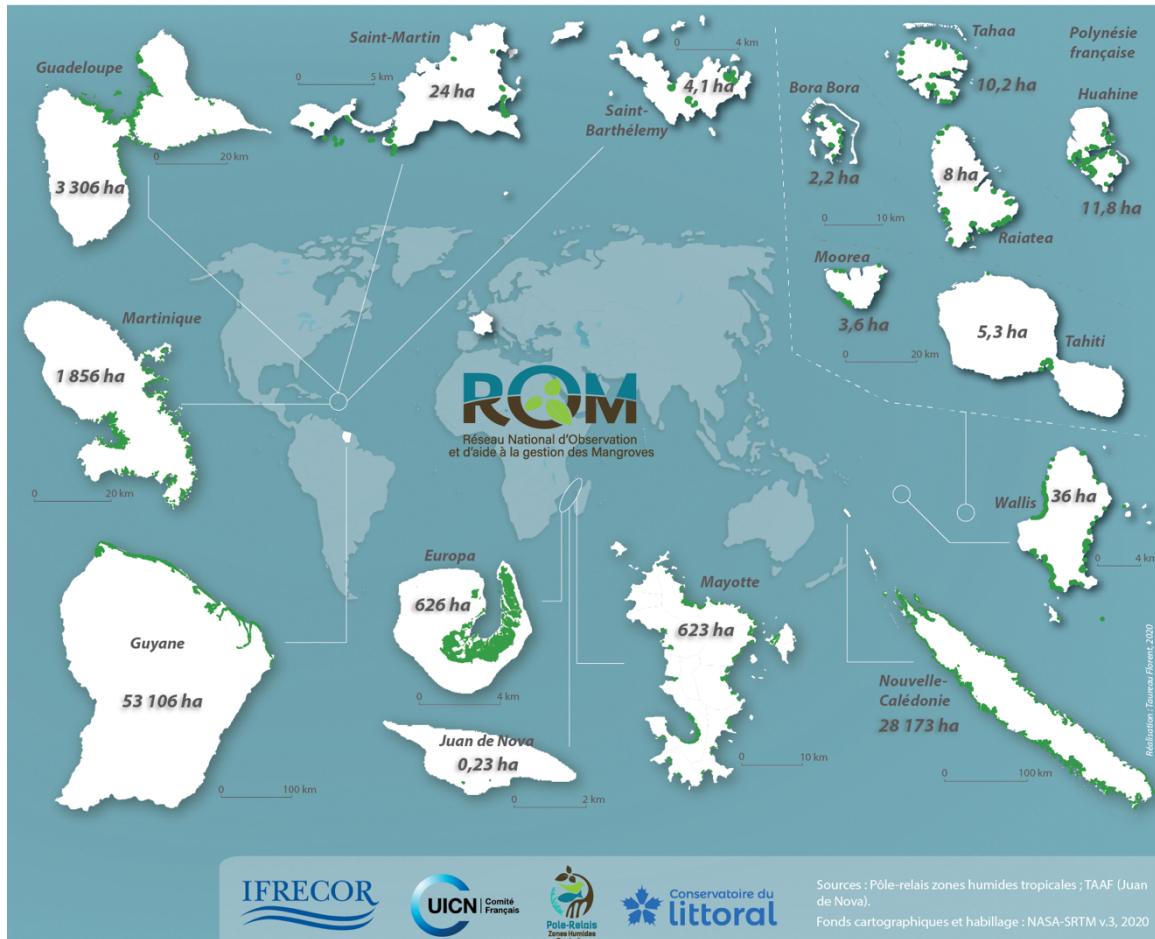


Figure 7 Cartographie de la répartition de la mangrove dans les territoires Français d'Outre-Mer (issu du projet CARNAMA, 2020)

En Guadeloupe, entre 1985 et 2004, une typologie a été proposée pour déterminer différentes formes de mangrove. Au nombre de quatre, elles étaient appelées des ceintures, présentes tout autour du littoral du Grand-Cul-de-Sac-Marin. Ces ceintures suivent un gradient de salinité, qui impacte directement les formations végétales présentes en termes d'espèces, mais aussi en taille des formations végétales (FLOWER, 2004). Cette typologie est également suivie en Martinique et en République Dominicaine (FLOWER, 2004).

La mangrove est principalement présente dans les eaux marines de faible profondeur. Les courants emportent la matière organique, ce qui ne favorise pas l'implantation d'autres végétaux que le palétuvier rouge, *Rhizophora mangle* Linné, 1753 (Plantae : Malpighiales :

Rhizophoraceae) (FLOWER, 2004), d'autant que c'est le seul arbre à tolérer une eau constamment à 35g/L de sel. Cet arbuste à racines échasses peut se stabiliser dans les sédiments très fins et respirer grâce à des racines aériennes. La végétation suit ensuite un gradient de salinité relatif (Figure 6). En entrant dans les terres, lorsque les sédiments deviennent plus importants et que l'évapotranspiration induit une forte concentration de sels pouvant aller à 72 g/L, apparaît le palétuvier noir, *Avicennia germinans* Linné, 1764 (Plantae : Malpighiales : Rhizophoraceae) (LAMBS *et al.*, 2015). Lorsque l'apport en eau douce des terres dilue cette forte concentration en sels, apparaît le palétuvier gris, *Laguncularia racemosa* Gartner, 1807 (Plantae : Myrtales : Combretaceae), qui est bien moins tolérant au sel (IMBERT *et al.*, 2000 ; LAMBS *et al.*, 2015) (Figure 6). La mangrove est présente sur le pourtour sud du Grand-Cul-de-Sac-Marin : Sainte-Rose, baie de Baie-Mahault, Babin, Petit-Canal, Port-Louis ; mais aussi les îlets comme l'îlet Fajou ou l'îlet Macou. La mangrove du littoral est également présente dans le Petit-Cul-de-Sac-Marin et Marie-Galante, mais dans une moindre mesure (Figures 8 et 10).

La mangrove rivulaire ou de canaux est à l'embouchure des canaux et des cours d'eau. L'apport en eau douce en amont et l'apport en eau de mer à l'embouchure se mélangeant en suivant un gradient de salinité qui évolue en fonction de la saisonnalité, mais aussi en fonction du brassage lié aux passages des bateaux (MENARD, 2007). Les palétuviers présents, *Laguncularia racemosa* et *Rhizophora mangle* atteignent leur taille maximale de 20 à 25 m. Un peu en amont, juste avant les palétuviers, peuvent également être présents des Cachiman cochon, *Annona glabra* Linné, 1753 (Plantae : Magnoliales : Annonaceae). Dans le Grand-Cul-de-Sac-Marin se déversent des canaux comme : le Canal Belle-Plaine et le Canal des Rotours et des cours d'eau comme la Grande-Rivière à Goyaves (Figure 8).

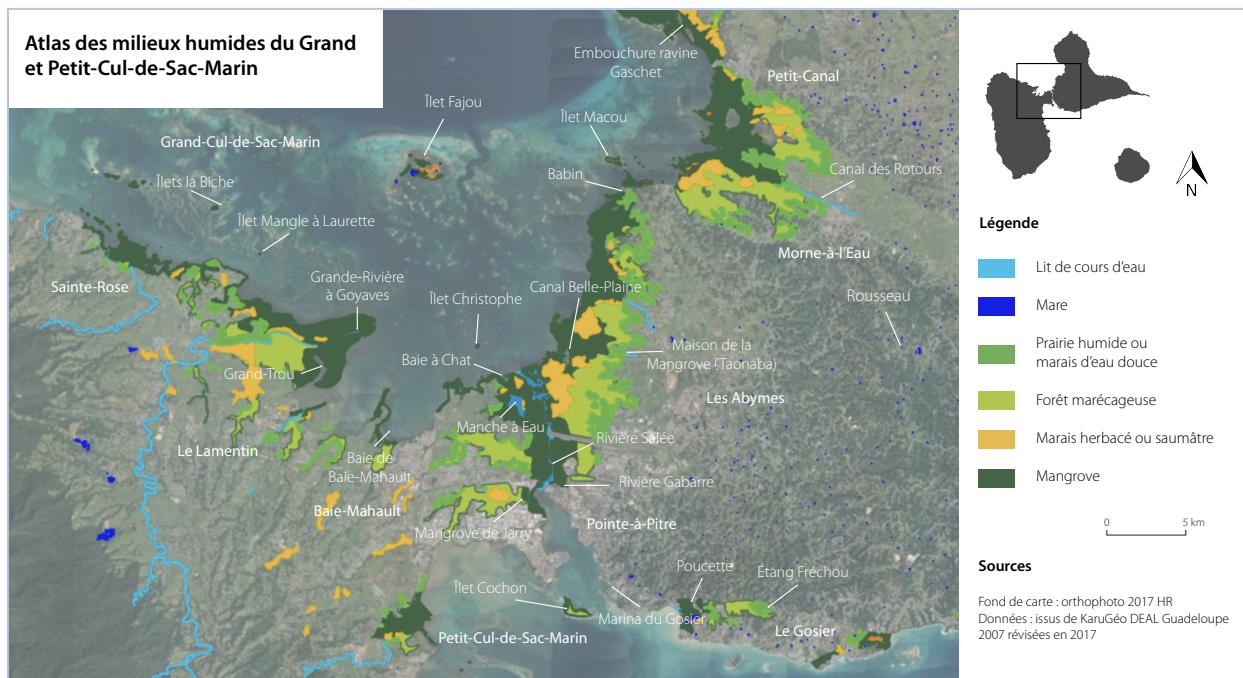


Figure 8 Carte des milieux humides du Grand et Petit-Cul-de-Sac-Marin (Carte : DEAL, 2017 / Typologie : MENARD, 2007).

Les mangroves de bassins sont liées à des infiltrations d'eau de mer dans des zones côtières faiblement drainées. Le palétuvier présent est *Avicennia germinans*, représentés sous forme d'arbustes car la salinité y est plus élevée (jusqu'à 72 g/L) (LAMBS *et al.*, 2015 ; PORTECOP & PETIT LE BRUN, 2018). Lorsque la salinité devient trop importante, les palétuviers dépérissent et meurent, c'est ce que l'on appelle des Étangs Bois-Sec (MENARD, 2007).

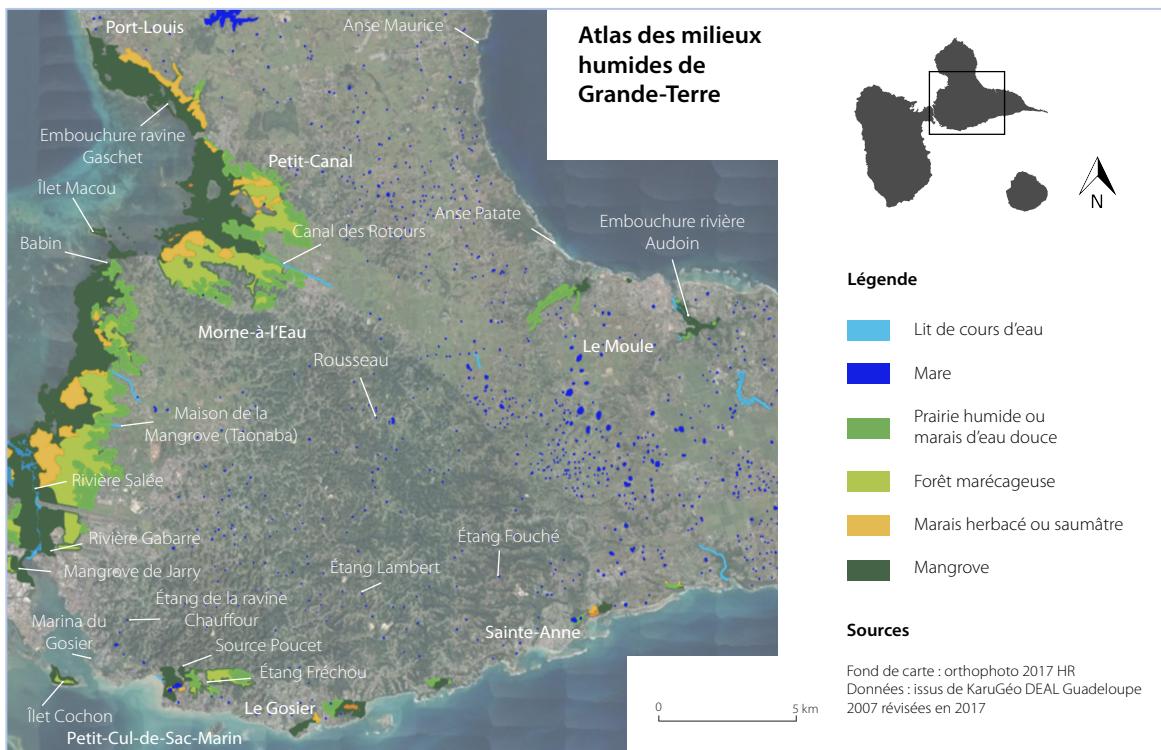


Figure 9 Carte des milieux humides de Grande-Terre (Carte : DEAL, 2017 / Typologie : MENARD, 2007)

I. 4. 2. Les milieux marécageux tropicaux

Dans les petites Antilles, la forêt marécageuse est située en arrière mangrove, à la jonction entre la mangrove marine à palétuviers et les plaines inondables enherbées de faible à très faible altitude. Elle se caractérise par des sols tourbeux constamment inondés d'eau douce à saumâtre (salinité < 10g/L) provenant de cours d'eau en amont à l'intérieur des terres ou d'infiltrations d'eau douce par les canaux proches (MENARD, 2007 ; FROMARD *et al.*, 2018 ; PORTECOP & PETIT LE BRUN, 2018) (Figure 6).

Avec une superficie de 2 170 ha, la Guadeloupe détient la plus grande superficie mondiale de ce milieu marécageux (MENARD, 2007). Dans cette forêt, la flore est bien plus riche que la mangrove, cependant, une seule espèce est représentative de la strate arborée, le Mangle médaille, *Pterocarpus officinalis* Jacquin, 1763 (Plantae : Fabales : Fabaceae). S'il peut tolérer une faible salinité variable entre 0 et 12g/L, il supporte très bien l'hypoxie liée à la constante inondation des sols et à la fermentation des éléments organiques qui tombent au sol (BONHEME *et al.*, 1998 ; MENARD, 2007). Les racines des *Pterocarpus officinalis* sont à contreforts pour se stabiliser sur les sols inondés et provoquent des petites flaques d'eau saumâtre où stagnent

de grandes quantités de sédiment. La faune et la flore y est bien plus riche que dans les autres mangroves car elle sert de zone tampon entre les terres et les mangroves (LUGO & SNEDAKER, 1974 ; BONHEME *et al.*, 1998). Le site de la Maison de la Mangrove (Taonaba) aux Abymes est un exemple typique de ce milieu (Figures 8 et 9).

I. 4. 3. Les mares en milieu karstique tropical

La Grande-Terre en Guadeloupe est un plateau calcaire façonné par la sédimentation des organismes marins où l'on ne dénombre pas moins de 2 059 mares (contre 19 pour la Basse-Terre) (BRUYERE & QUESTEL, 2001). Les mares sont soit isolées en circuit fermé par des couches argileuses imperméables et alimentées par les eaux des pluies ; soit alimentées par le réseau hydrologique provoquant une succession de petits bassins, de cours d'eau ou de ravines ; soit alimentées par l'affleurements des nappes phréatiques (BRUYERE & QUESTEL, 2001 ; MENARD, 2007). Des sites comme l'Étang Fréchou et Poucet au Gosier (Figures 8 et 9) mais aussi les mares du plateau de Marie-Galante (Figure 10) sont de bons exemples pour illustrer ces milieux.

Les prospections se déroulent au sein de ces différents milieux : mangroves, milieux marécageux, mares, afin de déterminer les populations de Gerroidea mais également pour mieux comprendre leurs répartitions et leurs interactions.

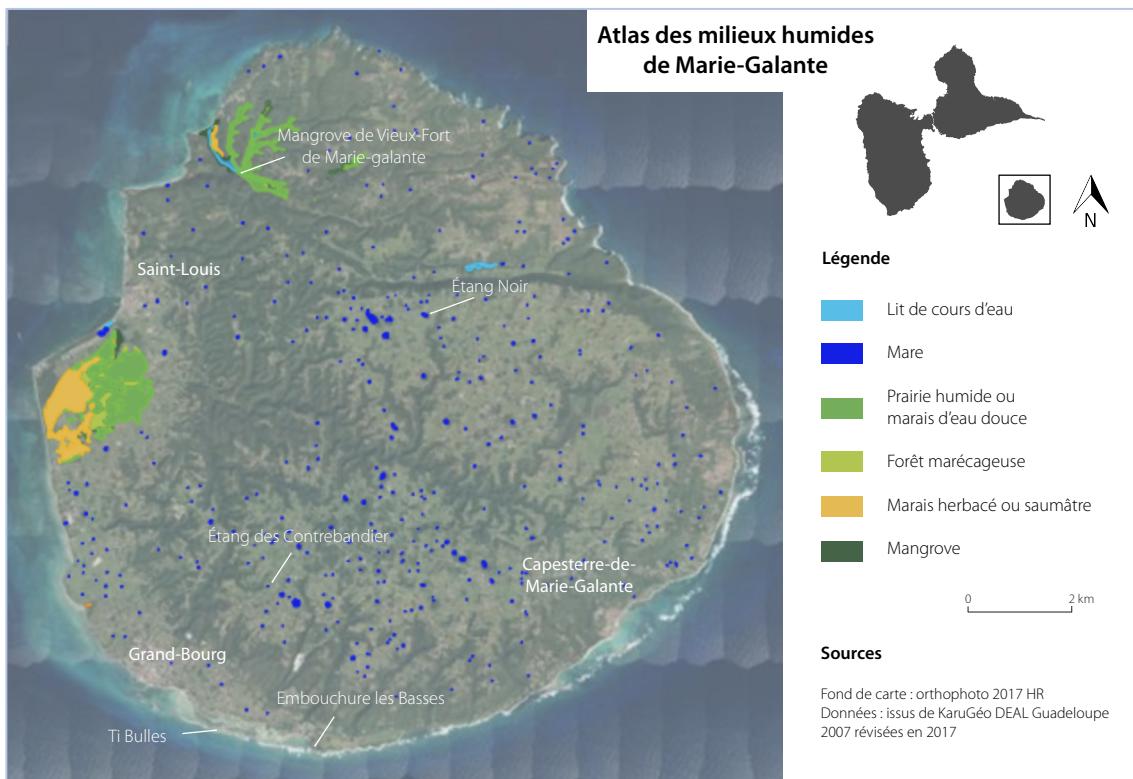


Figure 10 Carte des milieux humides de Marie-Galante (Carte : DEAL, 2017 / Typologie : MENARD, 2007).

I. 5. Organisation de la thèse

Cette introduction avait pour but de faire un point sur les connaissances des Gerroidea de milieux tropicaux humides, que ce soit leur taxonomie, leur distribution ou leur biologie. Cette thèse, à visée exploratoire, a pour principal objectif d'étudier les Gerroidea de Guadeloupe sous plusieurs aspects qui seront présentés chapitre par chapitre. Avant toute chose, une partie « Matériels et méthodes » détaille les différentes techniques utilisées au cours de la thèse. Le chapitre 1 présente et discute des résultats obtenus sur la taxonomie intégrative et examine la distribution des insectes étudiés. Le chapitre 2 répertorie l'ensemble des résultats obtenus sur l'exploration de *Wolbachia* chez différents hôtes Gerroidea ; mais également sur le cortège entomologique qui les entourent afin d'éventuellement mettre en évidence de potentielles interactions entre ces différentes espèces par le biais de l'infection bactérienne. Le chapitre 3 cherche à combiner les différentes réflexions sur la biologie des Gerroidea qui ont été conduites pendant les trois années passées. Enfin, une conclusion et des perspectives seront abordées dans une dernière partie afin de mettre en exergue les travaux conduits au cours de cette thèse.

Partie II : Matériels et méthodes

II. 1. La zone d'étude

Les collectes d'insectes ont eu lieu en Guadeloupe et à Marie-Galante, mais principalement dans le Grand-Cul-de-Sac-Marin et en Grande-Terre, dans les milieux humides (Tableau 1) (Figures 8, 9 et 10).

Tableau 1 Liste des zones étudiées en fonction du type de milieu humide.

Type de milieu humide	Caractéristiques physiques	Caractéristiques écologiques	Végétation dominante	Lieux de prospection/prélèvements
Mangrove du littoral	Non protégée de la houle	Eau salée (35g/L)	<i>Rhizophora mangle</i>	Babin à Morne-à-l'Eau, Baie de Baie Mahault, Ball-Trap de Baie-Mahault, Beaurenem de Grand-Bourg de Marie-Galante, îlet Fajou, îlet Macou
Mangrove du littoral protégée	Protégée de la houle par des enclaves dans la mangrove	Eau salée (35g/L)	<i>Rhizophora mangle</i>	Baie à Chat à Baie-Mahault, îlet Fajou, îlet Macou, Manche à Eau à Baie-Mahault, Mangrove de Vieux Fort de Marie-Galante, Rivière Salée
Mangrove rivulaire ou de canaux	À l'embouchure des cours d'eau, débit plus ou moins important	Mélange d'eau douce du cours d'eau et d'eau de mer	<i>Rhizophora mangle</i> , <i>Laguncularia racemosa</i> , <i>Annona glabra</i> dans les embouchures, puis végétation herbacée sur les berges en remontant en amont	Embouchure Canal des Rotours à Morne à l'Eau, Embouchure Grande-Rivière à Goyaves, Embouchure du canal Belle-Plaine aux Abymes, Marina du Gosier
Forêt marécageuse	À l'arrière de la mangrove, forêt plus ou moins immergée, présence de trous d'eau entre les racines	Eau douce à saumâtre (0 à 12g/L)	<i>Annona glabra</i> , <i>Pterocarpus officinalis</i>	Maison de la mangrove (Taonaba) aux Abymes, Étang Fréchou au Gosier
Plaine enherbée inondable	À l'arrière de la forêt marécageuse, sols lessivés	Eau douce	Herbacées	Étang à Cresson à la Maison de la mangrove (Taonaba) aux Abymes
Mare karstique	Eau stagnante qui se renouvelle en fonction des intempéries	Eau douce	Herbacées	Étang des Contrebandiers à Marie-Galante, Étang Fouché à Sainte-Anne, Étang Fréchou au Gosier, Étang Noir à Marie-Galante

II. 2. L'échantillonnage

Dans la mangrove du littoral, l'échantillonnage s'effectue à l'aide d'un bateau de type « saintoise » afin d'être au plus proche des racines des palétuviers. Pour l'échantillonnage en arrière mangrove, dans les milieux marécageux ou les étangs, les prélèvements sont faits à pied à partir du bord. Les captures sont réalisées grâce à plusieurs outils : une épuisette rigide à maille d'un millimètre, un aspirateur à bouche, un parapluie japonais ou encore à la main. Pour maintenir les insectes en vie jusqu'au laboratoire, les échantillons sont conservés dans des tubes de prélèvement au sec et au frais. Pour les Gerroidea marins, les individus collectés sont maintenus au sec pour éviter l'accumulation de sel dans les soies des insectes.

L'échantillonnage s'est déroulé entre 2018 et 2021 sans période prédefinie, tout au long de ces trois années, en fonction des besoins et des analyses. Les prélèvements réalisés en cœur de parc national, aux îlets Fajou et Christophe et à l'Embouchure de la Grande-Rivière à Goyaves, ont été encadrés par des Arrêtés établis par le Parc National de la Guadeloupe (Annexe 1). En dehors de ces trois sites, les autres prélèvements dans le Grand-Cul-de-Sac-Marin ont été mis en place dans l'aire marine adjacente au Parc National de la Guadeloupe.

II. 3. Taxonomie morphologique : clés de détermination, collections, loupe binoculaire et appareil photo

L'analyse taxonomique des Gerroidea a été faite à l'aide de clés de détermination existantes (HUNGERFORD, 1954 ; HERRING, 1961 ; DRAKE & VAN DOESBURG, 1966 ; DE KORT-GOMMERS & NIESER, 1969 ; NIESER, 1970 ; ANDERSEN & POLHEMUS, 1976 ; ANDERSEN, 1982 ; NIESER & ALKINS-KOO, 1991 ; WESTLAKE *et al.*, 2000 ; ANDERSEN & CHENG, 2004 ; HECKMAN, 2011 ; MOLANO *et al.*, 2017 ; MOLANO *et al.*, 2018 ; MOREIRA *et al.*, 2019) et des collections du MNHN de Paris (Boîte de Collection 1 : Gerridae Rhagadotarsinae ; Boîte de Collection 2 : Gerridae Trepobatinae ; Boîte de Collection 3 : Hétéroptères aquatiques ; Boîte de Collection 4 : Gerridae Gerrinae). L'analyse taxonomique du cortège des Arthropodes jugés comme de potentielles proies des Gerroidea a été faite grâce à des d'ouvrages généraux spécifiques aux Antilles (MARECHAL, 2011 ;

YOKOYAMA, 2013 ; MEURGEY *et al.*, 2017 ; PORTECOP & PETIT LE BRUN, 2018), des articles scientifiques (GENARO & JUARRERO, 2010 ; GALKOWSKI, 2016 ; MEURGEY *et al.*, 2017), ou encore, une détermination par des entomologistes spécialisés comme Thibaut RAMAGE pour déterminer les fourmis.

La loupe binoculaire (Wild Heerbrugg), l'appareil photo (Canon EOS 700D muni d'un objectif adaptable aux oculaires (LMscope TUST30S) et le Microscope Électronique à Balayage (Quanta 250 FEI) ont été utilisés pour observer et identifier les insectes prélevés.

II. 3. 1. Les clés de détermination pour les espèces de la famille des Gerridae

***Brachymetra albinervia* (Amyot & Serville, 1843)**

La détermination de *B. albinervia* est principalement faite grâce à l'encyclopédie d'HECKMAN (2011). Cette espèce plutôt répandue dans la Caraïbe évolue en eau douce. Elle mesure entre 5,9 et 6,6 mm, a une couleur brun-orangé et peut avoir une forme macroptère (indifféremment mâle et femelle) (DE KORT-GOMMERS & NIESER, 1969 ; HECKMAN, 2011) (Figure 11).

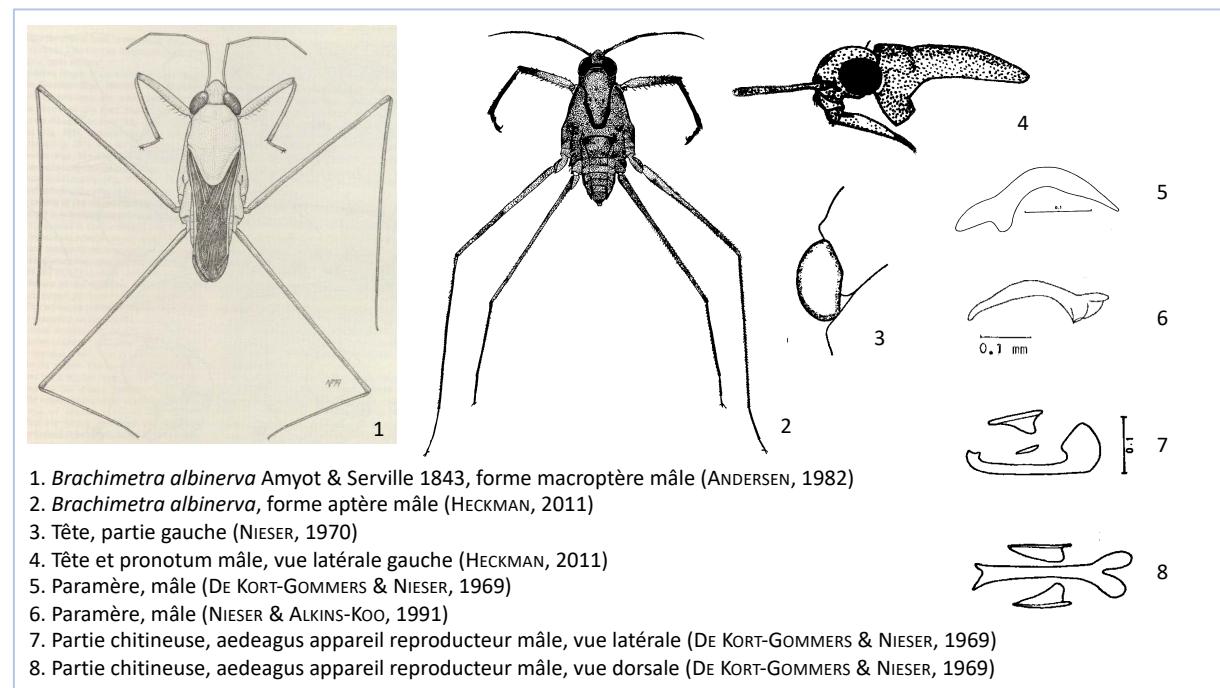


Figure 11 Regroupement des illustrations des clés de détermination permettant l'identification de *Brachymetra albinervia* (composition issue de ce travail).

Halobates micans Eschscholtz, 1822

La détermination de *H. micans* est effectuée à l'aide de la clé proposée par HERRING (1961).

Halobates micans est la seule espèce pélagique du genre évoluant dans l'Atlantique entre 40°N et 40°S, au niveau tropical. Elle mesure entre 4 et 4,5 mm et a une couleur pruineuse qui lui permet de résister au sel et aux UV (HERRING, 1961 ; ANDERSEN & CHENG, 2004 ; HECKMAN, 2011) (Figure 12).

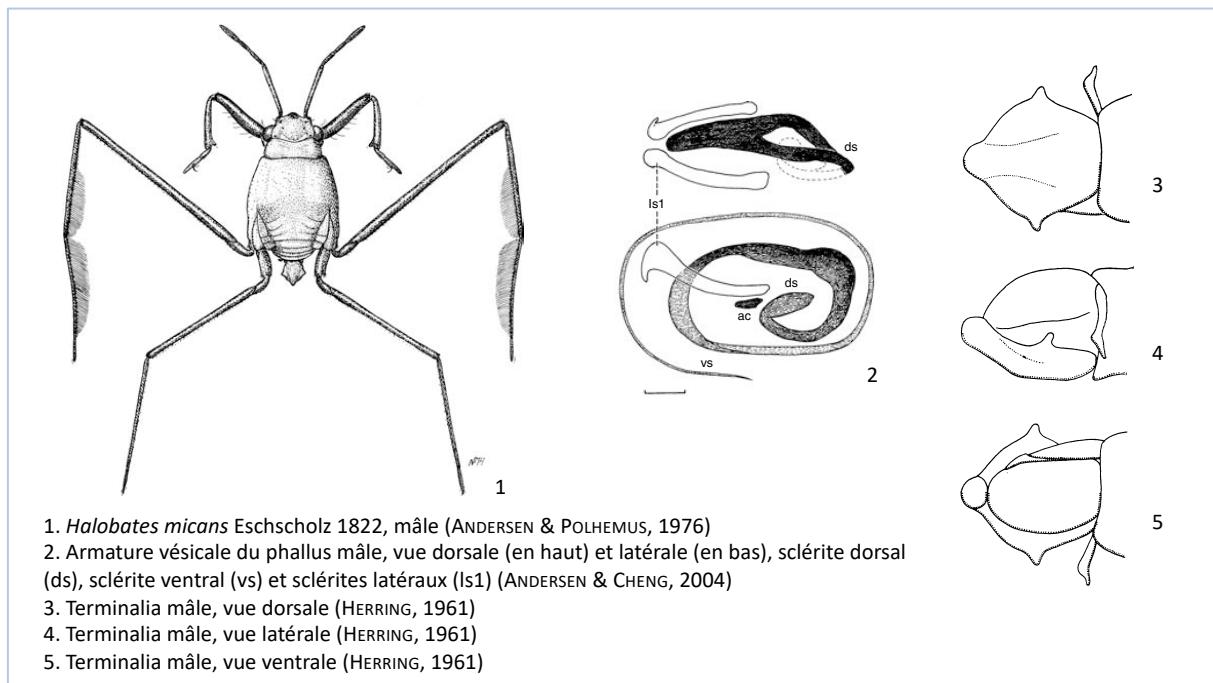


Figure 12 Regroupement des illustrations des clés de détermination permettant l'identification d'*Halobates micans* (composition issue de ce travail).

Limnogonus franciscanus (Stål, 1859)

La détermination de *L. franciscanus* est principalement établie grâce aux ouvrages de HECKMAN (2011) et de NIESER et ALKINS-KOO (1991).

Cette espèce est une espèce d'eau douce qui mesure entre 5 et 8,75 mm. Elle a une couleur marbrée de noir et de jaune et peut avoir une forme aptère ou macroptère qu'elle soit mâle ou femelle (NIESER & ALKINS-KOO, 1991 ; NUMMELIN, 1997 ; HECKMAN, 2011) (Figure 13).

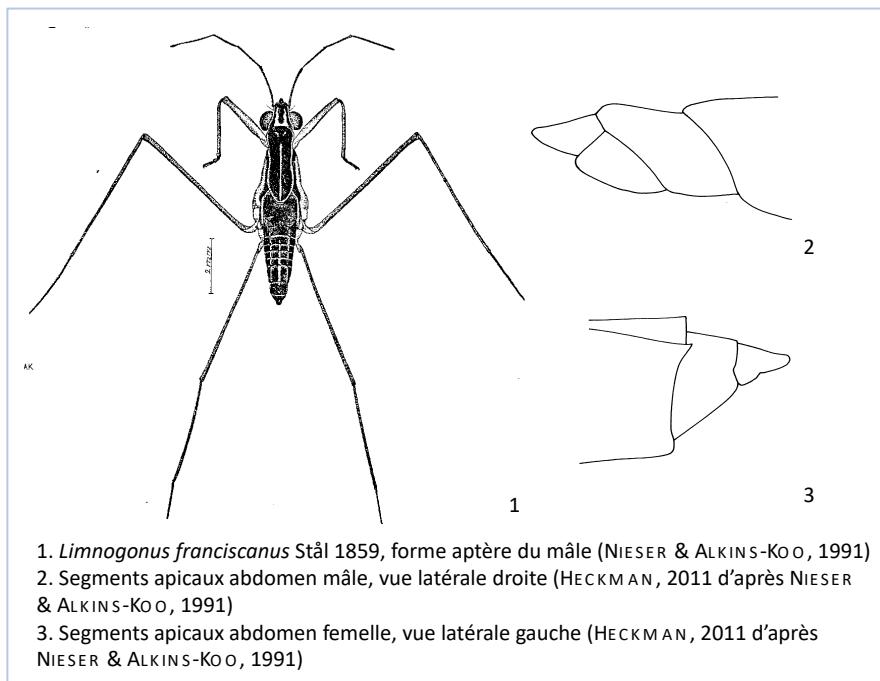


Figure 13 Regroupement des illustrations des clés de détermination permettant l'identification de *Limnogonus franciscanus* (composition issue de ce travail).

Rheumatobates imitator (Uhler, 1894)

La détermination de *R. imitator* est réalisée principalement grâce à la clé de HUNGERFORD (1954) mise à jour par HECKMAN (2011).

Rheumatobates imitator fait partie des *Rheumatobates* spp. dit modifiés. Ses membres médians et postérieurs sont très arqués, ses antennes et membres antérieurs sont armés d'épines et de soies dures. Il mesure entre 2 et 3 mm, a une couleur noirâtre avec deux losanges jaunes sur la partie dorsale du thorax. Le dimorphisme sexuel est important chez cette espèce, les mâles sont très armés et les femelles désarmées. C'est une espèce grégaire d'eau douce (HUNGERFORD, 1954 ; MOLANO *et al.*, 2017) (Figure 14).

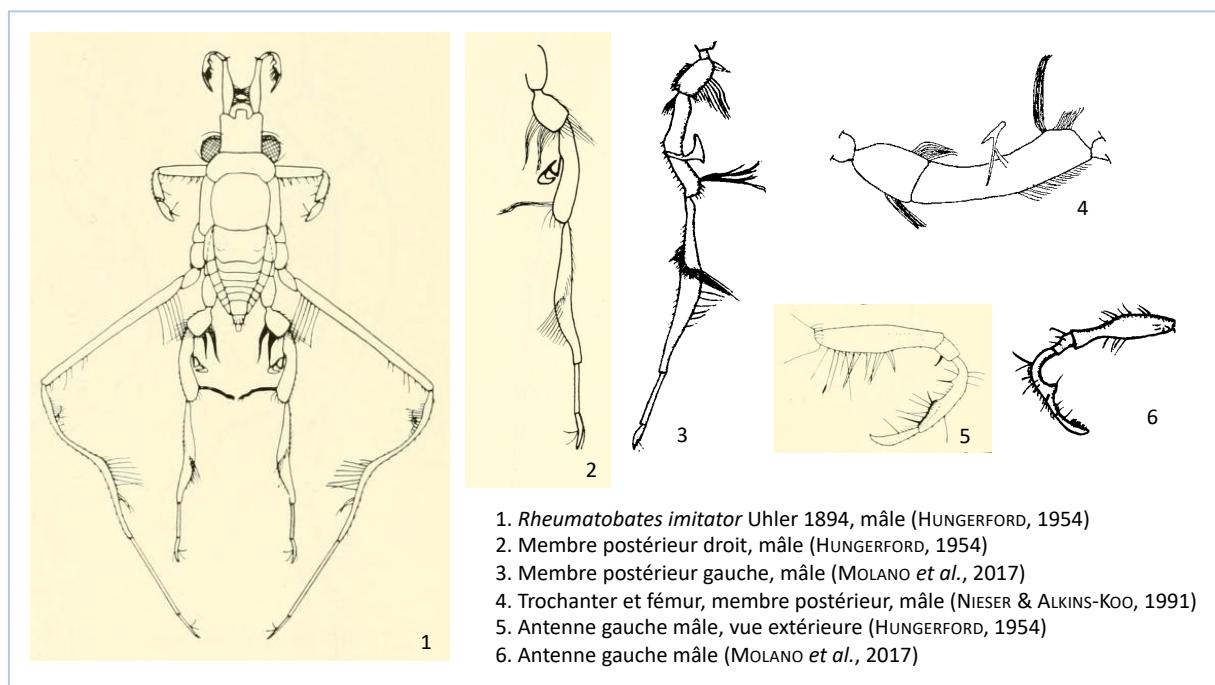


Figure 14 Regroupement des illustrations des clés de détermination permettant l'identification de *Rheumatobates imitator* (composition issue de ce travail).

***Rheumatobates mangrovensis* (China, 1943)**

La détermination de *R. mangrovensis* est établie à l'aide des clés de HUNGERFORD (1954) et de WESTLAKE (2000). *Rheumatobates mangrovensis* est une espèce d'eau douce qui peut mesurer entre 2,8 et 3,3 mm et a une couleur brunâtre avec des lignes jaunes sur les côtés. Elle peut se confondre avec *R. trinitatis*. Les points de comparaison sont les suivants : les antennes du mâle sont plus fines et moins armées ; les fémurs des membres antérieurs sont composés de deux épines (HUNGERFORD, 1954 ; WESTLAKE *et al.*, 2000) (Figure 15).

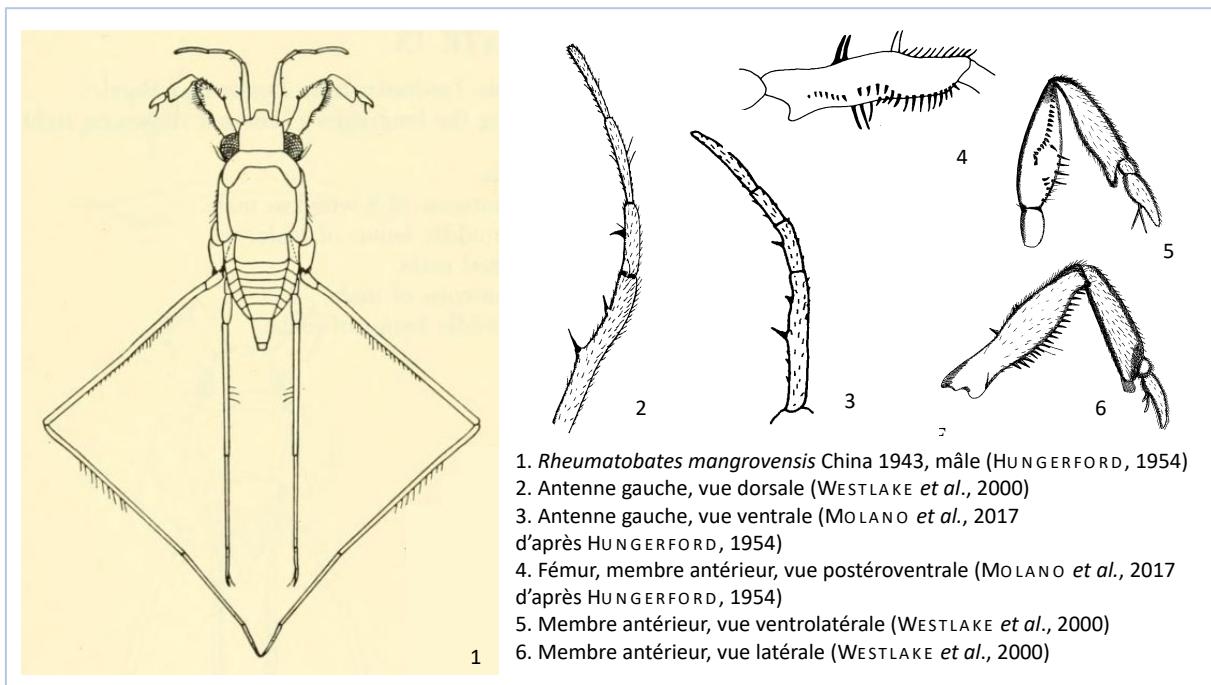


Figure 15 Regroupement des illustrations des clés de détermination permettant l'identification de *Rheumatobates mangrovensis* (composition issue de ce travail).

Rheumatobates trinitatis (China, 1943)

La détermination de *R. trinitatis* est également faite à l'aide des clés de HUNGERFORD (1954) et de WESTLAKE (2000). *Rheumatobates trinitatis* est une espèce qui peut supporter l'eau salée. Elle mesure entre 2,8 et 3,8 mm et a une couleur brunâtre avec des lignes jaunes sur les côtés. Elle peut se confondre avec *R. mangrovensis*. Les points de comparaison sont les suivants : les premiers segments des antennes du mâle sont épais et armés ; les fémurs des membres antérieurs sont composés d'une seule épine (HUNGERFORD, 1954 ; WESTLAKE *et al.*, 2000) (Figure 16).

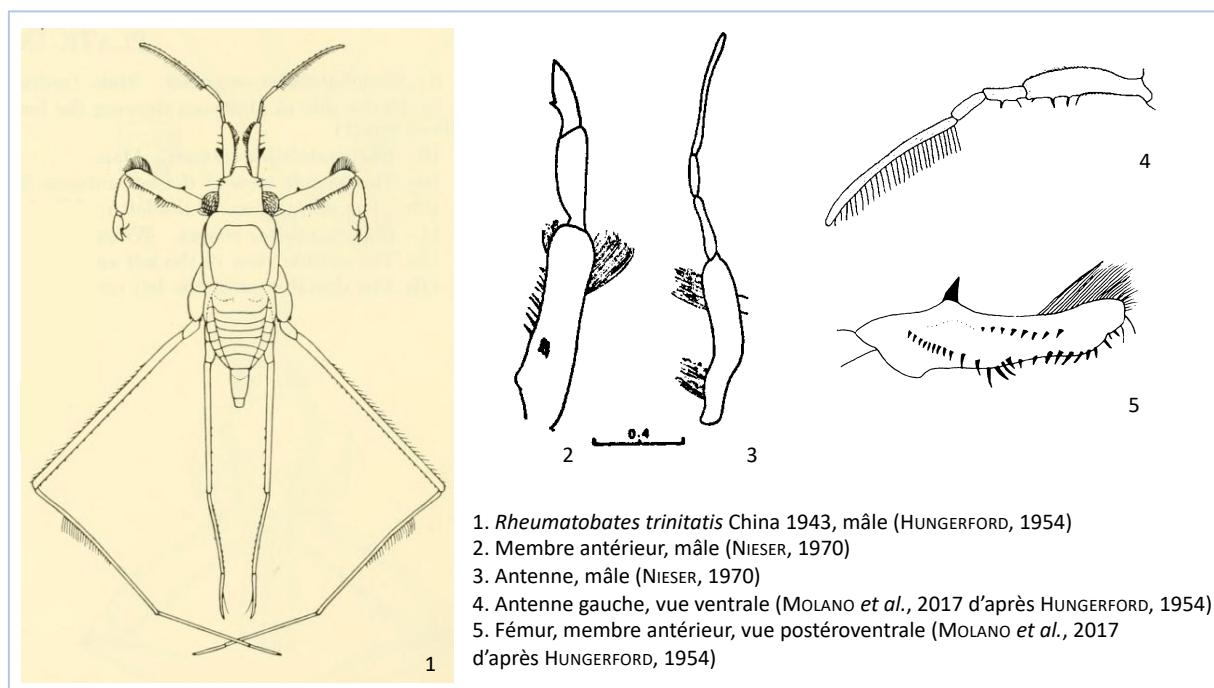


Figure 16 Regroupement des illustrations des clés de détermination permettant l'identification de *Rheumatobates trinitatis* (composition issue de ce travail).

II. 3. 2. Les clés de détermination pour espèces de la famille des Veliidae

***Microvelia longipes* Uhler, 1894**

La détermination de *M. longipes* est effectuée grâce à la clé de NIESER et ALKINS-KOO (1991) reprise par HECKMAN (2011). *Microvelia longipes* est une espèce d'eau douce. Elle mesure entre 2,6 et 2,9 mm. Elle a un polymorphisme unisexé, la taille des membres peut varier chez le mâle, et un dimorphisme sexuel, les membres des femelles sont plus courts. L'espèce est observable sous la forme macroptère et aptère (ANDERSEN, 1982) (Figure 17).

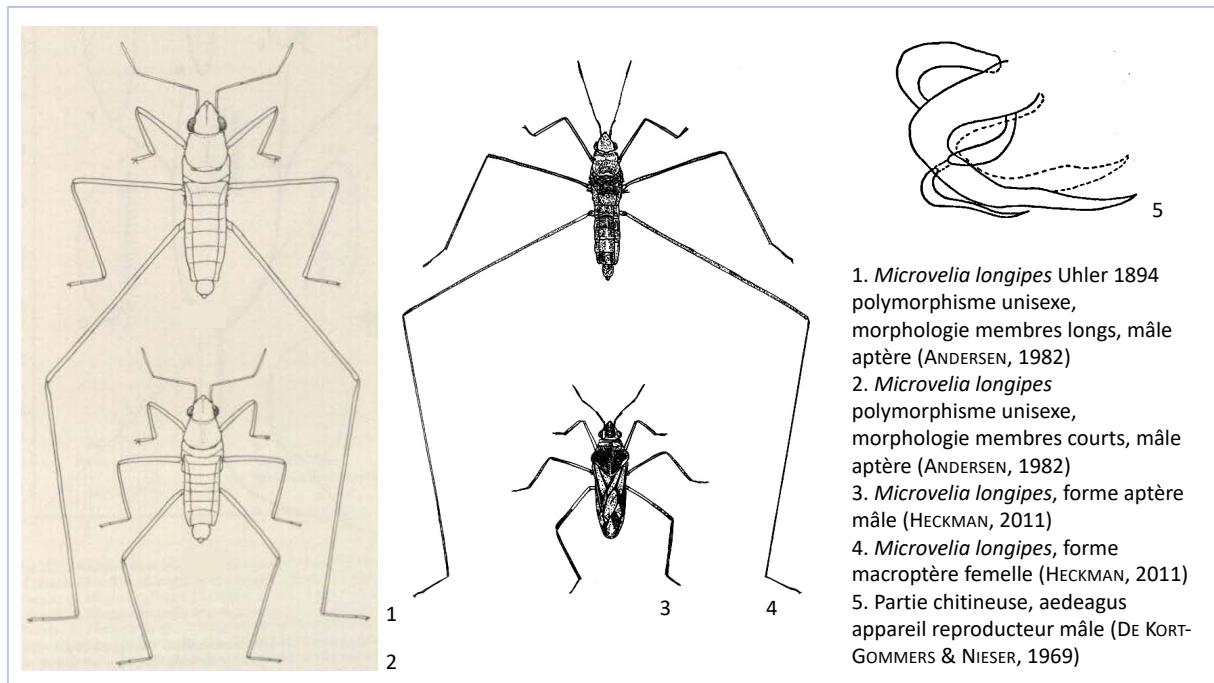


Figure 17 Regroupement des illustrations des clés de détermination permettant l'identification de *Microvelia longipes* (composition issue de ce travail).

Microvelia pulchella Westwood, 1834

La détermination de *M. pulchella* est orientée avec la clé actualisée d'HECKMAN (2011).

Microvelia pulchella est une espèce d'eau douce grégaire. Elle présente un dimorphisme sexuel, les femelles sont plus trapues que les mâles. Elle peut être macroptère ou aptère. C'est une petite espèce qui mesure entre 1,7 et 2,4 mm (DE KORT-GOMMERS & NIESER, 1969 ; HECKMAN, 2011) (Figure 18).

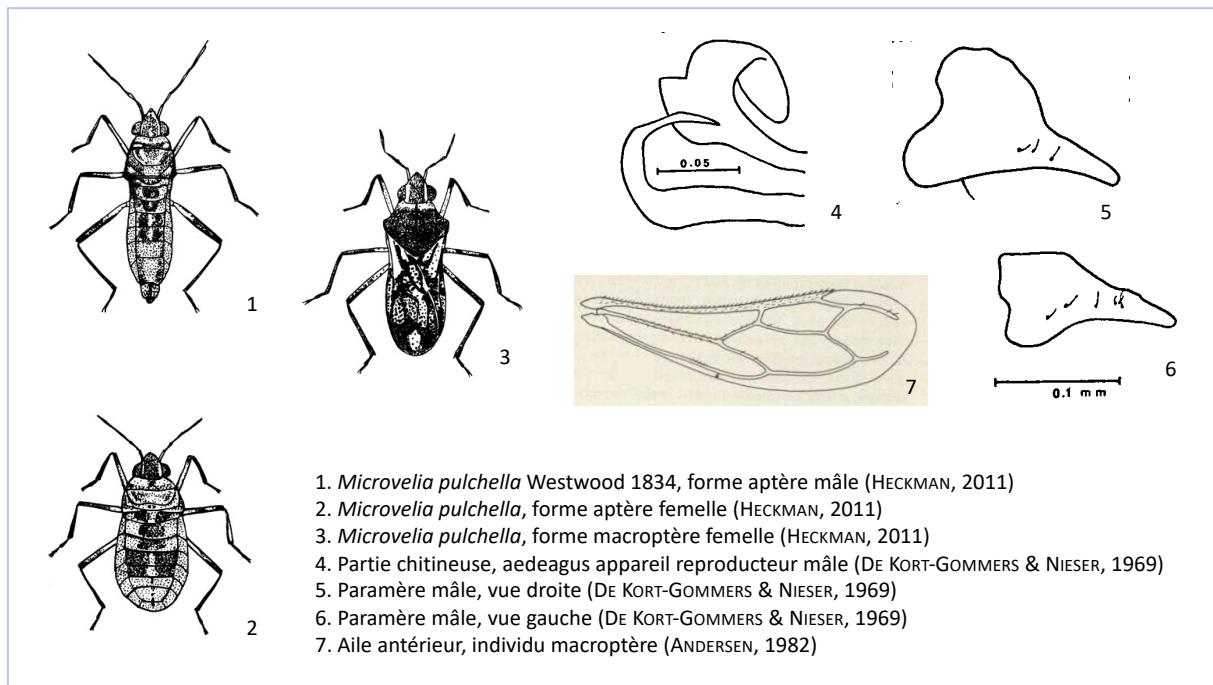


Figure 18 Regroupement des illustrations des clés de détermination permettant l'identification de *Microvelia pulchella* (composition issue de ce travail).

Rhagovelia plumbea Uhler, 1894

La détermination de *R. plumbea* est réalisée grâce à la clé de DRAKE et VAN DOESBURG (1966) mise à jour par HECKMAN (2011). *Rhagovelia plumbea* est une espèce de *Rhagovelia* appartenant au sous-groupe des *Salina*, c'est une espèce grégaire exclusivement marine. Elle se caractérise par une couleur bleutée pruineuse chez la femelle et marron pruineux chez le mâle. Elle mesure entre 2,6 et 2,9 mm. Il existe un fort dimorphisme sexuel, les mâles phorésistes étant plus petits que les femelles, ils s'accrochent à elles en « sac-à-dos » (ANDERSEN & POLHEMUS, 1976 ; MOLANO *et al.*, 2018) (Figure 19).

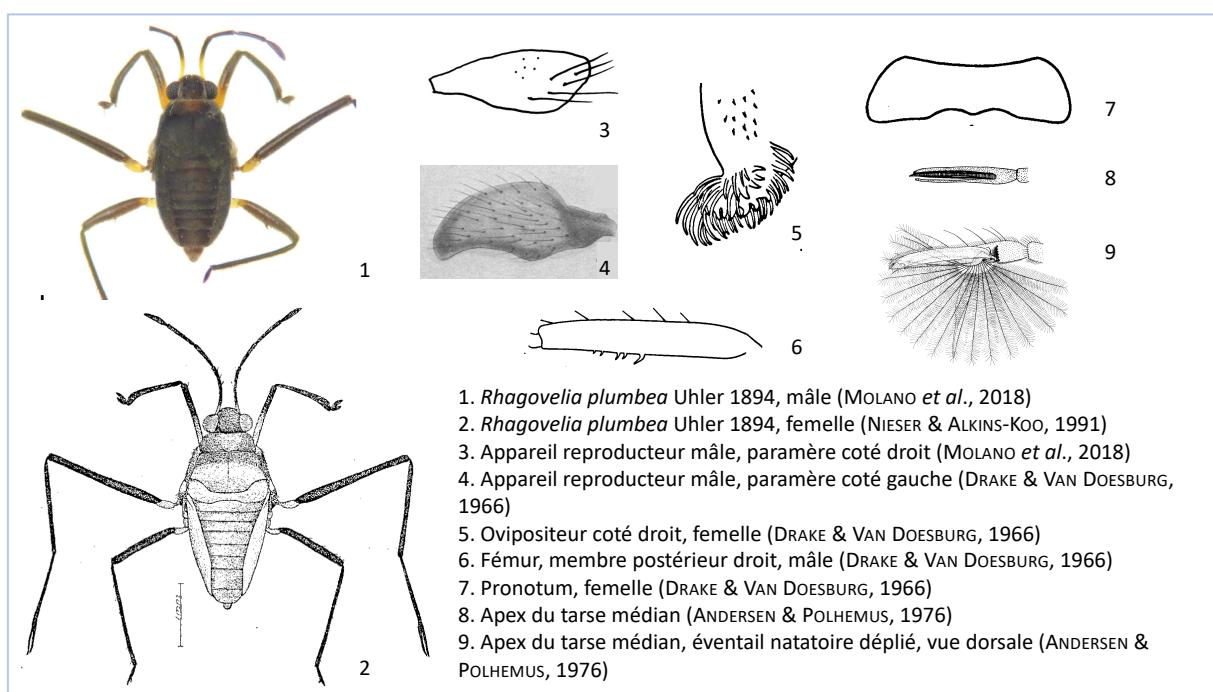


Figure 19 Regroupement des illustrations des clés de détermination permettant l'identification de *Rhagovelia plumbea* (composition issue de ce travail).

II. 4. Taxonomie moléculaire : extraction, amplification ADN et séquençage

Les extractions d'ADN ont été réalisées à l'aide du kit DNeasy® Blood & Tissue de la marque Qiagen en suivant le protocole du fabricant. Elles sont faites sur des insectes entiers, tués à -20°C. Chaque individu est broyé individuellement manuellement, ou en pool de six en fonction des études, dans des tubes Eppendorf de 1,5 ml. Suite à l'extraction, la solution d'ADN est stockée à -20°C avant l'utilisation.

II. 4. 1. Protocole PCR pour l'identification des insectes

Le gène codant pour la Cytochrome Oxydase sous unité I (COI) a été amplifié à l'aide des couples d'amorces COI#s1859 et COI#a2590 (BUDAK *et al.*, 2011) et LCO1490F et HCO2198R (FOLMER *et al.*, 1994) (Tableau 2). Le mix PCR est réalisé, comme suit : 5 µl de tampon Flexi® 5x (Promega), 1,5 µl de MgCl₂ (25 mM), 1 µl de chaque amorce, 0,25 µl dNTp (10mM au 1/10) et 0,25 µl GoTaq G2 Flexi® (Promega), 15 µl d'eau ppi et 1 µl d'ADN ou d'eau ppi (témoin négatif) ; soit un volume final de 25 µl. La PCR est ensuite réalisée à l'aide du Thermocycleur (Eppendorf® vapo. Protect), selon les conditions suivantes : 94°C pendant 4 min puis 30 cycles : de dénaturation à 94°C pendant 1 min, d'hybridation à 55°C pendant 45 s et d'elongation à 72°C pendant 45 s. Enfin, un stade d'elongation terminale à 72°C pendant 1 min pour terminer à un stade de refroidissement allant jusqu'à 10°C.

Tableau 2 Références générales sur les amorces utilisées.

Nom des amorces	Taille de l'amplicon attendu (en pb)	Séquences (5'-3')	Sources
COI#s1859	731	GGAACIGGATGAACWGTTTAYCCICC	
COI#a2590		GCTCCTATTGATARWACATARTGRAATG	BUDAK <i>et al.</i> , 2011
LCO1490F	708	GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG	
HCO2198R		TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA	FOLMER <i>et al.</i> , 1994
wsp81F	609	TGGTCCAATAAGTGATGAAGAAC	
wsp691R		AAAAATTAACGCTACTCCA	DURON <i>et al.</i> , 2008
Wol_F	900	CCAGCAGCCGCGTAAT	
Wol_R		CGCCCTTACGCCAA T	MEE <i>et al.</i> , 2015

II. 4. 2. Protocole PCR pour la détection des bactéries du genre Wolbachia

Les bactéries du genre *Wolbachia* ont été mises en évidence à partir d'ADN total extrait par broyat d'un seul individu ou de pools de six individus (deux femelles, deux mâles et deux juvéniles). Pour sélectionner les échantillons positifs à *Wolbachia*, ceux-ci sont testés par qPCR, PCR en temps réel. Les échantillons d'ADN qui s'avèrent positifs, sont ensuite amplifiés par PCR conventionnelle pour être séquencés. Le séquençage peut permettre d'identifier la souche de *Wolbachia* présente chez l'insecte étudié.

Protocole pour la qPCR

La qPCR est développée grâce au couple d'amorces : Wol_F et Wol_R (Tableau 2). Le mix est élaboré à partir du kit de produits de la marque Invitrogen : 5,5 µl H₂O, 0,6 µl amorce Wol_F, 1,8 µl d'amorce Wol_R, 10 µl Taqman master mix et 0,1 µl Probe. L'amplification se fait à l'aide du Thermocycleur QuandStudio 5 Real Time System, selon les conditions suivantes : 50°C pendant 2 min puis 45 cycles de : dénaturation à 95°C pendant 10 min, d'hybridation à 95°C pendant 15 s, d'elongation à 60°C pendant 1 min. L'ensemble des échantillons étant conservé à 4°C jusqu'à arrêt de la machine.

Protocole pour la PCR Conventionnelle

La PCR conventionnelle amplifie le gène codant pour une protéine de surface spécifique à *Wolbachia* (gène *wsp*), avec le couple d'amorces wsp81F et wsp691R (DURON *et al.*, 2008) (Tableau 2). Le mix PCR est élaboré à partir du kit de produits de la marque Invitrogen : 2,5 µl Buffer Taq, 1 µl MgCl₂, 0,5 µl dNTP's, 0,5 µl de chaque amorce, 0,2 µl Taq, 18,3 µl d'eau et 1,5 µl d'ADN ou d'eau (témoin négatif) ; soit un volume final de 25 µl. La PCR est développée à l'aide du Thermocycleur (Eppendorf® vapo. Protect), selon les conditions suivantes : 94°C pendant 3 min puis 40 cycles de : dénaturation 94°C pendant 1 min, hybridation 54°C pendant 1 min, elongation 72°C pendant 1 min, elongation terminale 72°C pendant 7 min. L'ensemble des échantillons étant conservé à 4°C jusqu'à arrêt de la machine.

II. 5. Séquençage et analyses phylogénétiques

Les séquençages des amplicons PCR sont faits par Eurofins Genomics (<https://eurofinsgenomics.eu/>) ou par l'INSERM du CHU de Pointe-à-Pitre selon la méthode de Sanger. Les séquences obtenues sont comparées avec celles de la base de données du « National Center of Biotechnology Information » ou NCBI ([ncbi.nlm.nih.gov](https://www.ncbi.nlm.nih.gov)) en utilisant l'outil BLAST.

Les séquences obtenues sont alignées en utilisant le logiciel Geneious et les alignements sont vérifiés manuellement. Les régions présentant un alignement ambigu ou incertain sont éliminées du jeu de données. Les arbres phylogénétiques basés sur les gènes codant pour le COI et le *wsp* sont développés à l'aide du même logiciel. Les arbres phylogénétiques sont construits à partir des données obtenues par l'alignement multiple des séquences en utilisant les méthodes du Neighbor Joining (NJ) et Maximum Likelihood avec comme modèle de distance génétique Tamurai-Nei. La robustesse des nœuds est évaluée en effectuant 1 000 répétitions bootstrap et seules les valeurs de bootstrap supérieures à 50% sont indiquées aux nœuds des arbres.

II. 6. Microscopie Électronique à Balayage (MEB)

Les échantillons sont fixés en glutaraldéhyde à 2,5% dans du Tampon Phosphate Salin (PBS) x10 pendant 24h à 4°C. Puis, ils sont lavés dans ce même tampon trois fois avant d'être déshydratés en subissant plusieurs bains d'acétone croissants (30%, 50%, 70% et 95%) de 5 min chacun, suivis de trois bains en acétone 100%. Un passage au point critique (Leica EM CPD030) permet de les sécher sans déformation. L'appareil à point critique substitue l'acétone par du CO₂ liquide avant transformation en CO₂ gazeux sans modification de volume à 74 bars de pression pour une température de 31°C. Les échantillons sont alors parfaitement desséchés. Ils sont ensuite métallisés à l'or (Cressington CP108) afin de les rendre conducteurs avant examinassions à l'aide d'un MEB FEI QUANTA 250 sous une tension d'accélération de 20 kV.

PARTIE III : Résultats

Chapitre 1 : La présence des insectes semi-aquatiques en Guadeloupe

III. 1. 1. Les espèces d'insectes observés

Au cours de la thèse, neuf espèces ont été étudiées : *Brachymetra albinervia* (Amyot & Serville, 1843), *Halobates micans* Eschscholtz, 1822, *Limnogonus franciscanus* (Stål, 1859), *Microvelia longipes* Uhler, 1894, *M. pulchella* Westwood, 1834, *Rhagovelia plumbea* Uhler, 1894, *Rheumatobates imitator* (Uhler, 1894), *R. mangrovensis* (China, 1943) et *R. trinitatis* (China, 1943). Si les espèces *L. franciscanus*, *M. pulchella* et *R. imitator* ont déjà été décrites pour la Guadeloupe (MEURGEY & RAMAGE, 2020), ce n'est pas le cas pour les autres qui n'avaient encore jamais été relevées. Les résultats des observations sont organisés de la façon suivante : par famille, puis par espèce dans l'ordre alphabétique, puis par lieu d'observation ou de prélèvement en Guadeloupe dans l'ordre alphabétique.

III. 1. 1. 1. Famille Gerridae

***Brachymetra albinervia* (Amyot & Serville, 1843)** (Figure 20)



Figure 20 Planche photos de *Brachymetra albinervia*

1 : *B. albinervia* macroptère, vue dorsale (Photo : S. CONJARD) ; 2 : *B. albinervia* aptère dans son habitat naturel (Photo : R. GARROUSTE).

Le matériel étudié est prélevé à la Maison de la Mangrove (Taonaba) aux Abymes 16°17'27.97"N et 61°31'37.06"O (Figures 8 et 9) : 2 mâles aptères, 1 mâle macroptère, 1

femelle aptère et 1 juvénile. D'autres observations, sans prélèvement et sans sexage ont eu lieu pendant la thèse. Une population est constamment présente sur le site.

Cette espèce, assez grande par rapport aux autres, se caractérise par une couleur brun orangé. Les individus macroptères ont des ailes noirâtres qui recouvrent entièrement les tergites de l'abdomen ; le prothorax reste bien orangé.

***Halobates micans* Eschscholtz, 1822 (Figure 21)**



Figure 21 Planchette photographique du prélèvement d'*Halobates micans* à Anse Maurice.

1 : *H. micans* mâle échoué sur un lit de Sargasses ; 2 : Lieu de prélèvement, dans une petite anse sur la plage d'Anse Maurice
(Photos : R. GARROUSTE)

Le matériel étudié est prélevé à l'Anse Maurice (commune de Petit-Canal) 16°23'43.79"N et 61°24'18.74"O (Figure 9) : 1 mâle, 2 femelles et 3 juvéniles. Un phénomène d'échouage sur la plage a été constaté et serait lié aux arrivées des radeaux de sargasses.

Les *Halobates* sont facilement identifiables par la couleur pruineuse bleu-gris provoquée par les petites soies qui les protègent des UV. Très trapus, les *Halobates* ont un abdomen très court et compact peu visible à l'œil nu, ce qui le rend facilement identifiable.

Limnogonus franciscanus (Stål, 1859) (Figure 22)

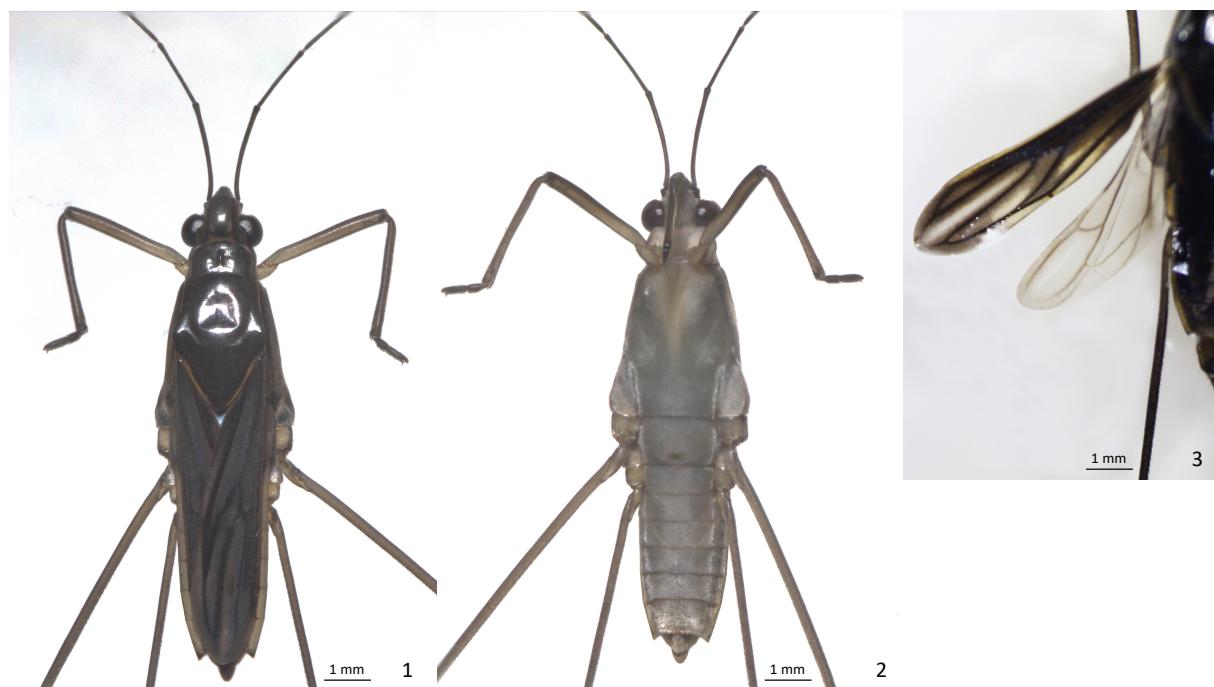


Figure 22 Planche photos de *Limnogonus franciscanus*.

1 : *L. franciscanus* femelle macroptère, vue dorsale ; 2 : *L. franciscanus* femelle, vue ventrale ; 3 : Ailes gauches macroptères (Photos : S. CONJARD)

Le matériel étudié a été observé de très nombreuses fois sur différents sites de prélèvement (Figures 8, 9 et 10). Les individus prélevés n'ont pas été sexés ; ils peuvent être aptères ou macroptères.

- Canal des Rotours (commune de Morne-à-l'Eau) 16°21'8.00"N et 61°29'19.68"O : quelques individus de façon régulière et constante non sexés.
- Embouchure de la Grande-Rivière à Goyaves 16°17'54.86"N et 61°36'21.42"O : quelques individus non sexés.
- Embouchure de la rivière Vieux-Fort (Commune de Saint-Louis de Marie-Galante) 15°59'15.61"N et 61°18'3.03"O : quelques individus non sexés.
- Étang de la ravine Chauffour, près de la centrale électrique (commune des Abymes) 16°14'4.35"N et 61°30'46.39"O : quelques individus non sexés.
- Étang Fréchou (commune du Gosier) 16°13'4.06"N et 61°28'39.65"O : une cinquantaine d'individus non sexés.
- Fontaine à Rousseau (commune de Morne-à-l'Eau) 16°17'38.97"N et 61°26'2.14"O : une vingtaine d'individus non sexés.

- Jarry (commune de Baie-Mahault) $16^{\circ}14'55.94''N$ et $61^{\circ}33'23.13''O$: quelques individus non sexés.
- îlet Cochon (commune de Pointe-à-Pitre) $16^{\circ}12'52.11''N$ et $61^{\circ}32'33.13''O$: quelques individus non sexés.
- Maison de la mangrove (Taonaba) (commune des Abymes) $16^{\circ}17'29.10''N$ et $61^{\circ}31'34.87''O$: une vingtaine d'individus non sexés, de façon régulière et constante.

De tous les Gerroidea étudiés, *Limnogonus franciscanus* est le plus grand ($\simeq 0,7$ mm). Son corps est très allongé avec de grandes pattes, il a une démarche sautillante du fait de ses ailes qui lui permettent de décoller de quelques centimètres de la surface de l'eau. Si la partie dorsale est noire, la partie ventrale est plutôt jaunâtre.

***Rheumatobates imitator* (Uhler, 1894) (Figures 23 et 24)**



Figure 23 Planche photos de *Rheumatobates imitator*.

1 : *R. imitator* mâle, vue dorsale ; 2 : *R. imitator* mâle, vue ventrale ; 3 : membre antérieur droit du mâle avec épine sur l'apex du tarse (photo prise au MEB) ; 4 : antennes, vue intérieure (photo prise au MEB) (Photos : S. CONJARD).

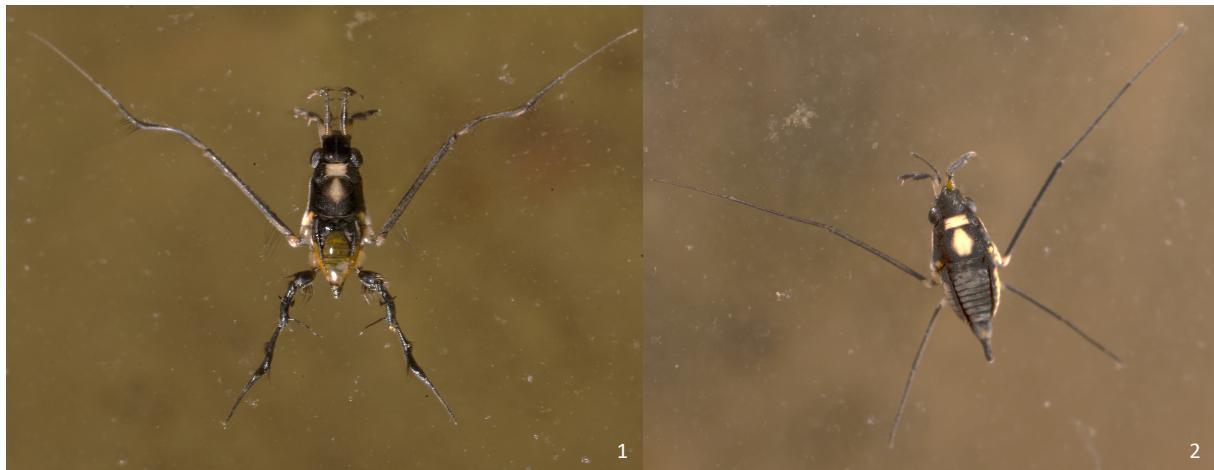


Figure 24 Photos de *Rheumatobates imitator* vivants dans leur milieu naturel.
1 : *R. imitator* mâle ; 2 : *R. imitator* femelle (Photos : R. GARROUSTE).

Le matériel étudié est observé de très nombreuses fois sur différents sites de prélèvement (Figures 8, 9 et 10) :

- Canal des Rotours, (commune de Morne-à-l'Eau) $16^{\circ}21'7.50''N$ et $61^{\circ}29'20.30''O$: 1 mâle, 1 femelle et 2 juvéniles.
- Embouchure de la rivière Vieux-Fort (Commune de Saint-Louis de Marie-Galante) $15^{\circ}58'51.11''N$ et $61^{\circ}17'53.22''O$: 5 mâles, 17 femelles et 21 juvéniles.
- Étang Fréchou (commune du Gosier) $16^{\circ}13'4.06''N$ et $61^{\circ}28'39.65''O$: plus d'une centaine d'individus mâles, femelles et juvéniles confondus, de façon régulière et constante.
- Étang Fouché (commune de Sainte-Anne) $16^{\circ}14'34.29''N$ et $61^{\circ}23'32.65''O$: plus d'une centaine d'individus mâles, femelles et juvéniles confondus.
- Maison de la mangrove (Taonaba) (commune des Abymes) $16^{\circ}17'29.10''N$ et $61^{\circ}31'34.87''O$: plus d'une centaine d'individus mâles, femelles et juvéniles confondus, de façon régulière et constante.
- Mangrove de Jarry (commune de Baie-Mahault) $16^{\circ}14'55.94''N$ et $61^{\circ}33'23.13''O$: 2 mâles, 7 femelles et 4 juvéniles.
- Marina du Gosier (commune Le Gosier) $16^{\circ}13'12.0''N$ et $61^{\circ}31'22.9''O$: quelques individus non sexés.

Rheumatobates imitator est une espèce avec un fort dimorphisme sexuel qui se distingue principalement grâce au mâle. La présence de ses membres très arqués et armés le rend

facilement identifiable. De couleur généralement noire et jaune, comme tous les *Rheumatobates* étudiés dans cette thèse, les mâles ont l'abdomen noir et le thorax jaune. La présence de deux petits losanges jaunes sur le prothorax est spécifique à *R. imitator*. À la Marina du Gosier, proche de l'Aquarium, quatre femelles ont été prélevées avec des ailes. Dans les clés de détermination, il est indiqué que les *R. imitator* sont aptères et que les *R. bergrothi* Bergroth, 1892, très proches taxonomiquement des *R. imitator*, sont macroptères. Cependant, la détermination ne peut se faire qu'avec des mâles (HUNGERFORD, 1954).

***Rheumatobates mangrovensis* (China, 1943) (Figure 25)**



Figure 25 Planche photos de *Rheumatobates mangrovensis*.
 1 : *R. mangrovensis* mâle, vue dorsale ; 2 : antennes avec l'épine de distinction chez le mâle (flèche indicatrice) ; 3 : membres antérieurs (Photos : S. CONJARD).

Le matériel étudié a été observé uniquement dans l'embouchure de la Grande-Rivière à Goyaves en deux points différents (Figure 8) :

- Point amont de l'embouchure de la Grande-Rivière à Goyaves 16°17'46.24"N et 61°37'29.15"O : quelques individus mâles et femelles de façon régulière et constante.
- Point aval de l'embouchure de la Grande-Rivière à Goyaves 16°17'56.43"N et 61°36'22.75"O : quelques individus mâles et femelles de façon régulière et constante.

Très similaire à *R. trinitatis*, *R. mangrovensis* ne se distingue que chez le mâle qui a les antennes moins armées que *R. trinitatis*.

***Rheumatobates trinitatis* (China, 1943) (Figure 26)**



Figure 26 Planchette photos de *Rheumatobates trinitatis*.

1 : *R. trinitatis* mâle, vue dorsale ; 2 : *R. trinitatis* mâle, vue ventrale ; 3 : antennes ; 4 : membres antérieurs (Photos : S. CONJARD).

Le matériel étudié a été observé de très nombreuses fois sur différents sites de prélèvement (Figures 8 et 9). Baie-à-Chat (commune de Baie-Mahault) 16°17'0.79"N et 61°33'38.40"O : quelques individus mâles, femelles et juvéniles de façon régulière et constante.

- Grand-Trou (commune du Lamentin) 16°17'29.01"N et 61°37'11.90"O : 7 juvéniles.
- Embouchure de la Ravine Gaschet (commune de Port-Louis) 16°23'20.25"N et 61°30'23.79"O : quelques individus non sexés.
- Embouchure du Canal des Rotours (commune de Morne-à-l'Eau) 16°21'17.63"N et 61°29'50.96"O : quelques individus non sexés.
- Embouchure Grand-Trou (commune du Lamentin) 16°17'1.32"N et 61°37'15.36"O : 2 adultes non sexés et 8 juvéniles

- îlet Macou (commune de Morne-à-l'Eau) $16^{\circ}20'56.80"N$ et $61^{\circ}31'36.28"O$: quelques individus non sexés.
- Manche à Eau (commune de Baie-Mahault) $16^{\circ}16'34.78"N$ et $61^{\circ}33'20.66"O$: quelques individus mâles, femelles et juvéniles de façon très régulière et constante.
- Embouchure rivière d'Audioin (commune de Le Moule) $16^{\circ}19'36.91"N$ et $61^{\circ}20'26.67"O$: quelques individus non sexés.
- Rivière Salée de $16^{\circ}16'12.76"N$ et $61^{\circ}32'51.31"O$ à $16^{\circ}17'11.47"N$ et $61^{\circ}33'16.57"O$: quelques individus mâles, femelles et juvéniles de façon très régulière et constante.

Très similaire à *R. mangrovensis*, les antennes du mâle *R. trinitatis* sont cependant plus armées. Le premier segment des antennes est également plus épais. Comme pour tous les *Rheumatobates* de l'étude, le mâle a l'abdomen noir et le thorax jaune.

III. 1. 1. 2. Famille Veliidae

***Microvelia longipes* Uhler, 1884** (Figure 27)



Figure 27 Photo de *Microvelia longipes* vivant dans son milieu naturel (Photo : R. GARROUSTE).

Le matériel étudié a été observé dans les étangs d'eau douce et cours d'eau (Figure 9) :

- Étang Lambert (commune de Sainte-Anne) 16°15'4.11"N et 61°33'16.57"O : mélange d'individus mâles, femelles et juvéniles.
- Source de Poucet (commune du Gosier) 16°13'14.07"N et 61°30'19.33"O : mélange d'individus mâles, femelles et juvéniles.

Très reconnaissables sur les plans d'eau, les *M. longipes* sont les Gerroidea d'eau douce qui ont les plus grandes pattes. Cependant, le polymorphisme est aussi présent et ils peuvent dans certains cas se confondre avec *M. pulchella* avec des membres plus courts.

***Microvelia pulchella* Westwood, 1834 (Figure 28)**



Figure 28 Photo de *Microvelia pulchella* vivants dans leur milieu naturel (Photo : R. GARROUSTE).

Le matériel étudié a été prélevé dans les étangs d'eau douce ou les estuaires de cours d'eau (Figures 9 et 10) :

- Estuaire Ravine Jeannot, Les Basses (commune de Grand-Bourg de Marie-Galante) 15°52'12.17"N et 61°16'57.50"O : en grande quantité avec des mâles, des femelles et des juvéniles.
- Étang Fréchou (commune du Gosier) 16°13'4.63"N et 61°28'40.13"O : en grande quantité avec des mâles, des femelles et des juvéniles.
- Fontaine à Rousseau (commune de Morne-à-l'Eau) 16°17'38.97"N et 61°26'2.14" O : une trentaine d'individus non sexés.

Microvelia pulchella ne se distingue pas facilement de *M. longipes* sur un plan d'eau lorsque ce dernier possède des membres courts. *Microvelia pulchella* est grégaire, observable en très grand groupe, il se distingue par un déplacement de marche sur l'eau.

***Rhagovelia plumbea* Uhler, 1894 (Figures 29 et 30)**



Figure 29 Planche photos de *Rhagovelia plumbea*.

1 : *R. plumbea* femelle, vue dorsale ; 2 : *R. plumbea* femelle, vue ventrale ; 3 : éventail de soies sur l'apex du tarse médian ;
4 : *R. plumbea* juvénile (Photos : S. CONJARD).



Figure 30 Radeau de *Rhagovelia plumbea* à Marie-Galante.

Radeau de plus de 600 individus au milieu d'un regroupement de plus de 3 000 individus à Marie-Galante (Photo : S. CONJARD).

Le matériel étudié est présent de façon générale sur tout le pourtour de la Baie du Grand-Cul-de-Sac-Marin et à Marie-Galante (Figures 8, 9 et 10).

- Babin (commune de Morne-à-l'Eau) $16^{\circ}20'21.14''N$ et $61^{\circ}31'49.90''O$: quelques individus mâles, femelles et juvéniles de façon régulière et constante avec parfois des regroupements de plus d'une centaine d'individus.
- Baie-à-Chat (commune de Baie-Mahault) $16^{\circ}17'4.26''N$ et $61^{\circ}33'37.86''O$: 1 mâle, 8 femelles et 1 juvénile.
- Baie de Baie-Mahault (commune de Baie-Mahault) $16^{\circ}16'0.24''N$ et $61^{\circ}35'35.82''O$: 7 femelles et 2 juvéniles.
- Baie de Saint-Christophe (commune de Baie-Mahault) $16^{\circ}16'57.24''N$ et $61^{\circ}34'13.32''O$: 15 femelles et 4 juvéniles
- Ball-Trap (commune de Baie-Mahault) $16^{\circ}16'56.10''N$ et $61^{\circ}34'46.80''O$: 1 mâle, 10 femelles et 3 juvéniles.
- Embouchure de la Grande-Rivière à Goyaves $16^{\circ}17'51.05''N$ et $61^{\circ}36'18.91''O$: 6 femelles.
- Îlet Christophe (commune de Baie-Mahault) $16^{\circ}17'42.04''N$ et $61^{\circ}34'12.27''O$: Regroupements de plus d'une centaine d'individus.
- Îlet Fajou de $16^{\circ}20'48.36''N$ et $61^{\circ}35'37.77''O$ à $16^{\circ}21'2.90''N$ et $61^{\circ}35'24.91''O$: quelques individus mâles, femelles et juvéniles de façon régulière et constante avec parfois des regroupements de plus d'une centaine d'individus.
- Îlet Macou (commune de Morne-à-l'Eau) $16^{\circ}20'54.53''N$ et $61^{\circ}31'32.57''O$: quelques individus mâles, femelles et juvéniles de façon régulière et constante avec parfois des regroupements de plus d'une centaine d'individus.
- Îlet Mangle à Laurette (commune du Lamentin) $16^{\circ}18'38.70''N$ et $61^{\circ}38'5.46''O$: Regroupements de plus d'une centaine d'individus.
- Îlet la Biche (commune du Lamentin) $16^{\circ}19'21.72''N$ et $61^{\circ}38'14.68''O$: Regroupements de plus d'une centaine d'individus.
- Rivière Salée de $16^{\circ}15'19.82''N$ et $61^{\circ}32'47.83''O$ à $16^{\circ}17'2.71''N$ et $61^{\circ}33'17.54''O$: quelques individus mâles, femelles et juvéniles de façon régulière et constante avec parfois des regroupements de plus de 300 individus.

- Ti Bulles (commune de Grand-Bourg de Marie-Galante) 15°52'34.68"N et 61°18'16.39"O : Regroupement supérieur à 3 000 individus, mâles, femelles et juvéniles. Les mâles ont été vus en « sac-à-dos » sur les femelles (Figure 30).

Rhagovelia plumbea est la seconde espèce marine de l'étude. Tout comme *Halobates micans*, sa couleur pruineuse bleu-gris la distingue des autres espèces. Le dimorphisme sexuel est important et le mâle est plus petit et plus foncé que la femelle.

L'ensemble des données d'observations et de prélèvements a été saisi dans CardObs, la base de données faunes flores développée par le MNHN pour l'INPN et chaque espèce a été mise à jour dans le référentiel taxonomique TaxRef.

De plus, chaque espèce a été collectée et épinglée dans deux boîtes de collections qui sont déposées dans les collections du MNHN à Paris et de l'INRAE du Domaine Duclos en Guadeloupe. L'INRAE du Domaine Duclos possède déjà une collection importante sur l'entomologie de Guadeloupe et des Antilles.

III. 1. 2. La répartition des Gerroidea en Guadeloupe.

De façon générale, l'écologie des Gerroidea est peu connue et une partie des résultats sur la distribution des Gerroidea a pu être valorisée par un article scientifique (CONJARD *et al.*, 2021). La répartition des Gerroidea est présentée en suivant un transect allant de la mangrove du littoral, à la mangrove riveraine, aux forêts marécageuses à prairies humides, pour finir par les mares karstiques de Grande-Terre. La répartition des espèces observées et prélevées est illustrée par des représentations cartographiques (Figures 33 et 37) et des diagrammes visuels pour représenter l'effort d'échantillonnage de certains sites.

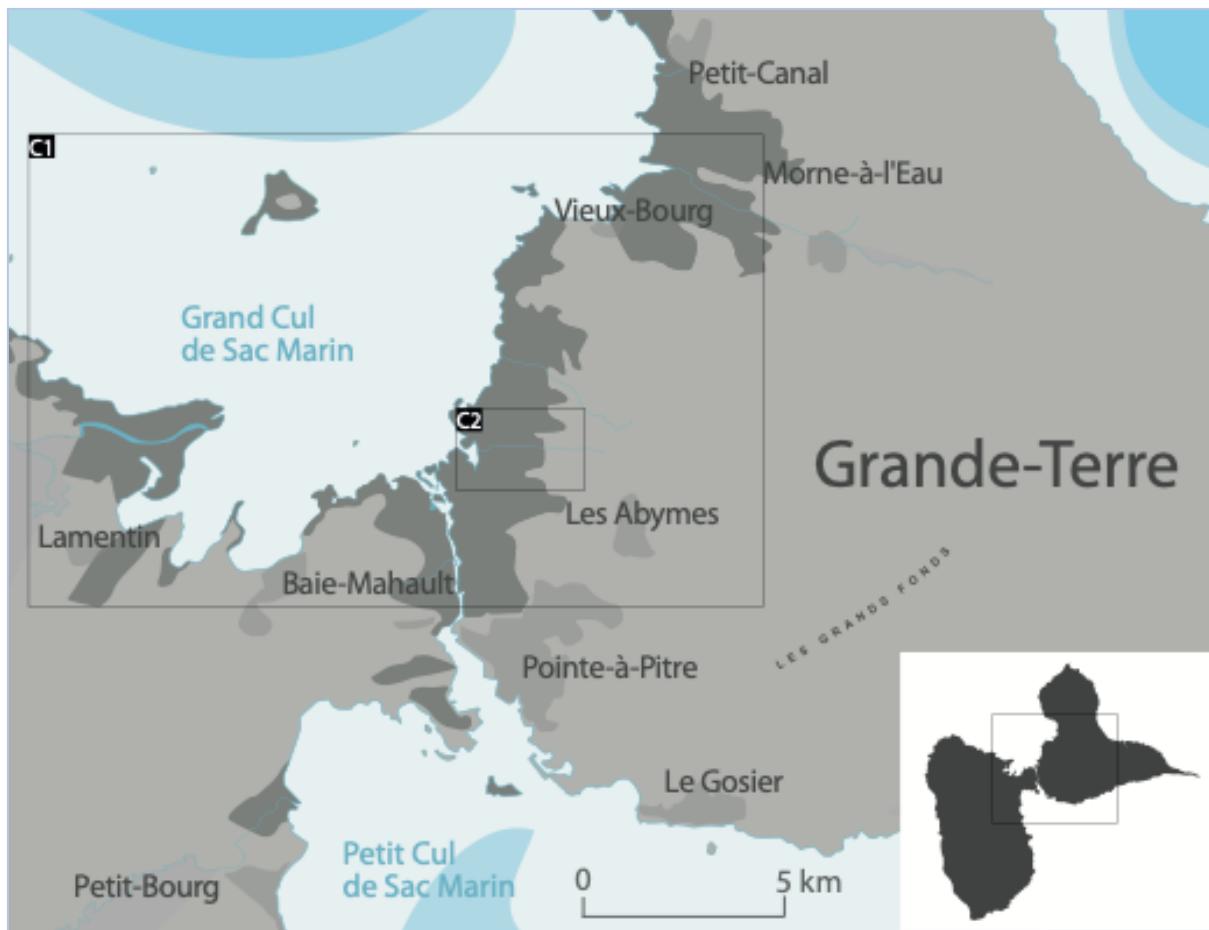


Figure 31 Atlas des cartes illustrant les résultats de l'échantillonnage dans le Grand-Cul-de-Sac-Marin.
 C1 (Figure 33) : carte zoomant sur les résultats de l'échantillonnage des mangroves. C2 (Figure 37) : carte zoomant sur les résultats de l'échantillonnage en mangrove riveraine, en forêt marécageuse et en prairie inondée : exemple de la Maison de la mangrove (Taonaba) et du canal Belle-Plaine.

III. 1. 2. 1. Observation de la répartition des Gerroidea dans le Grand-Cul-de-Sac-Marin

La mangrove du littoral est balayée par les intempéries avec les embruns et la houle (Figure 32). La mangrove du littoral est la zone tampon entre la terre et la mer représentée dans le Grand-Cul-de-Sac-Marin par les sites suivants : Babin, Baie de Baie-Mahault ou les îlets Fajou et Macou. L'espèce principalement identifiée dans la mangrove du littoral est *Rhagovelia plumbea* (Figure 33).



Figure 32 Îlet Mangle à Laurette, mangrove du littoral (Photo : S. CONJARD)

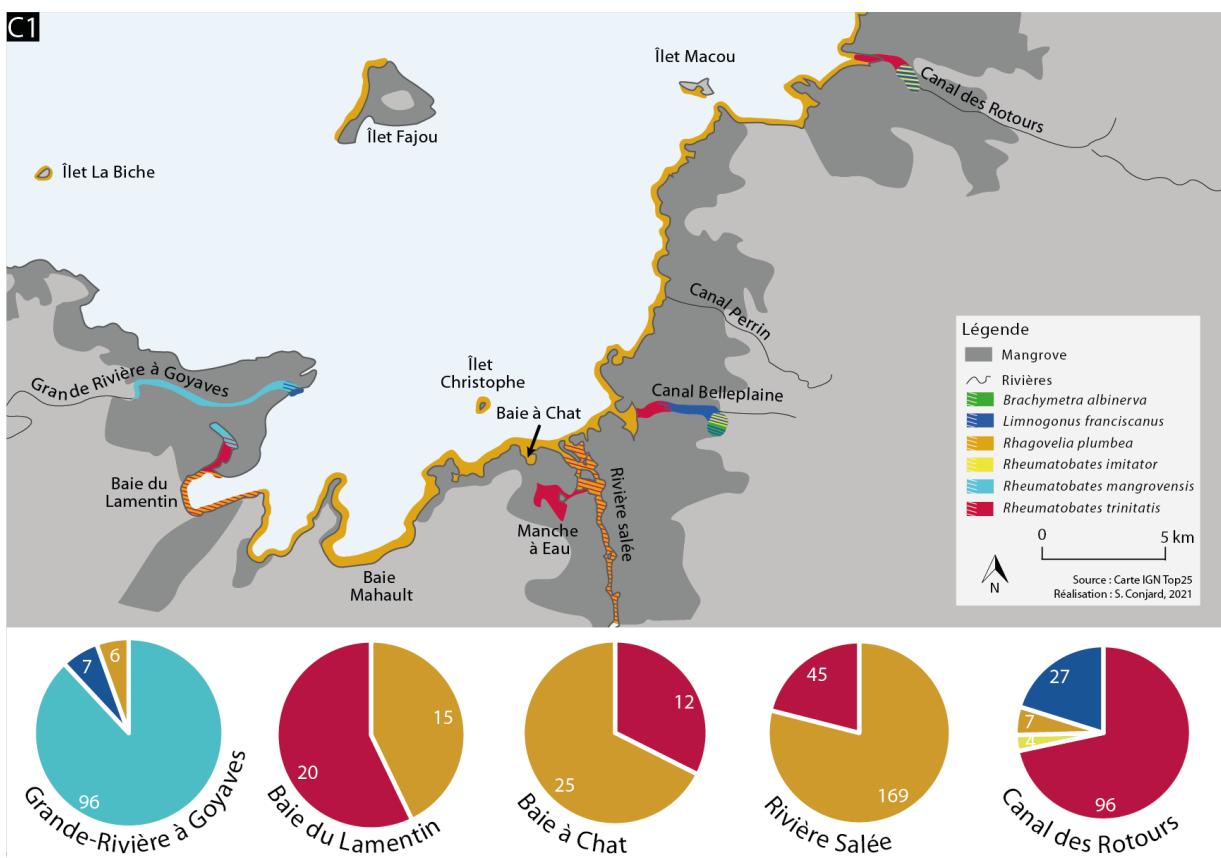


Figure 33 C1 : Carte illustrant la distribution des espèces dans le Grand-Cul-de-Sac-Marin.
Les diagrammes illustrent l'effort d'échantillonnage entre 2019 et 2021 (en nombre d'individus prélevés) sur les zones de cohabitations entre espèces.

Il est fréquent, entre janvier et mars, d'apercevoir de grandes « tâches » avec des regroupements de plus de 1 000 individus de *R. plumbea*, autour des racines des palétuviers rouges. Les juvéniles sont proches des racines, entourés ensuite des femelles et des mâles (qui peuvent être en « sac-à-dos » sur les femelles) qui se déplacent tout autour. À Marie-Galante, un comptage de plus de 3 000 individus a eu lieu en mars 2021. Au sein de ce regroupement, un radeau d'en moyenne 650 individus était présent (Figure 30). Chaque individu se maintient par les membres médians et postérieurs afin de rester uni et résilient face aux vagues. Le reste de l'année, les regroupements sont moins fréquents et quelques individus (entre 3 et 10) naviguent sous le couvert des palétuviers. Ils peuvent être présents jusqu'à 20 mètres du couvert végétal. De façon générale, ils sont grégaires et il est rare de les observer seul.

La mangrove du littoral dite « protégée », sont des inserts dans la mangrove qui sont plus abrités de la houle grâce à la présence des palétuviers. Le plan d'eau y est plus calme, moins tumultueux. *Rhagovelia plumbea* y est présent et partage occasionnellement le milieu avec *Rheumatobates trinitatis*. C'est le cas dans la Baie à Chat, dans la Baie du Lamentin, au sud de Babin, ou encore dans la Rivière Salée (Figure 33). Par contre, dans des zones plus enclavées et protégées comme dans la Manche à Eau, *R. trinitatis* est le seul Gerroidea présent (Figure 34). *Rheumatobates trinitatis* est moins grégaire, il se déplace de façon équidistante de ses congénères et les regroupements ont rarement été constatés. Ils sont principalement présents sous le couvert de la végétation pour se protéger du soleil mais quelques adultes peuvent occasionnellement s'aventurer sur le plan d'eau.



Figure 34 Mangrove du littoral protégée de la houle, Manche à Eau (Photo : O. GROS).



Figure 35 Grande-Rivière à Goyaves (source : guadeloupe-tourisme.com).

La mangrove riveraine n'est pas la même, en fonction du cours d'eau étudié. Les canaux, comme le Canal Belle-plaine et le Canal des Rotours, ont un débit et une pente faible. La mangrove à *Rhizophora mangle* remonte loin en amont des cours d'eau car la pente des berges est faible. L'embouchure des canaux abrite des populations de *Rheumatobates trinitatis*. En fonction des intempéries et des marées (même faibles de 30 cm), certains *Limnogonus franciscanus* et *Rheumatobates imitator* peuvent y être observés. Lors de grandes pluies, les bassins, les étangs et les trous d'eau en amont des canaux débordent et font dériver les insectes jusque dans les embouchures de ces canaux. L'embouchure de la Grande-Rivière à Goyaves est différente, elle abrite une population de Gerroidea unique, c'est le seul endroit où ont été trouvées des populations de *Rheumatobates mangrovensis*. Contrairement aux canaux, la Grande-Rivière à Goyaves a un débit, une pente et une largeur bien plus important. Le cours d'eau charrie une plus grande quantité de matériaux et d'eau douce. Ce phénomène produit un sapement du fond du cours d'eau, qui implique la formation de berges et une végétation arbustive avec quelques grands arbres et des lianes (Figure 35). Les berges du cours d'eau sont moins ombragées et les *R. mangrovensis* s'abritent en petits groupes de quelques individus ($\simeq 5$) dans les herbes et lianes des berges. Comme pour les canaux, *Limnogonus franciscanus* a été quelques fois observé dérivant à l'embouchure. Un groupe de *Rhagovelia plumbea* femelles a été retrouvé dans les racines de *Rhizophora mangle* qui ne sont présents que sur quelques mètres à l'embouchure de la Grande-Rivière à Goyaves.

III. 1. 2. 2. Observation de la répartition des Gerroidea des milieux marécageux saumâtres aux mares karstiques

Les Gerroidea des milieux marécageux ont été principalement étudiés à la Maison de la Mangrove (Taonaba). Ce site se divise en trois parties tout le long du Canal Belle-Plaine : l'embouchure du canal qui débouche dans le Grand-Cul-de-Sac-Marin, la forêt marécageuse à *Pterocarpus officinalis* (Figure 36) et les étangs dans la plaine humide enherbée (Figure 37).



Figure 36 Photos de la forêt marécageuse à la Maison de la Mangrove (Taonaba).

1 : Strate arborée à *Prerocarpus officinalis* ; 2 : Strate arbustive avec fougères dorées et sol gorgé d'eau (Photos : S. CONJARD).

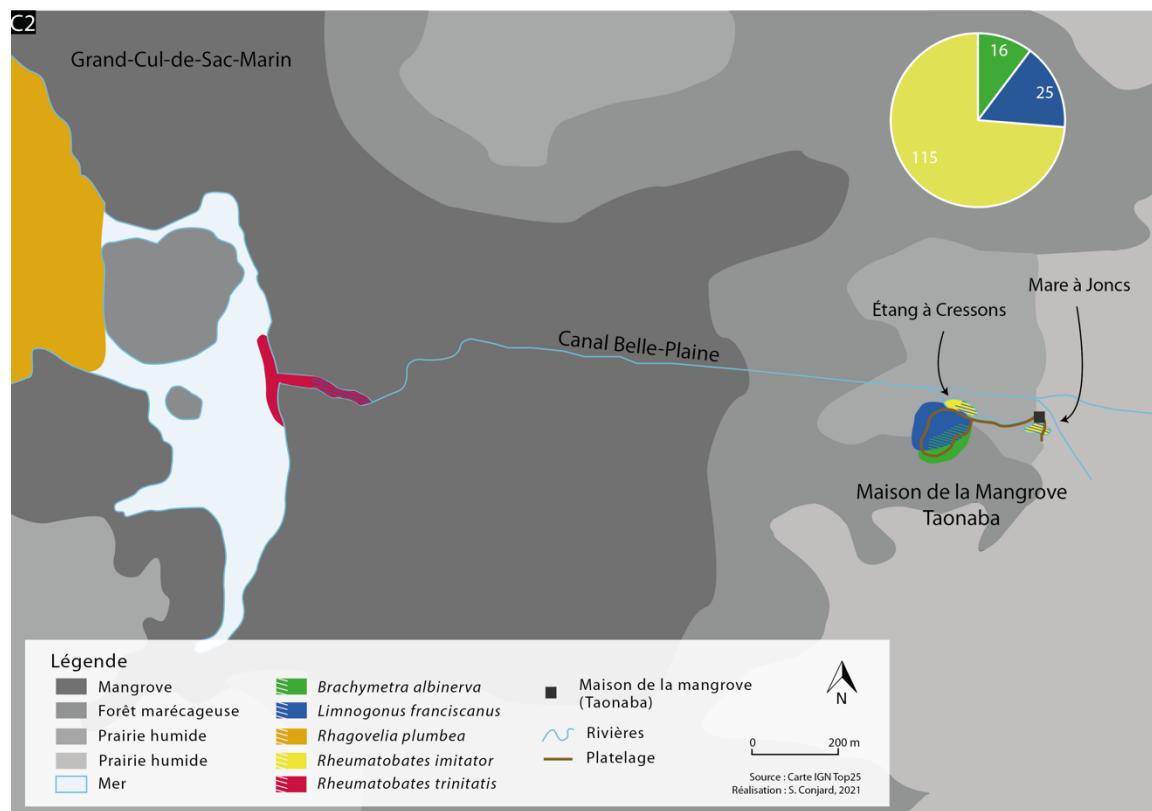


Figure 37 C2 : Carte illustrant la distribution des espèces à la Maison de la Mangrove (Taonaba).

Le diagramme illustre l'effort d'échantillonnage (en nombre d'individus prélevés par espèce entre 2019 et 2021) pour les espèces prélevées sur le site de la Maison de la Mangrove (Taonaba). Les *Limnogonus franciscanus*, les *Rhagovelia plumbea* et les *Rheumatobates trinitatis* n'ont pas été prélevés, les données sont issues d'observations.

Dans l'eau stagnante, et occasionnellement circulante, entre les racines des *Pterocarpus officinalis* plusieurs espèces ont été prélevées. *Brachymera albinervia* est présent dans des trous d'eau de très faible profondeur (± 5 cm) comblés de feuilles et de sédiments. L'ombre y est très importante. *Limnogonus franciscanus* peut occasionnellement côtoyer *B. albinervia* mais préférera les étendues d'eau plus importantes.



Figure 38 Photos des prairies humides de la Maison de la Mangrove (Taonaba).

1 : Prairie humide à la lisière de la forêt marécageuse ; 2 : Prairie humide au bord du Canal Belle-Plaine avec bœufs en pâturage (Photos : S. Conjard).

Dans les prairies herbacées humides (Figure 38), des plans d'eau sont formés avec un réseau de petits chenaux qui se déversent dans le Canal Belle-Plaine. Lors des prospections de ces plans d'eau et notamment l'Étang à cresson et l'Étang à joncs (Figure 39), de grandes populations de *Limnogonus franciscanus* et de *Rheumatobates imitator* y cohabitent (Figure 37). Si *L. franciscanus* ne semble pas chercher les zones d'ombres, ce n'est pas le cas de *R. imitator*, qui est constamment présent à l'ombre des arbres ou des joncs qui bordent les étangs.



Figure 39 Photos des étangs à la Maison de la Mangrove (Taonaba)
 1 : Étang à joncs ; 2 : Étang à Cressons bordé d'*Annona glabra* (Photos : S. CONJARD).

L'étang Fréchou au Gosier est situé en contrebas de la route, il collecte les eaux des ravines des Grands-Fonds (Figures 8 et 9). Les cours d'eau qui se déversent dans l'étang sont bordés d'*Annona glabra* et les berges de l'étang sont bordées d'herbacées. Dans cet étang, évoluent bon nombre d'insectes aquatiques et semi-aquatiques. Les Gerroidea semi-aquatiques présents dans cet étang sont les suivants : *Limnogonus franciscanus*, *Microvelia pulchella* et *Rheumatobates imitator*. Comme pour la Maison de la Mangrove (Taonaba), *L. franciscanus* et *R. imitator* évoluent et cohabitent ensemble sous le couvert des arbres. En sus, vient s'ajouter une grande population de *M. pulchella* qui est surtout présente proche des berges dans les hautes herbes.

La population de Gerroidea est relativement similaire entre les différents étangs de Grande-Terre ou de Marie-Galante : soit des *L. franciscanus* et des *R. imitator*, soit *L. franciscanus* et *M. longipes* soit des *L. franciscanus* et des *M. pulchella*, soit une seule de ces espèces.

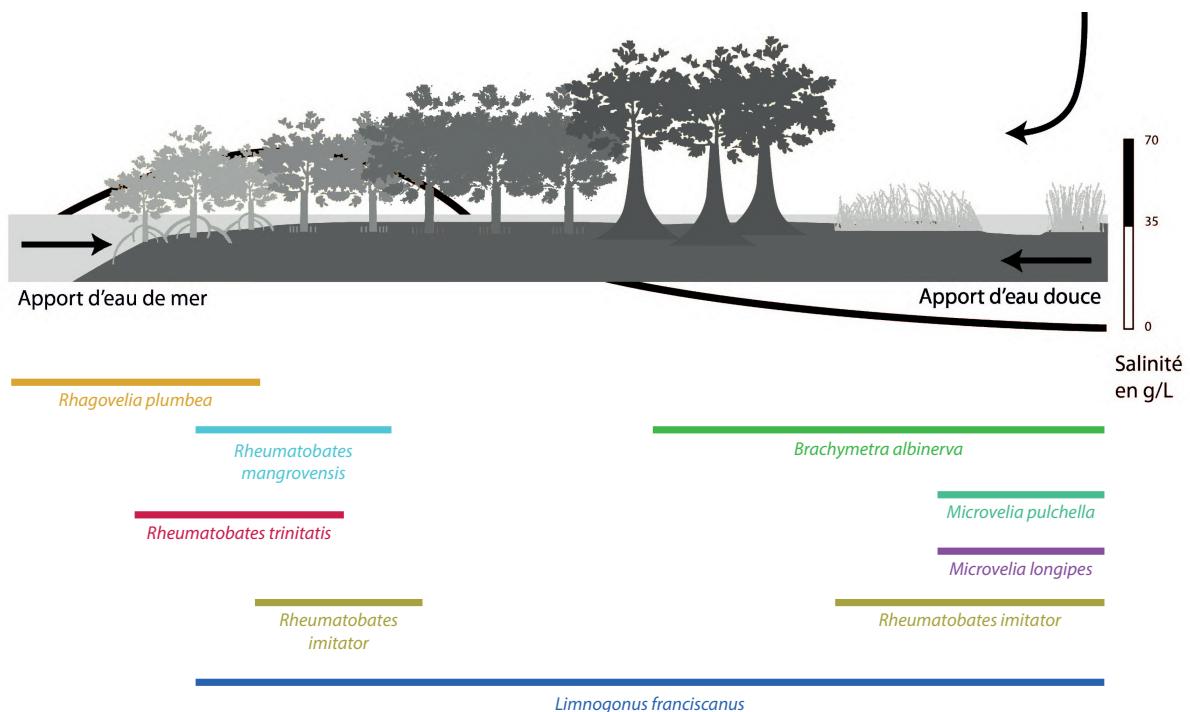


Figure 40 Schéma récapitulatif de la distribution des espèces par rapport aux milieux (Schéma issu de ce travail).

Pour résumer, il est possible de distinguer des espèces spécifiques à un milieu et des espèces capables de s'adapter ou en cours d'adaptation à des environnements différents de leur habitat d'origine. *Rhagovelia plumbea* est une espèce uniquement marine, qui s'observe dans les mangroves du littoral du Grand-Cul-de-Sac-Marin dans les zones peu abritées. *Rheumatobates trinitatis* est une espèce marine, mais qui évolue uniquement dans les milieux de mangrove protégée. *Rheumatobates mangrovensis* n'est présent que dans l'embouchure arbustive de la Grande-Rivière à Goyaves. *Brachymetra albinervia* et *Rheumatobates imitator* sont des espèces patineuses d'eau douce. *Microvelia longipes* et *M. pulchella* sont des espèces marcheuses d'eau douce. Enfin, *Limnogonus franciscanus* est une espèce ubiquiste, qui s'adapte à tous les milieux, d'eau douce à saumâtre. *Rhagovelia plumbea* peut cohabiter avec *Rheumatobates trinitatis*. *Rheumatobates trinitatis* peut cohabiter avec *Limnogonus franciscanus*. De par sa grande taille, *Linmnogonus franciscanus* peut cohabiter avec l'ensemble des espèces de l'étude, sauf avec *Halobates micans* et *Rhagovelia plumbea* qui sont uniquement des espèces marines (Figure 40).

III. 1. 3. La phylogénie des Gerroidea de Guadeloupe

L'analyse phylogénétique permet d'identifier les liens de parenté entre les différentes espèces étudiées, mais aussi entre les ADN déjà enregistrés dans la base de données du NCBI (Tableau 3). Ainsi en comparant ces différentes séquences, il pourrait être possible de confirmer ou d'inflammer l'analyse taxonomique.

Tableau 3 Nombre de séquence déjà présentes dans la base de données du NCBI, par espèce ou par genre, toutes amorces confondues.

Nom espèce	Nombre de séquences enregistrées
<i>Brachymetra</i> sp.	12
<i>Limnogonus franciscanus</i>	39
<i>Microvelia longipes</i>	23
<i>Microvelia pulchella</i>	14
<i>Rhagovelia plumbea</i>	14
<i>Rheumatobates</i> sp.	14
<i>Halobates micans</i>	10

L'arbre phylogénétique ne permet pas de distinguer aussi clairement qu'avec les clés de détermination les deux familles de Gerridae et Veliidae. Le gène de la Cytochrome Oxydase Sous-Unité I ne doit pas être suffisamment discriminant ou le nombre de séquences déjà enregistrées dans la base de données du NCBI n'est pas assez conséquent (Tableau 3).

Cependant, au sein de l'arbre phylogénétique (Figure 41), des regroupements par famille et par genre se sont malgré tout constitués. C'est le cas chez les Gerridae avec par exemple, le genre *Limnogonus* où les différentes espèces sont dans un même cluster ou encore les genres *Halobates* et *Rheumatobates* qui ont également des clusters qui leur sont propres. Chez les Veliidae, le phénomène est moins évident dans la mesure où deux espèces du genre *Paravelia* Breddin, 1898 sont distribuées dans des clusters différents et qu'il y a plus de genres différents proposés dans l'arbre. Cependant, toutes les espèces du genre *Rhagovelia* sont bien regroupées dans un même cluster. Il faut tout de même noter que la distance entre *R. plumbea* et *R. tenuipes* Champion, 1898 est importante. Cette différence pourrait être expliquée par le fait que *R. plumbea* fait partie du groupe *Salina*, des espèces de *Rhagovelia* spp. marine, ce qui n'est pas le cas de *R. tenuipes*.

Malgré cette disparité de distribution des différentes familles, les séquences étudiées pendant la thèse sont bien réparties dans les clusters propres à chaque genre. Les séquences obtenues

à partir des individus identifiés comme appartenant à l'espèce *Limnogonus franciscanus* sont regroupées dans un cluster avec d'autres séquences de *L. franciscanus* issues de la base de données mondiale du NCBI. La robustesse du cluster est de 98% (Figure 41). Les différentes séquences issues des espèces du genre *Rheumatobates* sont également dans un même cluster, ce qui confirme l'analyse taxonomique avec les clés de détermination. De plus, l'arbre phylogénétique montre bien qu'ils sont du genre *Rheumatobates* mais qu'ils ne sont pas de la même espèce car ils ont tous deux sur deux branches distinctes (Figure 41).

Ainsi, l'arbre phylogénétique permet de confirmer l'analyse taxonomique réalisée avec les clés de détermination. Les séquences obtenues pendant la thèse sont en cours d'enregistrement dans la base de données du NCBI mais quatre ont déjà été acceptées : *Brachymetra albinervia* (OM370800), *Limnogonus franciscanus* (OM350394), *Rhagovelia plumbea* (OM350380) et *Rheumatobates imitator* (OM370796).

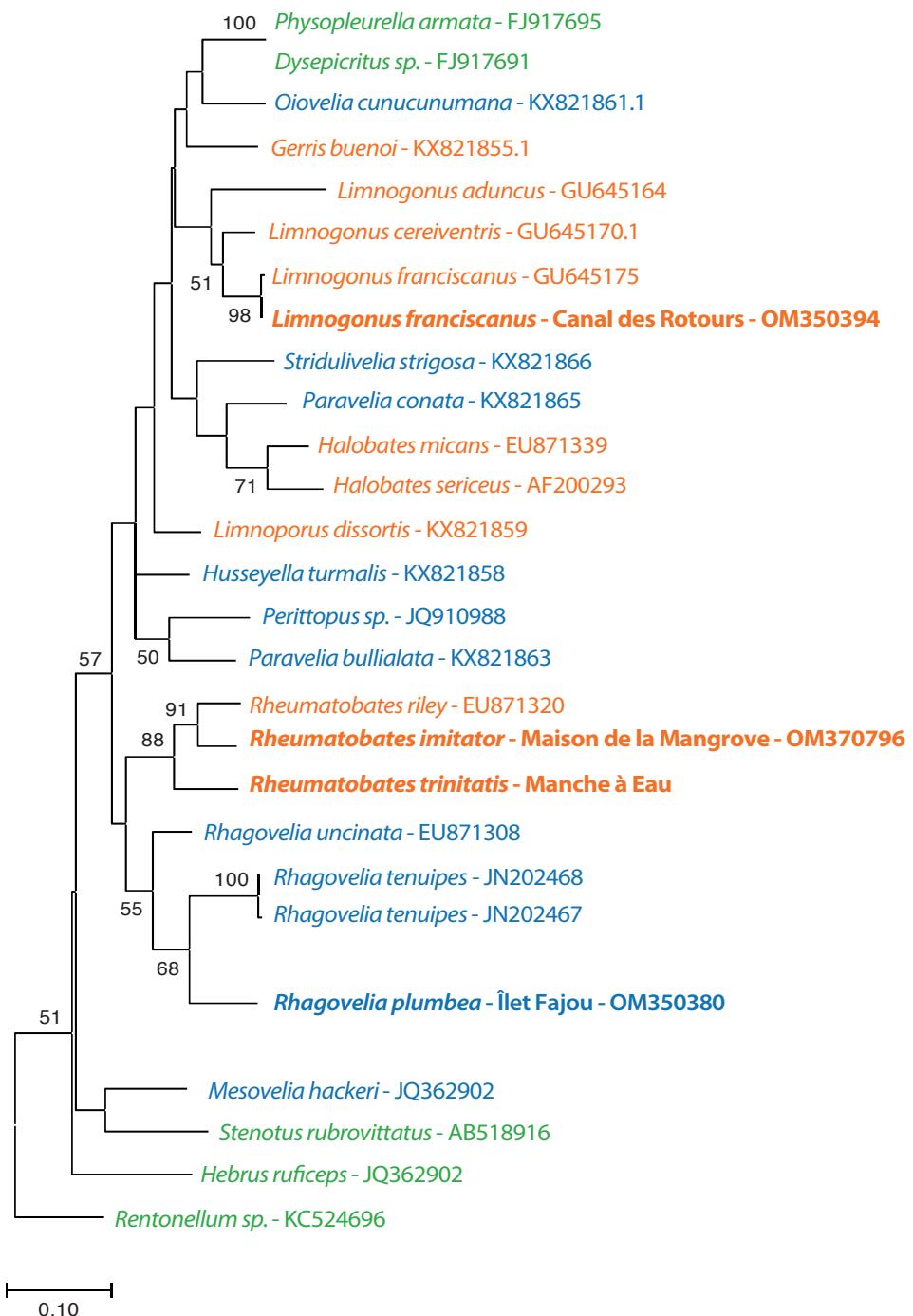


Figure 41 Arbre phylogénétique réalisé à partir des séquences d'ADN codant pour la Cytochrome Oxydase sous unité I (avec les amores COI#s1859 et COI#a2590).

En gras : séquences issues de ce travail ; en bleu : famille des Veliidae. orange : famille des Gerridae. vert : autres familles.

III. 1. 4. Discussion

Des publications antérieures évoquent la présence de Gerroidea en Guadeloupe. De KORT-GOMMERS et NIESER (1969) évoquent la présence de *Limnogonus franciscanus*, *Microvelia pulchella* et *Rheumatobates imitator* en Guadeloupe et dans ses dépendances. Une étude hydrologique évoque la présence plus générale de Gerridae et Veliidae tout le long des cours d'eau de la Basse-Terre (STARMÜHLNER & THEREZIEN, 1982). Ces dernières données ont été compilées dans l'inventaire entomologique de MEURGEY et RAMAGE (2020). En 2014, pour le compte de la DEAL de la Guadeloupe et de la Martinique, des investigations sur les espèces macro-invertébrées ont été faites dans les cours d'eau de Basse-Terre et de Martinique. Plusieurs Hémiptères ont été prélevés mais n'ont été déterminés qu'au niveau du genre. Ainsi, *Brachymetra* sp. Mayr, 1865 a été vue dans deux cours d'eau du nord Basse-Terre, *Limnogonus* sp. dans un seul cours d'eau à Bouillante en Basse-Terre, *Mesovelia* sp. dans six cours d'eau de Basse-Terre, *Microvelia* sp. dans sept cours d'eau, *Rhagovelia* sp. dans 34 cours d'eau, *Rheumatobates* sp. n'a été observé qu'au sud de la Martinique et *Trephobates* sp. Uhler, 1883 dans trois cours d'eau de Basse-Terre (BERNADET *et al.*, 2014).

Cependant, aucune recherche n'avait été conduite spécifiquement sur les Gerroidea de Guadeloupe et de façon générale, aucune étude ne s'est encore intéressée aux insectes présents dans les milieux aquatiques marins de l'archipel.

III. 1. 4. 1. La distribution dans la Caraïbe et les Amériques des Gerridae observés en Guadeloupe

Brachymetra albinervia (Amyot & Serville, 1843) a pour synonyme : *Helobates albinervus* Amyot & Serville, 1843. *Brachymetra albinervis* est une erreur de nom de la part de NIESER en 1970 et *B. albinervus* est l'appellation de DA MOTTA *et al.* en 2018. *Brachymetra albinervia* a été signalée en Amérique centrale, entre le Guatemala et le Panama (KIRKALDY & TORRE-BUENO, 1909 ; MATSUDA, 1960 ; CORDEIRO & MOREIRA, 2015) ; en Amérique du Sud, au Brésil (KIRKALDY & TORRE-BUENO, 1909 ; NIESER, 1970), en Guyane (MATSUDA, 1960 ; DA MOTTA *et al.*, 2018) et au Suriname (NIESER, 1970) ; dans les Antilles, à Saint-Vincent-et-les-Grenadines (KIRKALDY & TORRE-BUENO,

1909) et à Trinidad (MATSUDA, 1960 ; SAMPAIO & PY-DANIEL, 1993 ; HECKMAN, 2011) mais n'avait encore jamais été signalée pour la Guadeloupe.

Il existe peu de descriptions des milieux dans lesquels évoluent les *B. albinervia*. Quelques notifications pour des cours d'eau comme le ruisseau de la Pagerie à Trois-Îlet en Martinique ou Corinth river à Grenade (DE KORT-GOMMERS & NIESER, 1969) laissent supposer que ce sont des insectes d'eau douce. Ils ont couramment été observés à Trinidad dans des cours d'eau calmes très ombragés (NIESER & ALKINS-KOO, 1991). En Guadeloupe, ils sont principalement présents en arrière mangrove, dans la forêt marécageuse sous une ombre très dense.

Halobates micans Eschscholtz, 1822 est une espèce pélagique, pleustonique présente dans tous les océans entre les latitudes 40° nord et 40° sud. MATSUDA (1960) évoquait la possibilité qu'il y ait deux espèces d'*Halobates* en Atlantique, *H. micans* et *H. inermis*, mais HERRING (1961) va les définir comme synonyme par la suite. *Halobates micans* serait finalement la seule espèce du genre *Halobates* présente dans l'océan Atlantique (ANDERSEN & CHENG, 2004). Elle a été observée dans les eaux de la Caraïbe (STONER & HUMPHRIS, 1985), proche d'Antigua (DE KORT-GOMMERS & NIESER, 1969) et de Trinidad et Tobago (DE KORT-GOMMERS & NIESER, 1969 ; NIESER & ALKINS-KOO, 1991). Sa présence en Guadeloupe a eu lieu lors d'un cas d'échouage de radeaux de sargasses avec quelques individus sur les côtes de la façade Atlantique de l'île (Anse Maurice et Anse Patate).

Limnogonus franciscanus (Stål, 1859) a pour synonymes *Gerris franciscanus* par STÅL en 1859 puis *Limnogonus gerrini* par DRAKE et HARRIS en 1934. Le nom *L. franciscanus* actuellement utilisé a été défini par DRAKE et HARRIS en 1935. *Limnogonus franciscanus* est présente à Cuba (NIESER, 1970), à Saint-Martin (YOKOYAMA, 2013), à Trinidad et Tobago (NIESER & ALKINS-KOO, 1991 ; NUMMELIN, 1997) et au Venezuela (NIESER, 1970). L'espèce a été décrite très récemment en Guadeloupe (MEURGEY & RAMAGE, 2020), mais était connue à Marie-Galante depuis plus longtemps (DE KORT-GOMMERS & NIESER, 1969). L'espèce est très répandue dans les zones d'observations. C'est une espèce d'eau douce mais qui peut également être remarquée dans les milieux côtiers saumâtres (NIESER & ALKINS-KOO, 1991). Cette large distribution constatée dans la littérature est cohérente avec les relevés faits sur le terrain en Guadeloupe. *Limnogonus franciscanus* a été prélevée en Guadeloupe, dans une fontaine chez un particulier

dans le bourg de Morne à l'Eau, mais aussi dans des étangs et dans la mangrove à l'embouchure du Canal des Rotours.

Rheumatobates imitator (Uhler, 1894) a été signalée en Colombie (HECKMAN, 2011 ; MOLANO *et al.*, 2017), à Trinidad et Tobago (HUNGERFORD, 1954 ; NIESER & ALKINS-KOO, 1991), au Venezuela (HECKMAN, 2011) et en Guadeloupe (DE KORT-GOMMERS & NIESER, 1969 ; MEURGEY & RAMAGE, 2020).

À Grenade, des spécimens ont été observés sur des eaux stagnantes (HUNGERFORD, 1954). À Trinidad, *R. imitator* a été vue dans le lagon de l'embouchure de la rivière Yarra et dans le réservoir d'eau douce Hollis au centre de Trinidad (HUNGERFORD, 1954 ; NIESER & ALKINS-KOO, 1991). Cette large distribution en eau douce, d'étangs à l'embouchure des cours d'eau, est similaire à la Guadeloupe. À la Marina du Gosier, à l'embouchure de la ravine Chauffour à côté de l'Aquarium de Guadeloupe, des spécimens femelles avec des ailes ont été prélevés (Figures 8 et 9). Selon HUNGERFORD (1954), la présence d'ailes définirait ces individus comme étant des *Rheumatobates bergrothi*. Cependant, la caractérisation avec la clé de détermination s'effectuant sur les mâles, rien ne permet d'affirmer la présence de *R. bergrothi* en Guadeloupe. À ce jour, le séquençage n'a pu être fait sur l'ADN extrait.

Rheumatobates mangrovensis (China, 1943) a également été observée à Trinidad et Tobago (HUNGERFORD, 1954 ; MATSUDA, 1960 ; NIESER & ALKINS-KOO, 1991 ; HECKMAN, 2011) dans l'embouchure de la rivière Yarra qui est similaire à celle de la Grande-Rivière à Goyaves (HUNGERFORD, 1954), mais n'avait encore jamais été signalée pour la Guadeloupe.

Rheumatobates trinitatis (China, 1943) a pour synonyme *Hynesia trinitatis* par CHINA en 1943 puis *R. trinitatis* par HUNGERFORD en 1954. *Rheumatobates trinitatis* a été notifiée comme étant présente de façon générale dans les Antilles (HECKMAN, 2011) : à Trinidad (HUNGERFORD, 1954 ; MATSUDA, 1960 ; NIESER & ALKINS-KOO, 1991) à Grenade, aux îles Vierges (HUNGERFORD, 1954) ; mais aussi au Suriname (NIESER, 1970 ; HECKMAN, 2011). Elle n'avait encore jamais été signalée pour la Guadeloupe.

À Trinidad, *R. trinitatis* a été observée dans des eaux saumâtres et des marais (NIESER & ALKINS-KOO, 1991) mais aussi en mangrove (HUNGERFORD, 1954). Si les considérations

environnementales relevées par NIESER et ALKINS-KOO (1991) ne correspondent pas à celles faites en Guadeloupe, c'est par contre le cas de celles faites par HUNGERFORD (1954). Cette différence d'occupation d'habitat entre Trinidad et la Guadeloupe peut être liée à plusieurs éléments, l'occupation de ces habitats par d'autres espèces en Guadeloupe ou des habitats moins fréquents en Guadeloupe qu'à Trinidad, l'orographie étant différente entre les deux îles.

III. 1. 4. 1. La distribution dans la Caraïbe et les Amériques des Veliidae observés en Guadeloupe

Microvelia longipes Uhler, 1893 est une espèce très répandue de la Caraïbe et de l'Amérique du sud : Argentine, Brésil, Cuba, Équateur, Guyana, Guyane, Paraguay, Pérou et Venezuela (HECKMAN, 2011 ; MOREIRA & BARBOSA, 2011 ; CORDEIRO & MOREIRA, 2015 ; DA MOTTA *et al.*, 2018). L'espèce a été observée évoluant sur l'eau de la Grande Rivière à Trinidad (NIESER & ALKINS-KOO, 1991). Le cours d'eau semble ombragé avec un faible débit et l'embouchure est séparée de la mer par un cordon dunaire qui forme un lagon.

Microvelia pulchella Westwood, 1834 est également une espèce très répandue, de l'Amérique du nord à l'Amérique du Sud en passant par la Caraïbe et les petites Antilles (HECKMAN, 2011). Elle a déjà été signalée en Guadeloupe (KIRKALDY & TORRE-BUENO, 1909 ; DE KORT-GOMMERS & NIESER, 1969 ; MOREIRA & BARBOSA, 2011 ; CORDEIRO & MOREIRA, 2015 ; MEURGEY & RAMAGE, 2020) et très précisément à Marie-Galante, à la Désirade et aux Saintes (DE KORT-GOMMERS & NIESER, 1969). À Tobago, des individus ont été prélevés dans un drain (NIESER & ALKINS-KOO, 1991). Outre cette précision de lieu de prélèvement particulier, aucune autre information n'a été donnée par d'autres auteurs.

Rhagovelia plumbea Uhler, 1894 a de nombreux synonymes de *R. salina* par GOULD en 1931 à *Trochopus plumbeus* par UHLER en 1898. *Rhagovelia plumbea* se révèle présente dans toute la Caraïbe : Aruba, Bahamas, Bonaire, Cuba, Curaçao, Floride, Haïti, Honduras, îles Cayman, îles Vierges, Jamaïque, Mexique, République Dominicaine, Sainte-Lucie, Saint-Vincent-et-les-Grenadines, Trinidad, Venezuela (KIRKALDY & TORRE-BUENO, 1909 ; DRAKE & VAN DOESBURG, 1966

; HECKMAN, 2011). Elle n'a encore jamais été signalée pour la Guadeloupe. La description de son habitat est sommaire et l'unique information fait référence à une observation sous un ponton à Pigeon Point en 1948 à Trinidad (NIESER & ALKINS-KOO, 1991).

L'inventaire réalisé par MEURGEY et RAMAGE (2020) est basé en grande partie sur les espèces déjà évoquées dans la littérature en Guadeloupe et ne montre qu'une petite partie des Gerroidea susceptibles d'être présents sur l'île. Outre toutes ces espèces nouvellement observées en Guadeloupe, une espèce n'apparaît pas dans les résultats de cette thèse, *Mesovelia mulsanti* White, 1879 ; c'est une espèce d'eau douce qui tolère l'eau salée et qui a une large distribution sur l'ensemble de l'Amérique du Sud, de la Caraïbe et des Antilles (NIESER & ALKINS-KOO, 1991 ; MOREIRA *et al.*, 2008 ; HECKMAN, 2011). Elle a pourtant déjà été décrite comme présente en Guadeloupe (MOREIRA *et al.*, 2008 ; MEURGEY & RAMAGE, 2020), à Marie-Galante et aux Saintes (KIRKALDY & TORRE-BUENO, 1909 ; MEURGEY, 2011). NIESER et ALKINS-KOO (1991) ont observé *M. mulsanti* dans des eaux saumâtres de Trinidad et parfois en compagnie de *Microvelia pulchella*. Les mangroves de bassin et les salines ne faisant pas partie des zones d'étude, cela pourrait expliquer l'absence de relevé pour cette espèce pendant la thèse.

Outre un manque de connaissance sur la distribution de ces insectes en Guadeloupe, leur répartition est plutôt bien connue dans la Caraïbe. Cependant, les connaissances sur leurs habitats mais également sur leur alimentation ou leur biologie restent très faibles.

De façon générale, les techniques pour l'identification de ces insectes restent sommaires avec quelques clés de détermination plutôt anciennes. Déjà en 2011, HECKMAN dans son Encyclopédie des Hémiptères d'Amérique du sud, soulignait le manque de recherche sur la génomique de ces espèces. L'examen de l'ADN et l'augmentation des séquences enregistrées dans les bases de données permettraient une identification plus facile, mais également d'avoir une meilleure connaissance de la phylogénie de ces espèces.

Des espèces des genres *Aquarius* Schellenberg, 1800, *Gerris* (DAMGAARD & COGNATO, 2005), *Halobates* (DAMGAARD *et al.*, 2000), *Limnogonus* (DAMGAARD *et al.*, 2010) et *Limnoporus* Stål, 1868 (DAMGAARD & COGNATO, 2005) ont déjà fait l'objet d'analyses génomiques à l'aide d'amorces ciblant le gène COI, mais ces données restent anciennes. Une étude en Nouvelle-Calédonie regroupe plus de 35 espèces nouvellement décrites pour l'île des familles de

Gerromorpha et Nepomorpha. La moitié des espèces prélevées sont endémiques et 36% des espèces prélevées sont des espèces marines (DAMGAARD & ZETTEL, 2014).

D'autres techniques pourraient également être utilisées pour l'identification des insectes avec par exemple le MALDI-TOF (Matrix-Assisted Laser Desorption/Ionization Time-Of-Flight) un appareil qui permet d'identifier des spectres protéiniques. En analysant le spectre protéinique des insectes (pattes, tête, aile) et en créant une base de données de référence de tous les spectres possible, il sera possible d'identifier rapidement un insecte avec l'appareil (LAROCHE *et al.*, 2018). La base de données GeneBank n'étant pas complète, il est difficile d'utiliser uniquement l'analyse ADN pour la détermination de certaines espèces ; c'est par exemple le cas chez les Triatominae Jeannel, 1919 (Hemiptera : Reduviidae), des insectes hématophages vecteurs de la maladie de Chagas. Grâce à l'analyse des fémurs des membres médians avec le MALDI-TOF, huit espèces différentes ont été distinguées en Guyane grâce à la formation de huit spectres protéiniques différents (LAROCHE *et al.*, 2018).

Les connaissances sur la biologie de ces insectes restent également succinctes. Un ancien essai très précis sur le système nerveux chez les *Gerris* spp. d'Europe (GUTHRIE, 1961) permet de détailler le fonctionnement interne de ces Gerroidea. Certains chercheurs travaillent également sur l'anatomie de la structure des pattes des Gerroidea pour comprendre leurs capacités de déplacement en lien avec la colonisation de nouveaux habitats (KHILA *et al.*, 2014). D'autres cherchent à comparer les modes de déplacement de ces espèces avec leurs techniques de chasse et leurs proies (DITRICH & PAPACEK, 2016). Les connaissances sur la biologie de ces insectes passent également par l'approfondissement de la connaissance sur le cortège bactérien.

*Chapitre 2 : La bactérie Wolbachia chez les
Gerroidea de Guadeloupe*

De façon générale, le cortège bactérien est assez peu étudié chez les Gerroidea et seulement quelques études démontrent la présence de bactérie chez ces insectes.

Ainsi, les bactéries *Mycobacterium* spp. Lehmann & Neumann, 1896 (Bacteria : Mycobacteriaceae), *M. ulcerans* et *Wolbachia* ont été étudiées chez certains Gerroidea du Cameroun, sur une trentaine de genres différents dont *Limnogonus* spp., *Microvelia* spp. et *Rhagovelia* spp. (ESEMU *et al.*, 2019). Au Panama, *Rheumatobates bergrothi*, qui est très proche de *R. imitator* dans les clés de détermination, est infectée par un cortège bactérien composé d'*Acinetobacter* spp. Brisou & Prévot, 1954 (Bacteria : Pseudomanadales), de *Spiroplasma* spp. Saglio *et al.*, 1973 (Bacteria : Entomoplasmatales), de *Weeksellaceae* spp. Garcia-Lopez *et al.*, 2020 (Bacteria : Flavobacteriales) et de *Wolbachia* (CASTILLO *et al.*, 2020). La bactérie *Wolbachia* a déjà été étudiée en Guadeloupe sur des moustiques (Diptera : Culicidae) des genres *Aedes* spp. Meigen, 1818 et *Culex* sp. Linné, 1758 (GOINDIN *et al.*, 2018). Sachant que 60% des Arthropodes sont infectés et que la transmission horizontale est possible (FORTIN, 2016), il serait intéressant d'étudier la présence de cette bactérie chez les Gerroidea de l'île. Le Chapitre 2 de cette thèse va essayer de démontrer la présence de *Wolbachia* chez ces insectes. Si la transmission de cette bactérie est effectivement horizontale, par l'alimentation chez les Gerroidea, il sera éventuellement possible d'avoir une première idée du fonctionnement du réseau trophique des milieux aquatiques de Guadeloupe.

III. 2. 1. L'infection à Wolbachia chez les Gerroidea de Guadeloupe

III. 2. 1. 1. L'échantillonnage : Wolbachia chez les Gerroidea en quelques chiffres
Chaque Gerroidea Leach, 1815 (Insecta : Hemiptera) étudié a été analysé pour vérifier la présence ou l'absence de la bactérie dans les individus testés. Les espèces de Gerroidea testées positives à *Wolbachia* Hertig, 1936 (Bacteria : Rickettsiales) ont été prélevées et analysées sur différents sites représentatifs pour chaque espèce.

Au total, 117 échantillons de Gerroidea ont été testés, 86 se sont avérés positifs à *Wolbachia* dont 18 ont été séquencés.

Sur les neuf espèces différentes de Gerroidea, six sont positives à *Wolbachia* et trois se sont avérées négatives sur l'ensemble des prélèvements. L'effort d'échantillonnage entre les différentes espèces n'a pas été le même car lorsqu'une espèce s'est avérée négative, elle n'a pas été prélevée et analysée à nouveau (Figure 42). *Brachymetra albinervia* (Amyot & Serville, 1843), *Halobates micans* Eschscholtz, 1822 et *Microvelia pulchella* Westwood, 1834 sont trois espèces qui n'ont jamais été détectées positives à *Wolbachia* (échantillons analysés en pools de six individus). Toutes les analyses réalisées sur des échantillons de *Limnogonus franciscanus* (Stål, 1859), de *Rheumatobates mangrovensis* (China, 1943) et de *R. trinitatis* (China, 1943) se sont avérées positives à *Wolbachia*. L'infection chez *R. imitator* (Uhler, 1894) n'est pas constante toute l'année. Entre janvier et mars, tous les individus capturés, que ce soit à la Maison de la Mangrove ou à l'Étang Fréchou, se sont avérés dépourvus de la bactérie. Enfin, la forme d'infection la plus compliquée à comprendre est présente chez *Rhagovelia plumbea* Uhler, 1894 avec un ratio de 23 échantillons négatifs contre 33 positifs ; les résultats sur ces individus étant soit positifs à *Wolbachia*, soit négatifs. Le manque de constance de l'infection chez *Rheumatobates imitator* tout au long de l'année et l'aspect aléatoire de l'infection chez *Rhagovelia plumbea* explique l'effort d'échantillonnage important chez ces deux espèces (Figure 42). *Brachymetra albinervia* et *Microvelia pulchella* ont été négatifs sur les prélèvements effectués mais cela n'implique pas qu'ils soient constamment négatifs. Le faible échantillonnage est expliqué par une volonté de se concentrer uniquement sur les espèces déjà avérées comme étant positives. Le faible échantillonnage chez *Halobates micans* est lié au faible nombre d'échantillons observés et prélevés.

Effort d'échantillonnage par espèce de Gerroidea pour l'analyse de la présence/absence de Wolbachia

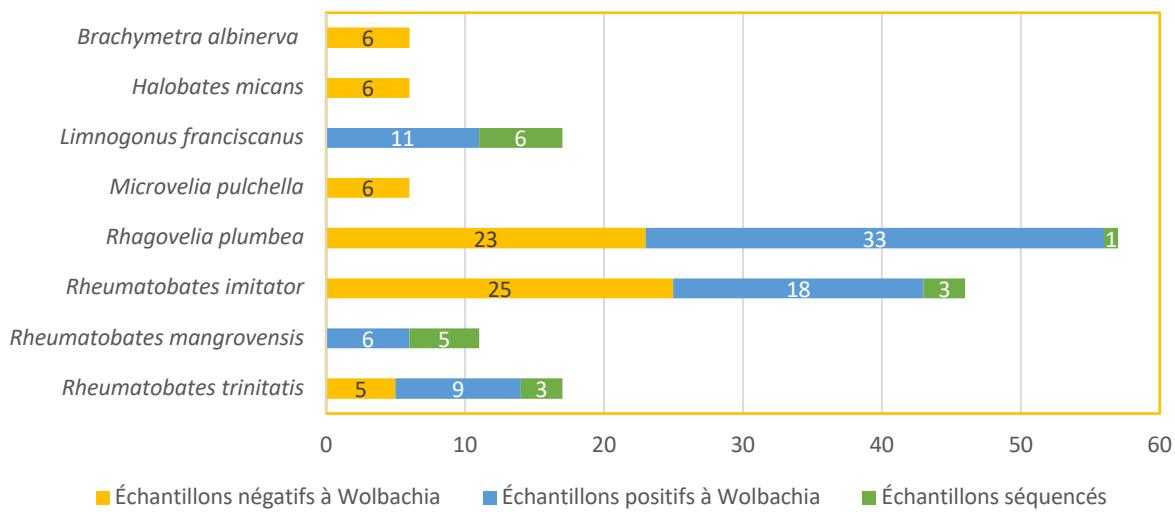


Figure 42 Histogramme illustrant l'effort d'échantillonnage pour chaque espèce ainsi que la présence ou l'absence de Wolbachia pour chaque espèce.

La présence/absence de Wolbachia est détectée par PCR ou qPCR. Le nombre d'échantillons séquencés est à ajouter au nombre d'échantillons positifs à Wolbachia. Le total d'échantillons analysés correspond au nombre d'échantillons négatifs, positifs et séquencés cumulés.

Un total de 18 séquences a été obtenu sur l'ensemble des espèces de l'étude.

III. 2. 1. 2. Les souches de Wolbachia chez les Gerroidea

Limnogonus franciscanus et *Rheumatobates trinitatis* sont visiblement infectées par une souche de *Wolbachia* similaire quels que soient les lieux de prélèvements (Tableau 4). Lorsque l'on BLAST les séquences obtenues (neuf séquences avec toujours 100% d'identité entre elles), les correspondances avec d'autres séquences déjà enregistrées sont souvent communes : *Ceroptres cerri* Mayr, 1873 (Hymenoptera : Cynipidae), *Dichocrocis punctiferalis* Guenée, 1854 (Lepidoptera : Crambidae) et *Pteromalus puparum* (Linné, 1758) (Hymenoptera : Pteromalidae) ; avec des pourcentages d'identité compris entre 96,48% et 97,73% (Tableau 4).

Tableau 4 Recensement des *Gerroidea Limnogonus franciscanus* et *Rheumatobates trinitatis* hôtes de *Wolbachia* et correspondances existantes dans BLAST. Code couleur pour les séquences du BLAST identiques.

Spécie	Lieu	Nombre de nucléotide	Correspondance dans BLAST	Pourcentage identité	Numéro d'Accession
<i>Limnogonus franciscanus</i>	Maison de la Mangrove	512	<i>Pteromalus puparum</i>	97.45%	DQ493917.1
			<i>Ceroptris cerri</i>	97.25%	AY095157.1
			<i>Dichocrocis punctiferalis</i>	96.63%	GU166597.1
<i>Limnogonus franciscanus</i>	Canal des Rotours	467	<i>Dichocrocis punctiferalis</i>	96.78%	GU166597.1
<i>Limnogonus franciscanus</i>	Maison de la Mangrove	434	<i>Pteromalus puparum</i>	97.51%	DQ493917.1
<i>Limnogonus franciscanus</i>	Maison de la Mangrove	439	<i>Dichocrocis punctiferalis</i>	97.27%	GU166597.1
<i>Limnogonus franciscanus</i>	Maison de la Mangrove	490	<i>Pteromalus puparum</i>	97.53%	DQ493917.1
<i>Limnogonus franciscanus</i>	Morne à l'Eau	517	<i>Dichocrocis punctiferalis</i>	96.90%	GU166597.1
<i>Rheumatobates trinitatis</i>	Canal des Rotours	489	<i>Pteromalus puparum</i>	97.73%	DQ493917.1
			<i>Ceroptris cerri</i>	97.53%	AY095157.1
			<i>Pteromalus puparum</i>	97.25%	DQ493917.1
<i>Rheumatobates trinitatis</i>	Manche à Eau	512	<i>Ceroptris cerri</i>	97.05%	AY095157.1
			<i>Dichocrocis punctiferalis</i>	96.48%	GU166597.1
			<i>Pteromalus puparum</i>	97.43%	DQ493917.1
<i>Rheumatobates trinitatis</i>	Îlet Macou	508	<i>Ceroptris cerri</i>	97.23%	AY095157.1
			<i>Dichocrocis punctiferalis</i>	96.65%	GU166597.1

La séquence *wsp* de la souche de *Wolbachia* qui semble similaire entre *L. franciscanus* et *R. trinitatis* a été enregistrée dans Genebank sous l'intitulé « *wLfran_isolateGuadeloupe* » avec le numéro d'accession MW114524.1.

L'unique séquence obtenue de *Wolbachia* chez *Rhagovelia plumbea* a un pourcentage d'identité entre 95,68% et 96,16% en correspondance avec les souches présentes respectivement chez *Scirtothrips perseae* Nakahara, 1997 (Thysanoptera : Thripidae) et *Delphastus pusillus* (Le Conte, 1852) (Coleoptera : Coccinellidae) (Tableau 5). Chez *D. pusillus*, la souche enregistrée dans la base de données du NCBI s'intitule *wDpus*.

La souche de *Wolbachia* présente chez *Rheumatobates imitator* a été séquencée trois fois (Tableau 5). Les pourcentages d'identité avec les séquences déjà présentes dans la base de données du NCBI sont assez faibles, entre 95,24% et 95,45%. Elles correspondent à des séquences obtenues chez : *Acraea althoffi* Dewitz, 1889 (Lepidoptera : Nymphalidae), *Bicyclus*

evadne (Cramer, 1779) (Lepidoptera : Nymphalidae) et *B. xeneas* (Hewitson, 1866) (Lepidoptera : Nymphalidae) et enfin, *Culex quinquefasciatus* Say, 1823 (Diptera : Culicidae).

Chez *Rheumatobates mangrovensis*, les cinq séquences obtenues de *Wolbachia* ont une faible correspondance (93,21% à 94,56% de pourcentage d'identité) avec des souches présentes chez *Delphacodes kuscheli* Fennah, 1955 (Hemiptera : Delphacinae), *Macrolophus pygmaeus* (Rambur, 1839) (Hemiptera : Miridae) et *Stephanitis pyrioides* (Scott, 1874) (Hemiptera : Tingidae). Ces trois espèces hôtes font toutes parties de l'ordre des Hemiptera (Tableau 5). La souche de *Wolbachia* présente chez *R. mangrovensis* a été enregistrée dans la base de données du NCBI sous l'intitulé « wRmang_isolateGuadeloupe » avec MW019457.1 comme numéro d'accession.

Les échantillons analysés chez *Limnogonus franciscanus* et *Rheumatobates mangrovensis* se sont toujours avérés positifs à *Wolbachia*.

Tableau 5 Recensement des Gerroidea Rhagovelia plumbea, *Rheumatobates imitator* et *R. mangrovensis* hôtes de *Wolbachia* et correspondances existantes dans BLAST. Code couleur pour les séquences du BLAST identiques.

Espèce	Lieu	Nombre de nucléotide	Correspondance dans BLAST	Pourcentage identité	Numéro d'Accession
<i>Rhagovelia plumbea</i>	Rivière Salée	484	<i>Delphastus pusillus</i>	96.16%	AJ291388.1
			<i>Scirtothrips perseae</i>	95.68%	DQ075191.1
<i>Rheumatobates imitator</i>	Étang des contrebandiers – Marie-Galante	467	<i>Acraea althoffi</i>	95.30%	AJ271197.1
			<i>Bicyclus evadne</i>	95.30%	KY658543.1
<i>Rheumatobates imitator</i>	Maison de la Mangrove	482	<i>Bicyclus xeneas</i>	95.45%	KY658652.0
<i>Rheumatobates imitator</i>	Marina du Gosier	461	<i>Culex quinquefasciatus</i>	95.24%	AM999887.1
<i>Rheumatobates mangrovensis</i>	Embouchure Grande-Rivière à Goyaves	358	<i>Delphacodes kuscheli</i>	93.58%	KM386825.1
<i>Rheumatobates mangrovensis</i>	Embouchure Grande-Rivière à Goyaves	518	<i>Macrolophus pygmaeus</i>	94.56%	FJ374283.1
<i>Rheumatobates mangrovensis</i>	Embouchure Grande-Rivière à Goyaves	518	<i>Stephanitis pyrioides</i>	94.56%	AB109622.1
<i>Rheumatobates mangrovensis</i>	Embouchure Grande-Rivière à Goyaves	571	<i>Delphacodes kuscheli</i>	93.33%	KM386825.1
<i>Rheumatobates mangrovensis</i>	Embouchure Grande-Rivière à Goyaves	595	<i>Macrolophus pygmaeus</i>	93.21%	FJ374283.1

Selon ces résultats, il est possible de dire que les Gerroidea sont infectés par un minimum de quatre souches différentes de *Wolbachia* et que deux souches nouvellement décrites ont été ajoutées dans la base de données du NCBI. Une souche concerne l'infection chez *Limnogonus franciscanus* et *Rheumatobates trinitatis*, qui s'intitule « wLfran_isolateGuadeloupe » MW114524.1. Cette souche est présente à différentes localités : Canal des Rotours, îlet Macou, Maison de la Mangrove, Manche à Eau et Morne à l'Eau (Figures 8, 9 et 43). Elle semble donc très répandue. La seconde souche enregistrée concerne l'infection par *Wolbachia* chez *R. mangrovensis* et s'intitule « wRmang_isolateGuadeloupe » MW019457.1. Cette souche semble localisée spécifiquement chez des hôtes présents à l'embouchure de la Grande-Rivière à Goyaves (Figure 8 et 43). La souche présente chez *Rhagovelia plumbea* n'a été obtenue que sur un seul individu prélevé dans la Rivière Salée (Figure 8 et 43), elle a été intitulée wRplum dans cette étude. Phylogénétiquement, la souche la plus proche est wDpus qui est endosymbiotique chez *Delphastus pusillus*, une coccinelle. La souche de *Wolbachia* infectant *R. imitator* (wRimit) n'a pas été enregistrée dans la base de données du NCBI car elle a déjà été détectée chez un moustique du genre *Culex* sp. Linné, 1758 (Diptera : Culicidae) en Guadeloupe, au laboratoire du CIRAD de Duclos (D. F. MEYER et N. PAGES, communication personnelle) et le génome de cette souche est en cours de séquençage. Tout comme la souche wLfran, la souche wRimit semble être très répandue puisqu'elle infecte l'espèce sur l'ensemble des sites où elle a été prélevée : de Marie-Galante aux étangs de Grande-Terre et à la Maison de la Mangrove (Figures 8, 9, 10 et 43).



Figure 43 Carte de distribution des espèces et souches de *Wolbachia* associées

III. 2. 3. La phylogénie des souches de *Wolbachia*

Pour comprendre la phylogénie des souches de *Wolbachia* présentes chez les Gerroidea, l'arbre (Figure 44) a été construit à partir des séquences suivantes :

- Celles issues de l'infection chez les Gerroidea ;
- Celles présentes dans la base de données du NCBI (Tableaux 4 et 5) ;
- Celles issues des différents super-groupes connus de *wsp*.

Ainsi, il est possible de comprendre dans quel super-groupe s'insèrent les séquences issues de l'infection par *Wolbachia* chez les Gerroidea.

La présence d'une souche commune chez les *Limnogonus franciscanus* et les *Rheumatobates trinitatis* est confirmée par la formation d'un unique cluster en râteau regroupant toutes les séquences de ces deux espèces. Les séquences issues de *R. imitator* sont également regroupées dans un même cluster avec quelques divergences entre celles provenant de la Marina du Gosier et les autres (Figure 44). Les souches de *Wolbachia* présentes chez *R. mangrovensis* sont également dans un même cluster, sauf une. Il est donc possible qu'il y ait quelques variations d'infection chez cette espèce (Figure 44). Quant à la souche *wRplum*

présente chez l'individu *Rhagovelia plumbea*, elle est isolée, en dehors des autres clusters, et bien associée à la souche présente également chez le thrips.

En associant dans l'arbre phylogénétique des séquences déjà identifiées dans des super-groupes, il est possible d'émettre des suppositions quant aux appartennances des souches présentes chez les Gerroidea aux super-groupes existants avec *wsp*. Ainsi, les souches *wLfran*, présentes chez *Limnogonus franciscanus* et *Rheumatobates trinitatis* et la souche *wRmang* spécifique à *R. mangrovensis*, pourraient appartenir au super-groupe E.

La souche infectant *Rhagovelia plumbea* nommée *wRplum*, semble également appartenir au super-groupe E car elle est associée à un cluster composé de *Gryllus firmus* Scudder, 1902 (Orthoptera : Gryllidae), hôte d'une souche déjà identifiée comme appartenant au super-groupe E.

La souche *wRimit* présente chez *Rheumatobates imitator*, déjà étudiée par le CIRAD chez un moustique du genre *Culex* sp., pourrait être associée au super-groupe B. Cette hypothèse est corroborée par la présence d'autres espèces de *Culex* sp. dans un cluster associé.

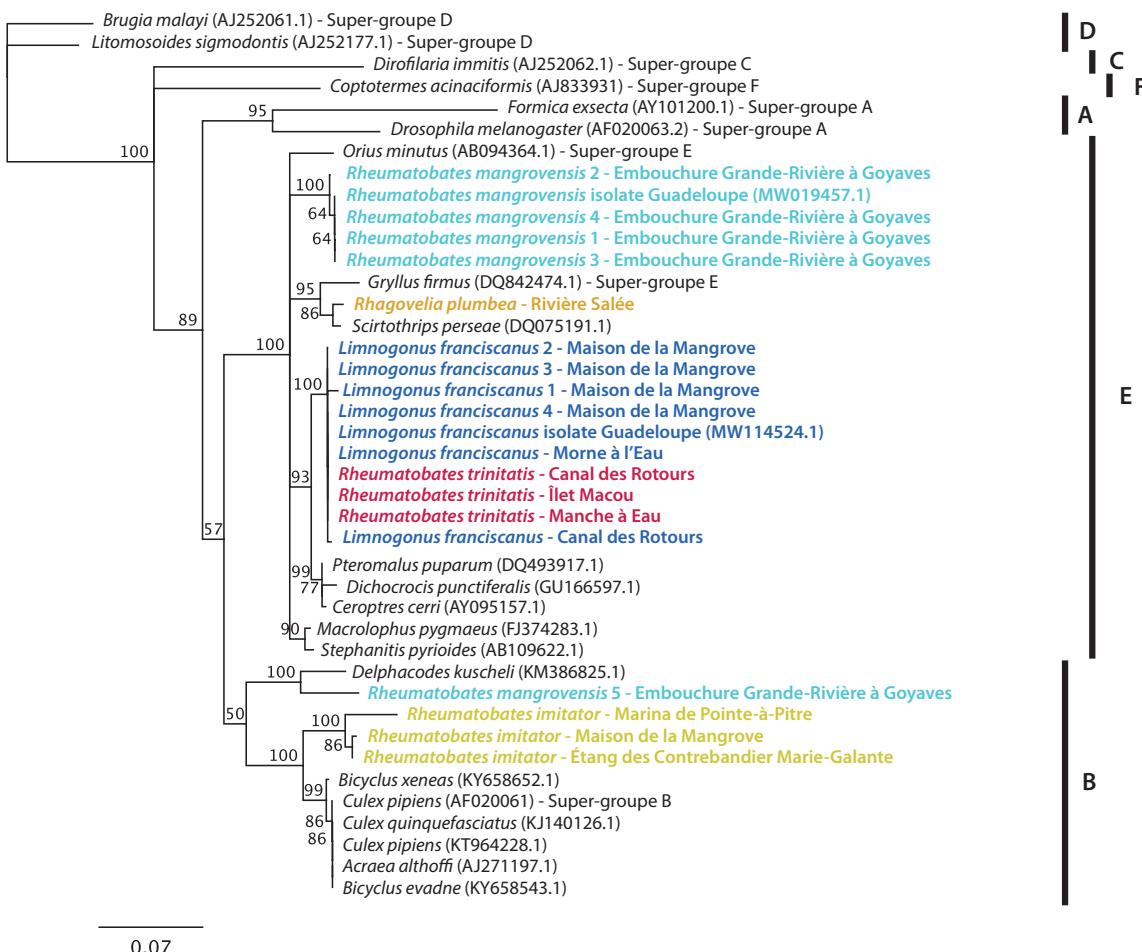


Figure 44 Arbre phylogénétique montrant les relations phylogénétiques des souches de Wolbachia chez les Gerroidea de Guadeloupe basées sur l'analyse de l'alignement de séquences partielles du gène *wsp* limitées ici à 434 nucléotides. Seules les valeurs de bootstrap supérieures à 50% sont affichées. La barre d'échelle correspond à 7 différences pour 100 nucléotides dans l'alignement des séquences. Les super-groupes associés sont indiqués en noir sur la partie droite de la figure.

III. 2. 4. Wolbachia chez les proies potentielles des Gerroidea

La présence de la souche wRmit partagée entre *Rheumatobates imitator* et des moustiques laisse entrevoir une éventuelle transmission horizontale de la bactérie. En cherchant la présence de *Wolbachia* chez d'autres Arthropodes évoluant dans les mêmes milieux que les Gerroidea et dont ils sont susceptibles de s'alimenter, il serait possible d'identifier les potentielles interactions entre ces différents Arthropodes. Cette réflexion permettrait d'avoir d'éventuelles informations sur la transmission de la bactérie chez les Gerroidea. L'étude s'est concentrée sur la collecte d'Arthropodes sur quatre sites différents : Étang Fréchou, une mare ouverte de Grande-Terre à forêt marécageuse ; la Maison de la Mangrove (Taonaba), une mare de prairie humide et la forêt marécageuse ; la Manche à Eau, une mangrove abritée à *Rhizophora mangle* Linné, 1753 ; et la Baie à Chat, une mangrove moins abritée à *Rhizophora mangle* (Figure 45).

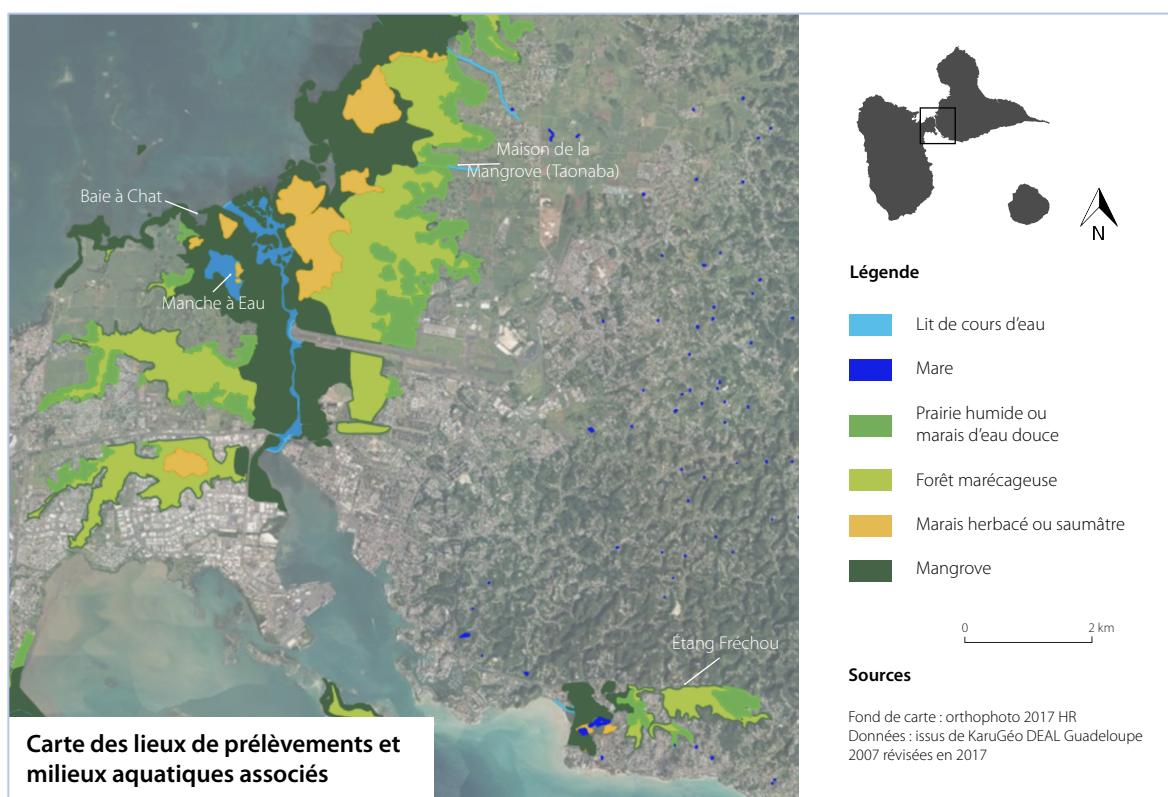


Figure 45 Carte de localisation des lieux de prélèvements associés aux milieux humides correspondant.

III. 2. 4. 1. Les Arthropodes prélevés pour l'analyse de Wolbachia

Au total, 10 ordres différents ont été échantillonnés : Araneae (10 espèces), Blattodea (1), Coleoptera (1), Diptera (4), Hemiptera (13, dont trois autres espèces en plus des Gerroidea), Hymenoptera (7), Lepidoptera (1), Odonata (2), Orthoptera (3) ; soit 32 espèces différentes en plus des Gerroidea (Figure 46).

Les données ont été collectées entre novembre 2020 et avril 2021 grâce à quatre stagiaires : Yancy BILLARD (Master 1), Anne-Marie MACAL (Master 2), Mélanie MANIKON (Master 1) et Kassandra ROMANY (Licence 3) (Annexe 2.2).

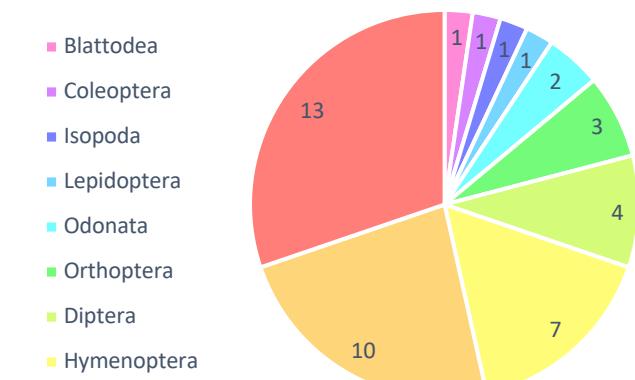


Figure 46 Graphique illustrant l'effort d'échantillonnage général pour chaque ordre d'Arthropode.

Les prélèvements à la Baie à Chat ont été faits en avril 2021. Au total, sur les 19 individus prélevés sept espèces différentes ont été analysées (Figure 47). Les Araneae sont les suivantes : *Alpaida* sp. Pickard-Cambridge, 1889 (Araneae : Araneidae) (1) ; *Leucauge* sp. White, 1841 (Araneae : Tetragnathidae) (1) ; *Gasteracantha cancriformis* (Linné, 1758) (Araneae : Araneidae) (1) et *Homalometa* sp. Simon, 1897 (Araneae : Tetragnathidae) (1). Les Hemiptera étudiés sont : *Rhagovelia plumbea* (5) et *Rheumatobates trinitatis* (5). La seule espèce d'Hymenoptera prélevée est *Azteca delpini antillana* Forel, 1899 (Hymenoptera : Formicidae) (5).

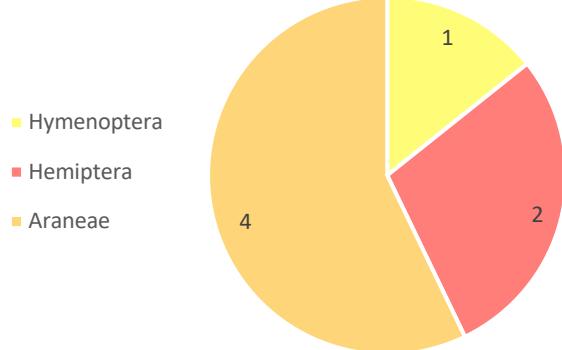


Figure 47 Graphique illustrant l'effort d'échantillonnage des différents ordres prélevés à la Baie à Chat.

Les prélèvements de l'Étang Fréchou ont été faits entre janvier et mars 2021. Au total 35 individus ont été prélevés appartenant à neuf espèces différentes (Figure 48). Une seule espèce de l'ordre des Blattodea, un Termitoidea (Linné, 1758) (Insecta : Blattodea) (5), a été prélevée, mais non identifiée à l'espèce. Chez les Diptera (2), deux individus différents ont été prélevés mais n'ont pas été identifiés à l'espèce, un seul individu a été identifié comme appartenant au sous-ordre des Brachycera. Les Hemiptera prélevés sont les suivants : *Limnogonus franciscanus* (2), *Microvelia pulchella* (5) et *Rheumatobates imitator* (5) chez les Gerroidea ; et en plus des Gerroidea, *Hortensia similis* (Walker 1851) (Hemiptera : Cicadellidae) (5) et une espèce de la famille des Miridae (1) non identifiée à l'espèce. Le seul Hymenoptera prélevé est la fourmi manioc, *Acromyrmex octospinosus* (Reich, 1793) (Hymenoptera : Formicidae) (5). Un seul Orthoptera a été prélevé, *Orphulella* sp. Giglio-Tos, 1894 (Orthoptera : Acrididae) (5).

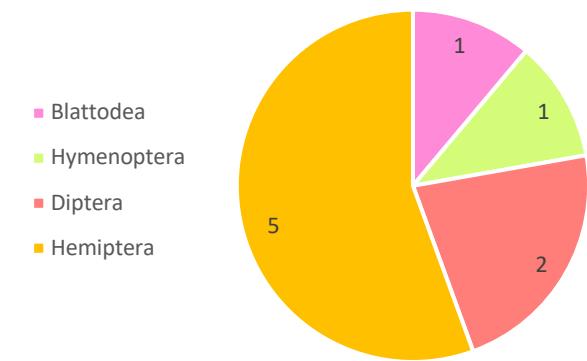


Figure 48 Graphique illustrant l'effort d'échantillonnage des différents ordres prélevés à l'Étang Fréchou.

Les prélèvements de la Maison de la Mangrove ont été faits entre novembre et mars 2021. Au total, 72 individus de 16 espèces différentes ont été prélevés (Figure 49). Les Araneae sont les suivantes : *Dolomedes* sp. Latreille, 1804 (Araneae : Pisauridae) (5) ; *Leucauge* sp. (15) ; *Lyssomanes michae* Brignoli, 1984 (Araneae : Salticidae) (5) ; *Oxyopes* sp. Latreille, 1804 (Araneae : Oxyopidae) (1) et Pisauridae Simon, 1890 (Animalia : Araneae) (5). Trois individus appartenant respectivement à l'ordre des Blattodea (un Termitoidea) (1), des Coleoptera (1) et des Diptera (1) n'ont pas pu être identifiés à l'espèce. Les Hemiptera prélevés sont les suivants : *Limnogonus franciscanus* (2) et *Rheumatobates imitator* (5) chez les Gerroidea ; et en plus, *Hortensia similis* (5). Les

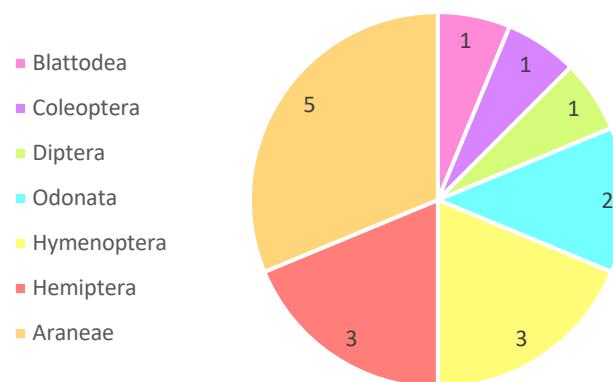


Figure 49 Graphique illustrant l'effort d'échantillonnage des différents ordres prélevés à la Maison de la Mangrove.

Hymenoptera prélevés sont les suivants : *Conura* sp. Spinola, 1837 (Hymenoptera : Chalcididae) (1) ; *Nylanderia* sp. Emery, 1906 (Hymenoptera : Formicidae) (5) et *Odontomachus bauri* Emery, 1892 (Hymenoptera : Formicidae) (10). Chez les Odonata, deux espèces ont été prélevées : *Ischnura ramburii* (Selys in Sagra, 1857) (Odonata : Coenagrionidae) (5) et *Micrathyria aequalis* (Hagen, 1861) (Odonata : Libellulidae) (5).

Les prélèvements de la Manche à Eau ont été faits entre novembre et mars 2021. Au total, 49 individus de 10 espèces différentes ont été prélevés (Figure 50). Les Araneae sont les suivantes : *Alpaida* sp. (5) et *Leucauge* sp.

(5). Un Diptera de la famille des Muscidae (1) a été prélevé, mais non identifié à l'espèce. Les Hemiptera prélevés sont des *Rheumatobates trinitatis* (5). Les Hymenoptera prélevés sont les suivants : *Azteca delpini antillana* (20) ; *Camponotus sexguttatus* Fabricius, 1793 (Hymenoptera : Formicidae) (5) et *Gnamptogenys striatula* Mayr, 1884 (Hymenoptera : Formicidae) (5). Un Isopoda (1), un Lepidoptera (1) et un Orthoptera (1) ont été prélevés, mais non identifiés à l'espèce.

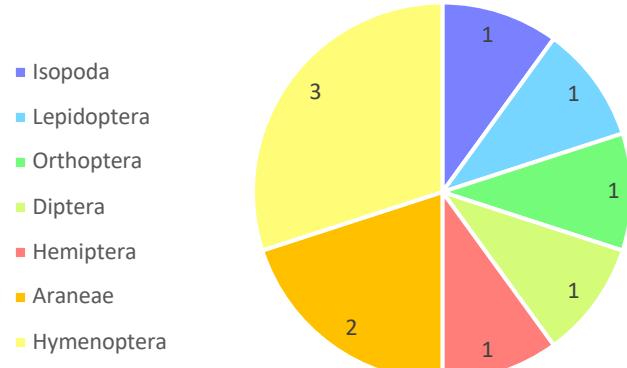


Figure 50 Graphique illustrant l'effort d'échantillonnage des différents ordres prélevés dans la Manche à Eau.

III. 2. 4. 2. L'infection à Wolbachia chez les Arthropodes prélevés

Sur l'ensemble des sites échantillonnés 175 individus ont été prélevés, pour 39 échantillons analysés. Sur l'ensemble des échantillons, 13 se sont avérés positifs à *Wolbachia* lors des tests PCR, soit 33,33% d'échantillons sont positifs à la bactérie *Wolbachia*.

Dans l'ensemble de ces échantillons positifs ou négatifs à *Wolbachia*, il faut distinguer : 1) les échantillons composés d'un pool avec cinq individus d'une seule espèce et 2) les échantillons composés de pools de plusieurs espèces différentes (Figure 51).

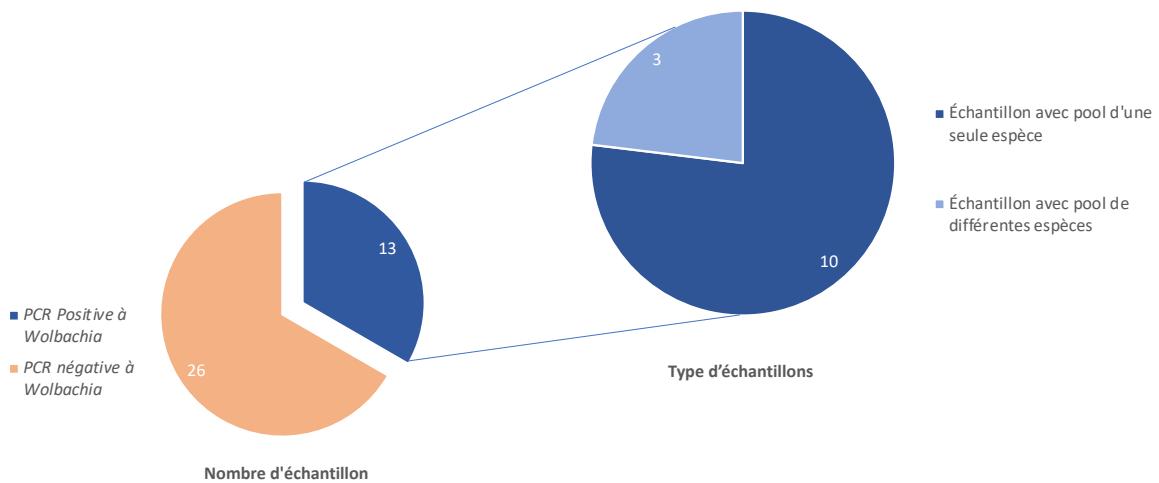


Figure 51 Part des PCR positives à Wolbachia dans l'ensemble des échantillons prélevés et forme d'échantillonnage dans les échantillons positifs.

Au sein des 39 échantillons analysés, quatre sont des pools de différentes espèces mélangées. Ces insectes n'ont pas pu être échantillonnés en plus grande quantité, mais l'analyse en pools permet de savoir si les espèces qui composent le pool sont infectées par *Wolbachia*. Le pool 1 comprend deux Diptera dont Brachycera et un Hemiptera de la famille des Miridae ; le pool 2 comprend un Coleoptera, un *Conura* sp., des Diptera et une *Oxyopes* sp. ; le pool 3 comprend un ensemble d'araignées avec *Alpaida* sp., *Gasteracantha cancriformis*, *Homalometa* sp. et *Leucauge* sp. ; et le pool 4 comprend un autre ensemble d'araignée *Alpaida* sp., *Hentzia whitcombi* Richman, 1989 (Araneae : Salticidae) et *Mecaphesa asperata* (Hentz, 1847) (Araneae : Thomisidae). Contrairement aux trois autres pools, le pool 4 est négatif à *Wolbachia*. Certaines espèces dans l'ensemble des prélèvements ont été échantillonnées plusieurs fois à différents endroits et différents moments : *Alpaida* sp. quatre fois ; *Azteca delpini antillana* cinq fois ; les Gryllinae trois fois ; *Hortensia similis* deux fois ; *Leucauge* sp. cinq fois ; *Odontomachus bauri* deux fois et les Termitidae deux fois.

Les espèces positives à *Wolbachia* sont au nombre de trois (Tableau 6). Elles sont infectées par des souches déjà connues et enregistrées dans la base de données du NCBI et ont des pourcentages d'homogénéité plutôt élevés (entre 98,14% et 100%). La souche découverte chez les fourmis *Acromyrmex octospinosus* et *Azteca delpini antillana* (respectivement à l'Étang Fréchou et Baie à Chat, Manche à Eau) est similaire à celle précisément relevée chez une fourmi du genre *Sericomyrmex* Mayr, 1865 (Hymenoptera : Formicidae) (Tableau 6). Il est

donc possible que ce soit une souche spécifique aux fourmis. *Leucauge* sp. a été analysée deux fois (deux pools d'individus) à la Maison de la Mangrove et les deux fois, les individus prélevés étaient infectés par une souche de *Wolbachia* proche de celle découverte chez *Pentastiridius leporinus* (Linné, 1761) (Hemiptera : Cixiidae) (originaire d'Europe). Il est possible que la souche de *Wolbachia* présente chez *Leucauge* sp. soit une souche encore non répertoriée.

Tableau 6 Liste des espèces positives à *Wolbachia* et lieux de prélèvement

Espèce positif	Lieu de prélèvement	Paire de base obtenue	Souche <i>Wolbachia</i> identifié	Homogénéité (%)
<i>Acromyrmex octospinosus</i>	Étang Fréchou	610	Endosymbiose <i>Wolbachia</i> de <i>Sericomyrmex</i> sp.	99,63
<i>Azteca delpini antillana</i>	Baie à Chat	583	Endosymbiose <i>Wolbachia</i> de <i>Sericomyrmex</i> sp.	95,48
	Manche à Eau	581	Endosymbiose <i>Wolbachia</i> de <i>Sericomyrmex</i> sp.	100
<i>Leucauge</i> sp.	Maison de la Mangrove	605	Endosymbiose <i>Wolbachia</i> de <i>Pentastiridius leporinus</i>	98,14



Figure 52 Arthropodes de milieux humides positifs à *Wolbachia*.
 1 : *Leucauge* sp. (Photo : Y. BILLARD et M. MANIKON) ; 2 : *Azteca delpini antillana* (Photo : Y. BILLARD et M. MANIKON) ; 3 : *Acromyrmex octospinosus* (photo libre de droit, antweb.org).

Concernant les résultats des trois pools séquencés qui regroupent des Arthropodes de différentes espèces (Pool 1 à 3), rien ne peut être affirmé car les individus prélevés n'ont rien en commun (ordres, familles...) (Tableau 7). Il est cependant possible d'émettre quelques hypothèses. Le pool 1 regroupe des espèces trop différentes et le résultat du BLAST dans la base de données du NCBI indique une similitude à 97,27% avec la souche de *Wolbachia* présente chez un papillon japonais *Thoressa luanchuanensis* (Wang & Niu, 2002) (Lepidoptera : Hesperiidae). Au vu du résultat du BLAST et de la composition du pool, il est fort

probable que la souche présente chez l'un de ces insectes ne soit pas encore répertoriée. Les pools 2 et 3 semblent, quant à eux, infectés par la même souche qui est présente chez l'Hémiptère européen, *Pentastiridius leporinus*. Cette souche apparaît également dans le BLAST pour les résultats des espèces de *Leucauge* sp., ce qui n'est pas surprenant car les deux pools comportent des araignées *Oxyopes* sp. dans le pool 2 et *Leucauge* sp. dans le pool 3.

Tableau 7 Liste des pools positifs à Wolbachia et lieux de prélèvement

Pool positif	Lieu de prélèvement	Paire de base obtenue	Souche <i>Wolbachia</i> identifié	Homogénéité (%)
Pool 1 : Brachycera, Diptera et Miridae	Étang Fréchou	576	Endosymbiote <i>Wolbachia</i> de <i>Thoressa luanchuanensis</i>	97,27
Pool 2 : Coleoptera, <i>Conura</i> sp., Diptera et <i>Oxyopes</i> sp.	Maison de la Mangrove	611	Endosymbiote <i>Wolbachia</i> de <i>Pentastiridius leporinus</i>	97,98
Pool 3 : <i>Alpaida</i> sp., <i>Gasteracantha cancriformis</i> , <i>Homalometa</i> sp. et <i>Leucauge</i> sp.	Baie à Chat	592	Endosymbiote <i>Wolbachia</i> de <i>Pentastiridius leporinus</i>	98,46

Une fois les séquences des bactéries présentes chez les Arthropodes obtenues, il est possible de présenter la phylogénie des résultats afin de les comparer avec les résultats obtenus chez les Gerroidea. Grâce à ça, il sera peut-être possible d'identifier de potentielles interactions entre les différentes espèces et d'avoir éventuellement une idée du mode de transmission de la bactérie.

III. 2. 4. 3. La phylogénie des souches de Wolbachia chez les Arthropodes et les Gerroidea étudiés

La phylogénie des souches de *Wolbachia* présentes chez les Arthropodes et les Gerroidea étudiés permet d'identifier les liens entre toutes les séquences obtenues (Figure 53). L'arbre phylogénétique distingue grossièrement trois grands clusters : un cluster qui regroupe des araignées, un cluster qui regroupe les fourmis et un cluster qui regroupe des Gerroidea. Cependant, le cluster araignée qui regroupe des séquences issues des deux échantillons de *Leucauges* sp. et du pool 3 ne sont pas regroupées avec *Nephila clavata* L. Koch, 1878 (Araneae : Araneidea syn. *Trichonephila clavata*) qui est aussi une araignée. Le pool 3 étant composé de plusieurs espèces d'araignées dont *Leucauge* sp., il est possible de supposer que

l'individu *Leucauge* sp. présent dans le pool influence le résultat. Ainsi, *Leucauge* sp. possèderait une souche qui lui est spécifique peu importe son lieu de prélèvement. Toutes les fourmis sont regroupées dans un cluster unique. *Azteca delpini antillana* et *Acromyrmex octospinosus* partagent une même souche que les autres espèces -*myrmex* spp. même si les échantillons n'ont pas été prélevés sur les mêmes sites.

Quant aux Gerroidea étudiés, sachant qu'il existe quatre souches différentes, il est possible de les distinguer : *wRimit* chez *Rheumatobates imitator* est isolée seule par rapport au cluster ; la souche présente chez *Rhagovelia plumbea* est également isolée, mais est présent dans le cluster principal avec les autres Gerroidea ; les séquences issues de *Rheumatobates trinitatis* et *Limnogonus franciscanus* sont regroupées et partagent une souche commune *wLfran* ; *wRmang*, chez *Rheumatobates mangrovensis* est distincte des autres (Figure 53).



Figure 53 Arbre phylogénétique montrant les relations phylogénétiques des souches de Wolbachia chez des Arthropodes de Guadeloupe basées sur l'analyse de l'alignement de séquences partielles de gènes *wsp* limitée ici à 444 nucléotides. Seules les valeurs de bootstrap supérieures à 50% sont affichées. La barre d'échelle correspond à 4 différences pour 100 nucléotides dans l'alignement des séquences. Les couleurs de fond déterminent les trois principaux clusters. Les noms des souches (partie droite) sont issus de ce travail (*wLfran*, *wRimit* et *wRmang*) et de la bibliographie issue des travaux compilés dans la base de données du NCBI.

Comme il est possible de le constater sur l'arbre phylogénétique, les Gerroidea étudiés sont regroupés dans un cluster indépendant des autres séquences obtenues (Figure 53). Les araignées et les fourmis ont respectivement leur propre cluster, peu importe le lieu de prélèvement. Les deux prélèvements d'araignées *Leucauge* sp. effectués au niveau de la Maison de la Mangrove sont infectés par la même souche. Les pools 2 et 3 sont également composés d'araignées. Un individu *Oxyopes* sp. dans le pool 2 de la Maison de la Mangrove et l'ensemble des individus dans le pool 3 prélevé à la Baie à Chat, dont un individu *Leucauge* sp. (Figure 53). Les deux pools semblent infectés par la même souche, mais rien ne peut être affirmé dans la mesure où le grand nombre d'individus différents était présent dans les pools. Il pourrait être intéressant d'analyser séparément des *Oxyopes* sp. pour vérifier s'ils peuvent, eux aussi, être infectés par *Wolbachia*.

Chez les fourmis, deux espèces ont été prélevées et analysées sur trois sites différents et toutes sont infectées par une souche similaire qui a déjà été distinguée chez d'autres fourmis : *Acromyrmex insinuator* Schultz *et al.*, 1998 (Hymenoptera : Formicidae), *Cyphomyrmex cornutus* Kempf, 1968 (Hymenoptera : Formicidae), *Heteroponera microps* Borgmeier, 1957 (Hymenoptera : Formicidae), *Labidus spininodis* (Emery, 1890) (Hymenoptera : Formicidae), *Neivamyrmex nigrescens* (Cresson, 1872) (Hymenoptera : Formicidae) et *Sericomyrmex* sp. (Figure 53). Si les deux individus d'*Azteca delphini antillana* prélevés sur deux sites différents mais proches (Manche à Eau et Bais à Chat) sont positifs à *Wolbachia*, ce n'est pas le cas d'*Acromyrmex octospinosus* qui semble héberger la même souche bactérienne à l'Étang Fréchou à 10 km d'écart des deux autres sites. Il semble donc que l'infection à *Wolbachia* chez les fourmis soit liée à l'espèce de fourmis plutôt qu'à son milieu, ce qui laisse suggérer une transmission verticale de la bactérie.

Ces trois clusters bien distincts permettent de dire que dans les échantillons de Gerroidea prélevés et séquencés, aucun ne partage de souche commune avec les autres Arthropodes prélevés pouvant représenter de potentielles proies pour les Gerroidea (Figure 53). Ainsi, ces résultats ne permettent pas de supposer que la bactérie se transmet par l'alimentation.

III. 2. 5. Discussion

III. 2. 5. 1. Le contexte global

Wolbachia est une bactérie très répandue chez les Arthropodes. Son effet régulateur de population fait d'elle une bactérie très étudiée comme outil de lutte vectorielle contre certaines populations d'insectes ravageurs de cultures ou transmetteurs de maladie. Des souches de *Wolbachia* ont été rapportées chez des Arthropodes tels que des scorpions (BALDO *et al.*, 2007), des mouches (SUN *et al.*, 2007 ; MADHAV *et al.*, 2020), des isopodes terrestres (LE CLEC'H *et al.*, 2013 ; FORTIN, 2016), des sauterelles (MATTIO *et al.*, 2015) ou des araignées (YUN *et al.*, 2010). Cependant, la majorité de ces recherches se sont concentrées sur des Arthropodes ayant un impact sur la santé ou l'agriculture. *Wolbachia* a été retrouvée chez des moustiques vecteurs des virus du chikungunya et de la fièvre jaune (VAN DEN HURK *et al.*, 2012). Récemment, la bactérie *Wolbachia* a été proposée comme outil de régulation des moustiques porteurs de Zika et de la dengue (CARAGATA *et al.*, 2016 ; HAQSHENAS *et al.*, 2019). Les investigations sur la présence de *Wolbachia* chez les insectes ravageurs des cultures concernent principalement les Diptères (SUN *et al.*, 2018 ; ASIMAKIS *et al.*, 2019), les Acari (ROS *et al.*, 2009 ; GŁOWSKA *et al.*, 2015) et les Hémiptères phytophages (HUGHES *et al.*, 2011 ; PAN *et al.*, 2012 ; BING *et al.*, 2020 ; KARUT *et al.*, 2020 ; LI *et al.*, 2020 ; ROSSITTO DE MARCHI & SMITH, 2020). Parmi toutes les recherches réalisées, très peu ont été conduites sur des insectes aquatiques et encore moins sur des insectes marins.

III. 2. 5. 2. La phylogénie de *Wolbachia* : l'existence des super-groupes

Actuellement, en prenant en compte tous les invertébrés et grâce à la méthodes MLST, il existe de nombreux super-groupes de *Wolbachia* allant jusqu'au super-groupe S (ROS *et al.*, 2009 ; GŁOWSKA *et al.*, 2015 ; ASIMAKIS *et al.*, 2019 ; LEFOULON *et al.*, 2020). Dans cette thèse, selon la phylogénie basée uniquement sur les séquences du gène *wsp*, les symbiotes *Wolbachia* infectant les Gerroidea pourraient faire partie du super-groupe E pour les souches *wLfran*, *wRmang* et *wRplum* et du super-groupe B pour *wRimit*. La souche de *Wolbachia* colonisant la punaise *Orius minutus* (Linné, 1758) (Hemiptera : Anthrochoridae) présente dans

l'arbre phylogénétique (Figure 44), fait également partie du super-groupe E. Cet Anthochoride appartient à l'ordre des Hémiptères, mais reste génétiquement éloigné des insectes analysés dans cette étude et n'appartient pas à la superfamille des Gerroidea. En revanche, *Gerris* sp. Fabricius, 1794 (Hemiptera, Gerridae) provenant d'habitats tempérés s'est révélé positif pour les souches de *Wolbachia* du super-groupe B en Angleterre (WERREN & WINDSOR, 2000) mais négatif en France (DURON *et al.*, 2008).

Globalement, peu de recherches ont été conduites et mises à jour sur le super-groupe E, mais il semble que plusieurs hôtes soient possibles, notamment les insectes, les araignées (YUN *et al.*, 2010) et les collemboles (TIMMERMANS *et al.*, 2004). Une étude conduite au Cameroun sur des Gerroidea d'eau douce démontre la présence de *Wolbachia* chez *Limnogonus* spp., *Microvelia* spp. et *Rhagovelia* spp.. Les individus de *Limnogonus* spp. hébergeraient une souche appartenant au super-groupe B, tout comme une espèce de *Rhagovelia* sp. qui n'a pas été déterminée. Une autre espèce de *Rhagovelia* sp. hébergerait une souche du super-groupe A et une espèce de *Microvelia* sp. une souche du super-groupe D ou F (ESEMU *et al.*, 2019). Au vu de cette étude et des résultats obtenus pendant la thèse, il semble que les Gerroidea soient infectés par de nombreuses souches différentes. Non seulement un genre peut être infecté par des souches différentes d'une région à une autre mais également de super-groupes différents et une souche de *Wolbachia* peut également infecter plusieurs espèces et genres de Gerroidea.

Outre cette étude, il existe actuellement peu de données concernant l'occurrence de *Wolbachia* dans la superfamille Gerroidea et le super-groupe E n'est pas entièrement défini à l'heure actuelle. Le typage des souches en super-groupes est basé sur la phylogénie de la protéine de surface de *Wolbachia* (*wsp*). Cette méthode est facile à mettre en place et reproductible. Cependant, la petite taille et le taux de recombinaison élevé du gène *wsp* le rendent peu fiable pour des analyses phylogénétiques précises (BALDO *et al.*, 2006). Par conséquent, une caractérisation complète par MultiLocus Sequence Typing (MLST) est nécessaire pour un typage correct de la souche (BALDO *et al.*, 2006). L'analyse MLST est basée sur l'examen de plusieurs gènes. Cette technique permet d'affiner les résultats en augmentant le nombre de super-groupes détectés, sans modifier la phylogénie globale (WANG *et al.*, 2016

; ASIMAKIS *et al.*, 2019). Enfin, l'objectif final serait le séquençage complet du génome de chaque souche découverte, ce qui permettrait d'avoir un arbre phylogénétique plus robuste. Pour le moment, le génome complet de *Wolbachia* n'a pas encore été complètement assemblé, cependant, la souche wStriCN a été assemblée en une ébauche du génome d'une taille de 1.79 Mb (BING *et al.*, 2020). Un génotypage complet des souches wLfran et wRmang est actuellement en cours.

III. 2. 5. 3. *Wolbachia* en Guadeloupe

Wolbachia a donc peu été étudiée chez les Gerroidea. Les études récentes au Cameroun (ESEMU *et al.*, 2019) ou au Panama (CASTILLO *et al.*, 2020) ont détecté la présence de la bactérie chez quelques espèces des familles de Gerridae et Veliidae. L'objectif principal de ces travaux étant toujours de détecter les vecteurs de maladies chez des insectes hôtes, l'apparition de la bactérie *Wolbachia* dans les résultats est secondaire. En Guadeloupe, quelques recherches ont été conduites sur la présence de *Wolbachia* chez les insectes, mais uniquement chez des moustiques. Il a été démontré que le genre *Aedes* Meigen, 1818 (Diptera : Culicidae) en Guadeloupe n'était en aucun cas infecté par *Wolbachia* (0%) alors que *Culex quinquefasciatus* Say, 1823 (Diptera : Culicidae) a un taux d'infection par *Wolbachia* entre 79 et 96% (GOINDIN *et al.*, 2018 ; SHI *et al.*, 2019). En plus de ces deux études présentant des cas d'infection à *Wolbachia* chez le genre *Culex*, quatre autres espèces de moustiques seraient infectées par des souches issues des super-groupes A et B : *Deinocerites* sp. Theobald, 1901 (Diptera : Culicidae), *Mansonia* sp. Blanchard, 1901 (Diptera : Culicidae), *Ochlerotatus* sp. Lynch Arribalzaga, 1891 (Diptera : Culicidae) et *Uranotaenia* sp. Lynch Arribalzaga, 1891 (Diptera : Culicidae) (PAGES *et al.*, 2019). L'ensemble de ces travaux en Guadeloupe présente des résultats issus de moustiques prélevés sur des sites variés, du rural à l'urbain. Il semblerait que les prélèvements provenant de sites ruraux soient infectés par une plus grande variété de souches de *Wolbachia* (PAGES *et al.*, 2019).

Tout comme les moustiques *Aedes* spp. de Guadeloupe, *Brachymetra albinervia* et *Microvelia pulchella*, bien que partageant le même environnement que les autres Gerroidea testés, ne semblent pas être infectées. À noter que l'espèce de *Microvelia* sp. prélevée au Cameroun

était infectée par une souche de *Wolbachia* (ESEMU *et al.*, 2019), contrairement à celles prélevées en Guadeloupe. Ce qui pourrait indiquer que l'espèce n'est pas naturellement infectée par la bactérie et que l'infection dépend de la présence de souches de *Wolbachia* susceptible d'infecter *Microvelia* spp.. *Halobates micans* qui ne partage pas son habitat avec d'autres Gerroidea, ne semble pas être infecté non plus. Cependant, il faut noter que les informations concernant ces trois espèces sont à relativiser dans la mesure où très peu d'échantillons ont été étudiés. Ainsi, dans le cas des Gerroidea étudiés, la présence de *Wolbachia* semble être liée aux espèces d'insectes plutôt qu'aux environnements qu'ils occupent ; ce qui serait cohérent avec une transmission de la bactérie verticale (hôte parent à enfants) plus qu'horizontale (transmission à l'hôte par la prédation pour l'alimentation).

III. 2. 5. 4. L'infection par Wolbachia, les différentes formes possibles

La variabilité de l'infection de cette bactérie est également présente au sein d'une population d'un même genre mais aussi d'une même espèce en fonction de sa géographie (HUGHES *et al.*, 2011 ; SUN *et al.*, 2018 ; ASIMAKIS *et al.*, 2019 ; SANAEI *et al.*, 2021). Par exemple, les sauterelles *Perkinsiella saccaricida* Kirkaldy, 1903 (Hemiptera : Delphacidae) et *P. vitiensis* Muir, 1925 (Hemiptera : Delphacidae) ont une fréquence d'infection variant de 4 à 100% alors que chez les cicadelles *Togosodes orizicolus* Muir, 1926 (Hemiptera : Delphacidae), le taux d'infection varie de 37 à 100% selon l'origine géographique (HUGHES *et al.*, 2011).

Statistiquement, le taux d'infection intra-spécifique peut être très élevé ou très faible, il n'existe pas de taux d'infection moyen (HILGENBOECKER *et al.*, 2008). Chez la mouche des fruits *Bactrocera dorsalis* Hendel, 1912 (Diptera : Tephritidae), le taux d'infection varie en moyenne de 0,7% à 3%, ce qui est assez faible (SUN *et al.*, 2007). À l'inverse, chez la mouche du tabac, *Bemisia tabaci* (Gennadius, 1889) (Hemiptera : Aleyrodidae), le taux d'infection est proche de 100% (PAN *et al.*, 2012). Il est donc normal de constater un taux d'infection variable parmi les cinq espèces étudiées en Guadeloupe. Le nombre d'individus testés à *Wolbachia* dans notre étude est relativement faible (166 individus Figure 42) pour avoir une idée précise du taux d'infection. Cependant, il est possible d'émettre quelques hypothèses.

Limnogonus franciscanus, *Rheumatobates mangrovensis* et *R. trinitatis* semblent avoir une forme d'infection similaire à la mouche du tabac (SUN *et al.*, 2007) avec un taux d'infection assez élevé car chaque prélèvement s'avère positif. À l'inverse, *Rhagovelia plumbea* est plus difficile à analyser, sur les 56 individus analysés, seulement un a pu être séquencé (Figure 42). Cette difficulté d'analyse peut être expliquée de plusieurs façons soit (1) un faible taux d'infection sur l'ensemble de la population, soit (2) c'est une potentielle co-infection de plusieurs souches de *Wolbachia* qui ne peut être déterminée par une simple PCR.

Les cas de co-infection surviennent lorsque l'hôte est infecté par plusieurs souches de *Wolbachia* compatible, c'est par exemple le cas de la sauterelle des prés, *Chorthippus parallelus* (Zetterstedt, 1821) (Orthoptera : Acrididae syn. *Pseudochorthippus parallelus*), dans les Pyrénées. Cette sauterelle partage deux souches différentes de *Wolbachia* qui appartient à deux super-groupes B et F (FUNKHouser-JONES *et al.*, 2015). Chez la mouche du tabac, *Bemisia tabaci*, la co-infection prend une autre forme, elle a lieu entre différentes espèces de bactérie qui est induite par le milieu de vie, l'habitat mais aussi la géographie globale (PAN *et al.*, 2012). Enfin, la co-infection peut être liée à une forme d'hybridation entre deux espèces hôtes, c'est le cas de *Gryllus firmus* et *G. pennsylvanicus* Burmeister, 1838 (Orthoptera : Gryllidae). Chacune des espèces dispose d'une souche de *Wolbachia* différente, mais pour s'adapter, en cas d'accouplement, les femelles deviennent compatibles aux deux souches (MANDEL *et al.*, 2008). Dans la mesure où un seul individu de *Rhagovelia plumbea* a pu être séquencé, aucun cas ne peut être confirmé.

Le cas de *Rheumatobates imitator* est un peu plus particulier. Lors du premier séquençage, la souche de *Wolbachia* obtenue (wRimit) avait déjà été observée chez un moustique du genre *Culex* par le CIRAD UMR ASTRE du Domaine Duclos à Petit-Bourg (D. F. MEYER et N. PAGES, communication personnelle). Sur l'ensemble des séquences analysées pendant la thèse, seule cette souche avait déjà été étudiée en Guadeloupe. Lors des autres séquençages de cette espèce, il est possible de constater qu'il y a correspondance dans le BLAST avec des souches identifiées chez d'autres hôtes moustiques. La constatation d'une souche commune entre un Gerroidea et un moustique n'est pas anodine et l'on retrouve un schéma similaire en suivant la souche wMel ; une souche de *Wolbachia* qui a la capacité de bloquer les virus du Zika (ALIOTA

et al., 2016) et de la dengue (WALKER *et al.*, 2011) ou encore de diminuer le taux d'infection et de dissémination du chikungunya (VAN DEN HURK *et al.*, 2012). Cette même souche, wMel, a également été retrouvée chez un spécimen de *Rhagovelia* sp. au Cameroun (ESEMU *et al.*, 2019). La présence de cette souche commune aux différents hôtes indique un potentiel transfert horizontal de cette souche par prédatation. Étant donné les résultats obtenus, des tests de contamination de *Rheumatobates imitator* ont été développés. Pour cela, des *R. imitator* non infectés ont été prélevés à Marie-Galante dans l'Étang des contrebandiers (Figure 10) puis placés dans un milieu en présence de moustiques infectés par la souche wRimit. Cependant, le dispositif expérimental n'a pas fonctionné pour les raisons techniques suivantes : (1) les boîtes de milieux étaient trop petites pour que les *R. imitator* puissent évoluer tranquillement et (2) le temps de survie in-vitro des *R. imitator* n'était pas assez élevé pour que la bactérie soit assimilée dans les tissus. Cet aspect de l'infection à *Wolbachia* chez les Gerroidea reste encore à étudier.

III. 2. 5. 5. Présence de *Wolbachia* chez les proies potentielles des Gerroidea

Sachant que les Gerroidea ont une alimentation variée et opportuniste, de nombreux Arthropodes ont été prélevés sur différents sites. Chaque Arthropode prélevé a été analysé pour déterminer la présence ou l'absence de la bactérie *Wolbachia* et ainsi avoir une première idée de la prévalence de cette bactérie. Cette méthode était également une solution pour identifier le cortège entomologique qui entoure les Gerroidea dans ces milieux mais aussi pour, éventuellement, mettre en évidence de potentielles interactions entre ces différentes espèces par le biais de l'infection à *Wolbachia*. Les résultats montrent la présence de *Wolbachia* chez deux fourmis *Acromyrmex octospinosus* et *Azteca delpini antillana* infectées par une même souche déjà détectée chez une fourmi du genre *Sericomyrmex* sp.. Une souche de *Wolbachia* a également été détectée chez une araignée du genre *Leucauge* sp. qui avait déjà été relevée chez *Pentastiridius leporinus*, un Hémiptère de milieu tempéré qui ne semble pas avoir été observé en Guadeloupe. Peu importe le site de prélèvement, que ce soit les fourmis ou les araignées, elles ont toujours été infectées par les mêmes souches. Cette récurrence d'infection à une même souche est particulièrement étrange, surtout chez les fourmis qui sont réputées pour être infectées par de nombreuses bactéries et de nombreuses

souches de *Wolbachia* (VAN BORM *et al.*, 2003 ; LIBERTI *et al.*, 2015). Une expérimentation en Chine sur 1 153 araignées, dont des espèces du genre *Leucauge* sp., montre une grande diversité d'infection à *Wolbachia* chez les araignées (YANG *et al.*, 2021). Cette étude montre également une incongruence phylogénétique importante entre les souches et les hôtes, ce qui suggère une divergence génétique dans l'arbre et une éventuelle transmission horizontale des *Wolbachia* entre les araignées (YANG *et al.*, 2021). De façon plus générale, *Wolbachia* a fréquemment été relevée chez le genre *Leucauge* sp. (GOODACRE *et al.*, 2006) et de nombreux numéros d'accession ont été enregistrés au NCBI avec ce genre comme hôte (KX380732, KX380740, KX842803...).

Au vu des résultats, n'ayant aucune souche commune entre les Arthropodes prélevés et les Gerroidea étudiés (en dehors de la souche commune entre *Rheumatobates imitator* et *Culex* sp.), rien ne permet d'indiquer, d'un point de vue bactérien qu'il y ait de relation entre ces Arthropodes et les Gerroidea. Cependant, il est nécessaire de nuancer le propos sachant que les taux d'infection à *Wolbachia* varient en fonction des espèces testées. Cette variabilité est caractéristique de *Wolbachia* qui a la capacité de changer d'hôte régulièrement. Cet aspect a été théorisé de la façon suivante : transfert physique dans un nouvel hôte, prolifération au sein de cet hôte, transmission verticale (mère à progéniture) puis développement dans une nouvelle population pour permettre le brassage génétique. Ce cycle se renouvelle avec un autre transfère physique par le biais de parasitoïde ou par l'alimentation (SANAEI *et al.*, 2021). Il est probable que les souches observées lors de l'étude ne soient pas encore à la phase de transfert entre les différentes populations hôtes.

Par ailleurs, les recherches de cette thèse n'ont été conduites que sur une petite proportion d'individus. Malgré tout, en plus des recherches déjà faites en Guadeloupe sur les moustiques par le CIRAD UMR ASTRE (PAGES *et al.*, 2019) et l'Institut Pasteur en milieux rural et urbain (SHI *et al.*, 2019), ces prospections ont permis d'avoir une idée de la distribution de *Wolbachia* chez d'autres insectes des milieux humides de l'île.

*Chapitre 3 : Éléments de biologie des
Gerroidea*

Outre chez certains genres emblématiques comme *Halobates* Eschscholtz, 1822 ou *Gerris* Fabricius, 1794, la biologie des Gerroidea Leach, 1815 est globalement peu étudiée. Les documents retrouvés sont souvent anciens ou spécifiques à un aspect de l'insecte. Dans l'objectif d'accroître les connaissances chez ces espèces, plusieurs pistes de réflexion ont été prospectées pendant la thèse et sont détaillées dans ce chapitre. Ce chapitre est composé de questionnements secondaires. Pour essayer de répondre à ces questionnements, des protocoles ont été développés au cours de la thèse, c'est pourquoi, le matériel et méthode de chaque questionnement est présenté dans ce chapitre. Les résultats sont préliminaires et sont discutés en parallèles.

III. 3. 1. Mise en évidence des sphérocristaux intracellulaires chez plusieurs Gerroidea

Lors de recherches au Microscope Électronique à Transmission (TEM) de la bactérie *Wolbachia* dans les tissus des Gerroidea, sont apparues sur les images des petites sphérolites. Lors d'une étude sur des gastéropodes (VOLLAND, 2010, VOLLAND *et al.*, 2011 ; VOLLAND *et al.*, 2018), les mêmes concréctions avaient déjà été analysées par le laboratoire, c'est pourquoi les investigations se sont poursuivies sur les Gerroidea de cette thèse.

III. 3. 1. 1. Introduction

Les sphérocristaux sont de petites inclusions sphériques de tailles variant de un à cinq microns, formées par l'accumulation en couches concentriques de minéraux (BALLAN-DUFRANÇAIS, 1972). Ils peuvent également être appelés dans la littérature sphérolites, granules, voire même « concréctions minérales intracytoplasmiques » (BALLAN-DUFRANÇAIS, 1972). Les couches fines correspondent à l'accumulation d'éléments comme le magnésium (Mg), le potassium (K), le calcium (Ca), le manganèse (Mn), le fer (Fe) ou le zinc (Zn) et les couches plus importantes sont celles qui concernent l'accumulation des déchets puriques (BALLAN-DUFRANÇAIS, 2002). Les sphérocristaux sont globalement présents dans tous les organes nécessaires à la digestion et à l'assimilation des aliments. Chez les annélides Lamarck, 1802 (Animalia : Annelida), les

sphérocristaux sont présents dans l'appareil de Golgi (IRELAND & RICHARDS, 1977). Chez les crustacés Brünnich, 1772 (Arthropoda : Crustacea) et les mollusques Cuvier, 1795 (Animalia : Mollusca), ils sont observables dans l'hépatopancréas (GREAVERS *et al.*, 1984 ; CHAVEZ-CROOKER *et al.*, 2003 ; SCHILL & KÖHLER, 2004), dans les glandes digestives (GIBBS *et al.*, 1998 ; TAÏEB & VICENTE, 1999), dans l'épithelium digestif (BARKA, 2007), dans l'hépatopancréas (LOBO-DA-CUNHA, 1999) et dans le cytoplasme de certaines cellules (THOMAS *et al.*, 1999 ; VOLLAND, 2010). Chez un cétacé Brisson, 1762 (Animalia : Mammalia : Cetacea), des sphérocristaux ont été détectés dans le tube rénal (GALLIEN *et al.*, 2001). Chez les insectes, les sphérocristaux ont été vus dans le complexe réticulum endoplasmique, dans l'intestin moyen, dans l'iléon (BALLAN-DUFRANÇAIS, 2002) ou dans le tube de Malpighi (LIPOVSEK DELAKORDA *et al.*, 2009 ; CARNEIRO *et al.*, 2013 ; LIPOVSEK DELAKORDA *et al.*, 2016). Les sphérocristaux auraient pour rôle la détoxication et l'osmorégulation des minéraux chez certains organismes (GREAVERS *et al.*, 1984 ; LIPOVSEK DELAKORDA *et al.*, 2009 ; VOLLAND, 2010). La présence des sphérocristaux a été démontrée chez des blattes (BALLAN-DUFRANÇAIS, 1972), des fourmis (BALLAN-DUFRANÇAIS, 2002 ; CARNEIRO *et al.*, 2013), des grillons (LIPOVSEK DELAKORDA *et al.*, 2009), des Hémiptères (DA CUNHA *et al.*, 2012), ou encore des mouches (BALLAN-DUFRANÇAIS, 2002).

Il existe différentes façons de les observer et de les étudier. La détection des sphérocristaux peut se faire avec un Microscope optique ou avec un Microscope Électronique à Transmission (MET) à partir de tissus (SASAKI, 1988 ; LIPOVSEK DELAKORDA *et al.*, 2009). L'analyse de leur composition s'est développée en fonction des avancées technologiques. Dans un premier temps, elle se faisait à l'aide de spectres d'absorption des rayons X (IRELAND & RICHARDS, 1977 ; HOWARD *et al.*, 1981 ; GIBBS *et al.*, 1998), mais aussi à l'aide d'un spectromètre de masse (GALLIEN *et al.*, 2001), d'une microsonde de Castaing (BARKA, 2007), d'un spectrophotomètre d'absorption atomique à flamme (NUMMELIN *et al.*, 2007), de microanalyse à rayon-X dispersive en énergie (EDX) (VOLLAND *et al.*, 2011 ; VOLLAND *et al.*, 2018) et enfin, la spectrométrie à plasma à couplage inductif (ICP Inductively Coupled Plasma) couplé à l'EDX (VOLLAND *et al.*, 2018). L'ICP permet d'étudier la composition minérale de l'ensemble du broyat du sujet étudié tandis que l'EDX va se focaliser sur une zone très précise de la coupe d'un organe ou d'une cellule (VOLLAND *et al.*, 2018).

Ainsi, la possibilité de déterminer la composition des sphérocristaux a permis d'identifier plusieurs minéraux présents au sein de ces concrétions (organisation suivant leur numéro atomique) : carbone (C), azote (N), oxygène (O), sodium (Na), magnésium (Mg), aluminium (Al), silice (Si), phosphore (P), soufre (S), chlore (Cl), potassium (K), calcium (Ca), fer (Fe), nickel (Ni), cuivre (Cu), zinc (Zn), cadmium (Cd), baryum (Ba) et plomb (Pb) (HOWARD *et al.*, 1981 ; NUMMELIN, 1997 ; LIPOVSEK DELAKORDA *et al.*, 2009 ; VOLAND *et al.*, 2011). Parmi ces éléments chimiques naturels, seulement 20 à 25% sont des éléments dit « essentiels » ou nécessaires à toute forme d'éléments organiques tels que l'hydrogène (H), C, N et O, qui tiennent une part majeure dans la composition des éléments vivants (CAMPBELL *et al.*, 2012). Par ailleurs, peuvent également être présents dans une moindre mesure : Ca, P, K, S, Na, Cl et Mg. Enfin, sont présents des éléments traces métalliques « ETM » comme : bore (B), chrome (Cr), cobalt (Co), Cu, fluor (F), iodé (I), Fe, manganèse (Mn), molybdène (Mo), sélénium (Se), Si, étain (Sn), vanadium (V) et Zn (CAMPBELL *et al.*, 2012) ou encore le Cd, mercure (Hg) et Pb (LESUEUR, 2019). Dans certains cas, Cu et Zn sont considérés comme des éléments essentiels (BARKA, 2007).

Dans les années 1990, le terme « métaux lourds » regroupait l'ensemble des éléments métalliques avec une forte densité atomique et jugés comme nocifs pour la santé tels que le Cd, le mercure (Hg) ou le plomb (Pb) (POURRET, 2018). Aujourd'hui, l'usage du terme « métaux lourds », n'est plus considéré car jugé peu précis et désigne globalement les éléments dangereux pour la santé. Cependant, des éléments classés dans les « métaux lourds » comme le cuivre et le zinc, restent également nécessaires, tout dépend de la quantité et du temps d'exposition (POURRET, 2018). Le terme d'usage est donc Élément Trace Métallique ou ETM (POURRET, 2018). Les ETM comme par exemple le titane (Ti), V, Cr, Cu, Zn, arsenic (As), zirconium (Zr), Cd, baryum (Ba), mercure (Hg), Pb et uranium (U) doivent être présents en très petite quantité et leur présence peut être des indicateurs environnementaux (IMYIM, 2000 ; NUMMELIN *et al.*, 2007). Ainsi, des vers de terre (IRELAND & RICHARDS, 1977), des fourmis, des libellules et des punaises d'eau douce (NUMMELIN *et al.*, 2007) sont devenus des bio-indicateurs de milieux.

En analysant la composition des sphérocristaux, il est ainsi possible d'identifier la présence d'éventuels ETM. Sachant que les ETM ne sont pas naturellement présents dans les

organismes biologiques, il est probable que ces éléments chimiques soient également présents dans l'habitat de l'organisme testé. En analysant la composition des sphérocristaux des Gerroidea, il serait donc possible d'avoir une idée de la présence d'éventuels ETM dans les milieux aquatiques fréquentés par les Gerroidea.

III. 3. 1. 2. Matériel et méthode

Échantillonnage

Les espèces de Gerroidea participant à l'étude sont les suivantes : *Limnogonus franciscanus* (Stål, 1859), *Rhagovelia plumbea* Uhler, 1894, *Rheumatobates imitator* (Uhler, 1894) et *R. trinitatis* (China, 1943). Ces insectes ont été prélevés sur huit sites différents : Babin, Canal des Rotours, îlet Fajou, Maison de la Mangrove, Manche à Eau, Mangrove de Jarry, Marina du Gosier et Rivière Salée (Figure 8). Outre certain site de prélèvements particulier comme Babin ou l'îlet Fajou, c'est quatre espèces sont faciles à prélever pour permettre d'adapter le protocole pour les inclusions.

Les inclusions en résine

La préparation des échantillons pour l'observation au MET ou au MEB en mode STEM (avec analyses EDX) nécessite de mettre en place cinq étapes différentes : la fixation, la déshydratation, la substitution, l'inclusion et la coupe.

La fixation se fait grâce à l'immersion des échantillons pendant 24h à 4°C dans une solution de glutaraldéhyde à 2,5% dans du tampon PBS 10x. Un bain d'acide acétique à 2% pendant cinq minutes à température ambiante est nécessaire afin de rendre la cuticule de l'insecte poreuse. Les échantillons sont ensuite rincés dans le même tampon avant fixation à l'Osmium tetroxyde à 1% en PBS 10x pendant 45 min à température ambiante et à l'obscurité. Les échantillons sont ensuite rincés à l'H₂O avant une post-fixation à l'acétate d'uranyl à 2% en solution aqueuse pendant deux heures à température ambiante, dans l'obscurité. L'usage de la fixation à l'Osmium et à l'acétate d'uranyl est nécessaire uniquement pour la réalisation d'images de bonne qualité avec le MET ou le MEB mais n'est pas recommandé en cas d'analyse EDX. Les échantillons sont ensuite déshydratés par plusieurs bains d'alcool croissants (30%, 50%, 70%, 95% et 100%) de cinq minutes chacun. La substitution à température ambiante va

permettre de remplacer l'alcool par de la résine LRWhite 100%. Les différents bains de résine à 100% sont renouvelés toutes les deux heures sous vide, cinq fois avant une imprégnation pour la nuit. Une fois la substitution faite, l'inclusion des échantillons en moules à plat ou en capsules peut être faite avant polymérisation à 60°C pendant 24h. Des coupes semi-fines (0.5 µm) et ultrafines (60 nm) ont été réalisées à l'aide d'un Ultra-microtome et déposées sur des grilles en or. Les observations des sphérocristaux ont été faites au MET et au MEB en mode STEM et les analyses de composition ont été faites avec l'EDX.

Au total, 60 inclusions ont été nécessaires afin de trouver la bonne méthode (Tableau 8).

Tableau 8 Liste du matériel étudié pour l'observation des sphérocristaux.

Lieux de prélèvement (Figure 8)	Espèce prélevée	Nombre d'individus	Nombre de blocs exploitable
Babin	<i>Rhagovelia plumbea</i>	7	2
Baie de Baie Mahault	<i>Rheumatobates trinitatis</i>	2	1
Canal des Rotours	<i>R. imitator</i>	1	1
	<i>R. trinitatis</i>	6	3
Îlet Fajou	<i>Rhagovelia plumbea</i>	3	0
Maison de la Mangrove	<i>Limnogonus franciscanus</i>	8	7
	<i>R. imitator</i>	8	6
Manche à Eau	<i>R. trinitatis</i>	10	8
Mangrove de Jarry	<i>R. imitator</i>	6	3
Marina du Gosier	<i>R. trinitatis</i>	5	4
Rivière Gabarre	<i>R. trinitatis</i>	1	1
Rivière Salée	<i>R. plumbea</i>	3	2

III. 3. 1. 2. Résultats et discussion

La détection des sphérocristaux

Cette étude préliminaire a permis de constater la présence des sphérocristaux chez deux espèces différentes : *Rhagovelia plumbea* et *Rheumatobates trinitatis* ; mais l'analyse de la composition des sphérocristaux s'est faite uniquement sur *R. trinitatis*.

Les observations ont été faites au MEB en mode STEM sur des coupes fines de tissus. Lors des coupes des inclusions, les sphérocristaux ont commencé à être aperçus à partir du pro-thorax de l'insecte, entre les coxae des membres antérieurs et médians. Dans cette zone d'observation, en se basant sur les connaissances anatomiques du *Gerris* spp. (Figure 3), il pourrait y avoir : l'aorte, le canal salivaire, l'estomac, les glandes salivaires principales, le jabot et le système nerveux central.

Lors des quelques observations des sphérocristaux chez les individus examinés, leur concentration était importante. Les figures 53 et 54 montrent différentes cellules présentant de fortes concentrations en sphérocristaux intracellulaires.

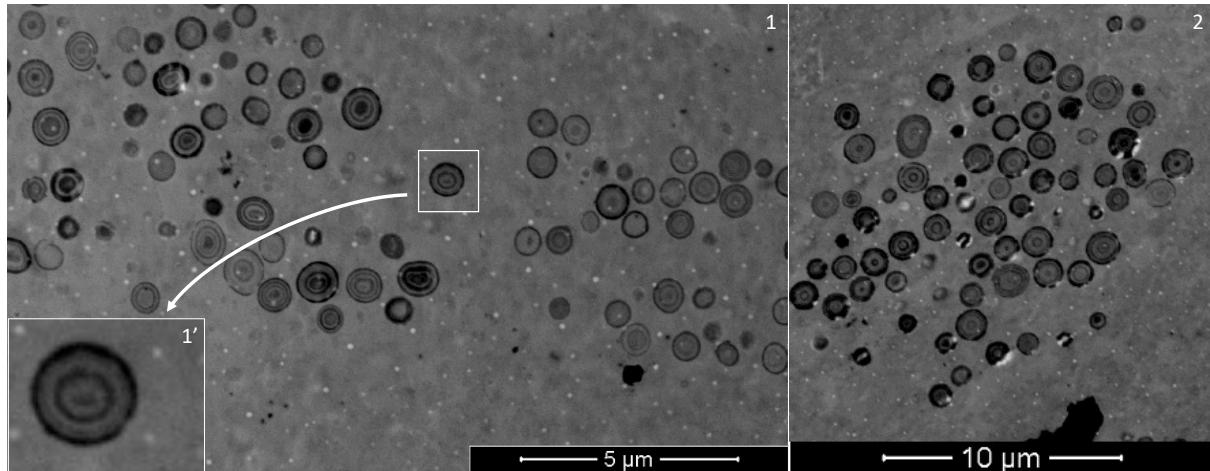


Figure 54 Coupe de cellules provenant de *Rhagovelia plumbea* avec présence de sphérocristaux.
Photos prises au MEB avec capteur STEM. 1 : cellule 1 avec sphérocristaux (>70). 1' : grossissement d'un sphérocristal de 3,5x par rapport à la photo 1 d'origine. 2 : cellule 2 avec sphérocristaux (>80).

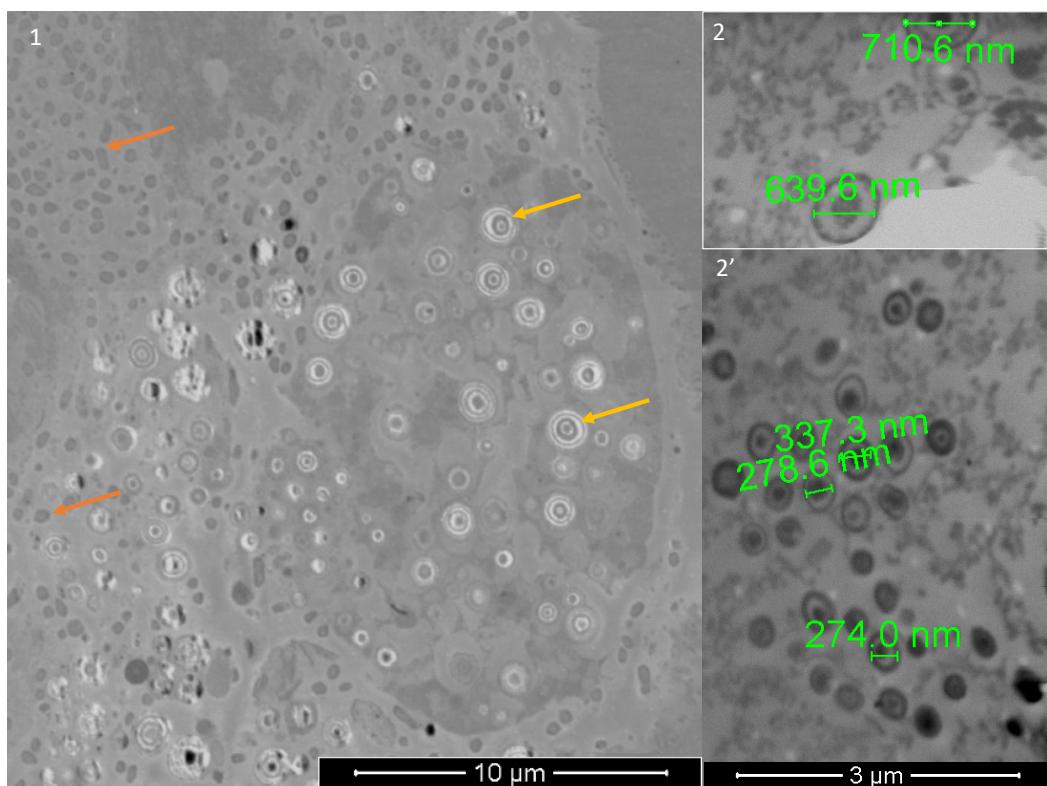


Figure 55 Coupe de tissus provenant de *Rheumatobates trinitatis*.
1 : réalisée au MEB en mode STEM, les flèches jaunes montrent des sphérocristaux, les flèches orange indiquent la présence de bactéries. 2 et 2' : réalisées au MEB avec capteur STEM, prises des différentes mesures des sphérocristaux.

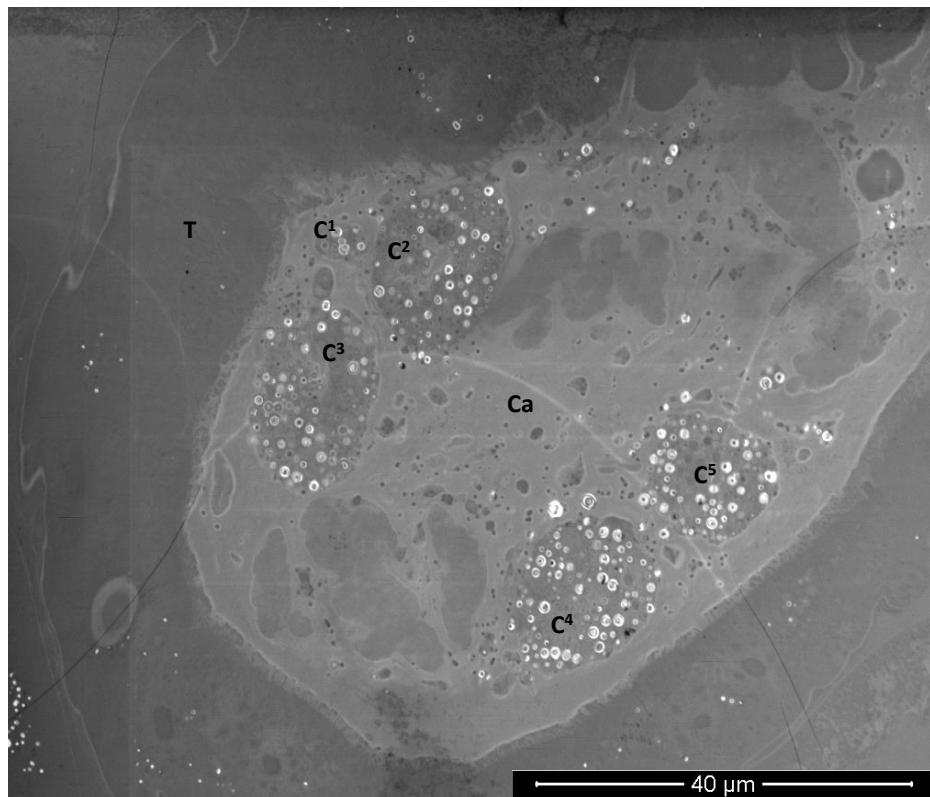


Figure 56 Coupe transversale de *Rheumatobates trinitatis* illustrant l'évacuation des cellules chargées en sphérocristaux.
 T : épithélium ; C¹ à C⁵ : cellules à sphérocristaux ; Ca : lumière de la cavité

La Figure 55-1 montre la présence d'une cellule avec de nombreux sphérocristaux dans une cavité et en dehors de la cellule d'autres sphérocristaux sont amalgamés avec des bactéries. La présence de sphérocristaux en dehors d'une cellule pourrait indiquer un phénomène d'évacuation des sphérocristaux. Cette hypothèse se confirme grâce à la Figure 56, qui démontre la présence de cinq cellules très chargées en sphérocristaux (± 80 par cellule) dans une cavité qui pourrait s'apparenter au tube digestif de l'insecte. Ce phénomène d'évacuation des sphérocristaux dans les fèces a déjà été signalé chez des gastéropodes (SIMKISS & MASON, 1983 ; VOLAND, 2010).

La Figure 55-2 révèle différents diamètres de sphérocristaux d'une moyenne de 0,45 µm, ce qui est différent de BALLAN-DUFRANÇAIS (2002) qui annonçait entre 1 et 5 µm de diamètre dans l'intestin moyen de fourmis. Cette différence peut s'expliquer par deux points, (1) les sphérocristaux analysés sont récents dans les tissus (2) la coupe a été faite à l'apex de la sphérule et le diamètre indiqué n'est pas le plus important de l'ensemble des sphérocristaux analysés.

La composition des sphérocristaux

L'analyse EDX des sphérocristaux a pu être effectuée sur un individu *Rheumatobates trinitatis* prélevé dans la rivière de la Gabarre, un canal bordé de *Rhizophora mangle* Linné, 1753, qui se déverse dans la Rivière salée (Figure 8 et Tableau 8). Les tissus observés proviennent de coupes situées au niveau du pro-thorax de l'insecte, entre les coxae des membres antérieurs et médians. La prospection s'est faite sur huit sphérocristaux de deux cellules différentes (Tableau 9). La composition de points extérieurs aux tissus, dans la résine a servi de point de comparaison des valeurs.

Tableau 9 Composition chimique des sphérocristaux observés dans deux cellules de *Rheumatobates trinitatis*.
S-C : Sphérocristaux. Les résultats sont donnés en pourcentage atomique. En orange les ETM.

Élément Chimique	Cellule 1							Cellule 2	Résine	
	S-C 1	S-C 2	S-C 3	S-C 4	S-C 5	S-C 6	S-C 7		1	2
Carbone (C)	85,71	87,4 2	82,93	78,21	72,0 1	62,0 2	57,47	83,16	96,47	93,53
Oxygène (O)	8,09	4,75	8,54	12,6	14,5 2	19,3	19,47	7,01	2,32	1,98
Sodium (Na)	0,92	2,17	2,78	3,6	4,88	6,74	7,83	0,4	0	0
Magnésium (Mg)				0,1	0,18	0,38	0,65			
Aluminium (Al)				0,08	0,21	0,29	0,55			
Silicium (Si)		0,17		0,31	0,54	0,85	1,19			
Phosphore (P)		0,48		0,77	1,27	1,55	2,58			
Chlore (Cl)		0,47	0,57	0,53	0,82	0,37	0,75	0,41	0,01	0,03
Potassium (K)			0,02	0,23			0,07			
Calcium (Ca)	0,31	0,75	1,15	1,33	2,1	2,19	3,52	0,26	0	0,06
Cuivre (Cu)		1,76	1,07			2,01		4,46	0,36	1,53
Zinc (Zn)	0,04	0,76	1,38	1,3	1,98	2,21	3,52			
Or (Au)	4,77	1,22	1,54	1,1	1,21	2,02	1,8	4,26	0,8	2,84

Dans les cas de l'individu *Rheumatobates trinitatis* prélevé en Guadeloupe, plusieurs aspects sont à prendre en considération. Les éléments chimiques essentiels sont au nombre de 10 : C, O, Na, Mg, P, Cl, K, Ca, Cu et Zn.

Le C et l’O étant des éléments inhérents à toute forme d’analyse biologique, d’où les chiffres importants relevés dans le Tableau 9, il n’est pas nécessaire de les prendre en compte. L’or présent dans les résultats n’est également pas à prendre en compte dans la mesure où la grille supportant les coupes est en or pour ne pas biaiser les mesures sur des éléments traces comme le Ni, le Fe ou le Cu.

Les éléments comme Na et Ca sont présents sur l’ensemble des sphérocristaux analysés. Cl et Zn sont présents dans la majorité des sphérocristaux. Ce sont les mêmes sphérocristaux qui sont composés de Mg, de P et de K mais sont aussi composés des deux ETM détectés, Al et Si. Le cuivre n’est pas présent dans les sphérocristaux qui comportent du potassium.

Il est ainsi possible de constater que le sodium (Na) très présent en milieu marin est le troisième élément avec le pourcentage atomique le plus élevé (après le C et l’O) (Tableau 9). Le cas de Cu et de Zn est assez particulier car ils sont tous deux présents en bonne quantité. L’importance de la présence de ces deux éléments permet de suggérer que le rôle des sphérocristaux chez les *Rheumatobates trinitatis* serait la détoxication des tissus comme ce qui était observé chez le lambis (VOLLAND *et al.*, 2018) en stockant et éliminant les sphérocristaux par les fèces (VOLLAND, 2010) (Figure 56). Lors de son analyse comparative des métaux lourds présents chez différents insectes, NUMMELIN (2007) avait découvert chez des punaises d’eau douce la trace de Zn et de Cu, mais aussi de Fe, de Mn et de Cd. Si les deux premiers éléments sont présents chez l’individu *R. trinitatis*, ça n’est pas le cas des autres éléments.

La présence d’une bonne quantité de Ca et de Mg était expliquée chez le lambi pour aider à la fabrication de la coquille (VOLLAND, 2010), dans le cas de *R. trinitatis*, il est possible que ces minéraux soit nécessaires pour le fonctionnement interne de l’insecte car la cuticule n’est pas constituée de minéraux mais de protéines et de chitine (GARROUSTE, 2015).

Les ETM sont au nombre de deux chez *R. trinitatis* : Si et Al, mais n’ont pas été détectés dans tous les sphérocristaux analysés. Cette disparité de contamination pourrait s’expliquer par le rôle que joue chaque sphérocristal. Certains pourraient stocker des minéraux nécessaires au bon développement de l’organisme, tandis que d’autres joueraient le rôle de protecteur en stockant les ETM qui pourraient être nuisibles à l’insecte. Cette particularité a été observée

chez le lambi *Strombus gigas* Linné, 1758 (Animalia : Mollusca syn. *Aliger gigas*) (VOLLAND, 2010). La présence de Si et d'Al a également été notifiée chez quatre espèces de fourmis et la présence de ces éléments justifiait le rôle de détoxication des sphérocristaux chez ces insectes (CARNEIRO *et al.*, 2013). Le spécimen ayant été prélevé dans la Rivière Salée proche de la Gabarre, qui longe la grande décharge de l'île, il est également possible que l'individu ait été contaminé par la pollution qui résulte de la décharge. Des recherches antérieures ont démontré la présence de pollutions avec de fortes concentrations de Pb, de Zn, de Cu et de Cd dans le Petit et le Grand-Cul-de-Sac-Marin (BERNARD, 1995 ; BOUCHON *et al.*, 2016) mais également du mercure (Hg) (BOUCHON *et al.*, 2016) et des hydrocarbures (BERNARD *et al.*, 1996). Prochainement, d'autres échantillons biologiques seront examinés pour détecter la présence des ETM (P.-Y. PASCAL, communication personnelle).

Pour conclure, la présence du cuivre, du zinc, du silicium et de l'aluminium dans les quelques sphérocristaux analysés suggère qu'ils ont un rôle de détoxication chez *Rheumatobates trinitatis*. Le rôle d'osmorégulateur n'a pas pu être démontré.

III. 3. 2. L'attractivité olfactive chez les Gerroidea ?

L'attractivité olfactive chez les insectes peut jouer plusieurs rôles en fonction des besoins de chaque espèce : pour se nourrir, pour se reproduire, pour pondre, ou pour s'orienter dans l'espace. L'usage de la chaleur ou de substances sémiochimiques comme les phéromones est utilisé par les insectes pour indiquer leurs besoins à leurs congénères (TILLMAN *et al.*, 1999 ; KAISER *et al.*, 2009 ; LE *et al.*, 2021).

Les moustiques femelles (Diptera : Culicidae), qui sont des prédateurs hématophages, ont besoin de sang pour se nourrir et produire leurs œufs. Elles sont dotées de capteurs olfactifs qui leur permettent de détecter le CO₂ (GILLIES, 1980), l'acide lactique ou encore l'ammoniac produit par leurs proies (JAWARA *et al.*, 2011). Le charançon rouge, *Rhynchophorus ferrugineus* (Olivier, 1791) (Coleoptera : Dryphthoridae), utilise l'attractivité olfactive pour se reproduire et nidifier. Pour cela, il émet du ferruginéol, une phéromone qui va attirer ses congénères. Chaque individu qui cherche à attirer un partenaire sexuel ou qui cherche un gîte de ponte va

suivre l'odeur de la phéromone, ce qui fait de cette espèce un redoutable ravageur de palmier, son gîte de prédilection (HAMIDI *et al.*, 2013). Pour les guêpes parasitoïdes, comme par exemple *Pachycrepoideus vindemmiae* (Rondani, 1875) (Hymenoptera : Pteromalidae) et *Trichopria cf drosophilae* Perkins, 1910 (Hymenoptera : Diapriidae), qui pondent leurs larves dans les pupes des mouches des fruits *Drosophila suzukii* (Matsumura, 1931) (Diptera : Drosophilidae) (CHABERT *et al.*, 2013), la recherche de l'hôte se fait de plusieurs façons différentes : (1) en cherchant l'habitat, comme par exemple l'odeur des fruits rouges pourris qui peuvent héberger les larves de la mouche ; (2) en cherchant directement l'hôte sur un fruit grâce à l'odeur et aux bruits que font les larves mais également (3) la reconnaissance de l'hôte lorsque la guêpe le pique (KAISER *et al.*, 2009 ; CHABERT *et al.*, 2013).

Pour comprendre le rôle que joue l'odorat chez les insectes, des dispositifs expérimentaux sont développés *in-situ* ou *in-vivo* pour permettre de tester les insectes. Il existe peu d'études *in-situ* pour comprendre l'attractivité olfactive. Cette méthode présente trop de biais qui peuvent être difficiles à évaluer. Cependant, sur le terrain, il existe certaines méthodes qui permettent d'évaluer des populations d'insectes et d'estimer leurs déplacements, comme la méthode de Capture-Marquage-Recapture à l'aide de pièges lumineux, de filets, de colle, ou encore de phéromones (HENDERSON, 2001 ; HAMIDI *et al.*, 2013). L'usage des phéromones a été utilisé avec des charançons rouges du palmier, des dérivés β -méthyl ont été synthétisés puis diffusés sur le terrain pour évaluer la capacité d'attractivité de la phéromone sur le charançon (LE *et al.*, 2021). Le développement de radar avec antennes de détections fixées sur les insectes ont permis de suivre précisément le déplacement de certains insectes étudiés tel que, des charançons, des chrysomèles, des doryphores ou encore des punaises. Ainsi, il a été possible d'identifier leurs habitats avec leurs plantes hôtes ou leurs partenaires (BOITEAU & VINCENT, 2015). Ces méthodes permettent d'obtenir quelques indications primaires. Le développement d'expérimentations *in-vivo*, en laboratoire, permet ensuite d'explorer ces pistes. Ainsi, les premières expérimentations *in-vivo* sur l'attractivité olfactive ont permis de développer l'olfactomètre ; un dispositif en Y permettant à l'insecte de choisir le couloir avec l'odeur qui peut l'intéresser. Ce dispositif a été développé entre autres pour des expérimentations sur des moustiques (GEIER & BOECKH, 1999) et plus récemment sur des thrips phytophages ravageurs de cultures (KOSCHIER *et al.*, 2017).

Aucune recherche n'a encore démontré comment les punaises aquatiques font pour chasser et capturer leurs proies. Dans la plupart des cas, sont évoqués leurs capacités à voir la proie (CHENG, 1973) ou encore à percevoir les vibrations que produisent les proies à la surface de l'eau (CHENG, 2006). L'espèce *Rhagovelia plumbea* est capable de disperser à la surface de l'eau des substances pour accroître l'attractivité sexuelle (CHENG & ROUSSIS, 1998) ce qui laisse supposer que les Gerroidea sont dotés de capteur olfactifs.

Ainsi, dans l'objectif de démontrer la place que peut tenir l'odorat dans la prédation chez les Gerroidea, une étude préliminaire a été menée en collaboration avec Mathieu BONNEAU (INRAE, Unité de Recherche Zootechnie, Guadeloupe) et Gérardo CEBRIAN-TORREJON (UA, COVACHIM-M2E). Mathieu BONNEAU a développé un algorithme sous le programme MatLab pour lire et analyser les données. Ce travail de programmation a déjà été développé pour suivre le déplacement d'ovins dans des pâturages (BONNEAU *et al.*, 2021). Gérardo CEBRIAN-TORREJON a produit des extraits organiques et des hydrolats de différentes proies potentielles pour provoquer l'attraction. Le matériel et méthode étant expérimental, il est présenté à la suite, dans cette partie.

III. 3. 2. 1. Proposition de protocole expérimentale

Échantillonnage

Pour cette expérimentation, des individus de *Rheumatobates trinitatis* ont été capturés à la Marina du Gosier ou dans la Manche à Eau (Figure 8), des zones faciles d'accès qui permettent de régulièrement renouveler les individus testés.

Le dispositif expérimental

Un dispositif expérimental est élaboré à l'aide d'une bassine, de boîtes et d'une potence (Figures 56 et 57). La bassine doit être suffisamment grande pour que les Gerroidea puissent aisément se mouvoir. Les deux petites boîtes ont une incision sur le bord interne de la largeur pour que les Gerroidea puissent passer. La bassine est remplie d'eau de mer (35g/L) sur 1 cm de hauteur afin que l'eau affleure le bas des boîtes au niveau des ouvertures. Pour chaque expérimentation, six individus sont déployés dans la bassine.

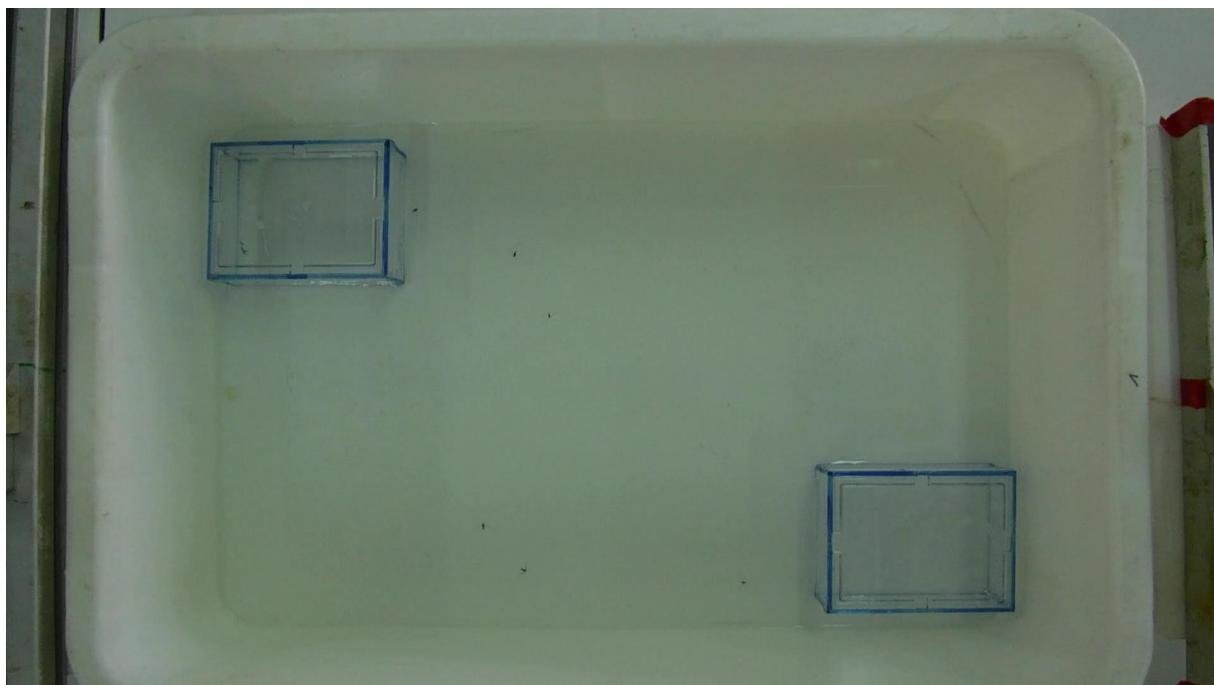
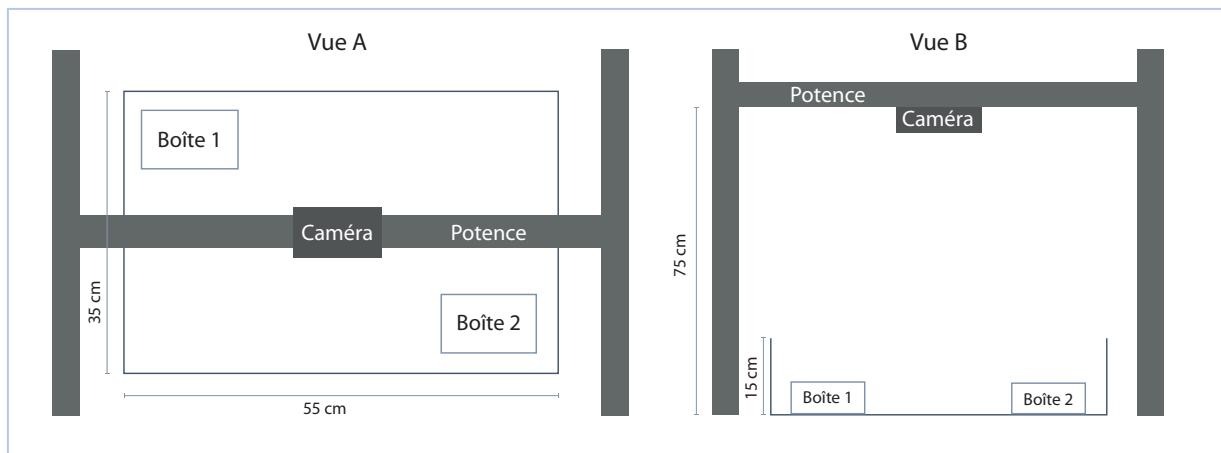


Figure 58 Photo du dispositif expérimental issue de la vidéo du test de l'attractivité olfactive par les moustiques.

La boîte 1 (toujours en haut à gauche) recueille une « salière » en verre creuse comme support à l'hydrolat ou aux extraits testés. La boîte 2 (en bas à droite) est la boîte de contrôle, elle recueille uniquement une « salière » creuse avec de l'eau distillée.

Une caméra est fixée sur la potence afin de filmer l'ensemble de la période d'expérimentation (Figure 57). Les films doivent être de haute qualité et peuvent être de seulement 20 images/s dans la mesure où les déplacements des insectes sont assez saccadés et lents. Le temps de l'expérimentation a été fixé à 20 minutes.

Différentes techniques ont été testées avec à chaque fois six nouveaux individus (les individus ayant déjà subi une expérimentation sont relâchés). Ces différentes techniques testées sont les suivantes (Tableau 10) :

- Étude de l'attractivité par le mouvement. À l'aide d'une cordelette et d'un moteur électrique, un mouvement léger et continu est proposé aux Gerroidea dans la boîte 1.
- Étude de l'attractivité olfactive de proies. Des moustiques (*Aedes* sp. et *Culex* sp.) endormis par le froid sont disposés dans la boîte 1 derrière une petite moustiquaire afin d'éviter leur dérivation dans le dispositif expérimental. Des macéras huileux et hydrolats de *Culicoides* sp. Latreille, 1809 (Diptera : Ceratopogonidae) sont déposés dans la « salière » creuse de la boîte 1.
- Étude de l'attractivité olfactive de milieu. Les femelles *Rheumatobates trinitatis* peuvent pondre leurs œufs dans des racines de palétuviers (ANDERSEN, 1982), des macéras huileux et hydrolats d'écorces de *Rhizophora mangle* sont proposés dans la boîte 1.

Tableau 10 Liste des analyses et techniques utilisées pour étudier l'attractivité olfactive.

Nom de l'analyse	Technique utilisée
Mouvement	Cordelette motorisée
<i>Aedes</i> sp. et <i>Culex</i> sp.	Moustiques endormis
<i>Culicoides</i> sp.	Macérât huileux
<i>Culicoides</i> sp.	Hydrolat
Racine de <i>Rhizophora mangle</i>	Écorce

Les macéras huileux et hydrolats sont élaborés par à partir d'une grande quantité de *Culicoides* sp. ou d'écorces de *Rhizophora mangle* (G. CEBRIAN-TORREJON, communication personnelle). Chaque technique est précédée par une vidéo dite « Base » où les Gerroidea se déplacent librement sans aucun élément potentiellement attractif. Cette vidéo « Base » va permettre de vérifier si l'introduction d'une substance ou d'un élément modifie le comportement des Gerroidea testés. L'élément testé est toujours introduit dans la même boîte (en haut à gauche) afin de faciliter l'analyse par la suite. Pour la réalisation de la vidéo, la caméra doit être stable et la luminosité constante sans reflet dans l'eau. La bassine et l'eau doivent être propres, sans élément perturbateur. Dans la mesure où le cannibalisme est possible chez les Gerroidea,

chaque *Rheumatobates trintatis* testé doit être en bonne santé et fraîchement collecté afin qu'un individu ne devienne pas une proie potentielle. Il est préférable de ne pas réaliser l'expérimentation avec des juvéniles afin que chaque individu soit bien visible sur la vidéo.

L'analyse des vidéos

L'analyse des vidéos a été faite à l'aide d'algorithmes développés sous MatLab qui s'articule en deux phases (M. BONNEAU, communication personnelle).

Une première phase dite de « **Segmentation** », qui va permettre de révéler numériquement la présence des Gerroidea en analysant la vidéo image par image. L'image est artificiellement floutée et convertie en nuance de gris. L'image est ensuite « seuillée », selon le niveau gris, afin d'obtenir une image binaire en 0 et 1. Le chiffre 0 étant tout ce qui ne présente pas d'intérêt pour l'analyse (le décor ou les mouvements extérieurs) et 1 étant les candidats potentiels (un des six Gerroidea). Les candidats potentiels ont des pixels avec une valeur de gris supérieure à 20 et inférieure à 90. Pour trouver numériquement les blocs de pixels de valeurs 1 (qui pourraient être un Gerroidea) de façon automatique dans l'image, l'algorithme recherche les blocs de pixels connectés qui sont de valeur 1 et dont la surface est inférieure à 1 000 pixels. Toutes ces surfaces d'images qui ont ces critères sont extraites en sous images.

Vient ensuite la seconde phase dite de « **Classification** » qui va permettre de distinguer, dans ce qui a été classé en 1 dans l'image binaire, les candidats qui intéressent l'expérimentation. La classification se base sur le réseau de neurones convolutionnels (CNN) resNet50 (LU *et al.*, 2021). Ce CNN est disponible gratuitement en ligne et est conçu initialement pour détecter des objets communs tels que des voitures, des chiens ou des vélos. Pour permettre au CNN de retrouver les Gerroidea, il est ré-entraîné. Pour cela, une période d'apprentissage manuelle est nécessaire. Ainsi, 3 074 sous-images de Gerroidea ont été sélectionnées manuellement et 6 148 sous-images de ce qui n'est pas un Gerroidea ont également été ajoutées. À partir de cette base de données d'images, le CNN a été ré-entraîné afin de classifier les sous-images obtenues pendant la segmentation et ne garder que les sous-images contenant des Gerroidea.

Enfin, pour estimer la robustesse de l'algorithme et connaître sa marge d'erreur, une vérification de 1 100 images tirées au sort a été faite manuellement. L'évaluation de l'erreur se fait à partir de deux questionnements :

- Parmi les Gerroidea présents sur l'image combien ont été détectés ? Ce qui permet d'identifier la sensibilité de l'algorithme.
- Parmi les détections quel est le pourcentage de Gerroidea ? Ce qui permet d'identifier la précision de l'algorithme.

Les faux négatifs sont identifiés manuellement par des rectangles (les Gerroidea qui n'ont pas été vus par l'algorithme) et les faux positifs par des ronds (là où l'algorithme a cru voir un Gerroidea) grâce au logiciel libre en ligne <https://www.robots.ox.ac.uk/~vgg/software/>. La sensibilité et la précision sont alors calculées sur les 1 100 images tirées au sort afin de calculer une moyenne.

III. 3. 2. 2. Résultats discussion

Les résultats obtenus ont été analysés par l'algorithme produit sur le programme MatLab (M. BONNEAU, communication personnelle). Les premiers résultats sont issus des expérimentations avec la présence de moustiques comme proies potentielles (Tableau 10).

L'algorithme a permis de visualiser les résultats de trois façons différentes : spatiale (fréquence d'occupation), temporelle (nombre d'apparitions dans les boîtes dans le temps) et la distribution (préférence d'occupation de zones).

La distribution spatiale permet d'évaluer la fréquence d'occupation de l'ensemble du dispositif expérimental. Ainsi, il est possible de constater qu'il y a une nette différence d'occupation entre les deux vidéos (Figure 59).

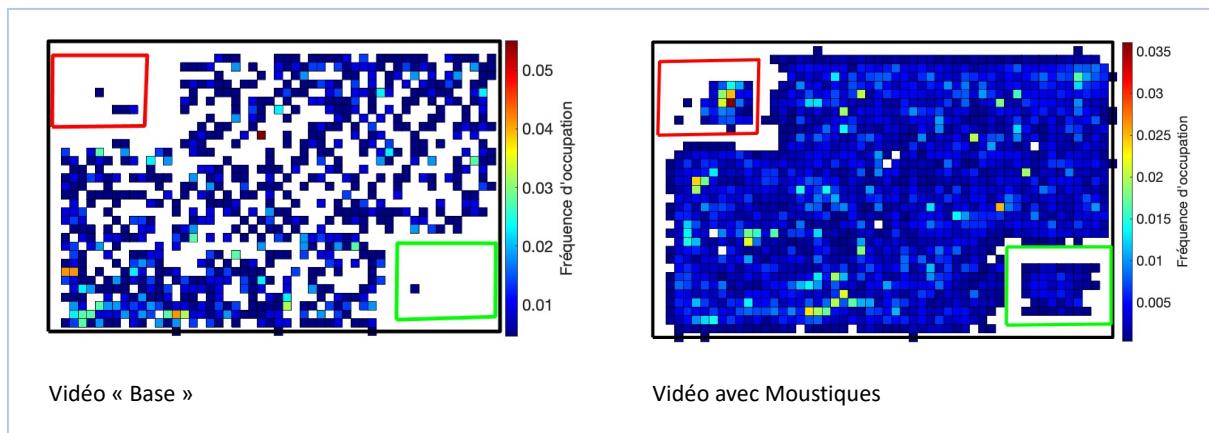


Figure 59 Fréquence d'occupation du dispositif expérimental par les Gerroidea.

La boîte 1 (rouge) est la boîte test et la boîte 2 (verte), la boîte de contrôle. Le gradient chromatique est établi à l'aide d'un indice qui correspond au nombre de détections au cm².

L'analyse de la vidéo dite « Base » montre une très faible fréquence d'occupation dans les boîtes (Figure 59) qui contraste avec l'analyse de la vidéo où les moustiques ont été introduits (Figure 59). Lorsque les moustiques sont introduits dans la boîte 1 (rouge), il est possible de constater que les Gerroidea sont plus fréquemment présents dans la boîte 1. C'est d'ailleurs la zone la plus fréquemment visitée sur l'ensemble du dispositif.

La distribution temporelle, permet d'identifier le nombre de fois où les Gerroidea entrent dans les boîtes. Ainsi, grâce aux graphiques (Figure 60), il est possible encore une fois de constater une nette différence de fréquentation entre les deux boîtes. Dans la boîte 1 (rouge) les Gerroidea sont plus présents que dans la boîte 2 (verte).

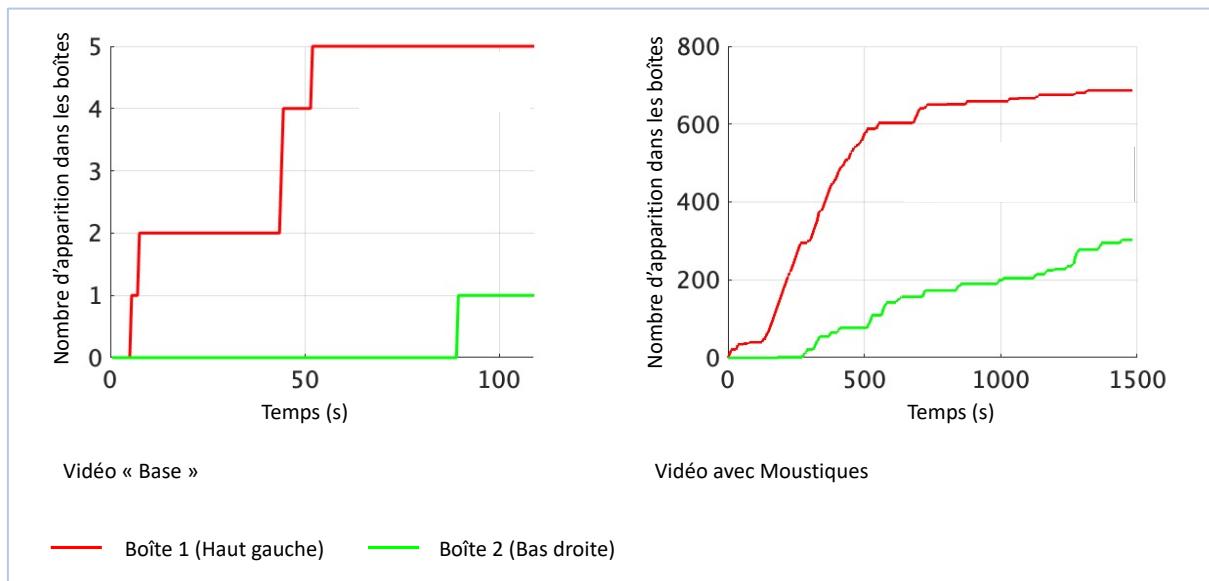


Figure 60 Nombre de fois cumulées dans le temps où les Gerroidea entrent dans les boîtes.

Le nombre d'apparitions est obtenu à partir de l'analyse des images extraites de la vidéo, soit une image toutes les 0,03 s (donc plusieurs détections peuvent être un seul et même individu).

Il faut tout de même constater que la différence d'apparition des Gerroidea dans les boîtes est également présente dans la vidéo dite de « base ». À noter également que le temps de vidéo entre celle dite de « base » et celle où les moustiques sont introduits est différent. La vidéo dite de « base » dure environ 2 min tandis que la vidéo avec l'introduction des moustiques dure 25 min.

Enfin, une dernière réflexion possible est la **distribution en fonction des préférences d'occupation** des zones d'intérêts. Cette dernière analyse révèle la même tendance qu'avec les deux précédentes, les Gerroidea semblent avoir une préférence pour la boîte 1 (Figure 61).

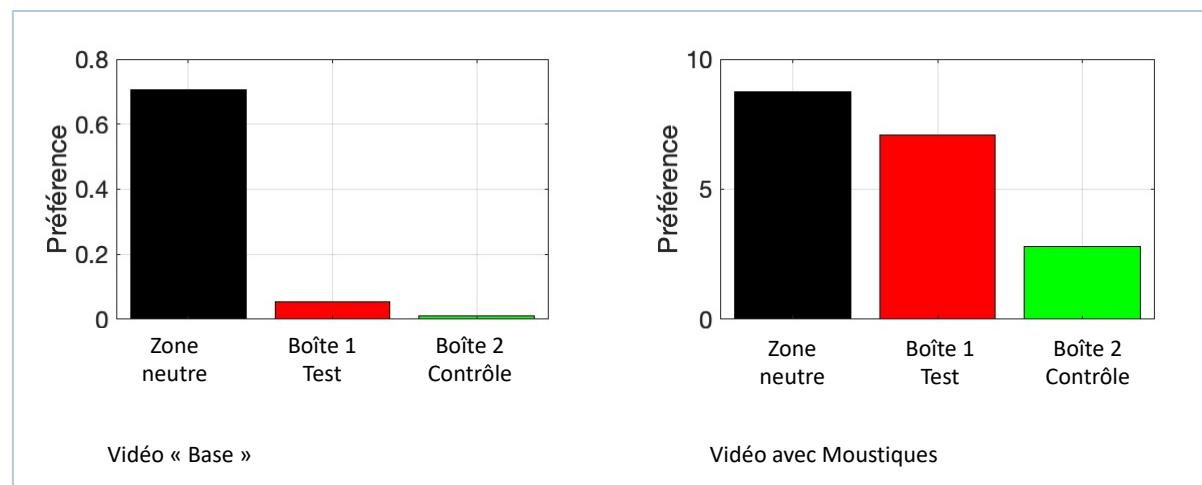


Figure 61 Préférence d'occupation du dispositif expérimental en fonction des zones d'intérêts.
Les préférences sont estimées à partir d'un indice qui correspond au nombre de détection au cm^2 .

Pour être certain de la robustesse de ces résultats, l'algorithme est testé manuellement pour évaluer sa marge d'erreur et ainsi déterminer si (1) l'algorithme oublie des Gerroidea dans le dispositif (faux négatifs) et si (2) l'algorithme a détecté des éléments qui ne sont pas des Gerroidea (faux positifs). À partir de ces résultats, il est possible de calculer les erreurs dites « classiques » en analyses d'images soit : la proportion de Gerroidea détectés, ce qu'on appelle la **sensibilité** et la proportion d'éléments détectés qui sont bien des Gerroidea, ce que l'on appelle la **précision** (Figure 62).

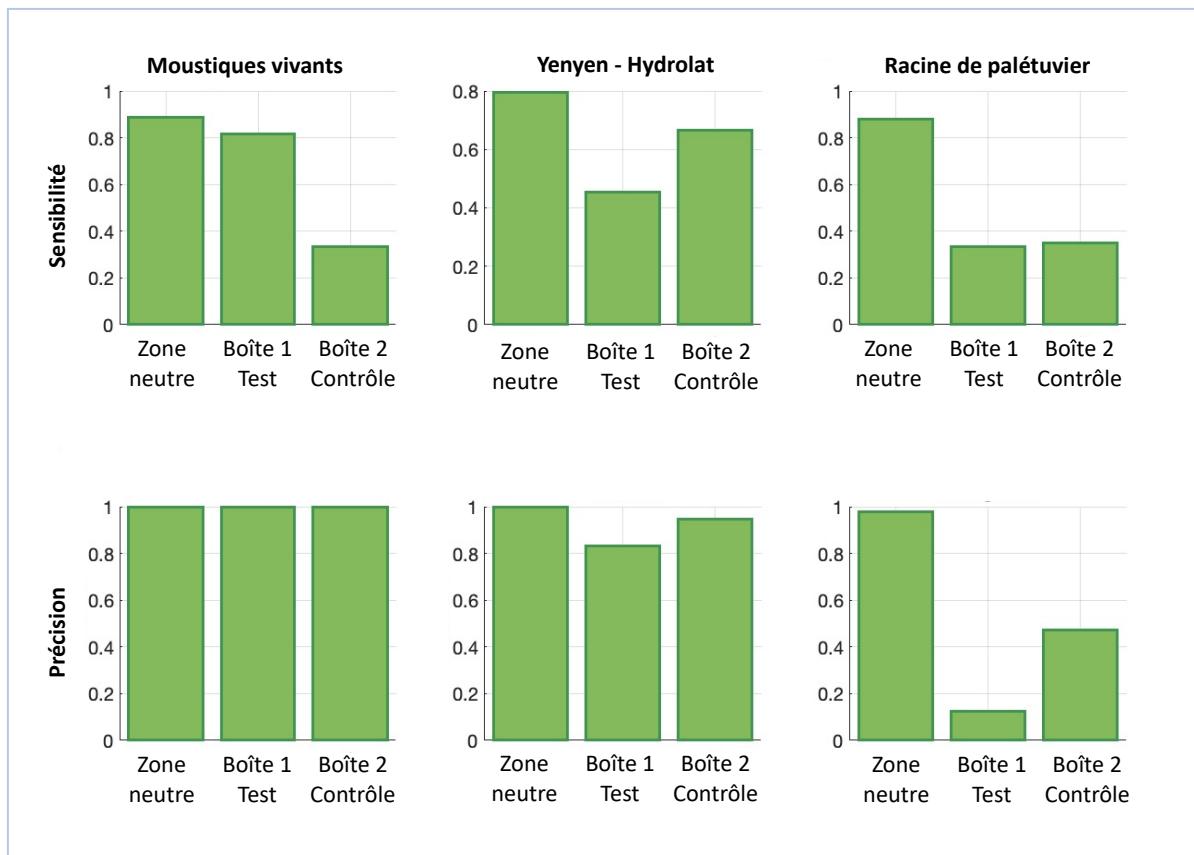


Figure 62 Marge d'erreur de l'algorithme, par lieu et par expérimentation.

Seules les expérimentations comme celles avec les moustiques (*Aedes* sp. et les *Culex* sp.) vivants ou l'hydrolat de *Culicoides* sp. ont subi une phase d'apprentissage manuelle. Les autres expérimentations n'ayant pas subit ce traitement, comme par exemple l'expérimentation avec les racines de palétuvier (Figure 62), ont des erreurs de sensibilité et de précision importantes. Concernant les expérimentations avec les moustiques vivants ou l'hydrolat de *Culicoides* sp., l'erreur de sensibilité reste importante. L'algorithme ne détecte pas toujours des Gerroidea dans les boîtes.

Les résultats présentés en amont, sur les Gerroidea testés avec des moustiques vivants, ne peuvent donc pas être pris en compte étant donnée la marge d'erreur importante de détection entre les deux boîtes.

L'ensemble de ces résultats préliminaires sont des pistes expérimentales. Pour obtenir des résultats avec une marge d'erreur de l'algorithme plus faible, il est nécessaire de prendre en

compte plusieurs points, que ce soit lors de la mise en place du dispositif expérimental ou lors de la création des commandes de l'algorithme.

Les points à améliorer sur le dispositif expérimental sont les suivants :

- Le dispositif expérimental doit être fixe et ne pas varier d'une vidéo à une autre ;
- Chaque expérimentation doit avoir une vidéo « base » de contrôle et une vidéo test de la même durée pour que les données puissent être comparées. Les vidéos doivent commencer lorsque tout est stable autour et dans le dispositif expérimental.

Les points à prendre en compte avec l'algorithme :

- Il est nécessaire de réaliser une phase d'apprentissage pour chaque expérimentation ;
- Il est également nécessaire de réaliser une estimation manuelle de la robustesse pour chaque expérimentation.

Partie IV : Conclusion et perspectives

Ces recherches sur les Gerroidea Leach, 1815 de Guadeloupe sont pionnières pour l'île, aucune étude n'avait auparavant analysé les espèces présentes en mangrove et milieux marécageux. Pourtant, la Guadeloupe est la seconde île française avec la plus grande superficie de mangrove, il semble donc nécessaire d'améliorer les connaissances de ce milieu afin de mieux le connaître, pour mieux le préserver. Au cours de cette thèse, neuf nouvelles espèces de punaise aquatiques ont été observées pour la première fois en Guadeloupe : *Brachymetra albinervia* (Amyot & Serville, 1843), *Halobates micans* Eschscholtz, 1822, *Limnogonus franciscanus* (Stål, 1859), *Microvelia pulchella* Westwood, 1834, *M. longipes* Uhler, 1894, *Rhagovelia plumbea* Uhler, 1894, *Rheumatobates imitator* (Uhler, 1894), *R. mangrovensis* (China, 1943) et *R. trinitatis* (China, 1943). Si certaines espèces comme *Limnogonus franciscanus*, *Microvelia pulchella* et *Rheumatobates imitator* ont déjà été relevées en milieux aquatiques d'eau douce, ça n'était pas le cas dans la mangrove et les milieux marécageux à saumâtres et leurs distributions étaient mal connues. Grâce aux prospections, la répartition des Gerroidea dans le Petit et Grand-Cul-de-Sac-Marin, en Grande-Terre, mais aussi à Marie-Galante dans les différents milieux aquatiques de l'île a pu être déterminée et cartographiée. *Limnogonus franciscanus* est une espèce ubiquiste que l'on retrouve aussi bien dans les mares d'eau douce que dans la mangrove à l'embouchure des cours d'eau. Sa grande taille lui permet de cohabiter avec d'autres Gerroidea telles que *Brachymetra albinervia*, *Microvelia pulchella* et *M. longipes* ou encore *Rheumatobates imitator*. À contrario, des espèces comme *Halobates micans*, *Rhagovelia plumbea*, *Rheumatobates mangrovensis* ou *R. trinitatis* occupent des habitats bien spécifiques. *Halobates micans* et *R. plumbea* sont des espèces uniquement marines. *Halobates micans* est une espèce pélagique qui n'a été découverte en Guadeloupe qu'à l'occasion d'un échouage sur la plage d'Anse Maurice sur la côte Atlantique. *Rhagovelia plumbea*, quant à elle, vit sur les zones côtières du Grand-Cul-de-Sac-Marin et les îlots de mangroves isolés. *Rheumatobates trinitatis* est également une espèce marine qui peut occasionnellement partager son habitat avec *R. plumbea*, mais va préférer les milieux plus abrités de la houle comme les criques ou les petites baies. *Rhagovelia plumbea* et *Rheumatobates trinitatis* se partagent donc le littoral à mangrove en fonction de leurs capacités d'adaptation aux différentes conditions offertes par les milieux, entre des zones non abritées par les intempéries et d'autres plus abritées. *Rheumatobates mangrovensis* n'a été observée qu'à l'embouchure de la Grande-Rivière à

Goyaves en petits groupes d'individus. Cette espèce ne semble pas partager son habitat et semble avoir trouvé une niche écologique qui lui est spécifique, à savoir, le seul cours d'eau avec un fort débit qui se jette dans la baie du Grand-Cul-de-Sac-Marin.

La détermination de ces insectes a pu se faire en grande partie grâce aux clés de détermination existantes. Cependant, ces clés de détermination sont anciennes et les cas de dimorphismes sexuel ou pterigisme ne sont pas évidents à prendre en compte. Par exemple, le cas de la découverte des femelles du genre *Rheumatobates* avec des ailes n'est pas pris en compte par les clés de détermination. Cette question reste encore en suspens. De plus, il n'existe que peu de données ADN dans la base de données du NCBI pour permettre une identification de ces espèces avec cet outil. La taxonomie intégrative n'est pas évidente pour ces familles. Il serait donc intéressant à l'avenir de créer une clé de détermination des Gerroidea spécifique à la Guadeloupe, d'accroître les données ADN dans les bases de données et d'éventuellement travailler avec des techniques comme le MALDI-TOF. Cette dernière technique permet de créer une base de données des courbes protéïniques pour chaque espèce (LAROCHE *et al.*, 2018). Ainsi, grâce à une patte, une tête ou un insecte complet, il est possible de déterminer l'espèce si sa courbe protéïnique est enregistrée dans la base de données. Cependant, l'usage du MALDI-TOF nécessite malgré tout une bonne détermination taxonomique en amont avec création de voucher pour chaque individu testé.

En sus d'une meilleure connaissance sur la répartition des Gerroidea, des connaissances sur leur biologie ont pu être approfondies. La mise en évidence de la bactérie *Wolbachia* chez les Veliidae et Gerridae de l'île est également une première pour la Guadeloupe. Ainsi, les Gerroidea sont infectés par trois souches de *Wolbachia* nouvellement décrite. *Limnogonus franciscanus* et *Rheumatobates trinitatis* sont infectés par la même souche wLfran. *Rheumatobates mangrovensis* a une souche qui lui est spécifique wRmang. Si ces trois espèces se sont avérées être infectées par *Wolbachia* lors de chaque prélèvement, ça n'est pas le cas des autres espèces. Chez *Rhagovelia plumbea*, un individu sur deux était infecté par la bactérie et un seul individu a pu être séquencé. Cet individu était infecté par une souche déjà présente chez un thrips et une coccinelle, la souche wDpus. Le cas de *Rheumatobates imitator* est encore différent. Son taux d'infection à la bactérie semble plus élevé et il s'avère que la souche régulièrement observée a déjà été étudiée sur un moustique du genre *Culex* par le CIRAD (D.

F. MEYER et N. PAGES, communication personnelle). Après des recherches supplémentaires sur un cortège d'Arthropodes pouvant être de potentielles proies pour les Gerroidea, il s'avère que deux espèces de fourmis et des araignées ont été prélevées positives à *Wolbachia*. Cependant, les résultats montrent que les souches présentes sur ces Arthropodes sont respectivement spécifiques à chacune. Outre le cas d'une souche commune entre *Rheumatobates imitator* et un *Culex* sp., qui laisse envisager une potentiel transmission horizontale par la prédation, il semblerait que dans la plupart des autres situations la transmission de *Wolbachia* soit verticale. Si l'on retrouve des souches de *Wolbachia* similaires entre *Limnogonus franciscanus* et *R. trinitatis* ou chez deux espèces de fourmis différentes, cela pourrait être lié à une convergence évolutive.

Cependant, la piste de la transmission horizontale n'est pas à écarter. La proposition d'expérimentation in-vivo de transmission de *Wolbachia* entre des *Culex* sp. infectés et *R. imitator* reste à explorer. Le dispositif expérimental qui a été développé au cours de ce travail peut être amélioré. En outre, une meilleure connaissance de la distribution de *Wolbachia* chez les Arthropodes de Guadeloupe et une meilleure connaissance de la prévalence de la bactérie pour chaque population pourrait permettre de mieux identifier les modes de transmission de *Wolbachia*. *Brachymetra albinervia*, *Halobates micans* et *Microvelia pulchella* se sont avérées être non infectées à *Wolbachia* au cours de ces recherches, mais très peu d'individus ont été analysés. Ainsi, comme *Rhagovelia plumbea*, il est possible que ces espèces soient très faiblement infectées. L'usage de la technique PCR MLST qui combine un plus grand nombre de séquences différentes permettrait d'avoir une approche plus sensible et ainsi permettre d'améliorer les connaissances sur l'infection par *Wolbachia* chez ces Gerroidea. Par ailleurs, le séquençage complet du génome des souches *wRimi*, *wLfran* et *wRmang* est actuellement en cours et permettra à l'avenir d'identifier plus facilement ces souches dans d'autres populations.

Enfin, d'autres pistes de réflexion sur la biologie des Gerroidea ont été partiellement explorées au cours de la thèse, avec la mise en place de deux méthodes qui ont été développées spécifiquement pour ces recherches ; (1) une pour étudier la présence des sphérocristaux et (2) l'autre pour identifier la potentielle attractivité olfactive des Gerroidea.

Ainsi, des concrétions sphériques ou sphérocristaux, ont été observés au MEB dans les tissus digestifs de *Rhagovelia plumbea* et *Rheumatobates trinitatis*. Dans cette étude préliminaire, seule la composition de quelques sphérocristaux de *R. trinitatis* ont pu être analysés à l'EDX au MEB en mode STEM. Quelques éléments traces métalliques ont été retrouvés dans ces sphérocristaux, de la silice et de l'aluminium. Les punaises aquatiques d'eau douce ont déjà été étudiés comme bio-indicateur environnemental. Dans la mesure où ces insectes sont carnivores et détritivores, ils sont au bout de la chaîne alimentaire. Il serait donc pertinent de poursuivre cette étude et d'accroître le nombre d'analyses pour différentes espèces mais également sur différents sites de prélèvements où des recherches sur la composition chimique ont déjà été faites en Guadeloupe.

Par ailleurs, la piste de l'attractivité olfactive chez les Gerroidea a été explorée. Aucune documentation ne permet très clairement de dire comment les Gerroidea font pour détecter leurs proies ou pour chercher un gîte de ponte. Ainsi, des proies telles que des moustiques (*Aedes* sp. et *Culex* sp.) et des *Culicoides* sp., mais aussi des racines de palétuviers ont été distillées (macérations et hydrolats) puis proposées à des Gerroidea dans un dispositif expérimental développé en laboratoire. Les Gerroidea étudiés pouvaient choisir d'aller soit dans une boîte avec un produit proposé, soit dans la boîte de contrôle. Le dispositif était filmé et les films ont été analysés avec un algorithme afin d'étudier les tendances et vérifier si les Gerroidea avaient des préférences olfactives. Cette piste expérimentale est le fruit d'une collaboration entre plusieurs chercheurs tel que Mathieu BONNEAU (mathématicien) et Gérardo CEBRIAN-TORREJON (chimiste). Ce travail de collaboration va se poursuivre après la thèse avec Manuel CLERGUE (informaticien) et plusieurs stagiaires (Aymeric LAURETTA-PERONNE et Ema LUKAS) afin d'améliorer le dispositif expérimental et d'optimiser l'algorithme d'analyse d'images.

Au cours de ces recherches à visées exploratoires, de nombreuses pistes de réflexion ont été expérimentées et de nombreuses autres restent encore sans réponse. Par exemple, la piste de l'alimentation des Gerroidea n'a pas pu être explorée. En analysant la composition du tube digestif des Gerroidea, après dissection et analyses des séquences du gène COI présents, il serait possible de déterminer ce qu'a consommé l'insecte. Cette approche a été développée

très récemment sur des acariens d'eau douce. Grâce au séquençage nouvelle génération de la composition de leur tube digestif, il a été possible de révéler le cortège faunistique des mares où les acariens vivaient, mais également de confirmer que les acariens se nourrissent des larves de moustiques (VASQUEZ *et al.*, 2021).

Outre ces potentiels pistes d'études à explorer, cette thèse a permis de mettre en évidence la diversité entomologique des milieux humides de Guadeloupe. Ainsi, une meilleure connaissance de cette diversité est mise en valeur, grâce à des connaissances plus précises de la distribution de ces insectes sur le territoire et sur leur biologie.

Bibliographie

- ALI H., MUHAMMAD A. & HOU Y., 2018. – Absence of *Wolbachia* in red palm weevil, *Rynchophorus ferrugineus* olivier (coleoptera: curculionidae): a pcr-based approach. *Applied Ecology and Environmental Research*, **16** (2) : 1819-1833 doi : 10.15666/aeer/1602_18191833.
- ALIOTA M. T., PEINADO S. A., VELEZ I. D. & OSORIO J. E., 2016. – The wMel strain of *Wolbachia* reduces transmission of zika virus by *Aedes aegypti*. *Scientific Reports*, **6** : 28792 doi : 10.1038/srep28792.
- AMYOT C.-J.-B. & SERVILLE A., 1843. – *Histoire Naturelle des Insectes Hémiptères*. Librairie Encyclopédique de Roret., Paris, France, 676 p.
- ANDERSEN N. M., 1982. – *The semiaquatic bugs (Hemiptera - Gerromorpha)*. Phylogeny, adaptations, biogeography and classification. Scandinavian Science Press LTD., Klampenborg, Danemark, 455 p.
- , 1999. – *Microvelia polhemi*, n. sp. (Heteroptera: Veliidae) from Dominican amber: the first fossil record of a phytotelmic Water-striders. *Journal of the New York Entomological Society*, **107** (2) : 135-144.
- , 2001. – Fossil Water-striders in the Oligocene/Miocene Dominican amber (Hemiptera: Gerromorpha). *Insect Systematics & Evolution*, **31** (4) : 411-431.
- ANDERSEN N. M. & CHENG L., 2004. – The marine insect *Halobates* (Heteroptera: Gerridae): biology, adaptations, distribution, and phylogeny. *Oceanography and Marine Biology*, **42** : 119-180 doi : 10.1201/9780203507810.ch5.
- ANDERSEN N. M. & POINAR G. O., 1998. – A marine Water-striders (Hemiptera: Veliidae) from Dominican amber. *Insect Systematics & Evolution*, **29** (1) : 1-9 doi : 10.1163/187631298X00131.
- ANDERSEN N. M. & POLHEMUS J. T., 1976. – *Water-striders (Hemipter: Gerridae, Veliidae, etc...)*. Dans : Cheng L. *Marine Insects*. Amsterdam - Oxford, p. 187-224.
- ASIMAKIS E. D., DOUDOUMIS V., HADAPAD A. B., HIRE R. S., BATARGIAS C., NIU C., KHAN M., BOURTZIS K. & TSIAMIS G., 2019. – Detection and characterization of bacterial endosymbionts in Southeast Asian tephritid fruit fly populations. *BMC Microbiology*, **19** (S1) : 1-18 doi : 10.1186/s12866-019-1653-x.
- ATYAME C. M., DELSUC F., PASTEUR N., WEILL M. & DURON O., 2011. – Diversification of *Wolbachia*

endosymbiont in the *Culex pipiens* mosquito. *Molecular Biology and Evolution*, **28** (10) : 2761-2772 doi : 10.1093/molbev/msr083.

ATYAME C. M., LABBÉ P., ROUSSET F., BEJI M., MAKOUNDOU P., DURON O., DUMAS E., PASTEUR N., BOUATTOUR A., FORT P. & WEILL M., 2015. – Stable coexistence of incompatible Wolbachia along a narrow contact zone in mosquito field populations. *Molecular Ecology*, **24** (2) : 508-521 doi : 10.1111/mec.13035.

BAKIRI E., 2021. – *Anatomie des Insectes*. Département de Biologie Animal, Université de Constantine.

BALDO L., DUNNING HOTOPP J. C., JOLLEY K. A., BORDENSTEIN S. R., BIBER S. A., CHOUDHURY R. R., HAYASHI C., MAIDEN M. C. J., TETTELIN H. & WERREN J. H., 2006. – Multilocus sequence typing system for the endosymbiont *Wolbachia pipiensis*. *Applied and Environmental Microbiology*, **72** (11) : 7098-7110 doi : 10.1128/AEM.00731-06.

BALDO L., PRENDINI L., CORTHALS A. & WERREN J. H., 2007. – *Wolbachia* are present in Southern African scorpions and cluster with supergroup F. *Current Microbiology*, **55** (5) : 367-373 doi : 10.1007/s00284-007-9009-4.

BALLAN-DUFRANÇAIS C., 1972. – Ultrastructure de l'iléon de *Blatella germanica* L. (Dictyoptere). *Zeitschrift für Zellforschung und mikroskopische Anatomie*, **133** : 163-179.

BALLAN-DUFRANÇAIS C., 2002. – Localization of metals in cells of pterygote insects. *Microscopy Research and Technique*, **56** : 403-420 doi : 10.1002/jemt.10041.

BANDI C., ANDERSON T. J. C., GENCHI C. & BLAXTER M. L., 1998. – Phylogeny of *Wolbachia* in filarial nematodes. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **265** : 2407-2413.

BARKA S., 2007. – Insoluble detoxification of trace metals in a marine copepod *Tigriopus brevicornis* (Müller) exposed to copper, zinc, nickel, cadmium, silver and mercury. *Ecotoxicology*, **16** : 491-502 doi : 10.1007/s10646-007-0155-z.

BERNADET C., TOURON-PONCET H., BARGIER N. & CEREGHINO R., 2014. – *Atlas des macroinvertébrés-benthiques des cours d'eau de Martinique et Guadeloupe*. DEAL Martinique Guadeloupe et Office de l'Eau, 220 p.

BERNARD D., 1995. – Metals in sediments from two lagoons off Guadeloupe, West Indies. *Marine Pollution Bulletin*, **30** (9) : 619-621.

BERNARD D., PASCALINE H. & JEREMIE J.-J., 1996. – Distribution and origin of hydrocarbons in

sediments from lagoons with fringing mangrove communities. *Marine Pollution Bulletin*, **32** (10) : 734-739 doi : 10.1016/0025-326X(96)00034-3.

BÉZIAT N. S., DUPERRON S., HALARY S., AZEDE C. & GROS O., 2021. – Bacterial ectosymbionts colonizing gills of two Caribbean mangrove crabs. *Symbiosis*, **85** (1) : 105-114 doi : 10.1007/s13199-021-00801-4.

BING X.-L., ZHAO D.-S., SUN J.-T., ZHANG K.-J. & HONG X.-Y., 2020. – Genomic analysis of *Wolbachia* from *Laodelphax striatellus* (Delphacidae, Hemiptera) reveals insights into its “Jekyll and Hyde” mode of infection pattern. *Genome Biology and Evolution*, **12** (2) : 3818-3831 doi : 10.1093/gbe/evaa006.

BOITEAU G. & VINCENT C., 2015. – Le radar harmonique portatif pour l’étude des déplacements d’insectes. *Bulletin de la Société entomologique du Québec*, **23** (1) : 14-17.

BONHEME I., ROUSTEAU A., IMBERT D. & SAUR É., 1998. – La forêt marécageuse à *Pterocarpus officinalis*. Sa situation en Guadeloupe. *Bois et forêts des tropiques*, **258** (4) : 59-68.

BONNEAU M., 2018. – *Bases génétiques et mécanismes cytologiques à l’origine de la diversité de l’incompatibilité cytoplasmique induite par Wolbachia chez le moustique Culex pipiens*. Montpellier : Université de Montpellier, France, 326 p.

BONNEAU M., BENET B., LABRUNE Y., BAILLY J., RICARD E. & CANARIO L., 2021. – Predicting sow postures from video images: Comparison of convolutional neural networks and segmentation combined with support vector machines under various training and testing setups. *Biosystems Engineering*, **212** (2021) : 19-29 doi : 10.1016/j.biosystemseng.2021.09.014.

BOUCHEREAU J.-L. & CHANTREL J., 2009. – Régime alimentaire de trois gerreidés et d’un sciaenidé dans une lagune à mangrove antillaise. *Cybium*, **33** (3) : 179-191.

BOUCHEREAU J.-L., CHAVES P. DE T. & MONTI D., 2008. – Factors structuring the ichthyofauna assemblage in a mangrove lagoon (Guadeloupe, French West Indies). *Journal of Coastal Research*, **24** (4) : 969-982 doi : 10.2112/06-0804.1.

BOUCHON C., LEMOINE S., DROMARD C. & BOUCHON-NAVARO Y., 2016. – Level of contamination by metallic trace elements and organic molecules in the seagrass beds of Guadeloupe Island. *Environmental Science and Pollution Research*, **23** : 61-72 doi : 10.1007/s11356-015-5682-1.

BOURGEOIS-LEBEL S., 1980. – *Contribution à la connaissance des « Callinectes » de la mangrove de Guadeloupe*. Université des sciences et techniques de Montpellier 2., Montpellier,

France, 155 p.

BOURGOIN T. & CAMPBELL B. C., 2002. – *Inferring a phylogeny for Hemiptera: falling into the « Autapomorphic Trap »*. Dans : *Zikaden - Leafhoppers Planthoppers and Cicadas (Insecta: Hemiptera: Auchenorrhyncha)*. Denisia, p. 67-82.

BOURGOIN T., STEFFEN-CAMPBELL J. D. & CAMPBELL B. C., 1997. – Molecular phylogeny of Fulgoromorpha (Insecta, Hemiptera, Archaeorrhyncha). The enigmatic Tettigometridae: evolutionary affiliations and historical biogeography. *Cladistics*, **13** : 204-224 doi : doi.org/10.1006/clad.1997.0039.

BOURGOIN T., SZWEDO J. & LEFEBVRE F., 2004. – *About Hemiptera phylogeny and classification*. Dans : *Fossil Planthoppers (Hemiptera: Fulgoromorpha) of the world*. Varsovie, Pologne, p. 209.

BRUYERE F. & QUESTEL Y., 2001. – *Étude de recensement des mares et canaux en Guadeloupe*. DIREN Guadeloupe, 65 p.

BUDAK M., KORKMAZ E. M. & BASIBUYUK H., 2011. – A molecular phylogeny of the Cephinae (Hymenoptera, Cephidae) based on mtDNA COI gene: a test of traditional classification. *ZooKeys*, **130** : 363-378 doi : 10.3897/zookeys.130.1466.

CAMPBELL N., REECE J., CAIN M., JACKSON R. & MINORSKY P., 2012. – *Biologie*. 9ème., Montreuil, France : Pearson France, 1480 p.

CANDAN S., KOÇAKOĞLU N. Ö. & SULUDERE Z., 2018. – Morphological and histological structure of the male reproductive system of the Water-striders *Gerris lacustris* (Linnaeus 1758) (Gerridae, Heteroptera). *Microscopy Research and Technique*, **81** (7) : 770-780 doi : <https://doi.org/10.1002/jemt.23035>.

CARAGATA E., DUTRA H. & MOREIRA L., 2016. – Inhibition of zika virus by *Wolbachia* in *Aedes aegypti*. *Microbial Cell*, **3** (7) : 293-295 doi : 10.15698/mic2016.07.513.

CÁRCAMO H. A., SPENCE J. R. & CÁRCAMO H. A., 1994. – Kin discrimination and cannibalism in Water-striders (Heteroptera: Gerridae): another look. *Oikos*, **70** (3) : 412-416 doi : 10.2307/3545779.

CARNAMA., 2020. – *Cartographie Nationale des Mangroves*. Pôle Relais des Zones Humides Tropicales.

CARNEIRO F. G., KEIM C. N., ACOSTA-AVALOS D. & FARINA M., 2013. – Elemental composition of biomineralized amorphous mineral granules isolated from ants: Correlation with

ingested mineral particles from the soil. *Micron*, **44** (2013) : 120-124 doi : 10.1016/j.micron.2012.05.008.

CASTILLO A. M., SALTONSTALL K., ARIAS C. F., CHAVARRIA K. A., RAMÍREZ-CAMEJO L. A., MEJÍA L. C. & DE LEÓN L. F., 2020. – The microbiome of neotropical Water-striders and its potential role in codiversification. *Insects*, **11** (9) : 578 doi : 10.3390/insects11090578.

CHABERT S., ALLEMAND R., POYET M., RIS M. & GIBERT P., 2013. – *Drosophila suzukii*, vers une lutte biologique contre ce ravageur des fruits rouges. *Phytoma, la santé des végétaux*, **660** : 34-38.

CHAVEZ-CROOKER P., POZO P., CASTRO H., DICE M. S., BOUTET I., TANGUY A., MORAGA D. & AHEARN G. A., 2003. – Cellular localization of calcium, heavy metals, and metallothionein in lobster (*Homarus americanus*) hepatopancreas. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Toxicology & Pharmacology*, **136** (2003) : 213-224 doi : 10.1016/S1532-0456(03)00213-8.

CHEMNITZ C., REHMER C., WENZ K., SCHIMPF M., BARTZ D. & STOCKMAR E., 2020. – *Insect Atlas 2020*. Heinrich Böll Foundation., Berlin, Allemagne, 60 p.

CHENG L., 1973. – Can *Halobates* dodge nets? By daylight? *Limnology and Oceanography*, **18** (4) : 663-665 doi : 10.4319/lo.1973.18.4.0663.

—., 1985. – Biology of *Halobates* (Heteroptera: Gerridae). *Annual Review of Entomology*, **30** : 111-135.

—., 1989. – Biogeography and phylogeny of the sea-skater *Halobates*. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, **7** (3) : 233-239 doi : 10.1007/BF02842613.

—., 2006. – A bug on the ocean waves (Heteroptera, Gerridae, *Halobates* Eschscholtz). *Denisia 19, zugleich Kataloge der OÖ, Landesmuseen. Neue Serie*, **50** (2006) : 1033-1040.

CHENG L. & ROUSSIS V., 1998. – Sex attractant in the marine insect *Trochopus plumbeus* (Heteroptera: Veliidae): a preliminary report. *Marine Ecology Progress Series*, **170** : 283-286 doi : 10.3354/meps170283.

CONJARD S., GARROUSTE R., GUSTAVE DIT-DUFLO S. & GROS O., 2021. – Mangrove semiaquatic bugs (Hemiptera: Gerroidea) from Guadeloupe in Lesser Antilles: first records and new data on species distribution. *Aquatic Insects*, **42** (3-4) : 239-246 doi : <https://doi.org/10.1080/01650424.2021.1933051>.

CORDEIRO I. & MOREIRA F. F. F., 2015. – New distributional data on aquatic and semiaquatic bugs

(Hemiptera: Heteroptera: Gerromorpha & Nepomorpha) from South America.

Biodiversity Data Journal, **3** : e4913 doi : 10.3897/BDJ.3.e4913.

CRUMIÈRE A. J. J., SANTOS M. E., SÉMON M., ARMISÉN D., MOREIRA F. F. F. & KHILA A., 2016. – Diversity in morphology and locomotory behavior is associated with niche expansion in the semi-aquatic bugs. *Current Biology*, **26** : 1-7 doi : 10.1016/j.cub.2016.09.061.

DA CUNHA F. M., CAETANO F. H., WANDERLEY-TEIXEIRA V., TORRES J. B., TEIXEIRA Á. A. C. & ALVES L. C., 2012. – Ultra-structure and histochemistry of digestive cells of *Podisus nigrispinus* (Hemiptera: Pentatomidae) fed with prey reared on bt-cotton. *Micron*, **43** (2012) : 245-250 doi : 10.1016/j.micron.2011.08.006.

DA MOTTA F. S., MOREIRA F. F. F., CRUMIÈRE A. J. J., SANTOS M. E. & KHILA A., 2018. – A new species of *Rhagovelia* Mayr, 1865 (Hemiptera: Heteroptera: Veliidae) from French Guiana, with new records of Gerromorpha from the country. *Zootaxa*, **4433** (3) : 520-530 doi : 10.11646/zootaxa.4433.3.7.

DAMGAARD J., 2008. – Phylogeny of the semiaquatic bugs (Hemiptera-Heteroptera, Gerromorpha). *Insect Systematics & Evolution*, **39** (4) : 431-460 doi : 10.1163/187631208788784264.

DAMGAARD J., ANDERSEN N. M., CHENG L. & SPERLING F. A. H., 2000. – Phylogeny of sea skaters, *Halobates* Eschscholtz (Hemiptera, Gerridae), based on mtDNA sequence and morphology. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **130** : 511-526 doi : 10.1111/j.1096-3642.2000.tb02199.x.

DAMGAARD J., BUZZETTI F. M., MAZZUCONI S. A., WEIR T. A. & ZETTEL H., 2010. – A molecular phylogeny of the pan-tropical pond skater genus *Limnogonus* Stål 1868 (Hemiptera-Heteroptera: Gerromorpha-Gerridae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **57** (2010) : 669-677 doi : 10.1016/j.ympev.2010.07.020.

DAMGAARD J. & COGNATO A. I., 2005. – Phylogeny and reclassification of species groups in *Aquarius* Schellenberg, *Limnopperus* Stål and *Gerris* Fabricius (Insecta: Hemiptera-Heteroptera, Gerridae): Phylogeny of Water-striders. *Systematic Entomology*, **31** : 93-112 doi : 10.1111/j.1365-3113.2005.00302.x.

DAMGAARD J., MOREIRA F. F. F., HAYASHI M., WEIR T. A. & ZETTEL H., 2012. – Molecular phylogeny of the pond treaders (Insecta: Hemiptera: Heteroptera: Mesovelidae), discussion of the fossil record and a checklist of species assigned to the family. *Insect Systematics &*

Evolution, **43** (2012) : 175-212 doi : 10.1163/1876312X04302004.

DAMGAARD J. & ZETTEL H., 2014. – *The water bugs (Hemiptera - Heteroptera: Gerromorpha Nepomorpha) of New Caledonia: Diversity, ecology and biogeographical significance.*

Dans : *Zoologia Neocaledonica 8. Biodiversity studies in New Caledonia*. Paris, France, p. 219-238.

DE KORT-GOMMERS M. & NIESER N., 1969. – Records of Antillean Water-striders (Heteroptera). *Studies on the fauna of Curaçao and other Caribbean islands*, **112** : 72-87.

DIAS JF. & LOPES CL., 2009. – Occurrence, distribution and abundance of *Halobates micans* Eschscholtz, 1822 (Heteroptera, Gerridae) along the southeastern Brazilian coast. *Brazilian Journal of Biology*, **69** (1) : 67-73 doi : 10.1590/S1519-69842009000100008.

DITRICH T. & PAPÁČEK M., 2016. – Differences in prey capture in semiaquatic bugs (Heteroptera: Gerromorpha): Prey capture in semiaquatic bugs. *Entomological Science*, **19** : 34-41 doi : 10.1111/ens.12165.

DOBSON S. L., BOURTZIS K., BRAIG H. R., JONES B. F., ZHOU W., ROUSSET F. & O'NEILL S. L., 1999. – *Wolbachia* infections are distributed throughout insect somatic and germ line tissues. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, **29** (1999) : 153-160 doi : 10.1016/S0965-1748(98)00119-2.

DOMINGOS A. R. & ARCIFA M. S., 2016. – Spatial and temporal distribution of gerrid (Heteroptera) and predation on microcrustaceans from a tropical shallow lake. *Brazilian Journal of Biology*, **77** (2) : 289-298 doi : 10.1590/1519-6984.12715.

DRAKE C. J. & VAN DOESBURG P. H., 1966. – Water-striders of the American genus *Trochopus* (Hemiptera: Veliidae). *Studies on the fauna of Suriname and other Guyanas*, **31** : 65-76.

DUKE N. C., 1992. – *Mangrove floristics and biogeography*. Dans : Robertson AI, Alongi DM. *Tropical Mangrove Ecosystems*, Washington D. C., États-Unis, p. 329. doi : 10.1029/CE041p0063.

DUPLOUY A., HURST G. D. D., O'NEILL S. L. & CHARLAT S., 2010. – Rapid spread of male-killing *Wolbachia* in the butterfly *Hypolimnas bolina*. *Journal of Evolutionary Biology*, **23** (2010) : 231-235 doi : 10.1111/j.1420-9101.2009.01891.x.

DURON O., BOUCHON D., BOUTIN S., BELLAMY L., ZHOU L., ENGELSTÄDTER J. & HURST G. D., 2008. – The diversity of reproductive parasites among arthropods: *Wolbachia* do not walk alone. *BMC Biology*, **6** (27) : 1-12 doi : 10.1186/1741-7007-6-27.

- DURON O., FORT P. & WEILL M., 2006. – Hypervariable prophage WO sequences describe an unexpected high number of *Wolbachia* variants in the mosquito *Culex pipiens*. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **273** (1585) : 495-502 doi : 10.1098/rspb.2005.3336.
- ESEMU S. N., DONG X., KFUSI A. J., HARTLEY C. S., NDIP R. N., NDIP L. M., DARBY A. C., POST R. J. & MAKEPEACE B. L., 2019. – Aquatic Hemiptera in Southwest Cameroon: biodiversity of potential reservoirs of *Mycobacterium ulcerans* and multiple *Wolbachia* sequence types revealed by metagenomics. *Diversity*, **11** (225) : 1-26 doi : 10.3390/d11120225.
- EWALD P. W., 1987. – Transmission modes and evolution of the parasitism-mutualism continuum. *Annals of the New York Academy of Sciences*, **503** (1) : 295-306 doi : 10.1111/j.1749-6632.1987.tb40616.x.
- FINE P. E. M., 1975. – Vectors and vertical transmission: an epidemiologic perspective. *Annals of the New York Academy of Sciences*, **266** (1) : 173-194 doi : 10.1111/j.1749-6632.1975.tb35099.x.
- FLORIANO C. F. B., MOREIRA F. F. F. & CONCEIÇÃO BISPO P. D., 2017. – South American species of *Stridulivelia* (Hemiptera: Heteroptera: Veliidae): identification key, diagnoses, illustrations, and updated distribution. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, **119** (1) : 24-46 doi : 10.4289/0013-8797.119.1.24.
- FLOWER J.-M., 2004. – *Déreglements durables de la dynamique de la végétation dans les mangroves des Petites Antilles : problèmes de régénération forestière après mortalité massive liée à des perturbations naturelles*. Guadeloupe : Université des Antilles, 238 p.
- FOLMER O., BLACK M., HOEH W., LUTZ R. & VRIJENHOEK R., 1994. – DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, **3** (5) : 294-299.
- FORERO D., 2008. – The systematics of the Hemiptera. *Revista Colombiana de Entomología*, **34** (1) : 1-21.
- FORTIN M., 2016. – *Influence de la bactérie féminisante Wolbachia sur le comportement de choix du partenaire et la fitness de son hôte Armadillidium vulgare*. Poitier : Université de Poitier, 227 p.
- FRICK K. E., 1949. – The biology of *Microvelia capitata* Guerin, 1857, in the Panama Canal Zone and its role as a predator on *Anopheline larvae* (Veliidae: Hemiptera). *Annals of the*

Entomological Society of America, **42** (1) : 77-100 doi : 10.1093/aesa/42.1.77.

FROMARD F., MICHAUD E. & HOSSAERT-MCKEY M., 2018. – *Mangrove. Une forêt dans la mer.* Le Cherche midi., Paris, France, 168 p.

FUNKHOUSER-JONES L. J., SEHNERT S. R., MARTÍNEZ-RODRÍGUEZ P., TORIBIO-FERNÁNDEZ R., PITA M., BELLA J. L. & BORDENSTEIN S. R., 2015. – *Wolbachia* co-infection in a hybrid zone: discovery of horizontal gene transfers from two *Wolbachia* supergroups into an animal genome. *PeerJ*, **3** : e1479 doi : 10.7717/peerj.1479.

GALKOWSKI C., 2016. – New data on the ants from the Guadeloupe (Hymenoptera, Formicidae). *Bulletin de la Societe Linneenne de Bordeaux*, **44** (1) : 25-36.

GALLIEN I., CAURANT F., BORDES M., BUSTAMANTE P., MIRAMAND P., FERNANDEZ B., QUELLARD N. & BABIN P., 2001. – Cadmium-containing granules in kidney tissue of the Atlantic white-sided dolphin *Lagenorhynchus acutus* off the Faroe Islands. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Toxicology & Pharmacology*, **130** (2001) : 389-395.

GARGOMINY O., TERCERIE S., REGNIER C., RAMAGE T., DUPONT P., DASZKIEWICZ P. & PONCET L., 2020. – *TAXREF v14.0, référentiel taxonomique pour la France.* UMS PatriNat, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France, 64p.

GARROUSTE R., 2015. – *Hémiptères de France, de Belgique, du Luxembourg et de Suisse.* Paris, France : Delachaux et Niestlé, 320 p.

GARROUSTE R. & HERVE C., 2009. – *La faune des insectes.* Dans : *Clipperton, environnement et biodiversité d'un microcosme océanique.* Paris, France, p. 309-324.

GEIER M. & BOECKH J., 1999. – A new Y-tube olfactometer for mosquitoes to measure the attractiveness of host odours. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **92** : 9-19 doi : 10.1046/j.1570-7458.1999.00519.x.

GENARO J. A. & JUARRERO C., 2010. – Carta informativa de los zoólogos de invertebrados de las Antillas. *Cocuyo*, **18** : 1-66.

GIBBS P. E., NOTT J. A., NICOLAIDOU A. & BEBJANNO M. J., 1998. – The composition of phosphate granules in the digestive glands of marine prosobranch gastropods: variation in relation to taxonomy. *Journal of Molluscan Studies*, **64** : 423-433 doi : 10.1093/mollus/64.4.423.

GILLIES M. T., 1980. – The role of carbon dioxide in host-finding by mosquitoes (Diptera: Culicidae): a review. *Bulletin of Entomological Research*, **70** : 525-532 doi : 10.1017/S0007485300007811.

- GŁOWSKA E., DRAGUN-DAMIAN A., DABERT M. & GERTH M., 2015. – New *Wolbachia* supergroups detected in quill mites (Acari: Syringophilidae). *Infection, Genetics and Evolution*, **30** (2015) : 140-146 doi : 10.1016/j.meegid.2014.12.019.
- GOINDIN D., CANNET A., DELANNAY C., RAMDINI C., GUSTAVE J., ATYAME C. & VEGA-RÚA A., 2018. – Screening of natural *Wolbachia* infection in *Aedes aegypti*, *Aedes taeniorhynchus* and *Culex quinquefasciatus* from Guadeloupe (French West Indies). *Acta Tropica*, **185** : 314-317 doi : 10.1016/j.actatropica.2018.06.011.
- GOODACRE S. L., MARTIN O. Y., THOMAS C. F. G. & HEWITT G. M., 2006. – *Wolbachia* and other endosymbiont infections in spiders: endosymbionts in spiders. *Molecular Ecology*, **15** (2) : 517-527 doi : 10.1111/j.1365-294X.2005.02802.x.
- GREAVES G. N., SIMKISS K., TAYLOR M. & BINSTED N., 1984. – The local environment of metal sites in intracellular granules investigated by using X-ray-absorption spectroscopy. *Biochemical Journal*, **221** (3) : 855-868 doi : 10.1042/bj2210855.
- GRIMONPREZ A., MOLZA A., LAURENT M. C. Z., MANSOT J.-L. & GROS O., 2018. – *Thioautotrophic ectosymbiosis* in *Pseudovorticella* sp., a peritrich ciliate species colonizing wood falls in marine mangrove. *European Journal of Protistology*, **62** : 43-55 doi : 10.1016/j.ejop.2017.11.002.
- GROS O., BISQUÉ L., SADJAN M., AZEDE C., JEAN-LOUIS P. & GUIDI-RONTANI C., 2018. – First description of a new uncultured purple sulfur bacterium colonizing marine mangrove sediment in the Caribbean: *Halochromatium*-like PSB from Guadeloupe. *Comptes Rendus Biologies*, **341** (7-8) : 387-397 doi : 10.1016/j.crvi.2018.07.001.
- GROS-DEORMEAUX J.-R., 2012. – La biodiversité dans des territoires insulaires, approche théorique et perspectives de développement. *Développement durable et territoires*, **3** (1) doi : 10.4000/developpementdurable.9241.
- GUO Z., LI X., HE Z., YANG Y., WANG W., ZHONG C., GREENBERG A. J., WU C.-I., DUKE N. C. & SHI S., 2018. – Extremely low genetic diversity across mangrove taxa reflects past sea level changes and hints at poor future responses. *Global Change Biology*, **24** (4) : 1741-1748 doi : 10.1111/gcb.13968.
- GUTHRIE D. M., 1961. – The anatomy of the nervous system in the genus *Gerris* (Hemiptera-Heteroptera). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, **244** (708) : 65-102 doi : 10.1098/rstb.1961.0006.

- HAMIDI R., SCHMIDT-BUESSER D., COUZI P., LHERMINIER B., KHFIF K. & AVAND-FAGHIH A., 2013. – *Piegeage olfactif du Charançon rouge du palmier : bases, bonnes pratiques, limites et perspectives*. Dans : *Afpp – 3ème conférence sur l'entretien des espaces verts, jardins, gazons, forêts, zones aquatiques et autres zones non agricoles*. Toulouse, France, p. 12.
- HAQSHENAS G., TERRADAS G., PARADKAR P. N., DUCHEMIN J.-B., McGRAW E. A. & DOERIG C., 2019. – A role for the insulin receptor in the suppression of dengue virus and zika virus in *Wolbachia*-infected mosquito cells. *Cell Reports*, **26** (3) : 529-535.e3 doi : 10.1016/j.celrep.2018.12.068.
- HECKMAN C. W., 1983. – Comparative morphology of arthropod exterior surfaces with the capability of binding a film of air underwater. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, **68** (5) : 715-736 doi : 10.1002/iroh.3510680515.
- , 2011. – *Encyclopedia of South American aquatic insects: Hemiptera - Heteroptera*. Dordrecht : Springer Netherlands, 691 p. doi : 10.1007/978-94-007-0705-4.
- HENDERSON P. A., 2001. – *Ecological methods*. Dans : John Wiley & Sons, Ltd. *Encyclopedia of life sciences*. Université d'Oxford, Angleterre, p. 1-4.
- HERRING L., 1961. – The Genus *Halobates* (Hemiptera: Gerridae). *Pacific Insects*, **3** (2-3) : 223-305 doi : 10.33338/ef.83938.
- HILGENBOECKER K., HAMMERSTEIN P., SCHLATTMANN P., TELSCHOW A. & WERREN J. H., 2008. – How many species are infected with *Wolbachia*? – a statistical analysis of current data: *Wolbachia* infection rates. *FEMS Microbiology Letters*, **281** (2) : 215-220 doi : 10.1111/j.1574-6968.2008.01110.x.
- HOWARD B., MITCHELL P. C. H., RITCHIE A., SIMKISS K. & TAYLOR M., 1981. – The composition of intracellular granules from the metal-accumulating cells of the common garden snail (*Helix aspersa*). *Biochemical Journal*, **194** (2) : 507-511 doi : 10.1042/bj1940507.
- HUGHES G. L., ALLSOPP P. G., BRUMBLEY S. M., WOOLFITT M., McGRAW E. A. & O'NEILL S. L., 2011. – Variable infection frequency and high diversity of multiple strains of *Wolbachia pipiensis* in *Perkinsiella* Planthoppers. *Applied and Environmental Microbiology*, **77** (6) : 2165-2168 doi : 10.1128/AEM.02878-10.
- HUNGERFORD H. B., 1954. – The Genus *Rheumatobates* Bergroth (Hemiptera-Gerridae). *The University of Kansas Science Bulletin*, **36** (7) : 529-588.
- VANDEN HURK A. F., HALL-MENDELIN S., PYKE A. T., FRENTIU F. D., McELROY K., DAY A., HIGGS S. & O'NEILL

- S. L., 2012. – Impact of *Wolbachia* on infection with chikungunya and yellow fever viruses in the mosquito vector *Aedes aegypti*. *PLoS Neglected Tropical Diseases*, **6** (11) : e1892 doi : 10.1371/journal.pntd.0001892.
- IMBERT D., 2002. – Impact des ouragans sur la structure et la dynamique forestières dans les mangroves des Antilles. *Bois et forêts des tropiques*, **273** (3) : 69-78.
- IMBERT D., ROUSTEAU A. & SCHERRER P., 2000. – Ecology of mangrove growth and recovery in the Lesser Antilles: state of knowledge and basis for restoration projects. *Restoration Ecology*, **8** (3) : 230-236 doi : 10.1046/j.1526-100x.2000.80034.x.
- IMYIM A., 2000. – *Méthodologie d'évaluation environnementale des déchets stabilisés/solidifiés par liants hydrauliques*. Lyon, France : Institut National des Sciences Appliquées, 500 p.
- IRELAND M. P. & RICHARDS K. S., 1977. – The occurrence and localisation of heavy metals and glycogen in the earthworms *Lumbricus rubellus* and *Dendrobaena rubida* from a heavy metal site. *Histochemistry*, **51** (2-3) : 153-166 doi : 10.1007/BF00567221.
- JAWARA M., AWOLOLA T. S., PINDER M., JEFFRIES D., SMALLEGANGE R. C., TAKKEN W. & CONWAY D. J., 2011. – Field testing of different chemical combinations as odour baits for trapping wild mosquitoes in the gambia. *PLoS ONE*, **6** (5) : e19676 doi : 10.1371/journal.pone.0019676.
- KAISER L., COUTY A. & PEREZ-MALUF R., 2009. – Chapitre 3 Dynamic use of fruit odours to locate host larvae. *Advances in Parasitology*. **70** : 67-95. doi : 10.1016/S0065-308X(09)70003-X.
- KARUT K., CASTLE S. J., KARUT S. T. & KARACA M. M., 2020. – Secondary endosymbiont diversity of *Bemisia tabaci* and its parasitoids. *Infection, Genetics and Evolution*, **78** : 104104 doi : 10.1016/j.meegid.2019.104104.
- KHILA A., ABOUHEIF E. & ROWE L., 2014. – Comparative functional analyses of ultrabithorax reveal multiple steps and paths to diversification of legs in the adaptive radiation of semi-aquatic insects. *Evolution*, **68** (8) : 2159-2170 doi : 10.1111/evo.12444.
- KIER G., KREFT H., LEE T. M., JETZ W., IBISCH P. L., NOWICKI C., MUTKE J. & BARTHLOTT W., 2009. – A global assessment of endemism and species richness across island and mainland regions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **106** (23) : 9322-9327 doi : 10.1073/pnas.0810306106.
- KIRKALDY G. W. & TORRE-BUENO J. R. DE LA., 1909. – A catalogue of the American aquatic and semi-

aquatic Hemiptera. *Proceedings of the Entomological Society of Washingtoni*, **10** : 173-213.

KOSCHIER E. H., NIELSEN M.-C., SPANGL B., DAVIDSON M. M. & TEULON D. A. J., 2017. – The effect of background plant odours on the behavioural responses of *Frankliniella occidentalis* to attractive or repellent compounds in a Y-tube olfactometer. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **163** (2) : 160-169 doi : 10.1111/eea.12566.

KUPPER M., STIGLOHER C., FELDHAAR H. & GROSS R., 2016. – Distribution of the obligate endosymbiont *Blochmannia floridanus* and expression analysis of putative immune genes in ovaries of the carpenter ant *Camponotus floridanus*. *Arthropod Structure & Development*, **45** (5) : 475-487 doi : 10.1016/j.asd.2016.09.004.

LAMBS L., BOMPY F., IMBERT D., CORENBLIT D. & DULORMNE M., 2015. – Seawater and freshwater circulations through coastal forested wetlands on a caribbean island. *Water*, **7** (12) : 4108-4128 doi : 10.3390/w7084108.

LAROCHE M., BÉRENGER J.-M., GAZELLE G., BLANCHET D., RAOULT D. & PAROLA P., 2018. – MALDI-TOF MS protein profiling for the rapid identification of Chagas disease triatomine vectors and application to the triatomine fauna of French Guiana. *Parasitology*, **145** (5) : 665-675 doi : 10.1017/S0031182017001342.

LATREILLE P. A., 1810. – *Considérations générales sur l'ordre naturel des animaux composant les classes des crustacés, des arachnides, et des insectes : avec un tableau méthodique de leurs genres, disposés en familles*. Paris, France : F. Schoell, 460 p.

LE CLEC'H W., CHEVALIER F. D., GENTY L., BERTAUX J., BOUCHON D. & SICARD M., 2013. – Cannibalism and predation as paths for horizontal passage of *Wolbachia* between terrestrial Isopods. *PLoS ONE*, **8** (4) : e60232 doi : 10.1371/journal.pone.0060232.

LE V.-D., DANG C.-H., NGUYEN C.-H., NGUYEN H.-U. & NGUYEN T.-D., 2021. – Synthesis of β -methyl alcohols: influence of alkyl chain length on diastereoselectivity and new attractants of *Rhynchophorus ferrugineus*. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, **69** (21) : 5882-5886 doi : 10.1021/acs.jafc.1c01875.

LECOINTRE G. & LE GUYADER H., 2017 – *Classification phylogénétique du vivant*. 4^{ème} édition. Belin : Paris, France, 543 p.

LEFOULON E., CLARK T., BORVETO F., PERRIAT-SANGUINET M., MOULIA C., SLATKO B. E. & GAVOTTE L., 2020. – Pseudoscorpion *Wolbachia* symbionts: diversity and evidence for a new supergroup S.

BMC Microbiology, **20** (1) : 188 doi : 10.1186/s12866-020-01863-y.

LEPAGE D. & BORDENSTEIN S., 2013. – *Wolbachia*: can we save lives with a great pandemic? *Trends in parasitology*, **29** (8) : 385-393 doi : 10.1016/j.pt.2013.06.003.

LESUEUR T., 2019. – *Focus, Environnement et Santé*. Santé publique France, 116p.

LI F., LI P., HUA H., HOU M. & WANG F., 2020. – Diversity, tissue localization, and infection pattern of bacterial symbionts of the white-backed planthopper, *Sogatella furcifera* (Hemiptera: Delphacidae). *Microbial Ecology*, **79** (3) : 720-730 doi : 10.1007/s00248-019-01433-4.

LIBERTI J., SAPOUNTZIS P., HANSEN L. H., SØRENSEN S. J., ADAMS R. M. M. & BOOMSMA J. J., 2015. – Bacterial symbiont sharing in *Megalomyrmex* social parasites and their fungus-growing ant hosts. *Molecular Ecology*, **24** (12) : 3151-3169 doi : 10.1111/mec.13216.

LIPOVŠEK DELAKORDA S., LETOFSKY-PAPST I., NOVAK T., HOFER F. & PABST M. A., 2009. – Structure of the Malpighian tubule cells and annual changes in the structure and chemical composition of their spherites in the cave cricket *Troglophilus neglectus* Krauss, 1878 (Rhaphidophoridae, Saltatoria). *Arthropod Structure & Development*, **38** (4) : 315-327 doi : 10.1016/j.asd.2009.02.001.

LIPOVŠEK DELAKORDA S., NOVAK T., JANŽEKOVÍČ F., WEILAND N. & LEITINGER G., 2016. – Malpighian tubule cells in overwintering cave crickets *Troglophilus cavicola* (Kollar, 1833) and *T. neglectus* Krauss, 1879 (Rhaphidophoridae, Ensifera). *PLoS ONE*, **11** (7) : e0158598 doi : 10.1371/journal.pone.0158598.

LIU L., GUO Z., ZHONG C. & SHI S., 2018. – DNA barcoding reveals insect diversity in the mangrove ecosystems of the Hainan Island, China. *Genome*, **61** (11) : 797-806 doi : 10.1139/gen-2018-0062.

LO N., CASIRAGHI M., SALATI E., BAZZOCCHI C. & BANDI C., 2002. – How many *Wolbachia* supergroups exist? *Molecular Biology and Evolution*, **19** (3) : 341-346 doi : 10.1093/oxfordjournals.molbev.a004087.

LO N., PARASKEVOPOULOS C., BOURTZIS K., O'NEILL S. L., WERREN J. H., BORDENSTEIN S. R. & BANDI C., 2007. – Taxonomic status of the intracellular bacterium *Wolbachia pipiensis*. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, **57** (3) : 654-657 doi : 10.1099/ijss.0.64515-0.

LOBO-DA-CUNHA A., 1999. – Ultrastructural and cytochemical aspects of the basophilic cells in the hepatopancreas of *Aplysia depilans* (Mollusca, Opisthobranchia). *Tissue and Cell*, **31**

(1) : 8-16 doi : 10.1054/tice.1998.0014.

LU J., TAN L. & JIANG H., 2021. – Review on Convolutional Neural Network (CNN) applied to plant leaf disease classification. *Agriculture*, **11** (8) : 707 doi : 10.3390/agriculture11080707.

LUGO A. E. & SNEDAKER S. C., 1974. – The Ecology of Mangroves. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **5** (1) : 39-64 doi : 10.1146/annurev.es.05.110174.000351.

MADHAV M., PARRY R., MORGAN J. A. T., JAMES P. & ASGARI S., 2020. – *Wolbachia* endosymbiont of the Horn Fly (*Haematobia irritans irritans*): a Supergroup a strain with multiple horizontally acquired cytoplasmic incompatibility genes. *Applied and Environmental Microbiology*, **86** (6) doi : 10.1128/AEM.02589-19.

MANDEL M. J., ROSS C. L. & HARRISON R. G., 2008. – Do *Wolbachia* infections play a role in unidirectional incompatibilities in a field cricket hybrid zone? *Molecular Ecology*, **10** (3) : 703-709 doi : 10.1046/j.1365-294x.2001.01213.x.

MARECHAL P., 2011. – *Araignées des Antilles*. PLB Édition : Baie-Mahault, Guadeloupe, France, 64 p.

MATSUDA R., 1960. – Morphology, evolution and a classification of the Gerridae (Hemiptera-Heteroptera). *The University of Kansas science bulletin.*, **41** : 25-632 doi : 10.5962/bhl.part.15602.

MATTIO M. F., ARGÜELLO CARO E. B., RODRIGUERO M. S., DUMÓN A. D., ALEMANDRI V. M. & TRUOL G., 2015. – *Wolbachia* occurrence in Planthopper (Hemiptera: Delphacidae) vectors of cereal viruses in Argentina. *Journal of Economic Entomology*, **108** (4) : 1526-1530 doi : 10.1093/jee/tov140.

MEE P. T., WEEKS A. R., WALKER P. J., HOFFMANN A. A. & DUCHEMIN J.-B., 2015. – Detection of low-level cardinium and *Wolbachia* infections in Culicoides. *Applied and Environmental Microbiology*, **81** : 6177-6188 doi : doi:10.1128/AEM.01239-15.

MENARD I., 2007. – *Atlas des zones humides de Guadeloupe*. DEAL Guadeloupe, 141p.

MERÇOT H. & POINSOT D., 2009. – Infection by *Wolbachia*: from passengers to residents. *Comptes Rendus Biologies*, **332** (2-3) : 284-297 doi : 10.1016/j.crvi.2008.09.010.

MEURGEY F., 2011. – *Les Arthropodes continentaux de Guadeloupe : Synthèse bibliographique pour un état des lieux des connaissances.*, Rapport SHNLH pour le Parc National de Guadeloupe, 184 p.

MEURGEY F., GUEZENNEC C. & GUEZENNEC P., 2017. – *Insectes des Antilles*. PLB Édition : Baie-

Mahault, Guadeloupe, France, 128 p.

MEURGEY F. & RAMAGE T., 2020. – Challenging the Wallacean shortfall: A total assessment of insect diversity on Guadeloupe (French West Indies), a checklist and bibliography. *Insecta Mundi*, **0786** : 1-183.

MOLANO F., MONDRAGÓN S. P. & MORALES I., 2017. – A new species of *Rheumatobates* Bergroth (Hemiptera: Heteroptera: Gerridae) from mangroves of the Colombian Caribbean region, new records, and a key to species recorded from the country. *Zootaxa*, **4277** (2) : 252-260 doi : 10.11646/zootaxa.4277.2.5.

MOLANO F., MORALES I. & MOREIRA F. F. F., 2018. – Two new species and key to the *salina* group of the genus *Rhagovelia* Mayr, 1865 (Hemiptera: Heteroptera: Veliidae) from Colombia. *Zootaxa*, **4457** (2) : 305-314 doi : 10.11646/zootaxa.4457.2.6.

MOREIRA F. F. F. & BARBOSA J. F., 2011. – The Veliidae (Hemiptera: Heteroptera: Gerromorpha) from São Paulo State, Brazil: new species, description of the male of *Microvelia ioana* Drake & Hottes, 1952, and synonymous and distributional notes. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology*, **47** (3) : 297-311 doi : 10.1051/limn/2011010.

MOREIRA F. F. F., RIBEIRO J. R. I. & NESSIMIAN J. L., 2008. – A synopsis of the species of *Mesovelia* (Insecta: Heteroptera: Mesoveliidae) occurring in the floodplain of the Amazon River, Brazil, with redescriptions of *Mesovelia mulsanti* White and *M. zeteki* Harris & Drake. *Acta Amazonica*, **38** (3) : 539-550.

MOREIRA F. F. F., RODRIGUES H. D. D., SITES R. W., CORDEIRO I. & MAGALHÃES O. M., 2019. – *Order Hemiptera*. Dans : *Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates*. Elsevier, p. 175-216. doi : 10.1016/B978-0-12-804223-6.01001-5.

MOUEZA M., GROS O. & FRENKIEL L., 2006. – Embryonic development and shell differentiation in *Chione cancellata* (Bivalvia, Veneridae): an ultrastructural analysis. *Invertebrate Biology*, **125** (1) : 21-33 doi : 10.1111/j.1744-7410.2006.00036.x.

NEL A. & GARROUSTE R., 2010. – First semi-aquatic bugs Mesoveliidae and Hebridae (Hemiptera: Heteroptera: Gerromorpha) in Miocene Dominican amber. *Insect Systematics & Evolution*, **41** (2) : 93-102 doi : 10.1163/187631210X496822.

NIESER N., 1970. – Gerridae of Suriname and the Amazon, with additional records of other neotropical species. *Studies on the fauna of Suriname and other Guyanas*, **121** (47) : 94-138.

NIESER N. & ALKINS-KOO M., 1991. – *The water bugs of Trinidad & Tobago*. Zoology Department University West Indies, 131 p.

NUMMELIN M., 1997. – Wing dimorphism of a Water-strider *Limnogonus franciscanus* (Stål) (Heteroptera: Gerridae) in seasonal tropical climate. *Entomologica Fennica*, **8** : 167-170.

NUMMELIN M., LODENIUS M., TULISALO E., HIRVONEN H. & ALANKO T., 2007. – Predatory insects as bioindicators of heavy metal pollution. *Environmental Pollution*, **145** (1) : 339-347 doi : 10.1016/j.envpol.2006.03.002.

O'NEILL S. L., GIORDANO R., COLBERT A. M., KARR T. L. & ROBERTSON H. M., 1992. – 16S rRNA phylogenetic analysis of the bacterial endosymbionts associated with cytoplasmic incompatibility in insects. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **89** (7) : 2699-2702 doi : 10.1073/pnas.89.7.2699.

PAGÈS N., RE J., APRELON R., BIHAN M. L., GARDÈS L., VENAIL R., JACQUET-CRETIDES L., GIRAUD-GIRARD K. & MEYER D. F., 2019 – *Natural Wolbachia infection across Guadeloupe mosquito populations*. Caribbean Science and Innovation Meeting 2019.

PAN H., LI X., GE D., WANG S., WU Q., XIE W., JIAO X., CHU D., LIU B., XU B. & ZHANG Y., 2012. – Factors affecting population dynamics of maternally transmitted endosymbionts in *Bemisia tabaci*. *PLoS ONE*, **7** (2) : e30760 doi : 10.1371/journal.pone.0030760.

PASCAL P.-Y., BELLEMARE C., STERRER W., BOSCHKER H. T. S., GONZALEZ-RIZZO S. & GROS O., 2015. – Diet of *Haplognathia ruberrima* (Gnathostomulida) in a Caribbean marine mangrove. *Marine Ecology*, **36** (2) : 246-257 doi : 10.1111/maec.12296.

POLHEMUS J. T. & POLHEMUS D. A., 1991. – A review of the Veliid fauna of Bromeliads, with a key and description of a new species (Heteroptera: Veliidae). *Journal of the New York Entomological Society*, **99** (2) : 204-216.

—, 2008. – Global diversity of true bugs (Heteroptera; Insecta) in freshwater. *Hydrobiologia*, **595** (1) : 379-391 doi : 10.1007/s10750-007-9033-1.

PORTECOP J. & PETIT LE BRUN T., 2018. – *La mangrove et la forêt marécageuse des Antilles*. PLB Édition : Baie-Mahault, Guadeloupe, France, 128 p.

POURRET O., 2018. – On the necessity of banning the term “heavy metal” from the scientific literature. *Sustainability*, **10** (8) : 2879 doi : 10.3390/su10082879.

Ros V. I. D., FLEMING V. M., FEIL E. J. & BREEUWER J. A. J., 2009. – How diverse is the genus *Wolbachia*? Multiple-gene sequencing reveals a putatively new *Wolbachia* supergroup

recovered from spider mites (Acari: Tetranychidae). *Applied and Environmental Microbiology*, **75** (4) : 1036-1043 doi : 10.1128/AEM.01109-08.

ROSSITTO DE MARCHI B. & SMITH H. A., 2020. – Bacterial endosymbiont diversity among *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) populations in Florida. *Insects*, **11** (3) : 179 doi : 10.3390/insects11030179.

SAMPAIO R. T. DE M. & PY-DANIEL V., 1993. – A subfamília Gerrinae (Hemiptera: Heteroptera: Gerridae) na bacia hidrográfica do Rio trombetas, Pará, Brasil. *Acta Amazonica*, **23** (1) : 83-94 doi : 10.1590/1809-43921993231094.

SANAEI E., CHARLAT S. & ENGELSTÄDTER J., 2020. – *Wolbachia* host shifts: routes, mechanisms, constraints and evolutionary consequences. *Biological reviews*, **96** : 433-453 doi: 10.1111/bru.12663

SANTOS H. P., ROST-ROSKOWSKA M., VILIMOVA J. & SERRÃO J. E., 2017. – Ultrastructure of the midgut in Heteroptera (Hemiptera) with different feeding habits. *Protoplasma*, **254** (4) : 1743-1753 doi : 10.1007/s00709-016-1051-2.

SASAKI K., 1988. – Intracellular Organelles with the scanning Electron Microscope. *Journal of Electron Microscopy*, **37** (3) : 171-173.

SAUR E., IMBERT D., ETIENNE J. & MIAN D., 1999. – Insect herbivory on mangrove leaves in Guadeloupe: effects on biomass and mineral content. *Hydrobiologia*, **413** : 89-93 doi : 10.1007/978-94-011-4078-2_9.

SAURAV G. K., DAIMEI G., RANA V. S., POPLI S. & RAJAGOPAL R., 2016. – Detection and localization of *Wolbachia* in *Thrips palmi* Karny (Thysanoptera: Thripidae). *Indian Journal of Microbiology*, **56** (2) : 167-171 doi : 10.1007/s12088-016-0567-7.

SCHILL R. O. & KÖHLER H.-R., 2004. – Energy reserves and metal-storage granules in the Hepatopancreas of *Oniscus asellus* and *Porcellio scaber* (Isopoda) from a metal gradient at Avonmouth, UK. *Ecotoxicology*, **13** (8) : 787-796 doi : 10.1007/s10646-003-4476-2.

SCHUH R. T. & SLATER J. A., 1995. – *True Bugs of the world (Hemiptera: Heteroptera)*. Cornell University Press : Ithaca, États Unis 336 p.

SHI C., BELLER L., DEBOUTTE W., YINDA K. C., DELANG L., VEGA-RÚA A., FAILLOUX A.-B. & MATTHIJNSSENS J., 2019. – Stable distinct core eukaryotic viromes in different mosquito species from Guadeloupe, using single mosquito viral metagenomics. *Microbiome*, **7** (1) : 121 doi : 10.1186/s40168-019-0734-2.

- SIMKISS K. & MASON A. Z., 1983. – *Metal ions: metabolic and toxic effects*. Dans : *The Mollusca, Environmental Biochemistry and Physiology*. Department of Zoology University of Reading Whiteknights, Angleterre : Elsevier, p. 101-164. doi : 10.1016/B978-0-12-751402-4.50011-X.
- SPALDING M., BLASCO F. & FIELD C., 1997. – *World Mangrove Atlas*. The International Society for Mangrove Ecosystems, Okinawa, Japon, 178 p.
- SPENCE J. R. & ANDERSEN N. M., 1994. – Biology of Water-striders: interactions between systematics and ecology. *Annual Review of Entomology*, (39) : 101-128 doi : doi:10.1146/annurev.en.39.010194.000533.
- STARMÜHLNER F. & THEREZIEN Y., 1982. – Résultats de la mission hydrobiologique austro-française de 1979 aux îles de la Guadeloupe, de la Dominique et de la Martinique (Petites Antilles). *Revue d'Hydrobiologie tropicale*, **15** (2) : 131-150.
- STONER A. W. & HUMPHRIS S. E., 1985. – Abundance and distribution of *Halobates micans* (Insecta: Gerridae) in the northwest Atlantic. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, **32** (6) : 733-739 doi : 10.1016/0198-0149(85)90076-7.
- STORK N. E., 2018. – How many species of insects and other terrestrial arthropods are there on earth? *Annual Review of Entomology*, **63** (1) : 31-45 doi : 10.1146/annurev-ento-020117-043348.
- SUN X.-Y., CUI L. & LI Z., 2007. – Diversity and phylogeny of *Wolbachia* infecting *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae) populations from China. *Environmental Entomology*, **36** (5) : 1283-1289.
- SUN X.-Y., WANG Y.-H., DONG Z.-E., WU H.-Y., CHEN P.-P. & XIE Q., 2018. – Identifying differential gene expression in wing polymorphism of adult males of the largest Water-strider: de novo transcriptome assembly for *Gigantometra gigas* (Hemiptera: Gerridae). *Journal of insect science (Tucson, Ariz.)*, **18** (6) : 1-10 doi : 10.1093/jisesa/iey114.
- SZWEDO J., BOURGOIN T. & LEFEBVRE F., 2004. – *Fossil Planthoppers (Hemiptera: Fulgoromorpha) of the World*. Jacek Szwedo., Varsovie, Pologne, 209 p.
- TAÏEB N. & VICENTE N., 1999. – Histochemistry and ultrastructure of the crypt cells in the digestive gland of *Aplysia punctata* (Cuvier, 1803). *Journal of Molluscan Studies*, **65** (4) : 385-398 doi : 10.1093/mollus/65.4.385.
- TAYLOR S. J., 2009. – Concurrent phenologies of three semiaquatic bugs (Heteroptera: Gerridae,

Veliidae) on a small river in central Illinois, USA. *Psyche: A Journal of Entomology*, **2009** : 1-5 doi : 10.1155/2009/562471.

THOMAS G., STENDER-SEIDEL S. & BÖCKELER W., 1999. – Investigation of different ontogenetic stages of *Raillietiella* sp. (Pentastomida: Cephalobaenida): excretory functions of the midgut. *Parasitology Research*, **85** (4) : 274-279 doi : 10.1007/s004360050547.

TILLMAN J. A., SEYBOLD S. J., JURENKA R. A. & BLOMQUIST G. J., 1999. – Insect pheromones—an overview of biosynthesis and endocrine regulation. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, **29** (6) : 481-514 doi : 10.1016/S0965-1748(99)00016-8.

TIMMERMANS M. J. T. N., MARIËN J., ROELOFS D., VAN STRAALEN N. M. & ELLERS J., 2004. – Evidence for multiple origins of *Wolbachia* infection in springtails. *Pedobiologia*, **48** (2004) : 469-475 doi : 10.1016/j.pedobi.2004.07.008.

VAN BORM S., WENSELEERS T., BILLEN J. & BOOMSMA J. J., 2003. – Cloning and sequencing of *wsp* encoding gene fragments reveals a diversity of co-infecting *Wolbachia* strains in *Acromyrmex* leafcutter ants. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **26** (1) : 102-109 doi : 10.1016/S1055-7903(02)00298-1.

VASLET A., BOUCHON-NAVARO Y., LOUIS M. & BOUCHON C., 2010. – Fish assemblages in a mangrove shoreline lagoon of Guadeloupe (FWI): spatial and temporal distribution patterns along environmental gradients. *Société Française d'Ichtyologie*, **34** (1) : 115-127.

VASQUEZ A. A., MOHIDDIN O., LI Z., BONNICI B. L., GURDZIEL K. & RAM J. L., 2021. – Molecular diet studies of water mites reveal prey biodiversity. *PLoS ONE*, **16** (7) : e0254598 doi : 10.1371/journal.pone.0254598.

VOLLAND J.-M., 2010. – *Interaction durable Strombidae – Sporozoaires et fonctionnement de l'organe hôte de la relation: la glande digestive*. Université des Antilles, Pointe à Pitre, Guadeloupe, France, 178 p.

VOLLAND J.-M., BUSTAMANTE P., ALDANA ARANDA D. & GROS O., 2018. – The potential role of spherocrystals in the detoxification of essential trace metals following exposure to Cu and Zn in the fighting conch *Strombus (Lobatus) pugilis*. *BioMetals*, **31** (4) : 627-637 doi : 10.1007/s10534-018-0114-6.

VOLLAND J.-M., LECHAIRE J.-P., FREBOURG G., ALDANA ARANDA D., RAMDINE G. & GROS O., 2011. – Insight of EDX analysis and EFTEM: Are spherocrystals located in strombidae digestive gland implied in detoxification of trace metals? *Microscopy Research and Technique*, **75**

(4) : 425-432 doi : 10.1002/jemt.21073.

WANG G.-H., JIA L.-Y., XIAO J.-H. & HUANG D.-W., 2016. – Discovery of a new *Wolbachia* supergroup in cave spider species and the lateral transfer of phage WO among distant hosts. *Infection, Genetics and Evolution*, **41** : 1-7 doi : 10.1016/j.meegid.2016.03.015.

WANG X., XIONG X., CAO W., ZHANG C., WERREN J. H. & WANG X., 2020. – Phylogenomic analysis of *Wolbachia* strains reveals patterns of genome evolution and recombination. *Genome Biology and Evolution*, **12** (12) : 2508-2520 doi : 10.1093/gbe/evaa219.

WERREN J. H., 1997. – Biology of *Wolbachia*. *Annual Review of Entomology*, **42** (1) : 587-609 doi : 10.1146/annurev.ento.42.1.587.

WERREN J. H., BALDO L. & CLARK M. E., 2008. – *Wolbachia*: master manipulators of invertebrate biology. *Nature Reviews Microbiology*, **6** (10) : 741-751 doi : 10.1038/nrmicro1969.

WERREN J. H. & WINDSOR D. M., 2000. – *Wolbachia* infection frequencies in insects: evidence of a global equilibrium? *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **267** (1450) : 1277-1285 doi : 10.1098/rspb.2000.1139.

WERREN J. H., ZHANG W. & GUO L. R., 1995. – Evolution and phylogeny of *Wolbachia*: reproductive parasites of arthropods. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **261** (1360) : 55-63 doi : 10.1098/rspb.1995.0117.

WESTLAKE K. P., ROWE L. & CURRIE D. C., 2000. – Phylogeny of the Water-strider genus *Rheumatobates* (Heteroptera: Gerridae). *Systematic Entomology*, **25** (2) : 125-145 doi : 10.1046/j.1365-3113.2000.00098.x.

WOOLFIT M., ITURBE-ORMAETXE I., BROWNLIE J. C., WALKER T., RIEGLER M., SELEZNEV A., POPOVICI J., RANCÈS E., WEE B. A., PAVLIDES J., SULLIVAN M. J., BEATSON S. A., LANE A., SIDHU M., McMENIMAN C. J., McGRAW E. A. & O'NEILL S. L., 2013. – Genomic evolution of the pathogenic *Wolbachia* strain, wMelPop. *Genome Biology and Evolution*, **5** (11) : 2189-2204 doi : 10.1093/gbe/evt169.

YANG E., SON J. H., LEE S., JABLONSKI P. G. & KIM H.-Y., 2016. – Water striders adjust leg movement speed to optimize takeoff velocity for their morphology. *Nature Communications*, **7** (1) : 13698 doi : 10.1038/ncomms13698.

YANG X.-H., GONG Y.-H., XU X., YIN H.-Q. & ZHU D.-H., 2021. – The diversity, recombination and horizontal transmission of *Wolbachia* in spiders in China. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, **24** : 940-947 doi : 10.1016/j.aspen.2021.08.003.

YOKOYAMA M., 2013. – *The incomplete guide to the wildlife of Saint Martin*. Mark Yokoyama : Saint-Martin, France 131 p.

YUN Y., PENG Y., LIU F. & LEI C., 2010. – *Wolbachia* screening in spiders and assessment of horizontal transmission between predator and prey. *Neotropical Entomology*, **40** (2) : 164-169.

ZHAO G.-Z., ZHU T.-R., ZENG Y. & ZHU D.-H., 2021. – *Wolbachia* infection in six species of gall wasps and their parasitoids. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, **24** (1) : 21-25 doi : 10.1016/j.aspen.2020.11.004.

ZHOU W., 1998. – Phylogeny and PCR-based classification of *Wolbachia* strains using *wsp* gene sequences. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences*, **265** : 509-515.

ZUG R. & HAMMERSTEIN P., 2012. – Still a host of hosts for *Wolbachia*: analysis of recent data suggests that 40% of terrestrial arthropod species are infected. *PLoS ONE*, **7** (6) : e38544 doi : 10.1371/journal.pone.0038544.

Table des espèces

Nom scientifique, Nom vernaculaire	Nom d'auteur(s) et date	Classification taxonomique
Acari	Leach, 1817	(Animalia : Arachnida)
<i>Acinetobacter</i> sp.	Brisou & Prévot, 1954	(Bacteria : Pseudomanadales)
<i>Acraea althoffi</i>	Dewitz, 1889	(Lepidoptera : Nymphalidae)
<i>Acromyrmex insinuator</i>	Schultz <i>et al.</i> , 1998	(Hymenoptera : Formicidae)
<i>Acromyrmex octospinosus</i>	(Reich, 1793)	(Hymenoptera : Formicidae)
<i>Aedes aegypti</i>	Linné, 1762	(Diptera : Culicidae)
<i>Aedes</i> sp.	Meigen, 1818	(Diptera : Culicidae)
<i>Aliger gigas</i>	Linné, 1758	(Animalia : Mollusca)
<i>Alpaida</i> sp.	Pickard-Cambridge, 1889	(Araneae : Araneidae)
Annélides	Lamarck, 1802	(Animalia : Annelida)
<i>Annona glabra</i>	Linné, 1753	(Plantae : Magnoliales : Annonaceae)
Anopheles	Meigen, 1818	(Diptera : Culicidae)
<i>Armadillidium vulgare</i>	Latreille, 1804	(Crustacea : Isopoda)
<i>Avicennia germinans</i>	Linné, 1764	(Plantae : Malpighiales : Rhizophoraceae)
<i>Azteca delpini antillana</i>	Forel, 1899	(Hymenoptera : Formicidae)
<i>Bactrocera dorsalis</i>	Hendel, 1912	(Diptera : Tephritidae)
<i>Bemisia tabaci</i>	(Gennadius, 1889)	(Hemiptera : Aleyrodidae)
<i>Bicyclus evadne</i>	(Cramer, 1779)	(Lepidoptera : Nymphalidae)
<i>Bicyclus xeneas</i>	(Hewitson, 1866)	(Lepidoptera : Nymphalidae)
<i>Brachymetra albina</i> rva	(Amyot & Serville, 1843)	(Hemiptera : Gerridae)
<i>Brachymetra</i> sp.	Mayr, 1865	(Hemiptera : Gerridae)
<i>Brachymetroides atra</i> †	Andersen, 2000	(Insecta : Hemiptera)
Broméliacées	(Jussieu, 1789)	(Plantae : Bromeliales : Bromeliaceae)
<i>Camponotus sexguttatus</i>	Fabricius, 1793	(Hymenoptera : Formicidae)
<i>Ceroptres cerri</i>	Mayr, 1873	(Hymenoptera : Cynipidae),
Charmatometrinae	Andersen, 1975	(Hemiptera : Gerridae)
<i>Chorthippus parallelus</i>	(Zetterstedt, 1821)	(Orthoptera : Acrididae)
Cicadomorpha	Evans, 1946	(Insecta : Hemiptera)
Coleorrhyncha	Myers & China, 1929	(Insecta : Hemiptera)
Collemboles	Lubbock, 1870	(Arthropoda : Collembola)
<i>Conura</i> sp.	Spinola, 1837	(Hymenoptera : Chalcididae)
Crustacés	Brünnich, 1772	(Arthropoda : Crustacea)
<i>Culex pipiens</i>	Linné, 1758	(Diptera : Culicidae)
<i>Culex quinquefasciatus</i>	Say, 1823	(Diptera : Culicidae)
<i>Culex</i> sp.	Linné, 1758	(Diptera : Culicidae)
<i>Culicoides</i> sp.	Latreille, 1809	(Diptera : Ceratopogonidae)
Cylindrostethinae	Andersen, 1975	(Hemiptera : Gerridae)
<i>Cyphomyrmex cornutus</i>	Kempf, 1968	(Hymenoptera : Formicidae)
<i>Deinocerites</i> sp.	Theobald, 1901	(Diptera : Culicidae),
<i>Delphacodes kuscheli</i>	Fennah, 1955	(Hemiptera : Delphacinae),
<i>Delphastus pusillus</i>	(Le Conte, 1852)	(Coleoptera : Coccinellidae)
<i>Dichocrocis punctiferalis</i>	Guenée, 1854	(Lepidoptera : Crambidae)
<i>Dolomedes</i> sp.	Latreille, 1804	(Araneae : Pisauridae)
<i>Drosophila melanogaster</i>	Meigen, 1830	(Diptera : Drosophilidae)
<i>Drosophila suzukii</i>	(Matsumura, 1931)	(Diptera : Drosophilidae)
<i>Electrolytes spinipes</i> †	Andersen & Poinar, 1992	(Insecta : Hemiptera)
Eotrechinae	Matsuda, 1960	(Hemiptera : Gerridae)

<i>Eurygerris beieri</i>	Drake & Harris, 1934	(Hemiptera : Gerridae)
<i>Fulgoromorpha</i>	Evans, 1946	(Insecta : Hemiptera)
<i>Gasteracantha cancriformis</i>	(Linné, 1758)	(Aranaea : Araneidae)
<i>Gerridae</i>	Leach, 1815	(Insecta : Hemiptera)
<i>Gerrinae</i>	Leach, 1815	(Hemiptera : Gerridae)
<i>Gerris</i> sp.	Fabricius, 1794	(Hemiptera : Gerridae)
<i>Gerroidea</i>	Leach, 1815	(Insecta : Hemiptera)
<i>Gerromorpha</i>	Popov, 1971	(Insecta : Hemiptera)
<i>Gnampogenys striatula</i>	Mayr, 1884	(Hymenoptera : Formicidae)
<i>Gryllus firmus</i>	Scudder, 1902	(Orthoptera : Gryllidae)
<i>Gryllus pennsylvanicus</i>	Burmeister, 1838	(Orthoptera : Gryllidae)
<i>Haematobia irritans irritans</i>	Linné, 1758	(Diptera : Muscidae)
<i>Halobates</i>	Eschscholtz, 1822	(Hemiptera : Gerridae)
<i>Halobates micans</i>	Eschscholtz, 1822	(Hemiptera : Gerridae)
<i>Halobatinae</i>	Bianchi, 1896	(Hemiptera : Gerridae)
<i>Halovelia electrodominica</i> †	Andersen & Poinar, 1998	(Insecta : Hemiptera)
<i>Hebridae</i>	Amyot & Serville, 1843	(Insecta : Hemiptera)
<i>Hebrovelia</i> sp.	Lundbald, 1939	(Hemiptera : Veliidae)
<i>Hebrus</i> sp.	Curtis, 1833	(Hemiptera : Hebridae)
<i>Hémiptères</i>	Linné, 1758	(Insecta : Hemiptera)
<i>Hentzia whitcombi</i>	Richman, 1989	(Araneae : Salticidae)
<i>Hermatobates</i> sp.	Carpenter, 1892	(Hemiptera : Hermatobatidae)
<i>Heteroponera microps</i>	Borgmeier, 1957	(Hymenoptera : Formicidae)
<i>Heteroptera</i>	Latreille, 1810	(Insecta : Hemiptera)
<i>Homalometra</i> sp.	Simon, 1897	(Aranaea : Tetragnathidae)
<i>Homoptera</i>	Latreille, 1810	(Insecta : Hemiptera)
<i>Hortensia similis</i>	(Walker 1851)	(Hemiptera : Cicadellidae)
<i>Hydrometra</i> sp.	Latreille, 1796	(Hemiptera : Hydrometridae)
<i>Hymenoptera</i>	Linné, 1758	(Animalia : Insecta)
<i>Hyrometridae</i>	Billberg, 1820	(Insecta : Hemiptera)
<i>Ischnura ramburii</i>	(Selys in Sagra, 1857)	(Odonata : Coenagrionidae)
<i>Junonia evarete</i>	(Cramer, 1779)	(Lepidoptera : Nymphalidae)
<i>Labidus spininodis</i>	(Emery, 1890)	(Hymenoptera : Formicidae)
<i>Laguncularia racemosa</i>	Gartner, 1807	(Plantae : Mytales : Combretaceae)
<i>Leptopodomorpha</i>	Popov, 1971	(Insecta : Hemiptera)
<i>Leucauge</i> sp.	White, 1841	(Aranaea : Tetragnathidae)
<i>Limnogonus aduncus</i>	Drake & Harris, 1933	(Hemiptera : Gerridae)
<i>Limnogonus cereiventris</i>	Signoret, 1862	(Hemiptera : Gerridae)
<i>Limnogonus franciscanus</i>	Stål, 1859	(Hemiptera : Gerridae)
<i>Limnogonus</i> sp.	Stål, 1868	(Hemiptera : Gerridae)
<i>Limnogonus. hyalinus</i>	Fabricius, 1803	(Hemiptera : Gerridae)
<i>Lyssomanes michae</i>	Brignoli, 1984	(Araneae : Salticidae)
<i>Macrolophus pygmaeus</i>	(Rambur, 1839)	(Hemiptera : Miridae)
<i>Mansonia</i> sp.	Blanchard, 1901	(Diptera : Culicidae)
<i>Mecaphesa asperata</i>	(Hentz, 1847)	(Araneae : Thomisidae)
<i>Mesovelia amoera</i>	Uhler, 1894	(Hemiptera : Mesoveliidae)
<i>Mesovelia dominicana</i> †	Garrouste & Nel, 2010	(Insecta : Hemiptera)
<i>Mesovelia mulsanti</i>	White, 1879	(Hemiptera : Mesoveliidae)
<i>Mesovelia</i> sp.	Mulsant & Rey, 1852	(Hemiptera : Veliidae)
<i>Mesoveliidae</i>	Douglas & Scott, 1867	(Insecta : Hemiptera)
<i>Mesoveloides williasi</i>	Hungerford, 1929	(Hemiptera : Mesoveliidae)
<i>Metrobates amblydonti</i>	Nieser, 1993	(Hemiptera : Gerridae)
<i>Micrathyria aequalis</i>	(Hagen, 1861)	(Odonata : Libellulidae)
<i>Microvelia albonotata</i>	Champion, 1901	(Hemiptera : Veliidae)

<i>Microvelia argentata</i>	Nieser & Alkins-Koo, 1991	(Hemiptera : Veliidae)
<i>Microvelia distanti</i>	Lundblad, 1933	(Hemiptera : Veliidae)
<i>Microvelia electra</i> †	Andersen, 2000	(Insecta : Hemiptera)
<i>Microvelia grimaldii</i> †	Andersen, 2001	(Insecta : Hemiptera)
<i>Microvelia hinei</i>	Drake, 1920	(Hemiptera : Veliidae)
<i>Microvelia longipes</i>	Uhler, 1894	(Hemiptera : Veliidae)
<i>Microvelia marginata</i>	Uhler, 1893	(Hemiptera : Veliidae)
<i>Microvelia mimula</i>	White, 1879	(Hemiptera : Veliidae)
<i>Microvelia polhemi</i> †	Andersen, 2000	(Insecta : Hemiptera)
<i>Microvelia pulchella</i>	Westwood, 1834	(Hemiptera : Veliidae)
<i>Microvelia</i> sp.	Westwood, 1834	(Hemiptera : Veliidae)
<i>Microvelia stellata</i>	Kirkaldy, 1902	(Hemiptera : Veliidae)
<i>Microvelia summersi</i>	Drake & Harris, 1928	(Hemiptera : Veliidae)
Microveliinae	China & Usinger, 1949	(Hemiptera : Veliidae)
<i>Miohebrus anderseni</i> †	Garrouste & Nel, 2010	(Insecta : Hemiptera)
Mollusques	Cuvier, 1795	(Animalia : Mollusca)
<i>Mycobacterium</i> sp.	Lehmann & Neumann, 1896	(Bacteria : Mycobacteriaceae)
<i>Mycobacterium ulcerans</i>	MacCallum, 1948	(Bacteria : Actinomycetales)
<i>Neivamyrmex nigrescens</i>	(Cresson, 1872)	(Hymenoptera : Formicidae)
Nématodes	Diesing, 1861	(Ecdysozoa : Nematoda)
<i>Neogerris hesione</i>	Kirkaldy, 1902	(Hemiptera : Gerridae)
<i>Neogerris lotus</i>	White, 1879	(Hemiptera : Gerridae)
<i>Neogerris lubricus</i>	White, 1879	(Hemiptera : Gerridae)
<i>Nephila clavata</i>	L. Koch, 1878	(Araneae : Araneidea)
Nepomorpha	Popov, 1968	(Insecta : Hemiptera)
<i>Nylanderia</i> sp.	Emery, 1906	(Hymenoptera : Formicidae)
<i>Ochlerotatus</i> sp.	Lynch Arribalzaga, 1891	(Diptera : Culicidae)
<i>Odontomachus bauri</i>	Emery, 1892	(Hymenoptera : Formicidae)
<i>Orius minutus</i>	(Linné, 1758)	(Hemiptera : Anthrochoridae)
<i>Orphulella</i> sp.	Giglio-Tos, 1894	(Orthoptera : Acrididae)
<i>Oxyopes</i> sp.	Latreille, 1804	(Araneae : Oxyopidae)
<i>Pachycrepoideus vindemmiae</i>	(Rondani, 1875)	(Hymenoptera : Pteromalidae)
<i>Paravelia</i> sp.	Breddin, 1898	(Hemiptera : Veliidae)
<i>Pentastiridius leporinus</i>	(Linné, 1761)	(Hemiptera : Cixiidae)
<i>Perkinsiella saccaricida</i>	Kirkaldy, 1903	(Hemiptera : Delphacidae)
<i>Perkinsiella vitiensis</i>	Muir, 1925	(Hemiptera : Delphacidae)
Pisauridae	Simon, 1890	(Animalia : Araneae)
<i>Platygerris</i> sp.	Buchanan-White, 1883	(Hemiptera : Gerridae)
<i>Platyvelia brachialis</i>	Stål, 1860	(Hemiptera : Veliidae)
<i>Potamobates</i> sp.	Champion, 1898	(Hemiptera : Gerridae)
<i>Pseudochorthippus parallelus</i>	(Zetterstedt, 1821)	(Orthoptera : Acrididae)
<i>Pterocarpus officinalis</i>	Jacquin, 1763	(Plantae : Fabales : Fabaceae)
<i>Pteromalus puparum</i>	(Linné, 1758)	(Hymenoptera : Pteromalidae)
Ptilomerinae	Bianchi, 1896	(Hemiptera : Gerridae)
Rhagadotarsinae	Lundblad, 1933	(Hemiptera : Gerridae)
<i>Rhagovelia angustipes</i>	Uhler, 1894	(Hemiptera : Veliidae)
<i>Rhagovelia calopa</i>	Drake & Harris 1927	(Hemiptera : Veliidae)
<i>Rhagovelia elegans</i>	Uhler, 1894	(Hemiptera : Veliidae)
<i>Rhagovelia plumbea</i>	Uhler, 1894	(Hemiptera : Veliidae)
<i>Rhagovelia sabrina</i>	Drake, 1958	(Hemiptera : Veliidae)
<i>Rhagovelia</i> sp.	Mayr, 1865	(Hemiptera : Veliidae)
<i>Rhagovelia tenuipes</i>	Champion, 1898	(Hemiptera : Veliidae)
<i>Rhagovelia zela</i>	Drake, 1959	(Hemiptera : Veliidae)
Rhagoveliinae	China & Usinger, 1949	(Hemiptera : Veliidae)

<i>Rheumatobates bergrothi</i>	Meinert, 1895	(Hemiptera : Gerridae)
<i>Rheumatobates crassifemur esakii</i>	Schroedet, 1931	(Hemiptera : Gerridae)
<i>Rheumatobates imitator</i>	(Uhler, 1894)	(Hemiptera : Gerridae)
<i>Rheumatobates mangrovensis</i>	(China, 1943)	(Hemiptera : Gerridae)
<i>Rheumatobates minutus</i>	Hungerford, 1936	(Hemiptera : Gerridae)
<i>Rheumatobates</i> sp.	Bergrøth, 1892	(Hemiptera : Gerridae)
<i>Rheumatobates trinitatis</i>	(China, 1943)	(Hemiptera : Gerridae)
<i>Rhizophora mangle</i>	Linné, 1753	(Plantae : Malpighiales : Rhizophoraceae)
<i>Rhynchophorus ferrugineus</i>	(Olivier, 1791)	(Coleoptera : Dryophthoridae)
<i>Scirtothrips perseae</i>	Nakahara, 1997	(Thysanoptera : Thripidae)
Scorpions	Koch, 1837	(Animalia : Arachnida : Scorpiones)
<i>Sericomyrmex</i> sp.	Mayr, 1865	(Hymenoptera : Formicidae)
<i>Spiroplasma</i> sp.	Saglio <i>et al.</i> , 1973	(Bacteria : Entomoplasmatales)
<i>Stephanitis pyrioides</i>	(Scott, 1874)	(Hemiptera : Tingidae)
<i>Sternorrhyncha</i>	Duméril, 1806	(Insecta : Hemiptera)
<i>Stridulivelia tarsa</i>	Drake & Harris, 1941	(Hemiptera : Veliidae)
<i>Strombus gigas</i>	Linné, 1758	(Animalia : Mollusca)
<i>Tachygerris adamsoni</i>	Drake, 1942	(Hemiptera : Gerridae)
<i>Telmatometra</i>	Bergrøth, 1908	(Hemiptera : Gerridae)
Termites	Linné, 1750	(Insecta : Blattodea : Termitoidea)
Termitoidea	(Linné, 1758)	(Insecta : Blattodea)
<i>Thoressa luanchuanensis</i>	(Wang & Niu, 2002)	(Lepidoptera : Hesperiidae)
Thysanoptera	Haliday, 1836	(Animalia : Insecta)
<i>Togosodes orizicolus</i>	Muir, 1926	(Hemiptera : Delphacidae)
<i>Trepobates</i> sp.	Uhler, 1883	(Hemiptera : Gerridae)
<i>Trepobates taylori</i>	Kirkaldy, 1899	(Hemiptera : Gerridae)
Trepobatinae	Matsuda, 1960	(Hemiptera : Gerridae)
Triatominae	Jeannel, 1919	(Hemiptera : Reduviidae)
<i>Trichonephila clavata</i>	L. Koch, 1878	(Araneae : Araneida)
<i>Trichopria cf drosophilae</i>	Perkins, 1910	(Hymenoptera : Diapriidae)
<i>Uranotaenia</i> sp.	Lynch Arribalzaga, 1891	(Diptera : Culicidae)
Veliidae	Amyot & Serville, 1843	(Insecta : Hemiptera)
Veliinae	Brullé, 1836	(Hemiptera : Veliidae)
Weeksellaceae	Garcia-Lopez <i>et al.</i> , 2020	(Bacteria : Flavobacteriales)
<i>Wolbachia pipiensis</i>	Hertig, 1936	(Bacteria : Rickettsiales)

Table des Matières

Remerciements.....	4
Résumé	6
Abstract.....	8
Sommaire	10
Liste des figures	12
Liste des tableaux	14
Listes des abréviations, des acronymes et des symboles	15
Introduction générale	18
Partie I : État de l'art : Qui sont ces insectes si peu étudiés ?.....	22
I. 1. HISTOIRE ET CLASSIFICATION DE L'ORDRE DES HEMIPTERES.....	24
I. 1. 1. LE SOUS-ORDRE HETEROPTERA CHEZ LES HEMIPTERES.....	24
I. 1. 2. L'INFRA-ORDRE GERROMORPHA CHEZ LES HETEROPTERES	25
I. 1. 3. LES FAMILLES INFEODEES AUX MILIEUX MARINS CHEZ LES GERROMORPHA ET LES PRINCIPAUX GENRES DANS LES ANTILLES	26
I. 2. BIOLOGIE ET ECOLOGIE DES INSECTES SEMI-AQUATIQUES	30
I. 2. 1. MORPHOLOGIE GENERALE	30
I. 2. 2. LA STRUCTURE INTERNE	32
I. 2. 3. LA PHENOLOGIE	33
I. 2. 4. LA NUTRITION	35
I. 2. 5. MOYENS DE LOCOMOTION ET DEPLACEMENT	36
I. 3. WOLBACHIA CHEZ LES ARTHROPODES.....	38
I. 3. 1. LA TRANSMISSION DE LA BACTERIE WOLBACHIA	38
I. 3. 2. L'IMPACT DE WOLBACHIA CHEZ L'HOTE	39
I. 3. 3. DETERMINER LA PRESENCE DE LA BACTERIE CHEZ L'HOTE.....	41

I. 3. 4. LA PHYLOGENIE DE LA BACTERIE WOLBACHIA : DES SUPER-GROUPES	42
I. 3. 5. LA GRANDE VARIABILITE DES SOUCHES DE WOLBACHIA	43
I. 3. 6. LA PRESENCE DE WOLBACHIA CHEZ LES GERROIDEA	44
I. 4. LES ECOSYSTEMES ETUDES	45
I. 4. 1. LA MANGROVE, UN MILIEU A L'INTERFACE ENTRE LA TERRE ET LA MER	45
I. 4. 2. LES MILIEUX MARECAGEUX TROPICAUX	50
I. 4. 3. LES MARES EN MILIEU KARSTIQUE TROPICAL	51
I. 5. ORGANISATION DE LA THESE	52
 Partie II : Matériels et méthodes	54
II. 1. LA ZONE D'ETUDE	56
II. 2. L'ECHANTILLONNAGE	57
II. 3. TAXONOMIE MORPHOLOGIQUE : CLES DE DETERMINATION, COLLECTIONS, LOUPE BINOCULAIRE ET APPAREIL PHOTO	57
II. 3. 1. LES CLES DE DETERMINATION POUR LES ESPECES DE LA FAMILLE DES GERRIDAE	58
II. 3. 2. LES CLES DE DETERMINATION POUR ESPECES DE LA FAMILLE DES VELIIDAE	64
II. 4. TAXONOMIE MOLECULAIRE : EXTRACTION, AMPLIFICATION ADN ET SEQUENÇAGE	67
II. 4. 1. PROTOCOLE PCR POUR L'IDENTIFICATION DES INSECTES	67
II. 4. 2. PROTOCOLE PCR POUR LA DETECTION DES BACTERIES DU GENRE WOLBACHIA	68
II. 5. SEQUENÇAGE ET ANALYSES PHYLOGENETIQUES	69
II. 6. MICROSCOPIE ÉLECTRONIQUE A BALAYAGE (MEB)	69
 PARTIE III : Résultats	70
 Chapitre 1 : La présence des insectes semi-aquatiques en Guadeloupe	72
III. 1. 1. LES ESPECES D'INSECTES OBSERVES	74
III. 1. 1. 1. FAMILLE GERRIDAE	74
III. 1. 1. 2. FAMILLE VELIIDAE	82
III. 1. 2. LA REPARTITION DES GERROIDEA EN GUADELOUPE	86
III. 1. 2. 1. OBSERVATION DE LA REPARTITION DES GERROIDEA DANS LE GRAND-CUL-DE-SAC-MARIN	87
III. 1. 2. 2. OBSERVATION DE LA REPARTITION DES GERROIDEA DES MILIEUX MARECAGEUX SAUMATRES AUX MARES KARSTIQUES	91
III. 1. 3. LA PHYLOGENIE DES GERROIDEA DE GUADELOUPE	96
III. 1. 4. DISCUSSION	99

III. 1. 4. 1. LA DISTRIBUTION DANS LA CARAÏBE ET LES AMERIQUES DES GERRIDAE OBSERVES EN GUADELOUPE	99
III. 1. 4. 1. LA DISTRIBUTION DANS LA CARAÏBE ET LES AMERIQUES DES VELIIDAE OBSERVES EN GUADELOUPE	102
Chapitre 2 : La bactérie Wolbachia chez les Gerroidea de Guadeloupe.....	106
III. 2. 1. L'INFECTION A WOLBACHIA CHEZ LES GERROIDEA DE GUADELOUPE.....	108
III. 2. 1. 1. L'ECHANTILLONNAGE : WOLBACHIA CHEZ LES GERROIDEA EN QUELQUES CHIFFRES	108
III. 2. 1. 2. LES SOUCHES DE WOLBACHIA CHEZ LES GERROIDEA	110
III. 2. 3. LA PHYLOGENIE DES SOUCHES DE WOLBACHIA	114
III. 2. 4. WOLBACHIA CHEZ LES PROIES POTENTIELLES DES GERROIDEA	117
III. 2. 4. 1. LES ARTHROPODES PRELEVES POUR L'ANALYSE DE WOLBACHIA	118
III. 2. 4. 2. L'INFECTION A WOLBACHIA CHEZ LES ARTHROPODES PRELEVES	120
III. 2. 4. 3. LA PHYLOGENIE DES SOUCHES DE WOLBACHIA CHEZ LES ARTHROPODES ET LES GERROIDEA ETUDES	123
III. 2. 5. DISCUSSION	126
III. 2. 5. 1. LE CONTEXTE GLOBAL.....	126
III. 2. 5. 2. LA PHYLOGENIE DE WOLBACHIA : L'EXISTENCE DES SUPER-GROUPES	126
III. 2. 5. 3. WOLBACHIA EN GUADELOUPE.....	128
III. 2. 5. 4. L'INFECTION PAR WOLBACHIA, LES DIFFERENTES FORMES POSSIBLES	129
III. 2. 5. 5. PRESENCE DE WOLBACHIA CHEZ LES PROIES POTENTIELLES DES GERROIDEA.....	131
Chapitre 3 : Éléments de biologie des Gerroidea	134
III. 3. 1. MISE EN EVIDENCE DES SPHEROCRISTAUX INTRA-CELLULAIRES CHEZ PLUSIEURS GERROIDEA	136
III. 3. 1. 1. INTRODUCTION	136
III. 3. 1. 2. MATERIEL ET METHODE.....	139
III. 3. 1. 2. RESULTATS ET DISCUSSION	140
III. 3. 2. L'ATTRACTIVITE OLFACTIVE CHEZ LES GERROIDEA ?	145
III. 3. 2. 1. PROPOSITION DE PROTOCOLE EXPERIMENTALE	147
III. 3. 2. 2. RESULTATS DISCUSSION	151
Partie IV : Conclusion et perspectives	156
Bibliographie	164
Table des espèces	186
Table des Matières	190

Annexes.....	196
1. AUTORISATIONS DE PRELEVEMENTS	198
2. COMMUNICATIONS DANS DES CONGRES	204
2. 1. CARIBBEAN SCIENCE & INNOVATION MEETING, LE GOSIER, OCTOBRE 2019.....	205
2. 2. THE CARIBBEAN ACADEMY OF SCIENCES VIRTUAL 22 ND BIENNIAL CONFERENCE AND GENERAL MEETING, GUYANA, AOÛT 2021.....	209
3. ARTICLES	211

Annexes

1. Autorisations de prélèvements



Arrêté N° 2018 - 35

Relatif à l'autorisation de prélèvements d'insectes dans les zones de mangroves de l'îlet Fajou situé en cœur marin du Parc national de la Guadeloupe

Le Directeur de l'établissement public du Parc national de la Guadeloupe ;

Vu le décret n°2009-614 du 3 juin 2009 pris pour l'adaptation de la délimitation et de la réglementation du Parc national de la Guadeloupe aux dispositions du code de l'environnement issues de la loi n°2006-436 du 14 avril 2006 et notamment son article 3 ;

Vu le décret N° 2014-48 du 21 janvier 2014 portant approbation de la charte du Parc national de la Guadeloupe et notamment la modalité 2 de son annexe 2 ;

Vu la demande de l'Université des Antilles,

Considérant que la demande ne porte pas atteinte aux populations d'insectes prélevés aux écosystèmes du cœur, ni au caractère du parc national ;

Considérant que ces travaux de recherche publique ne sont pas réalisables en dehors des cœurs de Parc ;

Décide

Article 1 :

Monsieur Olivier Gros, Professeur à l'Université des Antilles, Campus de Fouillole, 97159 Pointe-à-Pitre, tél : 06 90 42 62 43, est autorisé dans le cadre d'une étude portant sur le régime alimentaire des insectes Halobates par isotopie du Carbone et de l'azote à :

- prélever et emporter des insectes (moustiques et yin yin) dans la limite d'une cinquantaine d'individus par espèces ;
- capturer des individus d'Halobates en surface à l'aide d'une épuisette et collectés dans un bocal de prélèvements ;
- gratter en surface trois racines de palétuviers afin de récupérer le biofilm se développant à sa surface.

Il sera accompagné par Suzanne Conjard, étudiante en Master 2, à l'Université des Antilles.

Article 2 :

Ces prélèvements auront lieu en zone de mangrove de l'îlet Fajou situé en cœur marin du Parc national de la Guadeloupe.



Parc national de la Guadeloupe
Montfran • 97120 Saint-Claude
Tél. +590 590 41 55 55 • Fax +590 590 41 55 56
www.guadeloupe-parcnational.fr • contact@guadeloupe-parcnational.fr

Article 3 :
L'autorisation est accordée du 07 juin au 25 juin 2018

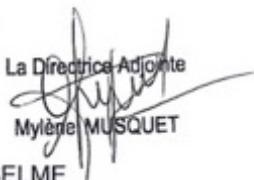
Article 4 :
Le programme de la sortie sera transmis pour information au chef du pôle marin xavier.delloue@guadeloupe-parcnational.fr - tél : 0690 74 08 73 ou xavier.kieser@guadeloupe-parcnational.fr - tél : 0690 19 30 90.

Article 5 :
Un rapport faisant l'état des résultats de cette collecte sera transmis au parc dans un délai de 6 mois après fin de la mission. Toutes les publications qui découleront de ces études devront mentionner la localisation du lieu de prélèvement en cœur du Parc national de la Guadeloupe. Un exemplaire des rapports de suivi des résultats ou des publications seront transmis au Parc.

Article 6 :
Le chef du Pôle Milieu Marin ainsi que le chef du service Patrimoines sont chargés, chacun en ce qui le concerne de l'exécution de la présente autorisation qui sera publiée au recueil des actes administratifs de l'établissement public du Parc national de la Guadeloupe et notifiée à l'intéressé.

Article 7 :
La présente décision sera notifiée à l'intéressé et publiée au recueil des actes administratifs de l'Établissement public du Parc national de la Guadeloupe.

Fait à Saint-Claude le 07 juin 2018

Le Directeur

La Directrice Adjointe
Myriam MUSQUET

Maurice ANSELME

Conformément à l'article R. 421-5 du code de justice administrative, la présente autorisation peut être contestée devant le tribunal administratif compétent dans un délai de deux mois à compter de sa date de notification.



Arrêté N° 2019 - 15

Relatif au prélèvement d'insectes Hémiptères marins au niveau de la Grande rivière à Goyave dans le cadre de la caractérisation des hémiptères marins des mangroves de Guadeloupe

Le Directeur de l'établissement public du Parc national de la Guadeloupe,

Vu le décret n°2009-614 du 3 juin 2009 pris pour l'adaptation de la délimitation et de la réglementation du parc national de la Guadeloupe aux dispositions du code de l'environnement issues de la loi n° 2006-436 du 14 avril 2006 et notamment son article 3 ;

Vu le décret N° 2014-48 du 21 janvier 2014 portant approbation de la charte du Parc national de la Guadeloupe et notamment la modalité 2 de son annexe 2 ;

Vu la demande de l'Université des Antilles du 16 décembre 2018 ;

Vu l'avis du CS n° 2019-01 du 24 janvier 2019 ;

Considérant que la demande ne porte pas atteinte aux populations d'insectes prélevés aux écosystèmes du cœur, ni au caractère du Parc national ;

Considérant que ces travaux de recherche publique ne sont pas réalisables en dehors des coeurs de Parc ;

Décide

Article 1

Monsieur Olivier Gros, Professeur à l'Université des Antilles, Campus de Fouillole, UFR SEN- Département de Biologie, BP 592, 97159 Pointe-à-Pitre cedex (Guadeloupe), tél : 06 90 42 62 43, Courriel : olivier.gros@univ-antilles.fr ; Suzanne Conpard, doctorante au laboratoire de Biologie marine et Romain Garrouste, chercheur MNHN Paris sont autorisés dans le cadre de la caractérisation des hémiptères marins des mangroves de Guadeloupe à :

- capturer à l'aide d'une épisette les individus (15) en surface depuis le bateau de l'université (Artémia)
- collecter dans des bocaux de prélèvements les individus capturés ;
- emporter les individus vivants au laboratoire de biologie marine pour analyse.

Article 2

Les prélèvements auront lieu sur 8 sites allant de l'embouchure de la grande rivière à Goyave au pont de la Boucan.

La campagne de prélèvement se fera sur un seul jour entre janvier et mars 2019.



Parc national de la Guadeloupe
Habitation Beausoleil - Montérain • 97120 Saint-Claude • BP 93
Tél. +590 5 90 80 46 00 • Fax +590 5 90 80 05 46

Les précautions seront prises pendant les manipulations pour éviter toute atteinte directe au milieu naturel.

Article 3

L'autorisation est accordée pour la période de janvier-mars 2019.

Le Pôle Milieu Marin du Parc national sera tenu informé des précisions concernant l'organisation de la sortie de terrain (jour exact) et pourra selon ses disponibilités intervenir sur cette mission.

Article 4

La date exacte et le programme de la sortie seront transmis pour information au chef de pôle Milieu Marin xavier.delloue@guadeloupe-parcnational.fr – tél : 0690 74 08 73 ou son adjoint xavier.kieser@guadeloupe-parcnational.fr – tél : 0690 19 30 90, ainsi qu'à la chargée de mission « Milieux marins » au service Patrimoines : simone.mege@guadeloupe-parcnational.fr – tél : 0690 83 78 48.

Article 5

Un rapide rapport faisant l'état des résultats de cette collecte sur chaque site sera transmis au parc dans un délai de 6 mois après la fin de la mission. Toutes les publications qui découleront de ces études devront mentionner la localisation des lieux des opérations, en précisant les zones coeurs et aire maritime adjacente du Parc national de la Guadeloupe. Un exemplaire des rapports ou des publications produites sera transmis au Parc.

Article 6

Le chef du Pôle Milieu Marin ainsi que le chef du Service Patrimoines sont chargés, chacun en ce qui le concerne de l'exécution de la présente autorisation qui sera notifiée à l'intéressé et publiée au recueil des actes administratifs de l'établissement public du parc national de la Guadeloupe.

Article 7

Cet arrêté ne permet pas au demandeur de déroger à ses obligations en terme d'APA (Accès et Partage des Avantages liés à l'utilisation des Ressources Biologiques), notamment au régime de déclaration ou de demande d'autorisation à l'autorité compétente.

Article 8

La présente décision sera notifiée à l'intéressé et publiée au recueil des actes administratifs de l'établissement public parc national de la Guadeloupe.

Fait à Saint-Claude, le 4/2/2019

Le Directeur

Maurice ANSELME

Conformément à l'article R. 421-5 du code de justice administrative, la présente autorisation peut être contestée devant le tribunal administratif compétent dans un délai de deux mois à compter de sa date de notification.



Parc national de la Guadeloupe

Habitation Beausoleil • Montérain • 97120 Saint-Claude • BP 93
Tél. +590 5 90 80 86 00 • Fax +590 5 90 80 05 46



Arrêté N° 2020 - 36

Relatif au prélèvement d'insectes au niveau de la Grande Rivière à Goyave et l'îlet Fajou dans le cadre de la caractérisation moléculaire et recherche de bactéries du genre *Wolbachia* chez les hémiptères marins des mangroves de Guadeloupe

Le Directeur de l'établissement public du Parc national de la Guadeloupe,

Vu le décret n°2009-614 du 3 juin 2009 pris pour l'adaptation de la délimitation et de la réglementation du parc national de la Guadeloupe aux dispositions du code de l'environnement issues de la loi n° 2006-436 du 14 avril 2006 et notamment son article 3 ;

Vu le décret N° 2014-48 du 21 janvier 2014 portant approbation de la charte du Parc national de la Guadeloupe et notamment la modalité 2 de son annexe 2 ;

Vu la demande de l'Université des Antilles du 21 avril 2020 ;

Vu l'avis du CS n° 2019-01 du 24 janvier 2019 concernant la demande précédente ;

Vu l'arrêté N°2019 - 15 « Relatif au prélèvement d'insectes Hémiptères marins au niveau de la Grande rivière à Goyave dans le cadre de la caractérisation des hémiptères marins des mangroves de Guadeloupe » faisant suite à la demande précédente ;

Considérant que la demande ne porte pas atteinte aux populations d'insectes prélevés aux écosystèmes du cœur, ni au caractère du Parc national ;

Considérant que ces travaux de recherche publique ne sont pas réalisables en dehors des coeurs de Parc ;

Décide

Article 1

Monsieur Olivier Gros, Professeur à l'Université des Antilles, Campus de Fouillole, UFR SEN-Département de Biologie, BP 592, 97159 Pointe-à-Pitre cedex (Guadeloupe), tél : 06 90 42 62 43, Courriel : olivier.gros@univ-antilles.fr et Suzanne Conjard, doctorante au laboratoire de Biologie marine sont autorisés dans le cadre de la caractérisation moléculaire et recherche de bactéries du genre *Wolbachia* chez les insectes marins Veliidae : cas de l'espèce de *Rheumatobates mangrovensis* et *Rhagovelia plumbea* (hémiptères marins des mangroves de Guadeloupe) à :

- capturer à l'aide d'une épuisette les individus (50 par espèce et 20 maximum par sortie) en surface depuis le bateau de l'université (Bairdiella)
- conserver dans des bocaux de prélèvements les individus capturés ;
- emporter les individus vivants au laboratoire de biologie marine pour analyse
- et à collecter des moustiques à l'aide d'un piège à CO2 (carboglace) placé à 17h sous une branche de palétuvier et récupéré le lendemain matin.



Parc national de la Guadeloupe

Habitation Beausoleil - Montérán - 97120 Saint-Claude - BP 93
Tél. +590 5 90 80 86 00 - Fax +590 5 90 80 05 46

Article 2

Les prélevements auront lieu sur 2 sites différents, à raison de 2 sorties maximum par site, à savoir : à l'embouchure de la Grande Rivière à Goyaves et au nord de l'îlet Fajou. Les précautions seront prises pendant les manipulations pour éviter toute atteinte directe au milieu naturel.

Article 3

L'autorisation est accordée pour la période de 15 juin au 15 septembre. Le Pôle Milieu Marin du Parc national sera tenu informé des précisions concernant l'organisation des sorties de terrain (jour exact) et pourra selon ses disponibilités intervenir sur cette mission.

Article 4

Les dates exactes et le programme des sorties seront transmis pour information au chef de pôle Milieu Marin xavier.delloue@guadeloupe-parcnational.fr – tél : 0690 74 08 73 ou son adjoint didier.pujo@guadeloupe-parcnational.fr – tél : 0690 31 41 32, ainsi qu'à la chargée de mission « Milieux marins » au service Patrimoines : simone.mäge@guadeloupe-parcnational.fr – tél : 0690 83 78 48.

Article 5

Un rapide rapport faisant l'état des résultats de cette collecte sur chaque site sera transmis au parc dans un délai de 6 mois après le fin de la mission. Toutes les publications qui découleront de ces études devront mentionner la localisation des lieux des opérations, en précisant les zones coeurs et aire maritime adjacente du Parc national de la Guadeloupe. Un exemplaire des rapports ou des publications produites sera transmis au Parc.

Article 6

Le chef du Pôle Milieu Marin ainsi que le chef du Service Patrimoines sont chargés, chacun en ce qui le concerne de l'exécution de la présente autorisation qui sera notifiée à l'intéressé et publiée au recueil des actes administratifs de l'établissement public du Parc national de la Guadeloupe.

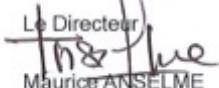
Article 7

Cet arrêté ne permet pas au demandeur de déroger à ses obligations en terme d'APA (Accès et Partage des Avantages liés à l'utilisation des Ressources Biologiques), notamment au régime de déclaration ou de demande d'autorisation à l'autorité compétente.

Article 8

La présente décision sera notifiée à l'intéressé et publiée au recueil des actes administratifs de l'établissement public parc national de la Guadeloupe.

Fait à Saint-Claude, le

Le Directeur

Maurice ANSELME

Conformément à l'article R. 421-5 du code de justice administrative, la présente autorisation peut être contestée devant le tribunal administratif compétent dans un délai de deux mois à compter de sa date de notification.



Parc national de la Guadeloupe
Habitation Beausoleil • Montérain • 97120 Saint-Claude • BP 93
Tél. +590 5 90 80 86 00 • Fax +590 5 90 80 05 46

2. Communications dans des congrès

THE WATER-STRIDERS (HEMIPTERA, HETEROPTERA) INHABITING MANGROVE ENVIRONMENT OF GUADELOUPE.

Conjard S.¹, Garrouste R.², and Gros O.^{1,3}

¹ Institut de Systématique, Évolution, Biodiversité, ISYEB, UMR 7205, MNHN/CNRS Sorbonne Univ./EPHE/Université des Antilles. Équipe Biologie de la mangrove. UFR SEN. 97100 Pointe-À-Pitre, Guadeloupe.

² Institut de Systématique, Évolution, Biodiversité, ISYEB, UMR 7205 MNHN/CNRS Sorbonne Univ./EPHE/Université des Antilles, Muséum National d'Histoire Naturelle, 57, rue Cuvier, CP 50, 75005 Paris, France.

³ C₃MAG, UFR des Sciences Exactes et Naturelles, Université des Antilles, BP 592 - 97159 Pointe-à-Pitre, Guadeloupe.

Corresponding author: suzanne.conjard@univ-antilles.fr

Abstract: The insects studied are part of the Hemiptera order and have the ability to move on the surface of the water. We present here the comprehensive report of marine water-strider species from Guadeloupe coastal habitats. The mangrove of Guadeloupe is particular as its coastline is composed of a single species of mangrove tree (Rhizophora mangle). Its terrestrial and marine fauna is well described but the insects belonging to the order of Hemiptera has not yet been studied. They move in small groups on the surface of the water at the limit between the sea and mangroves trees.

Thanks to several sampling campaigns, it is now possible to present the distribution of marine Hemiptera in the “Grand-Cul-de-Sac-Marin” of Guadeloupe. Integrative taxonomy including barcode analysis (COI Cytochrome Oxydase I gene) was carried out to identify the species collected. Five different species (from 3 genera) have been observed: *Rhagovelia plumbea* (Ulher, 1894), *Rheumatobates imitator* (Ulher, 1894), *R. mangrovensis* (China, 1943), *R. trinitatis* (China, 1943), and *Limnogonus franciscanus* (Stål, 1859). *Rhagovelia plumbea* is mainly present in small isolated islets, but it is also found on mangrove coasts with *Rheumatobates trinitatis*. These two species seem to be exclusively marine. In estuaries with mangrove, two species are present: *Limnogonus franciscanus* and *Rheumatobates imitator*. *Rheumatobates mangrovensis* has only been observed in fresh water, at the mouth of the river Grande-Rivière à Goyave.

In the future, it would be interesting to focus on the physiology and/or metabolism of these insects in order to better understand their biology and involvement in the mangrove food chain.

The Water-Striders (Hemiptera, Heteroptera) inhabiting mangrove environment of Guadeloupe

Suzanne Conjard¹, Romain Garrouste², and Olivier Gros^{1,3}

¹ Institut de Systématique, Evolution, Biodiversité, ISYEB, UMR 7205, MNHN/CNRS Sorbonne Univ./EPHE/Univ. Antilles, Équipe Biologie de la mangrove, UFR SEN, 97100 Pointe-à-Pitre, Guadeloupe.

² Institut de Systématique, Evolution, Biodiversité, ISYEB, UMR 7205, MNHN/CNRS Sorbonne Univ./EPHE/Univ. Antilles, Muséum National d'Histoire Naturelle, 57, rue Cuvier, CP 50, 75005 Paris, France.

³ C3MAG, UFR des Sciences Exactes et Naturelles, Université des Antilles, BP 592 - 97159 Pointe-à-Pitre, Guadeloupe.

Corresponding authors: Suzanne.Conjard@etu.univ-entilles.fr

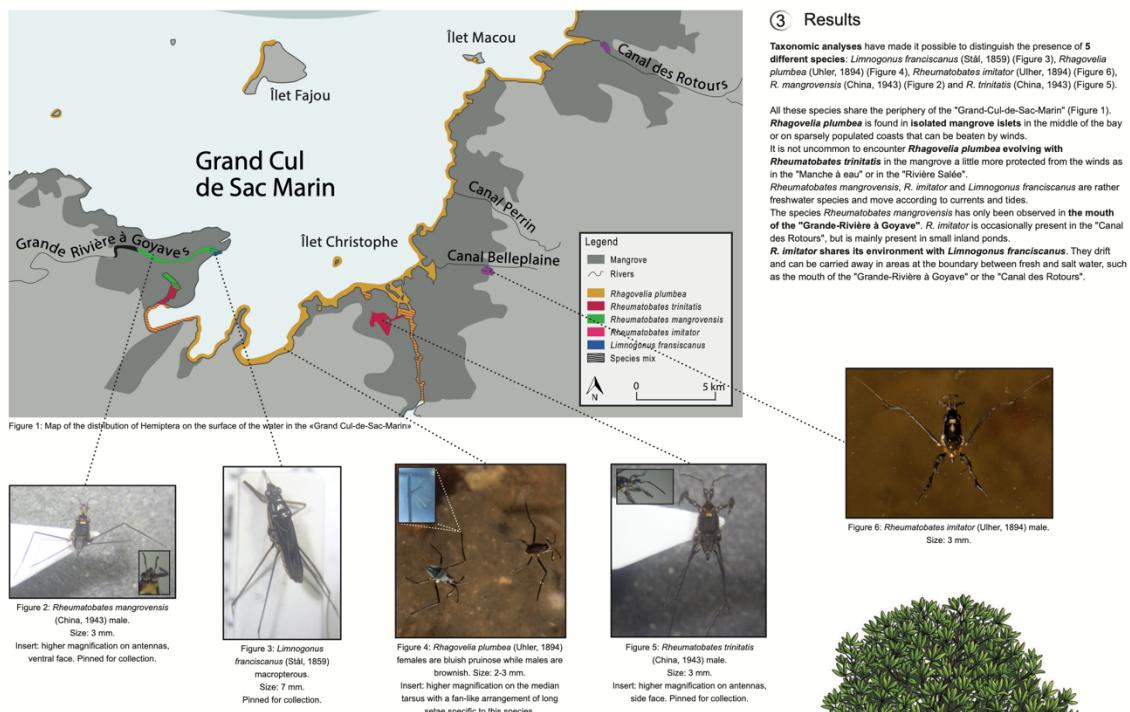
1 Introduction

Water-striders are insects of the order Hemiptera. They move on the surface of the water. Their size varies between 3 and 7 mm depending on the species. They have a rostrum and are part of the sucking and biting insects. They feed either on the sap of plants or on the body fluids of their prey (Heckman, 2011).

Present on all continents, they can be observed on all kinds of water bodies, whether in fresh water, rivers and lakes, or in salt water to brackish, estuary, mangrove and ocean.

These insects have already been studied in the Caribbean: Mexico, Florida, Trinidad, Suriname, Guyana, Colombia (Herring, 1961; Drake & Doesburg, 1966; Andersen & Polhemus, 1976). Apart from Trinidad, no studies have been conducted in the Lesser Antilles on marine Hemiptera.

This study focuses on the distribution of marine Hemiptera in the Grand Cul-de-Sac-Marin of Guadeloupe. This bay consists of a coral reef, a set of mangrove coral islets and a mangrove. The mangrove edge of the bay of Grand-Cul-de-Sac-Marin is the largest in Guadeloupe and the Lesser Antilles, covering 2300 ha. Composed of only one species of aquatic tree, *Rhizophora mangle*, its floristic biodiversity is rather poor. Conversely, faunal diversity is more developed: birds, mammals, reptiles, crustaceans (Fromard et al., 2018). However, insects have not been inventoried yet.



4 Conclusion

This first study in the arc of the Lesser Antilles reveals that these aquatic Hemiptera are abundant.

Five species have been observed in the "Grand-Cul-de-Sac-Marin" and cohabit together along the mangrove coast.

While *Rhagovelia plumbea* is already well adapted to the marine environment, this is not the case for all of the hemiptera analyzed here.

Some species are evolving to adapt to the marine environment, for example, *Rheumatobates imitator*, which is one of the most morphologically evolved species of *Rheumatobates* (Andersen & Polhemus, 1976).

According to Heckman (2011), these insects could be species regulators species regulators. Quite opportunistic, they feed on small insects that fall into the surface of the water. Few studies have been conducted on the diet of Hemiptera, as it is very diversified and their diet adapts to situations (Andersen & Polhemus, 1976).

Isoptop studies will be carried out in the future to better understand their diet but also the functioning of their food network. To better understand the physiology of insects, further analyses will focus on detoxification processes (via xerocrystallization) and also on the presence of putative bacterial endosymbionts (Wolbachia). It would also be interesting to study the presence of marine Hemiptera in the other islands to determine their distribution on a Caribbean scale.

5 References

- Andersen, N.M., Polhemus, J.T. 1976. Water-striders (Hemiptera: Gerridae, Veliidae, etc.) 187-224, in: Cheng, L., 1976. Marine Insects. North-Holland Publishing Company, Amsterdam.
- Drake, C.J., Van Doesburg, Jr., P.H. 1966. Water-striders of the american genus *Trochopus* (Hemiptera: Veliidae). Studies on the fauna of Suriname and other Guyanas. 31: 65-76.
- Fromard, F., Michaud, M. & Hossaert-McKey, M. 2018. Mangrove, une forêt dans la mer. Paris: le chevreuil midi et CNRS.
- Heckman, C.W. 2011. Encyclopedia of South American aquatic insects: Hemiptera - Heteroptera. Washington: Springer.
- Herring, J.L. 1961. The genus *Halobates* (Hemiptera: Gerridae). Pacific Insects. 3: 223-305.
- Molano, F., Mondragon, S.P. & Morales, I. 2017. A new species of *Rheumatobates* Bergroth (Hemiptera: Heteroptera: Gerridae) from mangroves of the Colombian Caribbean region, new records, and a key to species recorded from the country. Zootaxa. 4277(2): 252-260.



**FIRST LIVE STRANDING OF PLEUSTONIC SEA-SKATER HALOBATES MICANS
(INSECTA : HEMIPTERA : GERRIDAE) IN WEST-INDIES**

Conjard S.¹, Gros O.^{1, 2}, and Garrouste R.³

¹ Institut de Systématique, Évolution, Biodiversité, ISYEB, UMR 7205, MNHN/CNRS Sorbonne Univ./EPHE/Université des Antilles. Équipe Biologie de la mangrove. UFR SEN. 97100 Pointe-À-Pitre, Guadeloupe.

²C₃MAG, UFR des Sciences Exactes et Naturelles, Université des Antilles, BP 592 - 97159 Pointe-à-Pitre, Guadeloupe.

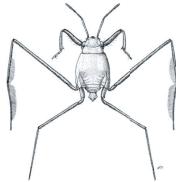
³ Institut de Systématique, Évolution, Biodiversité, ISYEB, UMR 7205 MNHN/CNRS Sorbonne Univ./EPHE/Université des Antilles, Muséum National d'Histoire Naturelle, 57, rue Cuvier, CP 50, 75005 Paris, France

Corresponding author: suzanne.conjard@univ-antilles.fr

Abstract: Sea-skaters (Insecta: Hemiptera: Gerridae) are the only marine insects to be pelagic, on all the oceans of the globe, between 40°S and 40°N, part of the marine pleuston. In the Caribbean Sea and Atlantic Ocean, only one species is recorded, *Halobates micans* Eschscholtz, 1822, believed to live offshore, and replaced by other marine Hemiptera such as Veliidae *Rhagovelia* spp. on shore ecosystems.

For the first time, in association with the arrivals of sargasses, *Halobates micans* was observed in Guadeloupe Island, in coastal situation, literally stranding on the rocky shore of the East of Grande-Terre. Their association with *Sargassum* algae is discussed. They supposed also to be associated with plastic debris. Marine insects are poorly studied elements of the marine ecosystem and their ecology is quite unknown, particularly in the Caribbean region.

FIRST LIVE STRANDING OF PLEUSTONIC SEA-SKATER HALOBATES MICANS (INSECTA : HEMIPTERA : GERRIDAE) IN WEST-INDIES



Suzanne Convard¹, Olivier Gros^{1,2} & Romain Garrouste³

1. Institut de Systématique, Évolution, Biodiversité (ISYEB), UMR 7205
MNHN/ CNRS Sorbonne Univ./ EPHE/ Univ. Antilles.

Équipe Biologie de la mangrove, UFR SEN 97100 Pointe-à-Pitre, Guadeloupe.

2. C3MAG, UFR SEN, Univ. Antilles, BP 592 - 97159 Pointe-à-Pitre, Guadeloupe.

Équipe EvoFonc, Muséum national d'histoire naturelle 57, rue Cuvier, CP 50, 75005 Paris, France

Corresponding authors: Suzanne.Convard@etu.univ-antilles.fr / romain.garrouste@mnhn.fr

ABSTRACT

Sea-skaters (Insecta: Hemiptera: Gerridae) are the only marine insects to be pelagic, on all the oceans of the globe, between 40° S and 40° N, part of the marine pleuston. In the Caribbean Sea and Atlantic Ocean, only one species is recorded, *Halobates micans* (Eschscholtz, 1822), believed to live offshore, and replaced by other marine Hemiptera such as Velidae *Rhagovelia* spp. on shore ecosystems.

For the first time, in association with the arrivals of sargasses, *Halobates micans* was observed in Guadeloupe Island, in coastal situation, literally stranding on the rocky shore of the East of Grande-Terre. Their association with Sargassum algae is discussed. They supposed also to be associated with plastic debris. Marine insects are poorly studied elements of the marine ecosystem and their ecology is quite unknown, particularly in the Caribbean region.

introduction

Among the marine insects, *Halobates* spp. (Hemiptera, Gerridae, Halobatinae) are the only insect pelagic insect species and inhabit all the world's oceans (Cheng, 1985; Andersen & Cheng, 2004). Only *Halobates micans* is known from the north and south Atlantic (between 40° S and 40° N), while several species coexist in the Pacific, the Indian Ocean, the Red Sea and freshwater or brackish water species in Australia. Only the Mediterranean has been free of Halobates species since the Eocene where a fossil species was known (Cheng et al., 2012) and extinct since.

There are very few records of this species in the Caribbean. They are part of the marine ecosystem, participating in the neustonic surface and pelagic trophic chains, entering the diet of fish and seabirds (Andersen & Cheng, 2004).

Our observation, the first mention of the species for the archipelago of Guadeloupe, in an ecotone zone, is unusual for this species and is considered as a rare case of live stranding. Recently, it has been recognized that some species are favored by floating plastics, which provide a favorable habitat for egg-laying, usually on floating debris (Goldstein et al., 2012 with *H. servitus* in the Pacific Ocean, Majer et al., 2012 for *H. micans*).

observations

The observations took place in January 2019 during high tide (3 pm). Following the massive and persistent arrival of Sargasses (*Sargassum* spp.) drifting plates on the east coast of Grande-Terre we undertook to look for *Halobates* in the areas likely to be beaten by the winds, with a surf zone close to the sea shore. We chose the beach and rock area of Anse Maurice (Figure 1).

With a hand net (20 cm diameter, 200 microns mesh) we searched for neustonic organisms associated with floating debris and algae a few meters from the shoreline near the rocky shore (Figure 2). Sargassum debris was highly abundant in the water and on the beaches (Figure 2 and 3). We immediately capture *Halobates micans* adults, about 1 to 2 per sweep (Figure 5).

On the other hand following our observations we have subsequently counted several adult *Halobates* which were folded by the waves on the flat rocks, and brought back into the water by the waves. This is an original observation for Guadeloupe and the West Indies.

About 3-4 individuals per 10 minutes on about 5 m of coastline behaved in this way, which could indicate a stranding rate of 80-100 individuals per hour and 20 m of coastline.

Beach research (in debris and Sargassum fragments) was unsuccessful, including eggs laid on algae fragments or floating debris.

In coastal Sargassum, cases of cannibalism have been observed on this species (Figure 4).



Figures 1: Location of Anse Maurice beach
first observation site in Guadeloupe (map SC)
Figures 2 & 3: Anse Maurice (Guadeloupe Island, Grande-Terre). Location of the first *Halobates micans* observation in Guadeloupe (photo RG)



Figure 4: *Halobates micans* adult male with cannibalistic behavior
French Guyana (2010),
Photo RG



Figure 5: *Halobates micans* on *Sargassum* algae
Guadeloupe (2019), Photo RG

discussion and perspectives

Stranding of *Halobates* is infrequent (Cheng, 1985; Andersen & Cheng, 2004; Garrouste & Cheng, 2009). Many questions remain about the reasons for this beaching and their permanence. These are only punctual observations, but in the case of Clipperton (South Pacific), the only documented stranding (Garrouste & Cheng, 2009) numerous fresh and dead bodies testified to a certain persistence of the phenomenon. Is this a natural phenomenon related to the current (windward)? to the unusual contribution of Sargassum drift? A pathological situation related to a particular pollution or physiological state? It is unlikely that this is a natural phenomenon that has gone unnoticed. It is still not possible to give an explanation for this phenomenon which could be a possible indicator of disturbances of the marine ecosystem (Andersen & Cheng, 2004).

It has recently been shown that *Halobates* spp. are favored by floating particles, whether natural or man-made (Goldstein et al., 2012; Majer et al., 2012) and associated with plastic debris (Garrouste & Lopes, 2009).

Our observation probably corresponds to this phenomenon and indicates the important role of *Halobates*. Further studies would be needed at the Caribbean level to determine the precise role of *Halobates* and, more broadly, marine Hemiptera in marine ecosystems (coastal, pelagic and estuarine habitat) and their evolution in anthropogenic disturbances related to floating plastics and increase in the bivolume of *Sargassum* and their drifts ("Sargassum crisis"). Caribbean habitats could also be a source of undescribed endemic biota.

references

- Andersen N.M. & Cheng L. (2004) The marine insect *Halobates* (Heteroptera: Gerridae): Biology, adaptations, distribution, and phylogeny. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*. 42: 119-157.
- Cheng L. (2009) Biology and ecology of the marine insect *Halobates* (Heteroptera, Gerridae). *Annual Review of Entomology*. 50: 111-135.
- Cheng L., Domergue M. & Garrouste R. (2009) The sea-skater *Halobates* (Heteroptera, Gerridae): probable cause for extinction in the mediterranean and potential for colonization following climate change. *Aquatic Insects*. 34: 45-55.
- Dias J. & Lopes, C. (2009) Occurrence, distribution and abundance of *Halobates micans* Eschscholtz, 1822 (Heteroptera, Gerridae) along the south-eastern coast of Brazil. *Journal of Biology*. 69: 67-73.
- Garrouste R. & Cheng L. (2009) Les punaises marines *Halobates* in Charpy, L. (ed) Clipperton, environnement et biodiversité d'un microcosme océanique. MNHN/IRD, Paris/Marseille.
- Goldstein M.C., Rosenberg M. & Cheng L. (2012) Increased oceanic microplastic debris enhances oviposition in an endemic pelagic insect. *Biology Letters*. 8: 817-820.
- Majer A.P., Wedderburn M.C. & Turra A. (2012) Plastic pellets as oviposition site and means of dispersal for the ocean-skater insects *Halobates*. *Marine Pollution Bulletin*. 64: 1143-1147.



2. 2. *The Caribbean Academy of Sciences Virtual 22nd Biennial Conference and General Meeting, Guyana, août 2021*

Evidence of the presence of intracellular bacterial *Wolbachia* in insects living in mangrove of Guadeloupe.

Suzanne Conjard¹; Yancy Billard¹; Anne-Marie Macal¹; Mélanie Manikon¹; Kassandra Romany¹; and Olivier Gros¹

¹ *Institut de Systématique, Évolution, Biodiversité (ISYEB), Muséum national d'Histoire naturelle, CNRS, Sorbonne Université, EPHE, Université des Antilles Campus de Fouillole, 97110 Pointe-à-Pitre, France.*

Corresponding author: suzanne.conjard@gmail.com

Wolbachia is an intracellular bacterial symbiont colonizing many Arthropods and resulting in, among other things, a shift of the sex ratio of the populations concerned. In Guadeloupe, three species of the Gerroid superfamily are infected with two different strains of *Wolbachia*: *Limnogonus franciscanus* and *Rheumatobates trinitatis* by the strain WLfran and *Rheumatobates mangrovensis* by the strain WRmang (Conjard et al., 2020). This study aims to identify insect species that can be prey for these Gerroids and that could be also infected by strains of *Wolbachia*.

To do that, DNA extractions were obtained using the DNeasy (Qiagen) blood and tissue kit according to the manufacturer's protocol. Individuals were tested for the presence of *Wolbachia* using gene encoding PCR amplification for wsp (wsp81F and wsp691R) before direct sequencing of the PCR products obtained. Thirty-six insect species were collected belonging to the following orders: Araneae (n=9), Diptera (n=4), Hemiptera (n=6), Hymenoptera (n=7), Isopoda (n=2), Odonata (n=3) and Orthoptera (n=5). Of these 36 insect species, 11 were infected by *Wolbachia* strains. This study is a first step to better understand the interactions and transmission modes of the *Wolbachia* bacterium within insects living in mangrove environment.

Keywords: *wsp*, symbiosis, aquatic insects, phylogeny

EVIDENCE OF THE PRESENCE OF INTRACELLULAR BACTERIAL WOLBACHIA IN INSECTS LIVING IN MANGROVE OF GUADELOUPE

Suzanne CONJARD, Yancy BILLARD, Anne-Marie MACAL, Mélanie MANIKON, Kassandra ROMANY & Olivier GROS



Institut de Systématique, Evolution, Biodiversité, ISYEB, UMR 7205, MNHN/CNRS Sorbonne Univ./EPHE/Univ. Antilles. Équipe Biologie de la mangrove, UFR SEN, 97100 Pointe-à-Pitre, Guadeloupe.

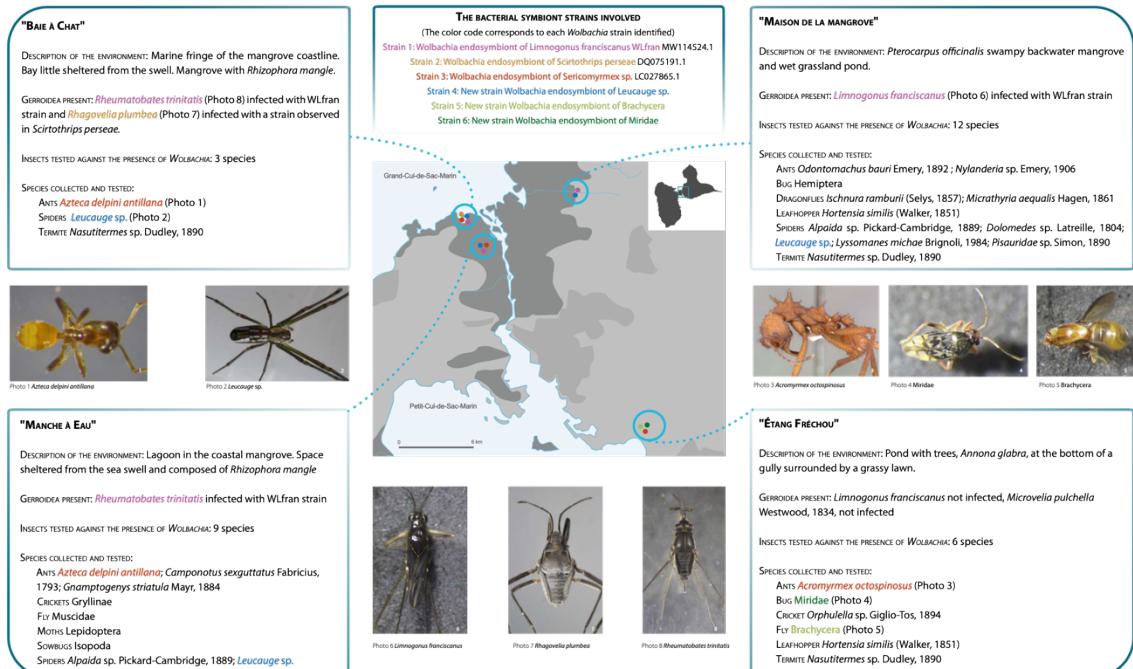
Corresponding authors: suzanne.conjard@gmail.com

Introduction

Wolbachia is an intracellular bacterial symbiont that colonizes nearly 60% of Arthropods. This bacterium has the ability to manipulate the sex ratio of the infected host in several ways: production of infected females, feminization of males, destruction of infected male embryos, and cytoplasmic incompatibility between infected males and uninfected females. Transmission of the bacterium can be either vertical or horizontal (WERNER, 1997).

Among insects of the superfamily Gerroidea (Hemiptera: Gerromorpha) from Guadeloupe in Lesser Antilles, Wolbachia was detected in three species: *Limnogonus franciscanus* (Stål 1859), *Rhagovelia plumbea* Uhler, 1894 and *Rheumatobates trinitatis* (China, 1943). Two new strains of Wolbachia were detected in these Gerroidea. *Limnogonus franciscanus* and *Rheumatobates trinitatis* are infected by the same Wolbachia strain (WLfran) (CONJARD et al., 2021), and *Rhagovelia plumbea* is infected with a strain previously observed in *Scirtotriops perseae* (RUGMAN-JONES et al., 2007). Gerroidea are skittering insects that live on the surface of water bodies, both salt, and fresh (HEICKMAN, 2011). These insects have an opportunistic carnivorous diet, feeding on prey that fall into the water surface: springtails, copepods, flies, leaffoppers, ants or spiders (ANDERSEN & POLHEMUS, 1976). By looking for Wolbachia in Arthropods evolving in the same habitats as Gerroidea, if they share the same strain, it will be possible to validate the transmission of the bacterium in a horizontal way and thus by predation. Thus, we hope to have first indications of the interactions between these Arthropods.

Results



Conclusion

None of the Arthropods tested here had a Wolbachia strain in common with Gerroidea. Thus, even if these Arthropods are likely to be putative prey for Gerroidea, it does not seem that Wolbachia is transmitted through feeding in these insects. The Wolbachia endosymbiont must be transmitted vertically (from parent to child) and not horizontally (environmentally by food predation) (WERNER & WINDSOR, 2000).

To improve the robustness of these data, it will be interesting to increase the number of samples taken at each site (especially at "Baie à Chat") or to try to collect the same species of prey at each site (Leucagues sp. or other ant species).

References

- Andersen, N.M., Polhemus, J.T. 1976. Water-striders (Hemiptera: Gerridae, Veliidae, etc.) 187-224, in: Cheng, L. 1976. Marine Insects. North-Holland Publishing Company, Amsterdam.
- Conjard, S., Meyer D.F., Aperlon R., Pages-Martinez N. & Gros O. 2021. Evidence of new strains of Wolbachia symbiont colonising semiaquatic bug (Hemiptera: Gerridae) in the mangrove of the Lesser Antilles. *Symbiosis*, submitted for publication SYMB-D-20-00259.
- Genaro, J.A., Juárez, C. 2010. Carta informativa de los zoólogos de invertebrados de las Antillas. Cicyojo, (18): 1-66.
- Heickman, C.W. 2011. Encyclopedia of South American aquatic insects: Hemiptera - Heteroptera. Springer, Washington.
- Marchal, P. 2011. Anatomie des arthropodes. PLB Edition, Baie-Mahault, Guadeloupe, 64 p.
- Meurphy, F., Guarenec, C. & Guarenec, P. 2017. Insectes des arthropodes. PLB Éditions, Baie-Mahault, Guadeloupe, 128 p.
- Meurphy, F., Rameau, T. 2020. Challenging the Wallacean shorefall: A total assessment of insect diversity on Guadeloupe (French West Indies), a checklist and bibliography. *Insecta Mundii*, (0786): 1-183.
- Rugman-Jones, P.F., Hodges, M.S. & Stouthamer, R. 2002. Population genetics of *Scirtotriops perseae*: tracing the origin of a recently introduced exotic pest of Caribbean avocado orchards, using mitochondrial and microsatellite DNA markers. *Entomophaga Experimentalis et Applicata*, 12(1): 101-115.
- Werner, J.H. 1997. Biology of Wolbachia. *Annual Review of Entomology*, 42(1): 587-609.
- Yokoyama, M. 2013. The incomplete guide to the wildlife of Saint Martin. Mori Yokoyama, Saint-Martin, 131 p.

Map: S. CONJARD - PICTURES: Y. BILLARD, S. CONJARD, A.-M. MACAL, M. MANIKON, K. ROMANY



3. Articles

CONJARD S., GARROUSTE R., GROS O., 2019, – First characterization of water-striders (Hemiptera, Heteroptera) inhabiting mangrove environment of Guadeloupe. *Caribbean Science and Innovation Meeting 2019*, Le Gosier, France. hal-02899140

FIRST CHARACTERIZATION OF WATER-STRIDERS (HEMIPTERA, HETEROPTERA) INHABITING MANGROVE ENVIRONMENT OF GUADELOUPE.

Conjard S.¹, Garrouste R.², and Gros O.^{1,3}

¹ Institut de Systématique, Évolution, Biodiversité, ISYEB, UMR 7205, Université des Antilles. Équipe Biologie de la mangrove. UFR SEN. 97100 Pointe-À-Pitre, Guadeloupe.

² Institut de systématique, évolution, biodiversité, ISYEB, UMR 7205, Entomologie, Muséum national d'histoire naturelle, 57, rue Cuvier, CP 50, 75005 Paris, France.

³ C₃MAG, UFR des Sciences Exactes et Naturelles, Université des Antilles, BP 592 - 97159 Pointe-à-Pitre, Guadeloupe.

Corresponding author: Suzanne.Conjard@etu.univ-antilles.fr

We present here the first report of skating insect species from Guadeloupe. The mangrove of Guadeloupe and the Lesser Antilles is particular because of its poverty in plant diversity: only five species are present. Mangroves trees develop according to a salinity gradient evolving in particular distribution of these five species. On the waterfront, *Rhizophora mangle* can support up to 35‰ of salt. Their aerial roots help them to stabilize in the muddy sediment. At the opposite, mangrove hinterland is identifiable due to the presence of the large leguminous *Pterocarpus officinalis* that lives in salinity around to 3-4‰ (Lugo & Snedaker, 1974).

The insects studied were mainly observed on the waterfront of the mangrove between the roots of *Rhizophora mangle* or mangrove hinterland, in the water holes between the buttresses of the roots of *Pterocarpus officinalis*.

On the waterfront, mangroves can take many forms: small isolated islets and mangrove sea front with isolate bay. The isolated islets of the bay of "Grand-Cul-de-Sac-Marin" are frequently beaten by winds and shore-breaks. Mangrove sea front with isolated bays is better protected by winds but can be impacted by freshwater runoff from the land. Rivers and canals also cross mangroves. Their estuaries can undergo strong variations in salinity depending on the currents and floods but also by the tides.

The terrestrial and marine fauna of the mangrove is well described, but insects belonging to the order Hemiptera have not yet been studied. These "marine" insects are commonly referred to as water strider or water skaters. They move in small groups on the surface of the water. Their limbs are arranged in a X-shape to increase their buoyancy at the surface. Their sizes vary from one species to another between 2 to 7 mm.

Thanks to several sampling campaigns, the distribution of Hemiptera in the bay of "Grand-Cul-de-Sac-Marin" is now better evaluated. Five different species (of 3 genus) were observed: *Rhagovelia plumbea*, *Rheumatobates trinitatis*, *R. mangrovensis*, *R. imitator* (Figure 1) and *Limnogonus franciscanus* (Figure 2).



Figure 1: *Rheumatobates imitator* male individual identifiable through its arched and armed limbs. Photo taken in the field (R. Garrouste).



Figure 2: *Limnogonus franciscanus* male individual presented in macropterous form. Photo: S. Conjard.

In the isolated islets located in the bay and on the mangrove seafront, the species *Rhagovelia plumbea* is present. It is an exclusively marine species, and it represents one of the nine species of the Salina Group in *Rhagovelia*, as described by Molano *et al.* (2018). *Rheumatobates trinitatis* is also present on the waterfront, but also in areas more protected from mangroves such as in the “Manche à eau” bay, the “Rivière salée” or in the mouths of rivers such as the “Canal des Rotours”. It shares the waterfront with *Rhagovelia plumbea*. In general, they never move beyond 20 m from the aerial roots of mangroves tree to avoid being carried away by currents and swells (Cheng & Lewing, 1971). In estuaries with mangroves, three species are present: *Rheumatobates mangrovensis*, *R. imitator* and *Limnogonus franciscanus*. According to our study, *R. mangrovensis* has only been observed at the mouth of the “Grande-Rivière à Goyave”. *R. imitator* is one of the so-called «modified» *Rheumatobates* with high sexual dimorphism; males have very arched legs (Hungerford, 1954). The largest groups of *R. imitator* individuals observed were in freshwater ponds in the “Grande-Terre” or in small bodies of water behind mangroves. Some individuals have been found drifting in the “Canal des Rotours” (personal observations).

Limnogonus franciscanus is one of the largest species (7 mm in length) and the only macropterous species observed during the study (Figure 2). It has been observed in the ponds of “Grande-Terre” and in the water holes behind the mangroves but also at the mouths of the “Grande-Rivière à Goyave” and the “Canal des Rotours”. It is therefore a freshwater species that lives mainly in freshwater lands. But like *Rheumatobates imitator*, it can be carried away by currents and live on thin films of freshwater in river mouths.

This distribution, observed in Guadeloupe, seems to be the same as in Trinidad. The same species are present in the same habitats (Nieser & Alkins-koo, 1991).

In the future, it would be interesting to focus on the physiology and/or metabolism of these insects in order to better understand their biology and their involvement in the mangrove food chain. By studying their physiology, we will also be able to better understand their ability to adapt to these changing environments at the interface between land and sea.

Acknowledgments: S. Conjard is funded by a Région Guadeloupe 's grant."

References:

- Hungerford, H.B., 1954. The genus *Rheumatobates* Bergroth (Hemiptera-Gerridae). Univ. of Kansas Sci. Bull. 36, 529–588.
- Cheng, L., Lewin, R.A., 1971. An Interesting Marine Insect, *Rheumatobates*. Pac. Insects 13, 333-341.
- Lugo, A.E., Snedaker, S.C., 1974. The Ecology of Mangroves. Annu. Rev. Ecol. Syst. 5, 39–64.
- Nieser, N., Alkins-Koo, M., 1991. The water bugs of Trinidad & Tobago. Zoology Dep. Univ. West Indies 1–131.
- Molano, F., Morales, I., Moreira, F.F.F., 2018. Two new species and key to the salina group of the genus *Rhagovelia* Mayr, 1865 (Hemiptera: Heteroptera: Veliidae) from Colombia. Zootaxa 4457, 305-314.

Mangrove semiaquatic bugs (Hemiptera: Gerroidea) from Guadeloupe in Lesser Antilles: first records and new data on species distribution

Suzanne Conjard^a , Romain Garrouste^b , Sylvie D.D. Gustave^a and Olivier Gros^{a,c} 

^aInstitut de Systématique, Évolution, Biodiversité (ISYEB), Muséum National d'Histoire Naturelle, CNRS, Sorbonne Université, EPHE, Université des Antilles, Pointe-à-Pitre, France; ^bInstitut de Systématique, Évolution, Biodiversité (ISYEB), Muséum National d'Histoire Naturelle, CNRS, Sorbonne Université, EPHE, Université des Antilles, Paris, France; ^cC3MAG, UFR des Sciences Exactes et Naturelles, Université des Antilles, Pointe-à-Pitre, France

ABSTRACT

This study aims to illustrate distribution of semiaquatic bug species in Guadeloupe (Lesser Antilles), as there is still little knowledge about the biodiversity of the island's mangroves. In addition to *Limnogonus franciscanus* Stål, 1859 and *Rheumatobates imitator* Uhler, 1894, four species are newly reported for Guadeloupe: *Brachymetra albinervia* Amyot and Serville, 1843, *Rhagovelia plumbea* Uhler, 1894, *Rheumatobates mangrovensis* China, 2009 and *R. trinitatis* China, 2009 based on taxonomic and phylogenetic analyses. For all recorded species, we provide detailed data on their ecology and distribution in the region of the investigation.

ARTICLE HISTORY

Received 26 November 2020
Revised 5 May 2021
Accepted 18 May 2021

KEYWORDS

Veliidae; Gerridae;
Caribbean; mapping;
ecology; mangrove

Introduction

Semiaquatic bugs are part of the order Hemiptera of insects. They move on the water surface using their hind legs covered with hair, which increases their buoyancy (Andersen 1982). Semiaquatic bugs have piercing and sucking mouthparts (rostrum) to feed on the bodily fluids of their prey (Heckman 2011). Present on every continent, they can be found in a variety of aquatic environments, such as rivers and lakes (freshwater), in estuaries and mangroves (salt to brackish water), and in oceanic waters (Heckman 2011).

These insects have already been studied in various regions throughout the Caribbean such as Colombia, Florida, Guyana, Mexico, Suriname, and Trinidad (Herring 1961; Drake and Van Doesburg 1966; Nieser 1970; Cheng and Lewin 1971; Andersen and Polhemus 1976; Stoner and Humphris 1985; Molano, Morales, and Moreira 2018). In 2011, Heckman listed the aquatic Hemiptera of South America and defined their distribution in the Caribbean without specifying the islands concerned

CONTACT Suzanne Conjard  suzanne.conjard@gmail.com  Institut de Systématique, Évolution, Biodiversité (ISYEB), Muséum National d'Histoire naturelle, CNRS, Sorbonne Université, EPHE, Université des Antilles, Campus de Fouillole, 97110 Pointe-à-Pitre, France.

© 2021 Informa UK Limited, trading as Taylor & Francis Group

(Heckman 2011). In the Lesser Antilles, only a few studies mention aquatic insects. Hungerford (1954) identified three species of *Rheumatobates* Bergroth, 1892 in Trinidad: *R. imitator* Uhler, 1894, *R. mangrovensis* China, 2009, and *R. trinitatis* China, 2009. The macropterous species *Limnogonus franciscanus* Stål, 1859 was also observed and studied in Trinidad (Nummeling 1997) and during a wildlife survey on the island of St Maarten (Yokoyama 2013). Recently, among the 385 species of Hemiptera reported in Guadeloupe, only three species of the superfamily Gerroidea were mentioned in the last survey published: *Limnogonus franciscanus*, *Microvelia pulchella* Westwood, 1834 and *Rheumatobates imitator* (Meurgey and Ramage 2020). However, the range of these species is not specified, and no marine species are listed. Some genera seem to be specifically adapted to marine environments such as the genus *Rhagovelia* Mayr, 1865 which has been identified throughout the Caribbean (Drake and Van Doesburg 1966; Heckman 2011). Unfortunately, only a few studies have been conducted to date in river mouths and mangroves (from marine fringe to swampy areas).

The marine fringe of mangrove in the Lesser Antilles is made up of a single species of mangrove tree *Rhizophora mangle* Linnaeus, 1753, and tidal variations are low (~30 cm tidal range). These combined two aspects induce a relative stability of the environment (Imbert, Rousset, and Scherrer 2000; Mantran, Hamparian, and Bouchereau 2009). The mangrove of Guadeloupe is the largest of the Lesser Antilles, about 3000 ha (Imbert et al. 2000) and is mainly located in the Grand-Cul-de-Sac-Marin Bay. This bay is protected by a coral reef and the mangrove is mainly sheltered in the southern part of the bay (Mantran et al. 2009). Despite the coral reef, mangrove islands and the mangrove sea fringe are swept by waves and winds, at least for their windward side. Only a few bodies of water in mangroves and river estuaries are sheltered from these disturbances, such as the Manche à Eau (Mantran et al. 2009) or the mouth of the Canal des Rotours. The Rivière Salée, south of Grand-Cul-de-Sac-Marin Bay, is in fact a seawater canal that cuts the island of Guadeloupe in two (Mantran et al. 2009). Behind the mangrove and located further inland, the swamp forest is mainly composed of *Pterocarpus officinalis* Jacquin, 1763 (Spalding, Blasco, and Field 1997). The swamp forest is waterlogged (3–4‰ of salts) depending on river flooding, rainfall or low tidal range. These different aquatic environments are likely to shelter a great diversity of semiaquatic bugs.

This study aims to identify various semiaquatic bugs present in Guadeloupe and to understand their distribution according to the environment in which they occur.

Material and methods

The sampling area was centred on the Grand-Cul-de-Sac-Marin Bay. All insect collection sites are located in the maritime area adjacent to the Parc National Guadeloupe, except for the sites of Îlet Fajou and Îlet Christophe located in the heart of the national park. Samples were collected from a boat using a landing net with a 1 mm mesh size according to the two following permits: Parc National Guadeloupe 'Arrêté 2018-35' and 'Arrêté 2019-15'. Individuals of each species were collected and placed in collection at the Muséum National d'Histoire Naturelle in Paris (France).

Taxonomic and molecular approaches were used for the identification of the species collected. The taxonomic analysis was performed using various determination keys (Hungerford 1954; Andersen and Polhemus 1976; Heckman 2011; Molano, Mondragón, and Morales 2017; Moreira, Rodrigues, Sites, Cordeiro, and Magalhães 2019). For phylogenetic analysis, DNA extraction was performed on a single individual of each morphotype, COI gene was PCR amplified (Folmer, Black, Hoeh, Lutz, and Vrijenhoek 1994) before sequencing by Eurofins (<https://eurofinsgenomics.eu/>). Once the species identified, it was possible to map their distribution.

Results

All individuals collected in the Grand-Cul-de-Sac-Marin Bay, belong to four genera (*Brachymetra* Mayr, 1865, *Limnogonus* Stål, 1868, *Rhagovelia* and *Rheumatobates*) and six species (*Brachymetra albinervia* Amyot and Serville, 1843, *Limnogonus franciscanus*, *Rhagovelia plumbea* Uhler, 1894, *Rheumatobates imitator*, *R. mangrovensis* and *R. trinitatis*). *Brachymetra albinervia*, *Rhagovelia plumbea*, *Rheumatobates mangrovensis* and *R. trinitatis* are recorded for the first time for Guadeloupe while *L. franciscanus* and *R. imitator* have already been reported from the island (Meurgey and Ramage 2020). The semiaquatic bug distribution is presented species by species, starting with exclusively marine insects, then the species present in swamp forest and ponds, and finally the transient species present in watercourses.

***Rhagovelia plumbea* Uhler, 1894**

The species was discovered in coastal mangroves and mangrove islets of the Grand-Cul-de-Sac-Marin Bay (Figure 1), mainly in mangroves exposed to waves and wind. It was observed either in small groups of two or three individuals or in colonies of thousands of individuals mixing juveniles and adults, around the roots of *Rhizophora mangle* (supplementary data). Moreover, *Rhagovelia plumbea* can coexist with *Rheumatobates trinitatis*, particularly in the Rivière Salée.

***Rheumatobates trinitatis* China, 2009**

The species was discovered in the Manche à Eau, the Rivière Salée, and the Canal des Rotours watercourses (Figure 1). These marine environments are bordered by mangrove trees composed of *Rhizophora mangle* and are mainly protected against winds and waves.

***Rheumatobates imitator* Uhler, 1894**

This species has been observed evolving in large groups (>100 individuals) on the surface of water bodies in Grande-Terre, particularly at the Maison de la Mangrove. On some occasions, small groups of individuals were observed in the mouth of mangrove waterways such as the Canal des Rotours. This species can coexist with *Limnogonus franciscanus*.

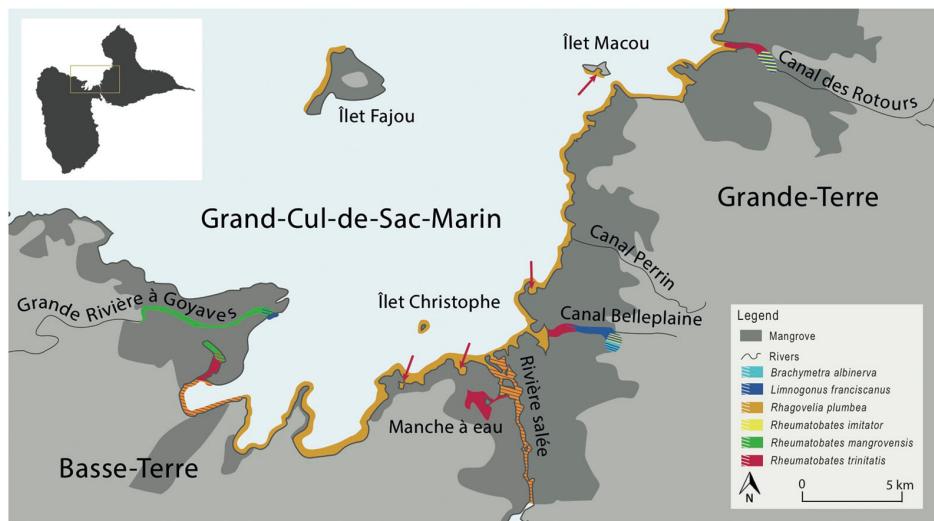


Figure 1. Range mapping of the six species studied in and around Grand-Cul-de-Sac-Marin Bay. The arrows show the small bays where *Rheumatobates trinitatis* China, 2009 were occasionally observed.

***Limnogonus franciscanus* Stål, 1859**

The species was discovered in the freshwater holes of swampy forests, in the ponds of the Grande-Terre, but also at the mouths of rivers such as the Grande-Rivière à Goyaves, and the Canal des Rotours. This species can thus coexist with other species depending on its location. *Limnogonus franciscanus* can coexist with *Brachymetra albinervra* in freshwater holes of swamp forests, or with *Rheumatobates imitator* in ponds and pools, or with *R. trinitatis* in river mouths. This pattern of occupation has been observed in the Canal Belleplaine and the Canal des Rotours; *L. franciscanus* and *R. imitator* share the upstream part of the canals while *R. trinitatis* is found at the mouths of these rivers.

***Brachymetra albinervra* Amyot and Serville, 1843**

The species was discovered in the water holes existing between the roots of *Pterocarpus officinalis* at the Maison de la Mangrove, in groups of a few individuals. *Brachymetra albinervra* coexists with *Limnogonus franciscanus* when water surfaces between roots decrease during dry periods.

***Rheumatobates mangrovensis* China, 2009**

The species was discovered in the mouth of the Grande-Rivière à Goyaves which is characterised by constantly freshwater with shrubby vegetation where they can shelter from the sun. They live in small groups of less than ten individuals.

Discussion

The Hemiptera order includes one of the largest variety of insects in the world, estimated at 89,000 species (Moreira et al. 2019). Aquatic species of the Hemiptera order and the Gerromorpha infraorder have a global distribution. Within the Gerromorpha, it is possible to find marine-only species, saltwater tolerant freshwater species, and freshwater-only species (Schuh and Slater 1995). The genus *Rhagovelia* includes freshwater species, however, nine species are grouped in a 'salina' group (subgenus) which is composed of marine species only (Molano et al. 2018). *Rhagovelia plumbea* is a species perfectly adapted to the marine environment. The presence of a pruinose layer of small silks covering the body protects the insect from the sun's rays and allows it to trap the air when it is submerged by waves (Drake and Van Doesburg 1966; Andersen and Polhemus 1976; Molano et al. 2018). Small fan-shaped silks on its median tarsus ensure stabilisation on the water surface (Drake and Van Doesburg 1966; Andersen and Polhemus 1976). It is therefore not surprising to note the presence of this species in the Grand-Cul-de-Sac-Marin Bay, in poorly protected areas strongly impacted by wave, sea spray, and winds.

Some *Rheumatobates* species are considered marine insects. Of the 34 *Rheumatobates* species described (Hungerford 1954), only six are exclusively marine (Andersen and Polhemus 1976) while the others live in freshwater or euryhaline water (Cheng and Lewin 1971). *Rheumatobates* is undergoing an evolutionary process toward becoming exclusively a marine genus (Andersen and Polhemus 1976). The representatives of *Rheumatobates* do not move more than 10–20 m from the roots of *Rhizophora mangle* in order to avoid displacement by currents and tides (Cheng and Lewin 1971). Hungerford (1954) made the first observations and descriptions of *Rheumatobates* in the Lesser Antilles. He highlighted the presence of *R. trinitatis* on the island of Trinidad, in coastal mangroves, as well as the presence of *R. mangrovensis* in the mouth of the great Yarra River (Hungerford 1954). *Rheumatobates imitator* was also observed in Trinidad in the Hollis Reservoir, an inland freshwater pond (Hungerford 1954). These observations in Trinidad are similar to the distribution currently observed in Guadeloupe. Thus, *R. trinitatis* lives in saltwater and coastal mangroves, *R. mangrovensis* in the mouths of large rivers, and *R. imitator* in freshwater pools behind mangroves and deeper into the lands of Grande-Terre.

Limnogonus franciscanus has only been observed in small populations (<10 individuals) in the Canal des Rotours and at the mouth of the Grande-Rivière à Goyaves. On the other hand, this species is easily observed in freshwater areas behind the mangrove swamps and in freshwater ponds through Grande-Terre. Its presence in river mouths is potentially linked to a transfer between the freshwater pools of Grande-Terre, the water holes behind the mangroves and the river mouths. The light topography, the rains – which can be abundant – and low tides (maximum 30 cm tidal range) can allow individuals to drift on a thin film of freshwater to the river mouths in contact with marine environments. *Limnogonus franciscanus* has also been observed in Trinidad and St Maarten (Nummeling 1997; Yokoyama 2013) but this drifting phenomenon has not yet been described.

The reason for the distribution of these insects may be related to various factors such as (i) the water salinity, (ii) the swell, (iii) their adaptation to warmth and (iv) their predation capacities and food choices. Ditrich and Papáček (2016) observed and

compared the predation behaviour of gerrids and veliids in temperate environments. Veliids, which live in rivers, are sharper and faster in their predation behaviour to adapt to the turbulent environment of the rivers. Unlike the veliids, gerrids live in a lentic environment and do not need to be fast in their predation (Ditrich and Papáček 2016). In Guadeloupe, the veliid *Rhagovelia plumbea* lives in open water disturbed by waves. They are adapted to life in an environment not yet occupied by other subaquatic bugs where preys are available. Conversely, the gerrids of *Rheumatobates* spp. live in less turbulent waters found in mangrove bays. The marine species of Gerroidea can be separated into two groups, coastal and pelagic species (Cheng 2006) and their trophic regime is not well known. Coastal species feed on small insects from the land: such as collembolas, copepods, midges or any insects that fall to the water surface (Andersen and Polhemus 1976). Pelagic species of the *Halobates* Eschscholtz, 1822 genus feed on zooplankton trapped at the surface of the sea but also on small fishes, anemones or jellyfishes (Andersen and Cheng 2004). These semi-aquatic bugs (coastal and/or pelagic species) are opportunistic and adaptable, they feed on what they find and it is hard to determine their diet. Molecular-based approach, such as metabarcoding, is used to assess the diet composition of some arthropods and for understanding the trophic network of the environments they occupy (Sow, Haran, Benoit, Galan, and Brévault 2020). Like other molecular based approaches, metabarcoding only gives qualitative results on the presence/absence of prey species in the gut or faecal samples of various animals (Greenstone, Payton, Weber, and Simmons 2014) but this could represent a very nice opportunity to determine in a near future the diets of the semiaquatic bugs studied here.

This study allows us to identify the semiaquatic bugs species found in the mangrove environment (marine fringe and swamps in further inland) of Guadeloupe and it also allows us to determine their preferred environments and the interactions that can occur between them. In the future, it would be interesting to focus on the species' physiology and metabolism in order to improve our knowledge and better understand their implications on Guadeloupe's mangroves and by their capacity to give indications on the state of the fragile environment (disturbances, pollution, climate change) that mangroves constitute. By studying their physiology, we will thus be able to better understand their capacity to adapt to these potentially changing environments at the interface between land and sea.

Disclosure statement

No potential conflict of interest was reported by the author(s).

Funding

S. Conjard was supported by a grant from 'Conseil Régional de la Guadeloupe'.

ORCID

Suzanne Conjard  <http://orcid.org/0000-0001-8344-7024>
 Romain Garrouste  <http://orcid.org/0000-0002-0880-5781>
 Olivier Gros  <http://orcid.org/0000-0002-2297-2009>

References

- Amyot, C.J.-B., and Serville, A. (1843), *Histoire Naturelle des Insectes. Hémiptères*, Paris: Librairie encyclopédique de Roret, 805 pp.
- Andersen, N.M. (1982), *The Semiaquatic Bugs (Hemiptera - Gerromorpha). Phylogeny, Adaptations, Biogeography and Classification*, Entomonograph, Klampenborg, Denmark: Scandinavian Science Press, 455 pp.
- Andersen, N.M., and Cheng, L. (2004), The Marine Insect *Halobates* (Heteroptera: Gerridae): Biology, Adaptations Distribution, and Phylogeny. *Oceanography and Marine Biology an Annual Review*, 42, 119–180. <https://doi.org/10.1201/9780203507810.ch5>
- Andersen, N.M., and Polhemus, J.T. (1976), 'Water-Striders (Hemiptera: Gerridae, Veliidae, etc.)', in *Marine Insects*, ed. L. Cheng, Amsterdam: North Holland, pp. 187–224.
- Bergroth, E. (1892), 'Note on the Water-Bug, Found by Rev. L. Zabriskie', *Insect Life*, 4, 321.
- Cheng, L. (2006), 'A Bug on the Ocean Waves (Heteroptera, Gerridae, *Halobates* Eschscholtz)', *Denisia* 19, Zugleich Kataloge Der OÖ, Landesmuseen. Neue Serie, 50, 1033–1040.
- Cheng, L., and Lewin, R.A. (1971), 'An Interesting Marine Insect, *Rheumatobates* (Heteroptera: Gerridae), from Baja California, Mexico', *Pacific Insects*, 13, 333–341.
- China, W.E. (2009), 'A New Genus and Two New Species of Gerridae, Subfamily Halobatinae (Hemiptera, Heteroptera) from Trinidad', *Proceedings of the Royal Entomological Society of London. Series B, Taxonomy*, 12, 71–80.
- Ditrich, T., and Papáček, M. (2016), 'Differences in Prey Capture in Semiaquatic Bugs (Heteroptera: Gerromorpha): Prey Capture in Semiaquatic Bugs', *Entomological Science*, 19, 34–41.
- Drake, C.J., and Van Doesburg, P.H. (1966), 'Water-Striders of the American Genus *Trochopus* (Hemiptera: Veliidae)', *Studies on the Fauna of Suriname and Other Guyanas*, 31, 65–76.
- Eschscholtz, J.F. (1822), *Entomographien* (Vol. 1), Berlin: Reimer, 128 pp.
- Folmer, O., Black, M., Hoeh, W., Lutz, R., and Vrijenhoek, R. (1994), 'DNA Primers for Amplification of Mitochondrial Cytochrome c Oxidase Subunit I from Diverse Metazoa Invertebrates', *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, 3, 294–299.
- Greenstone, M.H., Payton, M.E., Weber, D.C., and Simmons, A.M. (2014), 'The Detectability Half-Life in Arthropod Predator-Prey Research: what It is, Why we Need It, How to Measure It, and How to Use It', *Molecular Ecology*, 23, 3799–3813.
- Heckman, C.W. (2011), *Encyclopedia of South American Aquatic Insects: Hemiptera - Heteroptera*, Dordrecht: Springer Netherlands, 691 pp.
- Herring, L. (1961), 'The Genus *Halobates* (Hemiptera: Gerridae)', *Pacific Insects*, 3, 223–305.
- Hungerford, H.B. (1954), 'The Genus *Rheumatobates* Bergroth (Hemiptera-Gerridae)', *The University of Kansas Science Bulletin*, 36, 529–588.
- Imbert, D., Rousteau, A., and Scherrer, P. (2000), 'Ecology of Mangrove Growth and Recovery in the Lesser Antilles: State of Knowledge and Basis for Restoration Projects', *Restoration Ecology*, 8, 230–236.
- Jacquin, A. (1763), *De la Santé*, Paris: Académies Royales de Rouen & de Metz.
- Linnaeus, C. (1753), *Species Plantarum Tomus I*, Stockholm: Lars Salvius, 1200 pp.
- Mantran, M., Hamparian, R., and Bouchereau, J.-L. (2009), 'Géomorphologie et Hydrologie de la Lagune de la Manche à Eau (Guadeloupe, Antilles Françaises)', *Géomorphologie: Relief, Processus, Environnement*, 15, 199–210.
- Mayr, G. (1865), 'Diagnosen Neuer Hemipteren. II', *Verhandlungen Der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien*, 15, 429–446.
- Meurgey, F., and Ramage, T. (2020), 'Challenging the Wallacean Shortfall: A Total Assessment of Insect Diversity on Guadeloupe (French West Indies), a Checklist and Bibliography', *Insecta Mundi*, 188, 1–183.
- Molano, F., Mondragón, S.P., and Morales, I. (2017), 'A New Species of *Rheumatobates* Bergroth (Hemiptera: Heteroptera: Gerridae) from Mangroves of the Colombian Caribbean

- Region, New Records, and a Key to Species Recorded from the Country', *Zootaxa*, 4277, 252–260.
- Molano, F., Morales, I., and Moreira, F.F.F. (2018), 'Two New Species and Key to the *Salina* Group of the Genus *Rhagovelia* Mayr, 1865 (Hemiptera: Heteroptera: Veliidae) from Colombia', *Zootaxa*, 4457, 305–314.
- Moreira, F.F.F., Rodrigues, H.D.D., Sites, R.W., Cordeiro, I., and Magalhães, O.M. (2019), 'Order Hemiptera,' in *Thorop and Covich's Freshwater Invertebrates*, Amsterdam, Netherlands: Elsevier, pp. 175–216.
- Nieser, N. (1970), 'Gerridae of Suriname and the Amazon, with Additional Records of Other Neotropical Species', *Studies in the Fauna of Suriname and Other Guyanas*, 121, 94–138.
- Nummelin, M. (1997), 'Wing Dimorphism of a Water Strider *Limnogonus Franciscanus* (Stål) (Heteroptera: Gerridae) in Seasonal Tropical Climate', *Entomologica Fennica*, 8, 167–170.
- Schuh, R.T., and Slater, J.A. (1995), 'True Bugs of the World (Hemiptera: heteroptera): Classification and Natural History', *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 100, 336.
- Sow, A., Haran, J., Benoit, L., Galan, M., and Brévault, T. (2020), 'DNA Metabarcoding as a Tool for Disentangling Food Webs in Agroecosystems', *Insects*, 11, 294.
- Spalding, M., Blasco, F., and Field, C. (1997), *World Mangrove Atlas*, Okinawa, Japan: The International Society for Mangrove Ecosystems, 178 pp.
- Stål, C. (1859), 'Hemiptera. in: Fregatten Eugenies Resa, 1851–1853', *Zoologie*, 4, 219–298.
- Stål, C. (1868), 'Hemiptera Fabriciana I', *Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar*, 7, 1–148.
- Stoner, A.W., and Humphris, S.E. (1985), 'Abundance and Distribution of *Halobates micans* (Insecta: Gerridae) in the Northwest Atlantic,' *Deep Sea Research Part A: Oceanographic Research Papers*, 32, 733–739.
- Uhler, R.R. (1894), 'On the Hemiptera-Heteroptera of the Island of Grenada, West Indies,' *Proceedings of the Zoological Society of London*, 11, 167–224.
- Westwood, P.O. (1834), 'Mémoire Sur Les Genres *Velia*, *Microvelia* et *Hebus*', *Annales de la Société Entomologique de France*, 3, 637–653.
- Yokoyama, M. (2013), *The Incomplete Guide to the Wildlife of Saint Martin*, Saint-Martin: Mark Yokoyama.

RESEARCH ARTICLE

Evidence of new strains of *Wolbachia* symbiont colonising semiaquatic bugs (Hemiptera: Gerroidea) in mangrove environment of the Lesser Antilles

Suzanne Conjard^{1*}, Damien F. Meyer^{1,2,3*}, Rosalie Aprelon^{2,3}, Nonito Pagès^{2,3}, Olivier Gros¹



1 Institut de Systématique, Évolution, Biodiversité (ISYEB), Muséum national d'Histoire naturelle, CNRS, Sorbonne Université, EPHE, Université des Antilles Pointe-à-Pitre, Guadeloupe, France, **2** CIRAD, UMR ASTRE, Petit-Bourg, Guadeloupe, France, **3** ASTRE, Université Montpellier, CIRAD, INRA, Montpellier, France

* suzanne.conjard@gmail.com (SC); damien.meyer@cirad.fr (DFM)

Abstract

OPEN ACCESS

Citation: Conjard S, Meyer DF, Aprelon R, Pagès N, Gros O (2022) Evidence of new strains of *Wolbachia* symbiont colonising semiaquatic bugs (Hemiptera: Gerroidea) in mangrove environment of the Lesser Antilles. PLoS ONE 17(8): e0273668. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0273668>

Editor: Olof Terenius, Uppsala University: Uppsala Universitet, SWEDEN

Received: November 9, 2021

Accepted: August 12, 2022

Published: August 30, 2022

Copyright: © 2022 Conjard et al. This is an open access article distributed under the terms of the [Creative Commons Attribution License](#), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Data Availability Statement: The data underlying the results presented in the study are available from <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucore/MW019457> and <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucore/MW114524>.

Funding: This research was funded in the frame of the projects MALIN, grant number 2018-FED-1084, and INSULA, grant number 2020-FED-45, both funded by the European Union and the Guadeloupe Regional Council under the European Research and Development Funds (ERDF) 2014–

Wolbachia Hertig, 1936 is an intracellular bacterial symbiont colonizing many arthropods. Of the studies done on the bacteria present in the superfamily Gerroidea Leach, 1815, no report of *Wolbachia* infection had yet been made. Thus, we checked the presence of *Wolbachia* in six Gerroidea species which colonize tropical aquatic environments by PCR using *wsp* primer set before sequencing and phylogenetic analyses. Insects were collected in the marine fringe of mangroves, in river estuaries, in swampy mangroves, and in ponds from Guadeloupe islands (Caribbean). Two new strains of *Wolbachia* were detected in these Gerroidea. They were named *wLfran* and *wRmang*. The *wsp* sequences suggest that the strains belong to the already described E supergroup or similar. *wLfran* is present in *Limnogonus franciscanus* Stål, 1859 and *Rheumatobates trinitatis* (China, 1943) while *wRmang* appears to be present exclusively in *R. mangrovensis* (China, 1943). Three other species were analysed, but did not appear to be infected: *Brachymetra albivirva* (Amyot & Serville, 1843), *Halobates micans* Eschscholtz, 1822, and *Microvelia pulchella* Westwood, 1834. The results presented here highlight for the first time the presence of new intracellular *Wolbachia* strains in Gerroidea colonising tropical aquatic environments like mangrove habitats from inlands to sea shore.

Introduction

Wolbachia pipiensis commonly known as *Wolbachia*, is an alpha-proteobacterium belonging to the Rickettsiales Gieszczykiewicz, 1939 order. It is mainly present intracellularly in the genital and somatic tissues of more than 60% of arthropods [1] and in nematodes [2]. In arthropods, the *Wolbachia* bacterium is mainly known for its ability to manipulate reproduction of the infected host, and can lead to production of infected females without males (inducing

2020 program. https://ec.europa.eu/info/research-and-innovation/funding/funding-opportunities/funding-programmes-and-open-calls_en#erdf Suzanne Conjard was supported by a grant from the Guadeloupe Regional Council. <https://www.regionguadeloupe.fr/accueil/#> The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

Competing interests: The authors have declared that no competing interests exist.

parthenogenesis), feminization of genetic males (inducing feminization), destruction of infected male offspring (killing males) and cytoplasmic incompatibility between infected males and uninfected (or infected with another strain) females [3].

To detect the presence of *Wolbachia*, a couple of methods are possible. The FISH (Fluorescence *In Situ* Hybridization) technic with the use of specific probes to visualize the bacteria within the insect tissues [4,5], or PCR (Polymerase Chain Reaction) targeting specific genes. The first detections of *Wolbachia* thanks to PCR were made using universal 16S rDNA primer sets and then using the *ftsZ* gene, which was considered more specific at the time [1,6]. Subsequently, PCR targeting the specific *wsp* gene (*Wolbachia* surface protein) which encodes a major protein of the cell surface layer became widespread [7]. Primers encoding *wsp* allow a preliminary identification of the *Wolbachia* strain. However, these last two decades the MLST (Multilocus Sequence Typing) method, which combines a set of genes, has become more popular [8]. This technique avoids the high recombination rates found with the *wsp* technique, which allows for a more reliable phylogeny [9]. More recently though the MLST and *wsp* typing system has been highly criticized, and whole genome sequencing and phylogenomic approaches seem to be best [10,11].

The phylogeny of *Wolbachia* is divided in various supergroups. Early phylogenetic analyses done almost 30 years ago determined the presence of two supergroups A and B, grouping together *Wolbachia* strains infecting different arthropods [1]. Then, *Wolbachia* strains phylogenetically related to supergroups C and D have been observed in filarial nematode hosts [12]. Today, the use of the MLST technique allows the identification of 19 supergroups up to the letter S [13].

Insects of the super-family Gerroidea are semi aquatic bugs belonging to the order Hemiptera. They live on the surface of the water, in rivers, estuaries or even in the sea. In tropical environments, they are also present in mangroves [14]. These semiaquatic insects move on the surface of the water thanks to a bunch of small bristles at the end of their legs [15]. They are sucking biting insects that feed opportunistically depending on the prey present on the surface of the water [15,16].

Apart from the wealth of publication on *Wolbachia* in many fields, there are only few studies on aquatic Hemiptera. According to research in Missouri, 52% of aquatic insects are infected with *Wolbachia*, compared to 60% in terrestrial insects [17]. Few recent studies demonstrated the presence of *Wolbachia* in semiaquatic bugs. In Cameroon, Esemu *et al.* (2019) detected *Wolbachia* in freshwater insects that represent a potential reservoir for the bacterium *Mycobacterium ulcerans* MacCallum, 1948 causing Buruli ulcer. This research focused on nine species of the Gerridae Leach, 1815 and Veliidae Amyot & Serville, 1843 families including the three genera *Limnogonus*, *Microvelia*, and *Rhagovelia* [18]. More recently, Castillo *et al.* [19] described the microbiome (including *Wolbachia*) associated with six species of gerrids belonging to the genera *Platygerris*, *Potamobates*, *Rheumatobates*, and *Telmatometra* from Panama [19].

Semi-aquatic bugs in the Lesser Antilles are not well known. A few studies confirmed their presence in these islands, the first focusing on Trinidad [20] and the second on Saint Martin [21]. For Guadeloupe, only two recent studies listing the insects of the island confirm the presence of six Gerroidea: *Brachymetra albinervia*, *Limnogonus franciscanus*, *Microvelia pulchella*, *Rhagovelia plumbea*, *Rheumatobates mangrovensis* and *R. trinitatis* [14,22]. Our study on *Wolbachia* in the Gerroidea of Guadeloupe focuses on six gerrids. *Brachymetra albinervia* lives in puddles between the roots of *Pterocarpus officinalis* in the swamp forest. *Limnogonus franciscanus* has the largest range, occurring on the terrestrial fringe of the mangrove, in the swamp forest and in the freshwater pools of “Grande-Terre” [14]. *Halobates micans* is exclusively marine, occurring in waves on the coast [23]. *Microvelia pulchella* is present in freshwater pools [22]. *Rheumatobates mangrovensis* is only present downstream of the “Grande-Rivière à Goyaves”.

Rheumatobates trinitatis is also a marine species but prefers the mangrove waters more protected from wind and swell by mangrove trees, *Rhizophora mangle* Linnaeus, 1753 [14].

There is a great variability of *Wolbachia* strains in Arthropods [24]. Depending on geographical isolation or living environment, a host or strain of *Wolbachia* will change. For example, the fly *Bactrocera dorsalis* Hendel, 1912 in China is infected by four different strains throughout the country [25] or three species of the same fly genus can share one strain in South Asia [26]. Knowing this, it is interesting to demonstrate the presence of the bacterium in Gerroidea of Guadeloupe in order to have a first idea of the prevalence of the bacterium on the island. In order to detect the presence of *Wolbachia* symbionts in Gerroidea, we solely use PCR with primers specific for the *wsp* gene.

Materials and methods

Sampling

Sampling took place between 2019 and 2021, in the mangrove of the “Grand-Cul-de-Sac-Marin”, in the swampy forest of the back mangrove at the “Maison de la Mangrove”, in a pond of Grande-Terre “Étang Fréchou”, and on the shoreline coast of the Atlantic side of Grande-Terre “Anse-Maurice” (Fig 1). The samples were taken by boat in the marine mangrove and by feet for the other sites, using a 1 mm-mesh size nylon net. Apart from the collection sites “Anse-Maurice” and “Étang Fréchou”, all other insect collection sites are located in the marine area adjacent to the “Parc National de la Guadeloupe” or in the case of the “Grande-Rivière à Goyaves” estuary in the heart of the “Parc National de la Guadeloupe” (“permit n° 2019–15”).

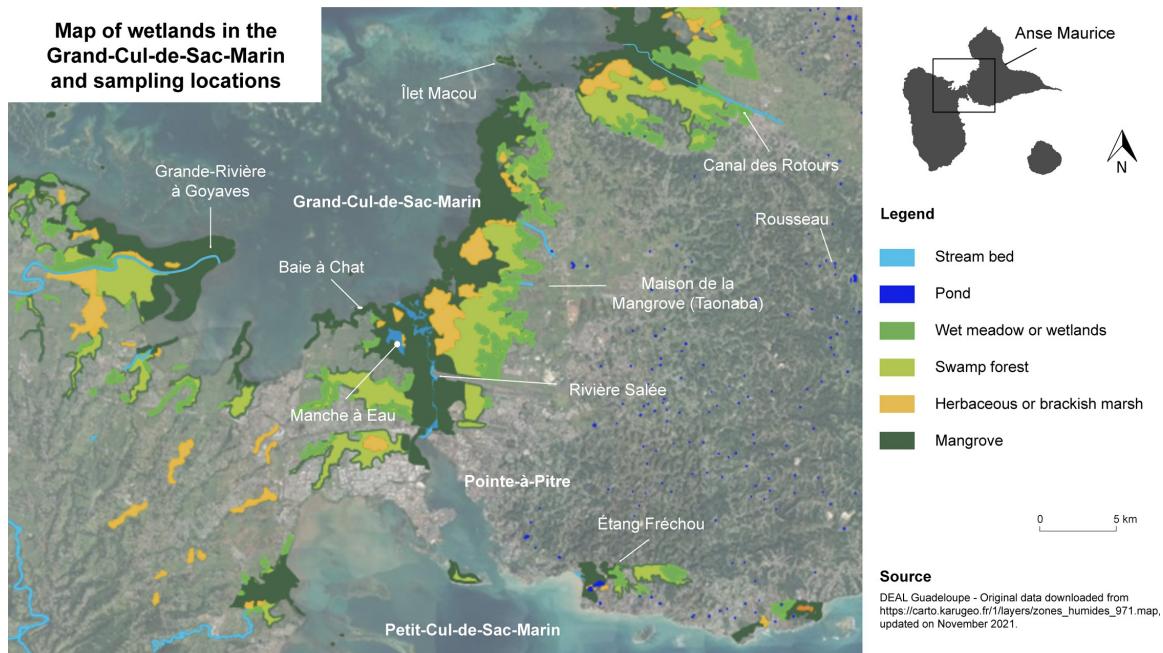


Fig 1. Map of wetlands in Guadeloupe and associated sampling sites. https://carto.karugeo.fr/1/layers/zones_humides_971.map.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0273668.g001>

A total of 60 individuals of Gerroidea were collected and analyzed in different sampling sites according to their habitats (Fig 1 and Table 1). Where possible, for each collection, males, females and juveniles were analyzed.

Identification of insects, PCR amplification, and sequencing

The collected Gerroidea were individually identified using integrative taxonomy with two methods. Taxonomic determination keys [15,23,27–30] and PCR amplification followed by sequencing of the PCR products of the gene encoding COI (Cytochrome Oxidase subunit I) using the primers set *LCO1490F* and *HCO2198R* [31]. DNA was extracted using the DNeasy Blood & Tissue Kit following the manufacturer's protocol. PCR was performed under the following conditions: initial denaturation at 94°C for 4 minutes, 30 denaturation cycles (94°C, 60 seconds), annealing (55°C, 45 seconds), extension (72°C, 45 seconds) and a final extension at 72°C for 1 minute. The expected size of the PCR products was checked after 2% agarose gel electrophoresis before to be directly sequenced by Eurofins (<http://www.eurofinsgenomics.eu>).

When identified, insects were selected in a representative manner according to species and habitat location. The primer set used for PCR was that corresponding to the *Wolbachia* *wsp*-specific surface protein (*wsp81F* and *wsp691R*) developed by Duron et al. (2008) [32]. PCR was performed under the following conditions: initial denaturation at 94°C for 3 minutes, 40 denaturation cycles (94°C, 60 seconds), annealing (54°C, 60 seconds), extension (72°C, 1 minute) and a final extension at 72°C for 7 minutes. The expected size of the PCR product is 610 bp. PCR products were verified after electrophoresis on 2% agarose gel electrophoresis. The positive control used is DNA from *Rheumatobates mangrovensis* that has been shown to be positive. The negative control is ultra-pure water. The PCR products were then directly sequenced (from the both primers used) by Eurofins (<http://www.eurofinsgenomics.eu>).

Phylogenetic analysis

Wolbachia *wsp* sequences from gerrids used for phylogenetic analysis were downloaded from NCBI (Table 3 and Fig 2) in addition to the sequences obtained in this study (MW019457 and MW114524). They were all analyzed and aligned with Geneious (Geneious version R10, <https://www.geneious.com>) and MAFFT [33]. The phylogenetic tree was constructed using PhyML software [34] with a maximum likelihood approach. The bootstrap analysis was performed with 1000 replicates, and the bootstrap values were calculated using a 50% majority rule.

Table 1. Number of samples per species and per sampling site.

Species	Sampling site (Fig 1)	Number of samplings
<i>Brachymetra albinervra</i>	Maison de la Mangrove	6
<i>Halobates micans</i>	Anse-Maurice	6
<i>Limnogonus franciscanus</i>	Canal des Rotours	10
	Rousseau	2
	Maison de la Mangrove	8
<i>Microvelia pulchella</i>	Étang Fréchou	5
<i>Rheumatobates mangrovensis</i>	Estuary of "Grande-Rivière à Goyaves"	8
<i>R. trinitatis</i>	Baie à Chat	3
	Canal des Rotours	2
	Ilet Macou	1
	Manche à Eau	8
	Rivière Salée	1

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0273668.t001>

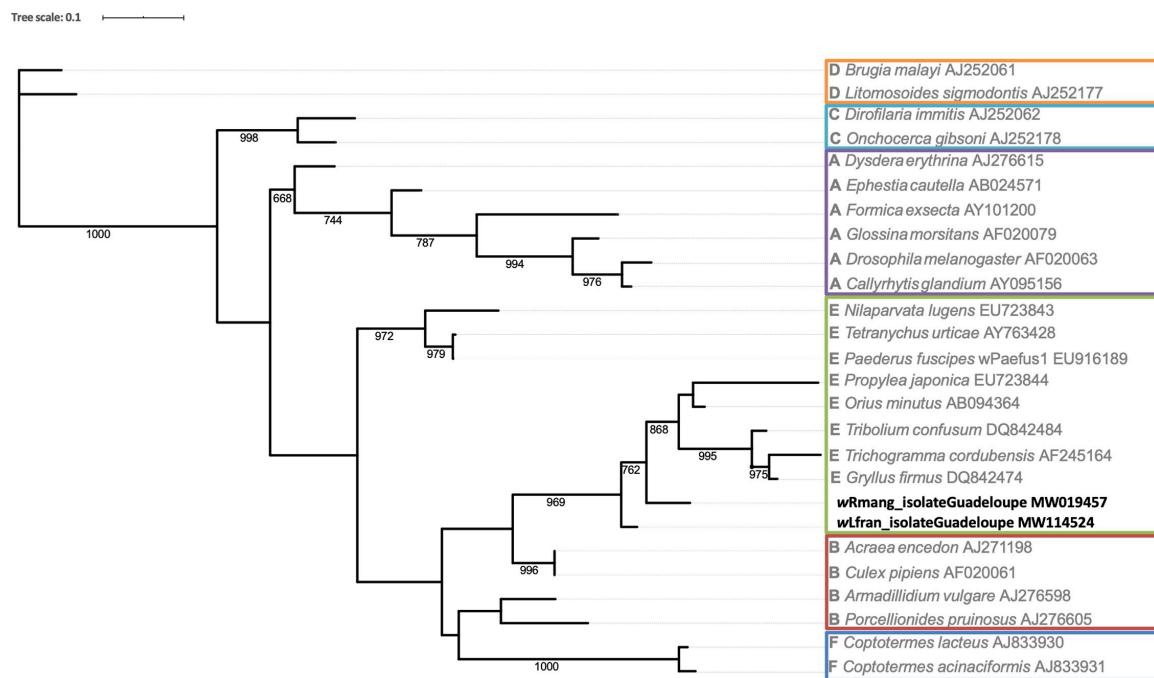


Fig 2. Phylogenetic tree of *Wolbachia* detected in Gerroidea and other insects based on their *wsp* sequences. Tree was inferred from maximum likelihood method using PhyML program and drawn using iTOL program. Branches are labelled as Supergroup Letter and specie names followed by GenBank accession numbers. Bootstrap values (1,000 replicates) are indicated, except for branches with a value less than 0.5.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0273668.g002>

Results

Wolbachia infection in Gerroidea of Guadeloupe

Wolbachia were detected in three of the six species tested: *L. franciscanus*, *R. mangrovensis* and *R. trinitatis*. *Wolbachia* was detected in all *R. mangrovensis* and *L. franciscanus* individuals while occasionally in *R. trinitatis* and not detected in *B. albinervia*, *H. micans* and *M. pulchella* tested individuals (Tables 2 and 3).

Sequence and phylogenetic analyses

We amplified and partially sequenced the *wsp* gene (Table 3). From these sequences, two major *Wolbachia* strains were detected in Gerroidea from Guadeloupe and registered in the

Table 2. Table showing the prevalence of *Wolbachia* in Gerroidea samples collected at different collection sites.

Species	Number of <i>Wolbachia</i> negative individuals	Number of <i>Wolbachia</i> positive individuals	Sequenced samples
<i>Brachymetra albinervia</i>	6	0	0
<i>Halobates micans</i>	6	0	0
<i>Limnogonus franciscanus</i>	0	14	6
<i>Microvelia pulchella</i>	6	0	0
<i>Rheumatobates mangrovensis</i>	0	8	5
<i>R. trinitatis</i>	6	9	3

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0273668.t002>

Table 3. Survey of the sequences obtained and their existing matches in BLAST.

Species	Sample number	Results of the study		BLAST match		
		Sampling site (Fig 1)	Number of nucleotides obtained	Species name	Percent identity	Accession number
<i>Limnogonus franciscanus</i>	#1	Canal des Rotours	467	<i>Dichocrocis punctiferalis</i>	96.78%	GU166597.1
<i>Limnogonus franciscanus</i>	#2	Maison de la Mangrove	434	<i>Pteromalus puparum</i>	97.51%	DQ493917.1
<i>Limnogonus franciscanus</i>	#3	Maison de la Mangrove	439	<i>Dichocrocis punctiferalis</i>	97.27%	GU166597.1
<i>Limnogonus franciscanus</i>	#4	Maison de la Mangrove	490	<i>Pteromalus puparum</i>	97.53%	DQ493917.1
<i>Limnogonus franciscanus</i>	#5	Maison de la Mangrove	512	<i>Pteromalus puparum</i>	97.45%	DQ493917.1
				<i>Ceroptris cerri</i>	97.25%	AY095157.1
				<i>Dichocrocis punctiferalis</i>	96.63%	GU166597.1
<i>Limnogonus franciscanus</i>	#6	Rousseau	517	<i>Dichocrocis punctiferalis</i>	96.90%	GU166597.1
<i>Rheumatobates trinitatis</i>	#1	Canal des Rotours	489	<i>Pteromalus puparum</i>	97.73%	DQ493917.1
				<i>Ceroptris cerri</i>	97.53%	AY095157.1
				<i>Dichocrocis punctiferalis</i>	96.93%	GU166597.1
<i>Rheumatobates trinitatis</i>	#2	Îlet Macou	508	<i>Pteromalus puparum</i>	97.43%	DQ493917.1
				<i>Ceroptris cerri</i>	97.23%	AY095157.1
				<i>Dichocrocis punctiferalis</i>	96.65%	GU166597.1
<i>Rheumatobates trinitatis</i>	#3	Manche à Eau	512	<i>Pteromalus puparum</i>	97.25%	DQ493917.1
				<i>Ceroptris cerri</i>	97.05%	AY095157.1
				<i>Dichocrocis punctiferalis</i>	96.48%	GU166597.1
<i>Rheumatobates mangrovensis</i>	#1	Estuary of “Grande-Rivière à Goyaves”	358	<i>Delphacodes kuscheli</i>	93.58%	KM386825.1
<i>Rheumatobates mangrovensis</i>	#2	Estuary of “Grande-Rivière à Goyaves”	518	<i>Macrolophus pygmaeus</i>	94.56%	FJ374283.1
<i>Rheumatobates mangrovensis</i>	#3	Estuary of “Grande-Rivière à Goyaves”	518	<i>Stephanitis pyrioides</i>	94.56%	AB109622.1
<i>Rheumatobates mangrovensis</i>	#4	Estuary of “Grande-Rivière à Goyaves”	571	<i>Delphacodes kuscheli</i>	93.33%	KM386825.1
<i>Rheumatobates mangrovensis</i>	#5	Estuary of “Grande-Rivière à Goyaves”	595	<i>Macrolophus pygmaeus</i>	93.21%	FJ374283.1

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0273668.t003>

NCBI database: *wRmang_isolateGuadeloupe* (MW019457) and *wLfran_isolateGuadeloupe* (MW114524).

The *wRmang* strain was detected exclusively in *Rheumatobates mangrovensis* species, from the unique place where they can be found at the mouth of the river “Grande-Rivière à Goyaves” (Fig 1 and Table 1). The *wLfran* strain is the most prevalent strain and is detected in *Limnogonus franciscanus* and *R. trinitatis*. The two species do not share the same habitat. However, they can be found occasionally at sites such as the “Canal des Rotours” (Fig 1), a water-course that crosses many environments, wet meadows, swamp forest and leads to mangroves. *Limnogonus franciscanus* is a freshwater species that prefers habitats like puddles or even private fountains in gardens like small or a natural pond at the “Maison de la Mangrove”. *Rheumatobates trinitatis* is a marine species that will prefer sheltered mangrove environments such as at the “Manche à Eau” or in the “Baie à Chat” (Fig 1). The two strains have 93% homogeneity between them.

The phylogenetic tree, based on *wsp* gene sequences, shows the distinct presence of *wLfran* and *wRmang* strains within the cluster of E-supergroup sequences (Fig 2).

Discussion

In the present study, six species of semi-aquatic bugs were analyzed by PCR and sequenced to detect and identify *Wolbachia* among Gerroidea from Guadeloupe island (Caribbean, Lesser Antilles). Thus, three Gerroidea species are infected by two new strains (*wLfran* and *wRmang*) belonging to E supergroup. This study provides first insight for the prevalence of *Wolbachia* in Gerroidea in Guadeloupe.

Wolbachia strains have been reported on arthropod pests such as scorpion [35], flies [36], terrestrial isopods [4], and spiders [37]. However, the majority of these studies have focused on insects with an impact on health or agriculture. *Wolbachia* has been detected in a wide diversity of mosquito species, some of them vectors of medically important arboviruses [38]. The *Wolbachia* bacterium has been proposed as a regulatory tool for Zika and/or dengue bearing mosquitoes [39–41]. Studies on the occurrence of *Wolbachia* in insect pests of crops mainly concern Diptera [25,26], Acari [24,42] and phytophagous Hemiptera [43–48]. Of all the studies carried out, very few have been conducted on aquatic insects and even fewer on marine insects. However, two recent studies conducted in Cameroon [18] and Panama [19] looking for the bacterial community in the Gerridae and Veliidae found *Wolbachia* in these taxa.

In Guadeloupe, *Wolbachia* has already been studied in some mosquito species: *Aedes aegypti* Linnaeus, 1762, *A. taeniorhynchus* (Wiedemann, 1821) and *Culex quinquefasciatus* Say, 1823 mosquitoes [49,50], *Deinocerites* sp. Theobald, 1901, *Mansonia* sp. Blanchard, 1901, *Ochlerotatus* sp. Reinert, 2000 and *Uranotaenia* sp. Lynch Arribalzaga, 1891 [51]. While mosquitoes of the genus *Aedes* are usually free of *Wolbachia*, this is not the case for *Cx. quinquefasciatus*, which has a variable infection rate of between 79 to 96% [49]. Mosquitoes, although temporarily aquatic insects, do not appear to share common *Wolbachia* strains with Gerroidea based on results of the present study.

The low number of Gerroidea samples collected during this study does not allow statistical treatment of data. However, these preliminary results suggest a high presence of *Wolbachia* in certain species such as *L. franciscanus*, *R. mangrovensis* and *R. trinitatis* and an absence, or very low presence, in *B. albinervia*, *H. micans* and *M. pulchella*. Given that the sampling effort is really different between Gerroidea and Guadeloupean mosquitoes, a pattern of infection appears to be emerging. Like the *Aedes* mosquitoes from Guadeloupe, *B. albinervia* and *M. pulchella*, while sharing the same environment as the other Gerroidea tested, does not appear to be infected. Thus, the presence of *Wolbachia* seems to be related to the insect species rather than to the environment occupied. *Wolbachia* infection is known to be variable within a population of the same genus but also within a same species depending on its geography [25,26,44]. Depending on its geographical origin, the frequency of *Wolbachia* infection can be very variable, ranging from 4–100% in one sampling area to 37–100% in another [44]. Statistically, the intraspecific infection rate can be very high or very low and there is no average infection rate [52]. In some genera, depending on the species, the average infection rate varies from quite low at less than 3% [24] to very high with an infection rate close to 100% [47]. In view of the different forms of infection, it is therefore normal to observe variations in infection among the six species studied in Guadeloupe.

Currently, taking into account all invertebrates and all analytical methods, there are nineteen *Wolbachia* supergroups named from A to S (G is not included because it is a grouping of

A and B supergroups) [13,24,26,42]. In our study, *Wolbachia* symbionts infecting mangrove Gerroidea belong to E supergroup according to *wsp* phylogenetic analysis (Fig 2).

The *Wolbachia* strain colonizing the pirate bug *Oris minutus* (Linnaeus, 1758) is also part of E supergroup. This Anthochorid belongs to the order Hemiptera, but remains genetically distant from the ones analyzed in this study as is not part of the superfamily Gerroidea. In contrast, *Gerris* sp. Fabricius, 1794 from temperate habitats has been found to be positive for *Wolbachia* strains of the B supergroup in England [53] but negative in France [32]. Overall, few studies have been conducted and updated on *Wolbachia* E supergroup, but it seems that several hosts are possible, including insects, spiders [37] and springtails [54]. Therefore, there is currently little data regarding the occurrence of *Wolbachia* in the superfamily Gerroidea and the prevalence of E supergroup is not yet known. Typing of strains into supergroups was mainly based on phylogenetic inference of the *Wolbachia* surface protein (*wsp*) which is easy to implement and reproducible. However, the small size of this gene and its high recombination rate make it unreliable for precise phylogenetic analyses [8]. Therefore, a full characterization of the MultiLocus Sequence Typing (MLST) is necessary for a correct typing of the strain [8]. MLST analysis is based on the study of several genes. This technique allows refining the analysis by increasing the number of supergroups detected, 16 different supergroups have been described so far, without changing the overall phylogeny [26,55]. However, this technique is nowadays discussed because the markers used are not discriminating enough and are not reliable enough at fine-scale [10].

It is now possible to state that Gerroidea from Guadeloupe mangroves are infected by different *Wolbachia* strains. However, as the use of *wsp* gene sequences is not sufficiently discriminating, it would be interesting to strengthen the research with other methods such as the analysis of the whole genome sequence of the strains which remains the most reliable method [10,56]. This later technique would allow us to consolidate the results and possibly confirm the presence of these strains in E supergroup.

Knowledge of aquatic insects in marine, brackish and lacustrine environments in the tropics is poor. In Guadeloupe, other *Wolbachia* strains have been observed in spiders and ants from swamp and mangrove forests [57]. Increasing our knowledge on the diversity of *Wolbachia* strains colonizing various insects from similar environments through the island would allow us to demonstrate the strategy used by these symbiotic *Wolbachia* strains in such tropical Hemiptera to be transmitted to the new host generations.

Nucleotide sequence accession number

Wolbachia *wsp* gene partial sequences obtained in this study were deposited in the Genebank database under accession numbers MW019457 and MW114524.

Author Contributions

Conceptualization: Suzanne Convard, Damien F. Meyer, Nonito Pagès, Olivier Gros.

Data curation: Suzanne Convard, Damien F. Meyer.

Formal analysis: Suzanne Convard, Damien F. Meyer, Nonito Pagès, Olivier Gros.

Funding acquisition: Nonito Pagès, Olivier Gros.

Investigation: Suzanne Convard, Olivier Gros.

Methodology: Suzanne Convard, Damien F. Meyer, Rosalie Aprelon, Nonito Pagès, Olivier Gros.

Project administration: Nonito Pagès, Olivier Gros.

Resources: Nonito Pagès, Olivier Gros.

Software: Damien F. Meyer, Rosalie Aprelon.

Supervision: Nonito Pagès, Olivier Gros.

Validation: Damien F. Meyer, Nonito Pagès, Olivier Gros.

Visualization: Nonito Pagès, Olivier Gros.

Writing – original draft: Suzanne Convard.

Writing – review & editing: Suzanne Convard, Damien F. Meyer, Nonito Pagès, Olivier Gros.

References

1. Werren JH, Zhang W, Guo LR. Evolution and phylogeny of *Wolbachia*: reproductive parasites of arthropods. *Proc R Soc Lond B*. 1995; 261(1360):55–63.
2. Zug R, Hammerstein P. Still a host of hosts for *Wolbachia*: analysis of recent data suggests that 40% of terrestrial arthropod species are infected. *PLoS ONE*. 2012; 7(6):e38544.
3. Werren JH, Baldo L, Clark ME. *Wolbachia*: master manipulators of invertebrate biology. *Nat Rev Microbiol*. 2008; 6(10):741–51.
4. Le Clec'h W, Chevalier FD, Genty L, Bertaux J, Bouchon D, Sicard M. Cannibalism and predation as paths for horizontal passage of *Wolbachia* between terrestrial Isopods. Bourtzis K, *PLoS ONE*. 2013; 8(4):e60232.
5. Saurav GK, Daimei G, Rana VS, Popli S, Rajagopal R. Detection and localization of *Wolbachia* in *Thrips palmi* Karny (Thysanoptera: Thripidae). *Indian J Microbiol*. 2016; 56(2):167–71.
6. O'Neill SL, Giordano R, Colbert AM, Karr TL, Robertson HM. 16S rRNA phylogenetic analysis of the bacterial endosymbionts associated with cytoplasmic incompatibility in insects. *Proc Natl Acad Sci*. 1992; 83(7):2699–2702. <https://doi.org/10.1073/pnas.89.7.2699> PMID: 1557375
7. Phylogeny Zhou W, and PCR-based classification of *Wolbachia* strains using *wsp* gene sequences. *Proc R Soc Lond B*. 1998; 265:509–15.
8. Baldo L, Dunning Hotopp JC, Jolley KA, Bordenstein SR, Biber SA, Choudhury RR, et al. Multilocus sequence typing system for the endosymbiont *Wolbachia pipiensis*. *AEM*. 2006; 72(11):7098–110.
9. Zhao G-Z, Zhu T-R, Zeng Y, Zhu D-H. *Wolbachia* infection in six species of gall wasps and their parasitoids. *J Asia Pac Entomol*. 2021; 24(1):21–5.
10. Bleidorn C, Gerth M. A critical re-evaluation of multilocus sequence typing (MLST) efforts in *Wolbachia*. *FEMS Microbiol Ecol*. 2018; 94(1):1–11.
11. Gerth M, Gansauge MT, Weigert A, Bleidorn C. Phylogenomic analyses uncover origin and spread of the *Wolbachia* pandemic. *Nat Commun*. 2014; 5(1): 5117.
12. Bandi C, Anderson TJC, Genchi C, Blaxter ML. Phylogeny of *Wolbachia* in filarial nematodes. *Proc R Soc Lond B*. 1998; 265:2407–13.
13. Lefoulon E, Clark T, Borveto F, Perriat-Sanguinet M, Moulia C, Slatko BE, et al. Pseudoscorpion *Wolbachia* symbionts: diversity and evidence for a new supergroup S. *BMC Microbiol*. 2020; 20(1):188.
14. Convard S, Garrouste R, Gustave dit-Duflo S, Gros O. Mangrove semiaquatic bugs (Hemiptera: Gerroidea) from Guadeloupe in Lesser Antilles: first records and new data on species distribution. *Aquat Insects*. 2021; 42(3–4):239–46.
15. Heckman CW. Encyclopedia of South American aquatic insects: Hemiptera—Heteroptera. Dordrecht: Springer Netherlands; 2011.
16. Ditrich T, Papáček M. Differences in prey capture in semiaquatic bugs (Heteroptera: Gerromorpha): Prey capture in semiaquatic bugs. *Entomol Sci*. 2016; 19:34–41.
17. Sazama EJ, Bosch MJ, Shouldis CS, Ouellette SP, Wesner JS. Incidence of *Wolbachia* in aquatic insects. *Ecol Evol*. 2017; 7(4):1165–9.
18. Esemu SN, Dong X, Kfusi AJ, Hartley CS, Ndip RN, Ndip LM, et al. Aquatic Hemiptera in Southwest Cameroon: biodiversity of potential reservoirs of *Mycobacterium ulcerans* and multiple *Wolbachia* sequence types revealed by metagenomics. *Diversity*. 2019; 11(225):1–26.

19. Castillo AM, Saltonstall K, Arias CF, Chavarria KA, Ramírez-Camejo LA, Mejía LC, et al. The microbiome of neotropical Water-striders and its potential role in codiversification. *Insects*. 2020; 11(9):578. <https://doi.org/10.3390/insects11090578> PMID: 32878094
20. Nummelin M. Wing dimorphism of a Water-strider *Limnogonus franciscanus* (Stål) (Heteroptera: Gerridae) in seasonal tropical climate. *Entomol Fennica*. 1997; 8:167–70.
21. Yokoyama M. The incomplete guide to the wildlife of Saint Martin. Vol. 2. Saint-Martin: Mark Yokoyama; 2013. 131 p.
22. Meurgey F, Ramage T. Challenging the Wallacean shortfall: A total assessment of insect diversity on Guadeloupe (French West Indies), a checklist and bibliography. *Insecta Mundi*. 2020; 0786:1–183.
23. De Kort-Gommers M, Nieser N. Records of Antillean Water-striders (Heteroptera). *Stud Fauna Curaçao other Caribbean isl*. 1969; 112:72–87.
24. Ros VID, Fleming VM, Feil EJ, Breeuwer JAJ. How diverse is the genus *Wolbachia*? Multiple-gene sequencing reveals a putatively new *Wolbachia* supergroup recovered from spider mites (Acari: Tetranychidae). *Appl Environ Microbiol*. 2009; 75(4):1036–43.
25. Sun X-Y, Cui L, Li Z. Diversity and phylogeny of *Wolbachia* infecting *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae) populations from China. *Environ Entomol*. 2007; 36(5):1283–9.
26. Asimakis ED, Doudoumis V, Hadapad AB, Hire RS, Batargias C, Niu C, et al. Detection and characterization of bacterial endosymbionts in Southeast Asian tephritid fruit fly populations. *BMC Microbiol*. 2019; 19(S1):1–18. <https://doi.org/10.1186/s12866-019-1653-x> PMID: 31870298
27. Herring L. The Genus *Halobates* (Hemiptera: Gerridae). *Pacific Insects*. 1961; 3(2–3):223–305.
28. Hungerford HB. The Genus *Rheumatobates* Bergroth (Hemiptera-Gerridae). *Univ Kansas Sci Bull*. 1954; 36(7):529–88.
29. Nieser N. Gerridae of Suriname and the Amazon, with additional records of other neotropical species. *Stud Fauna Suriname Guyanas*. 1970; 121(47):94–138.
30. Westlake KP, Rowe L, Currie DC. Phylogeny of the Water-strider genus *Rheumatobates* (Heteroptera: Gerridae). *Syst Entomol*. 2000; 25(2):125–45.
31. Folmer O, Black M, Hoeh W, Lutz R, Vrijenhoek R. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Mol Mar Biol Biotechnol*. 1994; 3 (5):294–9. PMID: 7881515
32. Duron O, Bouchon D, Boutin S, Bellamy L, Zhou L, Engelstädter J, et al. The diversity of reproductive parasites among arthropods: *Wolbachia* do not walk alone. *BMC Biol*. 2008; 6(27):1–12.
33. Katoh K, Standley DM. MAFFT Multiple Sequence Alignment Software Version 7: Improvements in Performance and Usability. *Mol Biol Evol*. 2013; 30(4):772–80. <https://doi.org/10.1093/molbev/mst010> PMID: 23329690
34. Guindon S, Dufayard J-F, Lefort V, Anisimova M, Hordijk W, Gascuel O. New algorithms and methods to estimate Maximum-Likelihood phylogenies: assessing the performance of PhyML 3.0. *Syst Biol*. 2010; 59(3):307–21. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syq010> PMID: 20525638
35. Baldo L, Prendini L, Corthals A, Werren JH. *Wolbachia* are present in Southern African scorpions and cluster with supergroup F. *Curr Microbiol*. 2007; 55(5):367–73.
36. Madhav M, Parry R, Morgan JAT, James P, Asgari S. *Wolbachia* endosymbiont of the horn fly (*Haematobia irritans irritans*): a supergroup A strain with multiple horizontally acquired cytoplasmic incompatibility genes. *Appl Environ Microbiol*. 2020; 86(6):e02589–19.
37. Yun Y, Peng Y, Liu F, Lei C. *Wolbachia* screening in spiders and assessment of horizontal transmission between predator and prey. *Neotrop Entomol*. 2010; 40(2):164–9.
38. van den Hurk AF, Hall-Mendelin S, Pyke AT, Frentiu FD, McElroy K, Day A, et al. Impact of *Wolbachia* on infection with chikungunya and yellow fever viruses in the mosquito vector *Aedes aegypti*. *PLoS Negl Trop Dis*. 2012; 6(11):e1892.
39. Caragata E, Dutra H, Moreira L. Inhibition of zika virus by *Wolbachia* in *Aedes aegypti*. *Microb Cell*. 2016; 3(7):293–5.
40. Haqshenas G, Terradas G, Paradkar PN, Duchemin J-B, McGraw EA, Doerig C. A role for the insulin receptor in the suppression of dengue virus and zika virus in *Wolbachia*-infected mosquito cells. *Cell Reports*. 2019; 26(3):529–535.e3.
41. Ryan PA, Turley AP, Wilson G, Hurst TP, Retzki K, Brown-Kenyon J, et al. Establishment of wMel *Wolbachia* in *Aedes aegypti* mosquitoes and reduction of local dengue transmission in Cairns and surrounding locations in northern Queensland, Australia. Vol. 3. Gates Open Research. 2020. p. 1547.
42. Glowska E, Dragun-Damian A, Dabert M, Gerth M. New *Wolbachia* supergroups detected in quill mites (Acari: Syringophilidae). *Infect Genet Evol*. 2015; 30(2015):140–6.

43. Bing X-L, Zhao D-S, Sun J-T, Zhang K-J, Hong X-Y. Genomic analysis of *Wolbachia* from *Laodelphax striatellus* (Delphacidae, Hemiptera) reveals insights into its “Jekyll and Hyde” mode of infection pattern. *Genome Biol Evol*. 2020; 12(2):3818–31.
44. Hughes GL, Allsopp PG, Brumley SM, Woolfit M, McGraw EA, O'Neill SL. Variable infection frequency and high diversity of multiple strains of *Wolbachia pipiensis* in *Perkinsiella* Planthoppers. *Appl Environ Microbiol*. 2011; 77(6):2165–8.
45. Karut K, Castle SJ, Karut ST, Karaca MM. Secondary endosymbiont diversity of *Bemisia tabaci* and its parasitoids. *Infect Gene Evol*. 2020; 78:104104.
46. Li F, Li P, Hua H, Hou M, Wang F. Diversity, tissue localization, and infection pattern of bacterial symbionts of the white-backed planthopper, *Sogatella furcifera* (Hemiptera: Delphacidae). *Microb Ecol*. 2020; 79(3):720–30.
47. Pan H, Li X, Ge D, Wang S, Wu Q, Xie W, et al. Factors affecting population dynamics of maternally transmitted endosymbionts in *Bemisia tabaci*. *PLoS ONE*. 2012; 7(2):e30760.
48. Rossitto De Marchi B, Smith HA. Bacterial endosymbiont diversity among *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) populations in Florida. *Insects*. 2020; 11(3):179.
49. Goindin D, Cannet A, Delannay C, Ramdini C, Gustave J, Atyame C, et al. Screening of natural *Wolbachia* infection in *Aedes aegypti*, *Aedes taeniorhynchus* and *Culex quinquefasciatus* from Guadeloupe (French West Indies). *Acta Tropica*. 2018; 185:314–7.
50. Shi C, Beller L, Deboutte W, Yinda KC, Delang L, Vega-Rúa A, et al. Stable distinct core eukaryotic viromes in different mosquito species from Guadeloupe, using single mosquito viral metagenomics. *Microbiome*. 2019; 7(1):121. <https://doi.org/10.1186/s40168-019-0734-2> PMID: 31462331
51. Pagès N, Re J, Aprelon R, Bihain ML, Gardès L, Venail R, et al. Natural *Wolbachia* infection across Guadeloupe mosquito populations. Caribbean Science and Innovation Meeting, Pointe-à-Pitre, Guadeloupe, France., 2019. hal-02433117.
52. Hilgenboecker K, Hammerstein P, Schlattmann P, Telschow A, Werren JH. How many species are infected with *Wolbachia*?—a statistical analysis of current data: *Wolbachia* infection rates. *FEMS Microbiol Lett*. 2008; 281(2):215–20.
53. Werren JH, Windsor DM. *Wolbachia* infection frequencies in insects: evidence of a global equilibrium? *Proc R Soc Lond B*. 2000; 267(1450):1277–85.
54. Timmermans MJTN, Mariën J, Roelofs D, van Straalen NM, Ellers J. Evidence for multiple origins of *Wolbachia* infection in springtails. *Pedobiologia*. 2004; 48(2004):469–75.
55. Wang G-H, Jia L-Y, Xiao J-H, Huang D-W. Discovery of a new *Wolbachia* supergroup in cave spider species and the lateral transfer of phage WO among distant hosts. *Infect Genet Evol*. 2016; 41:1–7.
56. Gerth M, Bleidorn C. Comparative genomics provides a timeframe for *Wolbachia* evolution and exposes a recent biotin synthesis operon transfer. *Nat Microbiol*. 2016; 2(16241):1–7.
57. Conjard S, Billard Y, Macal A-M, Manikon M, Romany K, Gros O. Evidence of the presence of intracellular bacterial *Wolbachia* in insects living in mangrove of Guadeloupe. 22th biennial conference of the Caribbean Academy of Sciences, Georgetown, Guyana.; 2021. hal-03342587.