

Anatomie et stratégies de reproduction de *Indoplanorbis exustus* (Deshayes, 1834), un mollusque invasif d'eau douce en Côte d'Ivoire (Afrique de l'Ouest).

BONY Kotchi Yves^{1*}, KONAN Koffi Félix¹, EDIA Oi EDIA², KOUASSI N'Gouan Cyrille³, DIOMANDE Dramane², OUATTARA Allassane².

¹ UFR Environnement ; Université Jean Lorougnon Guédé, BP 150 Daloa Côte d'Ivoire.

² Laboratoire d'Environnement et de Biologie Aquatique, U.F.R.-S.G.E., Université d'Abobo-Adjamé, 02 BP 801 Abidjan 02, Ivory Coast.

³ Station de Recherche en Pisciculture, Centre National de Recherche Agronomique, 08 BP 33 Abidjan 08, Côte d'Ivoire ;

*Auteur correspondant e-mail : bony.uresdedaloa@gmail.com

Original submitted in on 6th September 2013 Published online at www.m.elewa.org on 30th November 2013.

RESUME

Objectif : Les mollusques d'eau douce présentent un intérêt médical, vétérinaire et écologique. Ils occupent une diversité d'habitats instables d'eau douce et sont soumis à des fluctuations drastiques de leurs densités. Le succès de la recolonisation des milieux dépend donc de leur capacité à adopter comme mode de reproduction l'autofécondation ou un système mixte. Dans cette étude, l'anatomie de *Indoplanorbis exustus* a été réalisée, avant de déterminer les stratégies de reproduction de cette espèce.

Méthodologie et résultats : La conchyliologie et l'anatomie interne ont été effectuées sur 20 spécimens adultes. Aussi, 46 individus adultes ont été récoltés, transportés vivants au laboratoire pour la détermination des stratégies de reproduction. Les œufs de 11 parents (G_0) ont été isolés et 117 nouveaux nés ont été élevés dans des conditions optimales d'eau et de nourriture. Avant la maturité sexuelle, 50 mollusques de la G_1 ont été choisis au hasard et répartis en deux traitements : (1) autofécondation obligatoire et (2) allofécondation facultative. Ils ont été élevés dans des boîtes de 200 ml à 25 °C avec une photopériode de 12h-12h et nourris avec des Spirulines. L'eau a été changée deux fois par semaine. Dans les deux traitements, l'âge de première reproduction des individus G_1 a été déterminé et la survie des juvéniles de la G_2 calculée.

Conclusion et application : Cette étude montre que *Indoplanorbis exustus* possède un système reproducteur typique des Bulininae et se reproduit préférentiellement par autofécondation. Cette stratégie de reproduction constitue pour cette espèce un avantage sélectif pour la colonisation de nouveaux habitats.

Mots-clefs : Côte d'Ivoire (Afrique de l'Ouest), mollusque invasif, *Indoplanorbis exustus*, morphologie, stratégies de reproduction.

ABSTRACT

Anatomy and reproductive strategies of *Indoplanorbis exustus* (Deshayes, 1834), an invasive freshwater snail in Ivory Coast (West Africa).

Objective: Freshwater snails have medical, veterinary and ecological importance. They occupy a diversity of freshwater unstable habitats and are subject to drastic fluctuations in their densities. The success of these environments recolonization depends on their ability to reproduce uniparentally through internal self-fertilization or a mixed system. In this study, the anatomy of *Indoplanorbis exustus* is presented and then the reproductive strategies of the specie is determined

Methodology and results: Conchology and internal anatomy were performed on 20 adult specimens. In addition, 46 adult individuals were collected, transported live to the laboratory for determination of reproductive strategies. Eggs from 11 G₀ snails were isolated, and 117 newborns were reared under optimal conditions of food and water. Before sexual maturity, 50 G₁ snails were chosen at random and split into two treatments: (1) obligate self-fertilization and (2) facultative cross-fertilization. They were reared in 200 ml bottles at 25 °C under a 12-h light: 12-h dark photoperiod and fed ad libitum with boiled lettuce twice a week. Water was changed twice weekly. In both treatments, we measured the age at first reproduction of G₁ individuals and calculated Juvenile survival of G₂ snails.

Conclusion and application of results: This work shows that *Indoplanorbis exustus* reproductive system is typical of the bulinid type and reproduces preferentially by self-fertilization. This characteristic may be an advantage in colonizing new habitats.

Key Words: Ivory Coast (West Africa), invasive snail, *Indoplanorbis exustus*, morphology, reproductive strategies.

INTRODUCTION

La macrofaune benthique représente un maillon essentiel des chaînes trophiques des écosystèmes dulçaquicoles (Bougard, 1988). Elle est fortement perturbée par la construction de plusieurs barrages hydroélectriques sur les cours d'eau en Côte d'Ivoire (Horeau *et al.*, 1997). Les effets de ces profondes modifications se traduisent par des changements considérables de la diversité et de la composition spécifique des communautés. Le réseau hydrographique dense de la Côte d'Ivoire est soumis en milieu continental à des agressions de nature anthropique (pollutions domestiques, maraîchage, élevage) qui ont un impact sur la répartition des mollusques d'eau douce (N'goran, 1997). La distribution spatiale et les fluctuations des populations de mollusques sont influencées par plusieurs facteurs aussi bien abiotiques que biotiques. Les facteurs abiotiques sont les paramètres physiques, chimiques et les facteurs climatiques tandis que la végétation aquatique et les facteurs anthropiques constituent les principaux facteurs biotiques (Bony, 2007). Les densités de mollusques sont fortement réduites pendant la saison des pluies allant même jusqu'à

la disparition de certaines espèces. Dans les milieux courants, les crues ont un impact négatif en lessivant les populations de mollusques. Le curage des étangs de pisciculture est également un facteur négatif sur les mollusques qui sont éliminés en même temps que la vase.

La recolonisation de ces milieux dépend donc de la capacité de celles-ci à adopter comme mode de reproduction l'autofécondation ou un système mixte. L'évolution de l'autofécondation a été évaluée en terme de diversité des forces sélectives (Charlesworth & Charlesworth 1979, 1987 ; Lloyd 1979 ; Holsinger *et al.*, 1984 ; Husband and Schemske 1996). Les Basommatophes ont colonisé une diversité d'habitats en eaux douces avec des fluctuations extrêmes de densités (Jarne & Städler 1995 ; Henry *et al.* 2005 ; Jarne *et al.* 2010). Ils sont relativement faciles à élever en laboratoire et la plupart ont un cycle de vie assez court (environ 2 à 10 générations par an). Toutes les espèces sont hermaphrodites et se reproduisent par autofécondation et allofécondation (Jarne *et al.* 1993 ; Jarne *et al.* 2010). L'allofécondation n'est

possible qu'après une copulation où un individu joue le rôle du mâle et l'autre la femelle. Avec ces systèmes mixtes de reproduction, ces mollusques ont la capacité de coloniser de nombreux types d'habitats et certaines espèces peuvent être considérées comme invasives. C'est le cas d'*Indoplanorbis exustus* qui a été signalé pour la

première fois en Côte d'Ivoire par Mouchet *et al.* (1987) et dont les variations saisonnières des densités dans les lacs de Yamoussoukro (Centre) ont été étudiées par Yapi *et al.* (1993). Dans cette étude, l'anatomie et les stratégies de reproduction ont été abordées avec l'exemple de l'espèce invasive *Indoplanorbis exustus*.

MATERIEL ET METHODES

Choix de l'espèce. L'espèce *Indoplanorbis exustus* a été retenue afin de compléter son étude. En effet l'on dispose de quelques informations sur son introduction et la dynamique des populations dans les lacs de Yamoussoukro. L'étude des Traits d'histoire de vie de cette espèce a été réalisée en considérant les aspects susceptibles de donner des informations sur son système de reproduction.

Conchyliologie et anatomie du système reproducteur : La conchyliologie a été effectuée avec les coquilles de 20 spécimens adultes nettoyées avec de l'eau de javel à 12°. Les coquilles ont ensuite été décrites, photographiées et conservées comme échantillons secs. Une vingtaine de spécimens ont été anesthésiés pour l'anatomie. Ils ont ainsi été mis dans des boîtes en plastique contenant de l'eau sans chlore. Quelques cristaux de menthol ont été ajoutés et les boîtes ont été laissées couvertes durant 8 à 10 heures sans perturbation. Les mollusques ont été ensuite tués dans de l'eau chauffée à 70° pendant 30 à 40 secondes. Les parties molles ont été retirées de leurs coquilles sous l'eau froide à l'aide de pinces fines et conservées dans le liquide de Railliet-Henry (930 ml eau distillée, 6g chlorure de sodium, 50 ml formaldéhyde et 20 ml d'acide acétique). Le liquide de conservation a été changé au bout de 24 heures et les organismes fixés ont été disséqués sous une loupe binoculaire. Le système reproducteur a été dessiné.

Stratégies de reproduction. : L'étude des stratégies de reproduction a été faite sur la base du protocole standard tel que défini par Tristone *et al.* (2003b), Escobar *et al.* (2007, 2011). Quarante six (46) individus adultes de *I. exustus* ont été récoltés à Agboville dans des bras morts de la rivière Agnéby. Les mollusques ont été ramenés au laboratoire de Biologie Marine et Malacologie de Perpignan. Au laboratoire, chaque

individu a été testé à la présence de parasites. Ils ont été placés séparément dans des boîtes de 200 millilitres remplis d'eau de source. Les pontes de onze parents différents ont été utilisées pour obtenir 117 nouveau-nés après l'éclosion. Ceux-ci ont été répartis dans des boîtes de 200 millilitres à raison de 5 individus par boîte et ont été nourris avec des Spirulines (algues). Au bout de 15 jours, lorsque les nouveau-nés atteignaient une taille de 3 à 5 millimètres, ils ont été mélangés et on a tiré au hasard 50 individus qui ont été ensuite isolés en élevage dans 50 boîtes de 200 millilitres réparties en deux lots de 25 individus :

- Un lot en allofécondation avec un isolement pendant la majorité de la vie reproductive, et des expositions de courte durée (5 à 6 heures deux fois par semaine) à un partenaire. Ce protocole permet des copulations multiples et donc autorise l'allo fécondation ;

- un lot en autofécondation avec un isolement durant toute la vie reproductive, l'autofécondation étant le seul mode de reproduction possible.

Les conditions d'élevage sont les suivantes : température constante (25°C) ; photopériode 12h/12h ; alimentation des nouveau-nés et des juvéniles avec des algues (spiruline), alimentation des jeunes et des adultes avec de la laitue fraîche ; l'eau des boîtes est changée trois fois par semaine. Chaque semaine, la taille de chaque individu est mesurée (plus grand diamètre) ainsi que son poids frais afin de construire une courbe taille/poids. Lorsque les premières pontes apparaissent, les œufs de chaque ponte sont systématiquement comptés. Le taux d'éclosion est estimé par comptage des nouveau-nés.

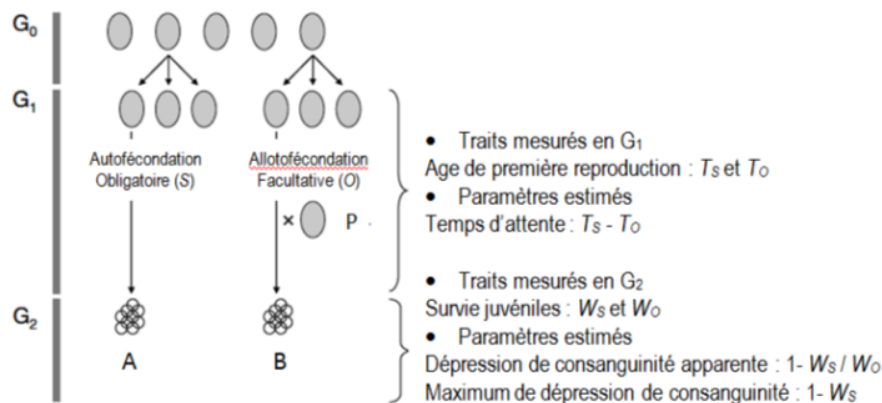


Figure 1 : Diagramme schématique du protocole expérimental utilisé pour estimer le temps d'attente et la dépression de consanguinité apparente chez les Basommatophores. Les représentations ovales représentent les individus, G_i représentent les générations, P les partenaires, A œufs obtenus sans copulation, B œufs obtenus après copulation.

Expression des résultats : Les analyses ont été effectuées à l'aide du logiciel SPSS version 10.0. La normalité des données a été testée avec le test de Kolmogorov-Smirnov, et l'homogénéité de la variance avec celui de Bartlett. Les moyennes des différents

paramètres mesurés ont été comparées avec le test de Kruskal-Wallis. Le temps d'attente a été déterminé par la différence entre les moyennes du jour de première ponte chez les individus en allotéfécondation et ceux en autofécondation.

RESULTATS

Conchyliologie et système reproducteur : La coquille de *Indoplanorbis exustus* est de couleur brun pâle plus foncée au niveau de la périphérie, elle est

plate, discoïde à enroulement sénestre (Figure 2). Les tours de spire sont convexes et l'ornementation est constituée par de fines lignes de croissance.



Figure 2 : Coquille de *I. exustus* récolté à Azaguié et mesurant 13,5 mm de diamètre (gauche) et spécimen vivant observé en aquarium (droite).

Le système reproducteur est typique des Bulininae (Ibinkounlé et al., 2006) (Figure 3). L'ovotestis comprend de nombreux follicules. La vésicule séminale lui fait suite. La prostate comprend un grand nombre de diverticules divisés en deux ou trois branches et partant

d'un même point. Elle fait suite au complexe pénial qui comprend un sac pénien beaucoup plus long que le prépuce. Le vagin est long et la spermathèque allongée avec un canal très court.

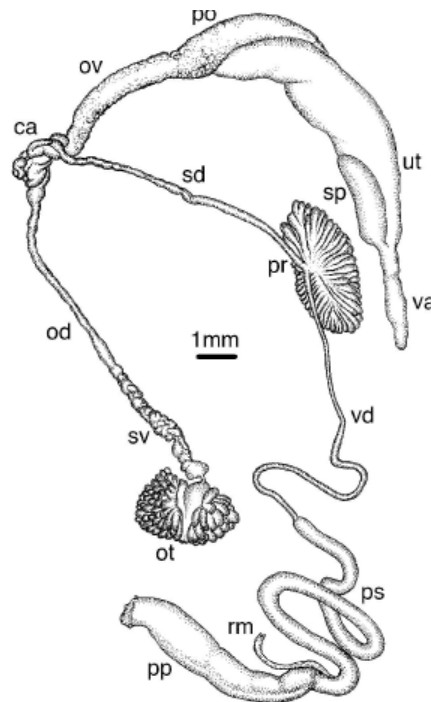


Figure 3 : Anatomie du système reproducteur de *Indoplanorbis exustus* : ca= carrefour ; od= ovispermiducte ; ot= ovotestis ; ov= oviducte ; po= poche de l'oviducte ; pp= prépuce ; pr= prostate ; ps= sac pénien ; rm= muscle rétracteur ; sd= spermiducte ; sp= spermathèque ; sv= vésicule séminale ; ut= utérus ; va= vagin ; vd= vas deferens.

Stratégies de reproduction

Évolution de la taille moyenne des mollusques. : La croissance en taille des *Indoplanorbis exustus* en élevage est la même pour les individus en allofécondation comme en autofécondation (Figure 4). Elle évolue en trois phases, une croissance rapide les huit premières semaines pour atteindre une taille

moyenne de 11 mm, celle-ci fait suite à une autre moins marquée jusqu'à la semaine 18, où elle atteint un pallier avec une taille moyenne de 13 mm. A partir de la semaine 20, la taille des mollusques en autofécondation est légèrement supérieure à celle de ceux qui sont en allofécondation. Mais cette différence n'est pas significative.

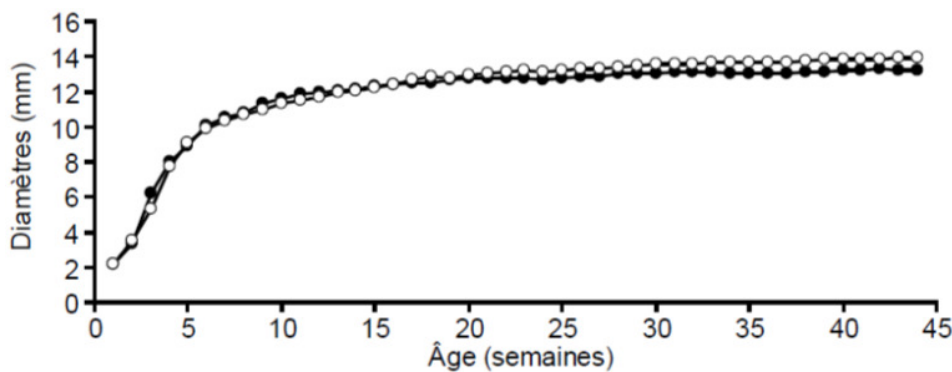


Figure 4 : Variations hebdomadaires de la taille moyenne des *Indoplanorbis exustus* en allofécondation et en autofécondation. allo= allofécondation ; auto= autofécondation.

Évolution du poids moyen des mollusques. : La croissance du poids frais des *I. exustus* en élevage est la même pour les deux traitements (allofécondation et autofécondation) (Figure 5). Elle est rapide jusqu'à la semaine 20 où les individus atteignent un poids moyen

de 0,5 g et elle devient moins marquée par la suite. On note aussi qu'à partir de cette date le poids des autofécondants est légèrement supérieur à celui des allofécondants mais cette différence n'est pas significative.

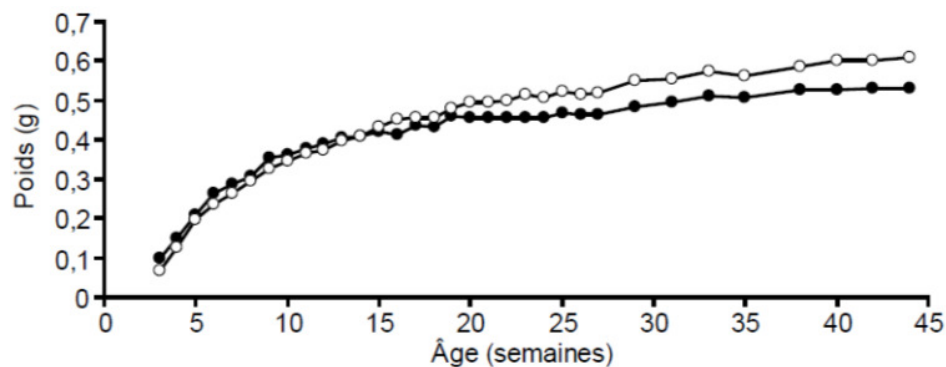


Figure 5 : Variations hebdomadaires des moyennes du poids frais des *Indoplanorbis exustus* en allofécondation et en autofécondation. allo= allofécondation ; auto= autofécondation.

Évolution du nombre moyen d'œufs pondus. : Le nombre d'œufs pondus en élevage par les *Indoplanorbis exustus* évolue en dents de scie. Cette évolution est la même en allofécondation comme en autofécondation (Figure 6). Les pontes commencent à apparaître après cinq semaines d'élevage, elles

atteignent leur maximum après 10 semaines avec une moyenne de 95 œufs. Une première diminution des pontes survient après 30 semaines (8 œufs en moyenne), elle est suivie d'une faible reprise et atteint son minimum après 45 semaines (6 œufs en moyenne).

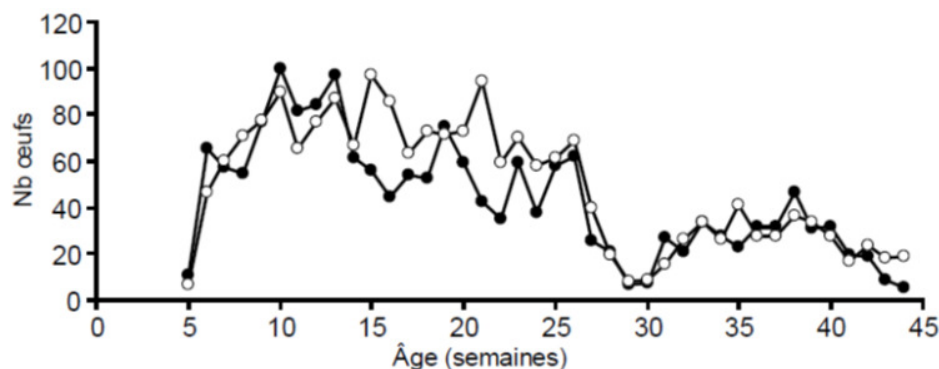


Figure 6 : Variations hebdomadaires des moyennes du nombre d'œufs pondus par les *Indoplanorbis exustus* en allofécondation et en autofécondation. allo= allofécondation ; auto= autofécondation.

Le nombre total d'œufs pondus par les mollusques en allofécondation pendant les 44 semaines de l'expérience est de 1744 et il est de 1971 pour ceux en autofécondation. Il n'y a pas de différence significative entre le nombre total d'œufs pondus ($H= 2$; $P= 0,157$) et la moyenne du nombre d'œufs pondus par semaine ($P= 0,294$) entre les individus en allofécondation et ceux en autofécondation. En moyenne, ceux en

allofécondation se reproduisent 42,82 jours après la naissance alors que ceux en autofécondation le font 44,48 jours après. Cette différence de 1,66 jours, appelée temps d'attente n'est pas significative ($H= 1,880$; $P= 0,176$).

Analyses de Variance.

Test de normalité de Kolmogorov-Smirnov : Le test de normalité effectué sur les moyennes hebdomadaires

de la taille, du poids et de la fécondité des *I. exustus* en allofécondation et autofécondation indique que la taille, le taux d'éclosion des œufs et l'âge de la première reproduction ne suivent pas une loi de distribution

normale (P-value < 0, 05). En revanche, le poids et la fécondité ont une distribution qui suit une loi normale (Tableau 1.).

Tableau 1 : Résultats du test de Kolmogorov-Smirnov à un échantillon effectué sur les valeurs hebdomadaires des moyennes de la taille, du poids, de la fécondité, du taux d'éclosion des œufs et de l'âge de première reproduction des *I. exustus* en allofécondation et en autofécondation.

	Taille	Poids	Fécondité	Taux d'éclosion	Âge
Z	4,927	1,279	1,009	3,341	3,927
P	< 0,001	0,076	0,261	0,009	0,001

Test d'homogénéité de la variance de Bartlett : Le test d'homogénéité de la variance (test de Bartlett) effectué sur les moyennes hebdomadaires du poids et de la fécondité montre concernant la fécondité qu'il n'y a pas égalité de la variance entre les *I. exustus* en allofécondation et en autofécondation (P-value > 0, 05)

(Tableau 2.). Au contraire, il y'a égalité de la variance au niveau du poids (P-value < 0, 05). Cependant, on constate qu'au seuil de 1% il n'y a également pas égalité de la variance pour le poids (P-value > 0, 01).

Tableau 2 : Résultats du test de Bartlett effectué sur les valeurs hebdomadaires des moyennes du poids, de la fécondité des *I. exustus* en allofécondation et en autofécondation.

	Poids	Fécondité
Statistiques de Leuven	6,187	0,121
P	0,016	0,729

Test non paramétrique de Kruskal-Wallis : Le test de Kruskal-Wallis effectué indique qu'il existe une différence significative (avec un risque d'erreur de 5%)

entre la taille, le poids, la fécondité et le taux d'éclosion des œufs des *I. exustus* en allofécondation comme en allofécondation (P-value < 0, 05) (Tableau 3.).

Tableau 3 : Résultats du test de Kruskal-Wallis effectué sur les valeurs hebdomadaires des moyennes de la taille, du poids, de la fécondité et du taux d'éclosion des œufs des *I. exustus* en allofécondation et en autofécondation.

	Taille	Poids	Fécondité	Eclosion
H	78,577	60,765	72,302	62,769
ddl	43	32	39	12
P	0,001	0,002	0,001	0,001

Au niveau des traitements, il n'y a pas de différences significatives (Pvalue > 0, 05) entre les *I. exustus* en allofécondation et en autofécondation au niveau de la taille (P=0,051), du poids (P= 0,232), de la fécondité

(P= 0,294), du taux d'éclosion des œufs (P= 0,755) et de l'âge de la première reproduction (P= 0,176) (Tableau 4.).

Tableau 4 : Résultats du test de Kruskal-Wallis effectué sur les valeurs hebdomadaires des moyennes de la taille, du poids, de la fécondité, du taux d'éclosion des œufs et de l'âge de la première reproduction des *I. exustus* en allofécondation et en autofécondation.

	Taille	Poids	Fécondité	Eclosion	Âge reproduction
H	3,896	1,431	1,100	0,097	1,880
P	< 0,001	0,076	0,261	0,009	0,001

DISCUSSION

Chez *Indoplanorbis exustus* il n'y a pas de différence de taille et de poids entre les individus élevés en allofécondation et en autofécondation. Par ailleurs les mollusques en autofécondation ont un poids très légèrement supérieur à ceux en allofécondation à partir de 5 mois d'élevage. Cela peut être dû au fait que les individus testés ayant atteint une certaine taille entrent en compétition dans l'utilisation de l'espace et la nourriture avec les partenaires qu'on leur donne deux fois par semaine. Le temps d'attente de 1,6 jours est très court chez *I. exustus*, cette différence entre le début de la reproduction des individus en autofécondation par rapport à ceux qui sont en allofécondation n'est pas significative. Apparemment l'autofécondation retardée comme stratégie d'assurance de reproduction est négligeable voire absente chez cette espèce comparée à celles observées chez *Biomphalaria glabrata* (Alonso, 2006) et *Physa acuta* (Tristone, 2001). Il n'a pas été observé un temps d'attente chez *Helisoma duryi* qui est une espèce strictement allofécondante dans la limite de la durée d'expérimentation (Alonso, 2006). Cependant on remarque que des temps d'attente très longs ont été observés chez des cestodes (Tristone, 2001), (Schjorring, 2004). *Biomphalaria glabrata* malgré sa grande capacité pour l'autofécondation préfère se reproduire par allofécondation (Paraense, 1995).

L'évolution des systèmes de reproduction a fait l'objet de plusieurs études théoriques qui ont porté en particulier sur le temps d'attente (Tristone, 2001), (Tristone et al, 2003a). Une espèce capable d'autofécondation se reproduira préférentiellement par allofécondation si la dépression de consanguinité est forte à condition que des partenaires soient disponibles. Aussi, un accent est mis sur les juvéniles car la dépression de consanguinité est forte à ce stade du cycle de vie (Jarne et al. 2000; Escobar et al. 2008) et présente de grandes différences entre les

autofécondants et les allofécondants (Husband & Schemske 1996). La stratégie est d'attendre pendant un laps de temps (temps d'attente) la présence d'un partenaire et ensuite de faire de l'autofécondation si aucun partenaire n'est rencontré. L'évolution d'un temps d'attente optimal dépend de l'efficacité de la réallocation des ressources à une fécondation tardive, de la dépression de consanguinité et de la probabilité instantanée de rencontre d'un partenaire.

En laboratoire, *Indoplanorbis exustus* semble adopter préférentiellement la reproduction par autofécondation. Certaines espèces présentent une complexité, c'est le cas de *Bulinus globosus* et *B. jousseaumei* dont le système de reproduction mâle a un développement retardé par rapport aux organes femelles (Wright, 1957). Chez les *Biomphalaria* on note que *B. pfeifferi* est très autofécondant (Bandoni et al, 1990) tandis que *B. alexandrina* est allofécondant (Vrijenhoek & Graven, 1992). Les pulmonés d'eau douce sont des hermaphrodites avec un ovotestis qui produit des œufs et du sperme pendant la majorité de la vie reproductive (Brown, 1994). Plusieurs espèces se reproduisent facilement par autofécondation lorsque les individus sont isolés. L'allofécondation est rendue possible par la présence d'un complexe pénial fonctionnel. L'utilisation de cette stratégie de reproduction par *I. exustus* constitue un avantage important pour la colonisation d'habitats variés et en particulier instables. Cet avantage peut expliquer l'importance numérique de cette espèce dans les habitats colonisés et sa désignation comme espèce invasive. Un seul individu est capable de fonder une colonie par autofécondation, établir une population abondante et se disperser dans de nouveaux habitats (Paraense, 1995). Cependant, cette stratégie particulière de reproduction pourrait constituer à long terme un inconvénient pour cette espèce par suite d'une dépression de consanguinité.

CONCLUSION

L'étude de l'anatomie de *Indoplanorbis exustus* montre que sa coquille de couleur brun pâle est discoïde à enroulement sénestre, et son système reproducteur est typique des *Bulininae*. Les aspects des traits d'histoire de vie de cette espèce susceptibles de donner des informations sur son système de reproduction ont été abordés. Le choix des systèmes de reproduction chez les gastéropodes hermaphrodites peut leur conférer un avantage sélectif. A ce niveau, on note que

Indoplanorbis exustus peut se reproduire préférentiellement en autofécondation, car il n'y a pas de différences significatives entre les paramètres de croissance, la fécondité et la viabilité des œufs pondus. Cependant la reproduction en autofécondation se fait avec un temps d'attente de 1,6 jours, mais qui n'est pas significatif. Cette stratégie de reproduction constitue donc pour cette espèce un avantage pour la

colonisation de nouveaux habitats et contribue à sa désignation comme espèce invasive.

REMERCIEMENTS

Nous remercions Dr Jean Pierre POINTIER pour sa contribution scientifique considérable dans les travaux qui ont permis cette publication.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Alonso J., 2006. "Etude des stratégies reproductives de deux types de gastéropodes d'eau douce, le cas d'une espèce locale (*Biomphalaria glabrata*) et d'une espèce introduite (*Helisoma duryi*) en Guadeloupe", Master II, École Pratique des Hautes Études, 19 p.
- Bandoni S. M., Mulvey M., Koech D. K. & Loker E. S., 1990. "Genetic structure of Kenyan populations of *Biomphalaria pfeifferi* (Gastropoda : Planorbidae)", *Journal of Molluscan Studies*, vol. 56, pp. 383-391.
- Bony Y. K., 2007. "Biodiversité et écologie des mollusques gastéropodes en milieu continental ivoirien (bassins de la Mé, de l'Agnéby et du Banco). Traits d'histoire de vie d'une espèce invasive *Indoplanorbis exustus* (Deshayes, 1834).", Thèse de doctorat, École Pratique des Hautes Études, 217 p.
- Bougard L., 1988. "Approche écologique des macroinvertébrés dans trois étangs des Epioux," Diplôme d'ingénieur, Faculté des Sciences Agronomiques Gembloux (Belgique), 84 p, 1988.
- Brown D. S., 1994. "Freshwater Snails of Arica and their Medical Importance," Edition Taylor and Francis Ltd, London, 608 p.
- Charlesworth D. & Charlesworth B., 1979. "The evolutionary genetics of sexual systems in flowering plants". *Proc. R. Soc. Lond. B* 205, pp 513-530.
- Charlesworth D. & Charlesworth B., 1987. "Inbreeding depression and its evolutionary consequences". *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 18 pp 237-268.
- Escobar J. S., Auld J. S., Ana C., Correa A. C., Alonso J. M., Bony Y. K., Coutellec M. AS., Koene J. M., Pointier J. P., Jarne P., & David P., 2011. "Patterns of mating-system evolution in hermaphroditic animals: correlations among selfing rate, inbreeding depression, and the timing of reproduction", *Evolution*, pp. 1-21.
- Escobar J. S., Nicot A., & David P., 2008. "The different sources of variation in inbreeding depression, heterosis and outbreeding depression in a metapopulation of *Physa acuta*". *Genetics* 180, pp 1593-1608.
- Escobar, J. S., Epinat G., Sarda V., & David P., 2007. "No correlation between inbreeding depression and delayed selfing in the freshwater snail *Physa acuta*". *Évolution* 61:2655-2670.
- Henry P. Y., Bousset L., Sourrouille P., & Jarne P., 2005. "Partial selfing, ecological disturbance and reproductive assurance in an invasive freshwater snail". *Heredity*, 95, pp 428-436.
- Holsinger K. E., Feldman M. W., & Christiansen F. B., 1984. "The evolution of self-fertilization in plants—a population genetic model". *Am. Nat.* 124, pp 446-453.
- Horeau V., P. Cerdan P. & Champeau A., 1997. "La mise en eau du barrage hydroélectrique de Petit-Saut (Guyane) : ses conséquences sur les peuplements d'invertébrés aquatiques et sur la nourriture des poissons," *Hydroécologie appliquée*, vol. 9, n° 1-2, pp. 213-240.
- Husband B., & Schemske D., 1996. "Evolution of the magnitude and timing of inbreeding depression in plants". *Evolution* 50, pp 54-70.
- Ibinkounlé M., Bony Y. K., Pointier J. P., Sakiti N. & Moné H., 2006. "*Indoplanorbis exustus* (Deshayes, 1834): A newly Introduced Planorbid Snail to Benin, West Africa", *MEDIMOND ICOPA XI*, pp. 435-439, 2006.
- Jarne P., Perdieu A., Pernot A. F., & David P., 2000. "The influence of self-fertilization and grouping on fitness attributes in the freshwater snail *Physa acuta*: population and individual inbreeding depression". *J. Evol. Biol.*, 13 pp 645-655.
- Jarne P., Pointier J. P, David P., & Koene J. M., 2010. "Basommatophoran gastropods". Pp. 173-196 in A. Cordoba-Aguilar and J. L. Leonard, eds., *The evolution of primary sexual characters in animals*. Oxford Univ. Press, New York.
- Jarne P., Vianey-Liaud M., & Delay B., 1993. "Selfing and outcrossing in hermaphrodite freshwater

- gastropods (Basommatophora): where, when and why", Biol. J. Linn. Soc. 49, pp 99-125.
- Jarne, P., & Städler T., 1995. "Population genetic structure and mating system evolution in freshwater snails. *Experientia* 51, pp 482-497.
- Lloyd, D. G. 1979. "Some reproductive factors affecting the selection of self-fertilization in plants". *Am. Nat.* 113, pp 67-79.
- Mouchet F., J. L. Rey J. L. & P. Cunin P., 1987. "Découverte d'*Indoplanorbis exustus* (Planorbidae, Bulininae) à Yamoussoukro, Côte d'Ivoire", *Bul. Soc. Ex.*, vol. 80, pp. 811-81, 1987.
- N'goran E. K., 1997. "Biodiversité, Transmission et épidémiologie de *Schistosoma haematobium*, (Bilharz, 1852) et des Schistosomes apparentés en Côte d'Ivoire", Thèse de doctorat, Université de Perpignan, 166 p.
- Paraense W. L., 1995. "Self and cross-fertilization in *Austrolorbis glabratus*" *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, vol. 53, pp. 285-2921.
- Schjorring, 2004. "Delayed selfing in relation to the availability of mating partner in the cestode *Schistocephalus solidus*". *Évolution*, vol. 58, pp. 2591-2596.
- Tsitrone A., 2001. "Conséquences évolutives de la consanguinité", Thèse de doctorat, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 99 p.
- Tsitrone A., Jarne P., & David P., 2003b. "Delayed selfing and resource reallocations in relation to mate availability in the freshwater snail *Physa acuta*". *Am. Nat.* 162:474-488.
- Tsitrone A., S. Duperron S. & David P., 2003a. "Delayed selfing as an optimal mating strategy in preferential outcrossing species: theoretical analysis of the optimal age at first reproduction in relation with mate availability", *The American Naturalist*, vol. 162, pp. 318-331.
- Vrijenhoek R. C. & Graven M. A., 1992. "Population genetics of Egyptian *Biomphalaria alexandrina* (Gastropoda : Planorbidae) ", *Journal of heredity*, vol. 83, pp. 255-262.
- Wright C. A., 1995. "Studies on the structure and taxonomy of *Bulinus jousseaumei* (Dautzenberg)", *Bulletin of the British Museum (Natural History), Zoology*, vol. 5, pp. 1-28.
- Yapi Y., Mouchet P., Nanhde H. & Genat A., 1993. "Variation des densités de *Indoplanorbis exustus*" *Journal of Malacologie*, vol. 4, pp. 12-34.