



Pêche récréative ou commerciale : quel impact sur les stocks d'étrilles (*Necora puber*) européens ? : une approche de génétique de la conservation

Joana Do Do Nascimento Nascimento

► To cite this version:

Joana Do Do Nascimento Nascimento. Pêche récréative ou commerciale : quel impact sur les stocks d'étrilles (*Necora puber*) européens ? : une approche de génétique de la conservation. Sciences agricoles. Université de La Rochelle, 2013. Français. NNT : 2013LAROS392 . tel-01124309

HAL Id: tel-01124309

<https://theses.hal.science/tel-01124309>

Submitted on 6 Mar 2015

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

PECHE RECREATIVE OU COMMERCIALE :
QUEL IMPACT SUR LES STOCKS D'ETRILLES
(*NECORA PUBER*) EUROPEENS?
Une approche de génétique de la conservation

THÈSE

Présentée pour l'obtention du grade de

Docteur de l'université de La Rochelle

(Spécialité biologie de l'environnement, des populations, écologie)

par

Joana Do Nascimento

Composition du jury

<i>Rapporteurs :</i>	Mme CHENUIL Anne	Chargé de recherche CNRS, Université Aix-Marseille
	M. FEUNTEUN Eric	Professeur, CRESCO – MNHN Dinard
<i>Examineur :</i>	M. MARTY Pascal	Professeur, Université de la Rochelle
<i>Directrice :</i>	Mme GARCIA Pascale	Professeur, Université de la Rochelle
<i>Encadrant :</i>	M. SIMON-BOUHET Benoît	Maitre de conférences, Université de la rochelle

Remerciements

Finally, finally, arrive le moment tant attendu des remerciements, étape cruciale de la rédaction puisque centre d'intérêt majeur d'un grand nombre de lecteurs...je me prête donc à l'exercice en espérant n'oublier aucune des nombreuses personnes qui ont contribué, de près ou de loin, à l'aboutissement de cette thèse.

Je tiens, en préambule, à exprimer ma gratitude envers Anne Chenuil et Eric Feunteun pour avoir consenti à rapporter mon travail et Pascal Marty, pour avoir accepté de participer à mon jury de thèse.

Je remercie Sylvain Lamare et Pierre Richard, directeurs successifs du LIENSs pour m'avoir accueillie dans leur laboratoire et l'équipe AMARE pour m'avoir ouvert ses portes.

Je souhaite, par la suite, adresser un grand merci à mes deux chefs, Benoit Simon-Bouhet et Pascale Garcia, qui m'ont permis de venir à bout de cette thèse. Un grand merci à Benoit pour les bons moments et le soutien dans les plus mauvais ainsi que pour la patience dont il a fait preuve pour m'expliquer et souvent me réexpliquer les rudiments des analyses bayésiennes ou des logiciels de statistiques récalcitrants. Et merci à Pascale pour ses bons conseils et le soutien qu'elle m'a apporté, en particulier dans les moments difficiles de la rédaction. Je remercie également Gilles Radenac pour m'avoir donné l'opportunité de mener mon travail de thèse par le biais de l'ANR GIPREOL.

J'ai eu la chance au cours de ma thèse de parcourir les estrans rocheux européens, au gré des marées, à la recherche de mes petites étrilles. Le succès de ces missions terrain n'aurait pas été possible sans l'aide apportée par les prédateurs d'étrilles que sont Thierry Guyot et Jacques Pigeot qui nous ont suivis sous le soleil de Galice ou la pluie torrentielle d'Ecosse. Je les remercie vivement eux et mes autres compagnons d'aventures, Benoit et Richard. Cette thèse a également nécessité de longues heures de manip en laboratoire parfois jusqu'à des heures indues et j'adresse un grand merci à tous les soutiens, aide et conseillers/conseillères de paillasse. Merci à Vanessa Becquet pour toute l'aide qu'elle m'a apportée et ses précieux conseils en manip. Je remercie également Isabelle Lanneluc, pour son aide et sa disponibilité au cours de la laborieuse mise au point de la banque de marqueurs microsatellites. Merci aussi à mes petits stagiaires, surtout à Thibault Androuin, pour le coup de main à la paillasse et les innombrables extractions d'ADN qui ont occupé son temps.

Un autre gros merci à mes "mamans" de labo, Armelle, notre chef comm, toujours prête à nous mettre dans les bons coups (la tisane à Poitiers l'année prochaine ?) et Marie, qui a toujours un petit mot pour nous donner le sourire. Merci les filles !

Arrive enfin le moment de remercier les "coupaings", tâche titanesque tant le soutien a été fort et tant il sera difficile de leur faire justice. Pour commencer les "vieux", ceux qui étaient là avant la thèse et que j'ai réussi à garder pendant (miracle)...ceux là même qui ne comprennent pas bien ce que je fais de ma vie mais qui sont là quand même et c'est bien le plus important. Un petit mot, pour commencer, pour mon petit chaton et mon Loulou, qui malgré leurs moqueries incessantes sur la "thésarde", ont toujours été là pour me changer les idées, me remonter le moral, me faire boire des coups et m'emmener faire du tandem sur l'île d'Aix. Mon Buddy aussi, expatrié dans le grand nord Canadien, qui va finir par devenir bucheron ou éleveur de Caribou et qui avait oublié de me prévenir sur les "dangers" de la thèse. Un gros merci également à mon petit JP, le garçon le plus gentil du monde qui n'a pas cessé de me demander : "Bah alors quand est ce qu'on te voit ?", je vais être plus disponible maintenant, enfin je crois. Merci à Alex aussi, pour m'avoir envoyé ses photos de plongée et raconté ses vacances (en fait je te déteste tiens... :)). Enfin, un bisou à Arnaud, Titou, Guillaume et mes anciens potes de promo, les zooems (A quand la prochaine zooems party ?).

Les nouveaux coupaings maintenant, souvent mes compagnons d'infortune...mais les galères ça rapproche. Pour commencer, un gros merci à mes colocs, "la famille", ceux qui m'ont accueilli à la Rochelle, Richou, le ninchat, Fred, l'ours piafologue et Ju, le tonton du Nord et celle qui nous a rejoint plus tard, Cécile. c'était une chouette aventure de vivre avec vous les coupaings, un peu moins pour le voisin de derrière mais bon... Un gros merci à celui qui me supporte toujours, Richard, qui a été solidaire de mes longues nuits de travail, m'a nourrie, abreuvée et qui m'a raconté des histoires quand j'en avais le plus besoin. Je remercie aussi mes "coupines", partenaires de DDMR et soutien indéfectible. Ma coupine, Paca, qui a mis quelques mois à m'adresser la parole :), mois bien rattrapés depuis. Ma coupine, merci pour tous les bons moments et d'être la plus parfaite des coupines hypochondriaques, ma partenaire de quash, ma relectrice officielle (drastiquement est un mot que j'aime je sais :)) et un peu ma famille de choix surtout. Ma petite biquette, Blanche, qui est aussi la meilleure coupine dont on puisse rêver, et peut être la plus maladroite, toujours disponible pour partager un thé, aller acheter des chaussures ou raconter des potins... Ma coupine Steph, la personne la plus fun du monde et un peu fofolle aussi, qui a réussi l'exploit de me faire rire dans les moments pas faciles. Merci éga-

lement à Flo, super soutien dans les moments durs et une toute aussi bonne coupine dans les bons moments. A la petite Youlie ancienne oem, retrouvée à la Rochelle et à toutes les autres coupines, Laura, Céline, les Camilles, Lara (tu avais raison c'est un super moment voisine!)...

Un gros merci aussi à la brochette des copains, à Seb, mon petit chéwi, qui a fortement contribué à une fin de thèse plus heureuse (souvent à l'aide d'un petit Madiran d'ailleurs) ; à Alex, le pataugeur de vase au coeur gros comme ça ; à Benoit, la machine à fumer ; à Benoit, la machine à fesses ; à Thomas, qui restera à jamais monsieur le président ; à Luc et aux petits nouveaux aussi (oui oui, je parle de toi Justin-John). S'il y a bien une personne sans qui cette thèse n'aurait pas été la même, c'est bien mon collègue de bural, Julien avec qui j'ai partagé la quasi intégralité de mes pétages de plombs de doctorante fatiguée. Alors mon baby, un gros merci pour ces trois ans, pour toutes ces "minutes (j'ai peur d'en avouer plus)" de procrastination, et pour tous les fous rires que l'on a eus. Merci aussi à la petite Méra qui a rejoint cette joyeuse ambiance, a renchéri à nos bêtises mieux que personne et a contribué à la fine équipe du bureau 120.

Je tiens, pour finir à remercier ma famille. Ma petite soeur pour commencer, qui bien loin des préoccupations liées à la thèse, m'a aidée à me changer les idées et m'a tenue au courant de tous les potins sur les stars, la mode, et le maquillage... Merci à mon Daddy aussi, qui n'a peut être pas compris grand chose à mon sujet de recherche mais qui a repeint mon appart, m'a construit un dressing et m'a fait des bons petits plats et sorti des bouteilles de Viognier pour me remonter le moral à chaque fois que j'ai pu remettre les pieds à la maison, bref qui prend toujours bien soin de moi. Enfin merci à ma maman, la meilleure maman du monde, qui sait si bien s'occuper moi, même à distance et qui m'a écoutée geindre sans se plaindre sur les manips qui marchent pas, les résultats qui n'arrivent pas et la rédaction qui n'avance pas. Sans leur soutien et leur confiance, je n'aurais jamais réussi cette périlleuse entreprise qu'est la thèse. Un gros merci également à tous ceux qui se sont déplacés pour assister à mon spectacle (même si c'était pas des claquettes), cette journée n'aurait pas été la même sans vous. Alors, merci à ma marraine, mon parrain, mon papy, ma mamie, à Séverine et Domi, qui m'ont apporté leur soutien en cette journée si importante.

Si après ces quelques mots, j'ai, bien malgré moi, omis de te remercier, monsieur ou madame, alors je rectifie ça tout de suite : Je remercie donc, pour finir, ——— (met ton nom ici) pour son soutien inébranlable et ses nombreux conseils.

Mon dernier mot sera pour l'étrille, je crois, qui n'a pas toujours été très coopérative mais qui s'est globalement laissé arracher les pattes...

Table des matières

Table des figures	xi
Liste des tableaux	xvii
I Introduction générale	1
1 Les zones littorales, singularités et enjeux	3
1.1 La côte, attrait et urbanisation	3
1.1.1 Urbanisation des territoires littoraux	3
1.1.2 Biodiversité et services écosystémiques	5
1.2 Le littoral, victime de son succès : surexploitation et impacts anthropiques	8
1.2.1 Conséquence directe : la surexploitation, cause d’extinction	9
1.2.2 Un panel de conséquences indirectes	11
1.3 Une accélération des processus	14
2 G.I.Z.C, nécessité et réalité	17
2.1 Gestion intégrée des zones côtières	18
2.1.1 Emergence et structuration	18
2.1.2 Mise en œuvre	18
2.1.3 Evaluation	20
2.2 GIPREOL, un programme transdisciplinaire pour la gestion des ressources littorales	22
2.2.1 Présentation générale du projet, contexte et objectifs . . .	22
2.2.2 Transdisciplinarité et panel d’acteurs impliqués	23
2.2.3 Deux thèses pour évaluer l’état d’une ressource	25

3	Génétique et conservation en milieu marin	29
3.1	Processus évolutifs en milieu marin	30
3.2	L'homme, nouvelle force évolutive	32
3.3	Apport de la génétique des populations à la biologie de la conservation	34
4	<i>Necora puber</i>, une ressource exploitée	37
4.1	Généralités	37
4.2	Biologie de l'espèce, un état de l'art	39
4.3	Exploitation	43
	Problématique et objectifs	47
II	Matériel et méthodes	49
5	Les marqueurs génétiques, outils moléculaires	51
5.1	Les marqueurs mitochondriaux	51
5.2	Les marqueurs microsatellites	53
5.3	Une utilisation conjointe des deux marqueurs pour inférer l'histoire évolutive des espèces	54
6	Protocole expérimental, de l'individu à la séquence mitochondriale	61
6.1	Echantillonnage	61
6.2	Extraction d'ADN	62
6.3	Amplification des ADN mitochondriaux	65
7	Mise au point d'une banque de marqueurs microsatellites	67
III	Evaluer "l'état des stocks" : Diversité génétique et paramètres démographiques	73
8	Analyses statistiques	75
9	Validité des marqueurs	81

10 Résultats	87
10.1 Fréquences haplotypiques et alléliques : des distributions similaires	87
10.2 Diversité mitochondriale et nucléaire	93
10.3 Variations démographiques et signature d'expansion populationnelle	96
11 Bilan des impacts d'exploitation	101
 IV Connectivité entre populations : structure génétique historique et récente	 111
12 Analyses statistiques	113
13 Résultats	117
13.1 Structure génétique inférée à partir des données mitochondriales .	117
13.2 Structure génétique inférée à partir des données microsatellites . .	121
13.3 Migration et tests d'assignation	130
14 Connectivité à l'échelle européenne, évidence d'une structuration récente	133
 V Etude de la dispersion larvaire comme vecteur de connectivité génétique	 139
15 Dispersion larvaire en milieu marin	141
15.1 La dispersion larvaire, généralités	141
15.2 <i>Necora puber</i> , un potentiel de dispersion important	143
15.3 La solution de la modélisation	146
16 Modélisation bi-dimensionnelle avec le logiciel MOTHY	149
16.1 Présentation de MOTHY	149
16.2 Données simulées et format	151
16.3 Résultats	153
16.4 Conclusion	155

VI	Discussion générale	163
17	Discussion générale	165
17.1	Des signatures génétiques contrastées pour un bilan d'exploitation mitigé	166
17.2	La génétique comme outil de gestion, quelle stratégie adopter pour l'étrille?	168
18	Perspectives	173
18.1	Compléter la cartographie génétique de l'espèce à l'échelle de l'aire de répartition totale	173
18.2	Comprendre les structures génétiques observées grâce à la modélisation de la dispersion larvaire	174
18.3	Réalisation d'un cartogramme représentatif de la connectivité entre sites	175
	Bibliographie	177
	Bibliographie	179
VII	Annexes	201
19	Compléments méthodologiques	203
	Protocole détaillé de réalisation d'une banque microsatellite enrichie . .	203
20	Publication scientifique	209
	Publication scientifique soumise à Conservation Genetics	209
21	Données mitochondriales	223
	Séquences de l'haplotype majoritaire H1	223
	Tableau des fréquences haplotypiques	223
22	Données microsatellites	227
	Fréquences alléliques	227
23	Dispersion larvaire	231
	Résultats des simulations de dispersion larvaire réalisées sous MOTHY	231

VIII	Liste des abréviations	251
------	------------------------	-----

	Liste des abréviations	253
--	------------------------	-----

Table des figures

1.1	Visualisation des densités de population en zone côtière estimées à partir des lumières de ville	4
1.2	Services écosystémiques procurés par la biodiversité marine	5
1.3	Carte présentant les 25 "hotspots" de biodiversité de par le monde . .	6
1.4	Schéma conceptuel présentant les effets des actions humaines à différents niveaux d'intégration écologique	9
1.5	Evolution des stocks, prises et quotas de la morue de Terre-Neuve, Canada	10
1.6	Changements environnementaux globaux résultant de l'augmentation des activités humaines	15
2.1	Déroulement du processus de GIZC	21
2.2	Présentation générale du programme GIPREOL	24
2.3	Localisation géographique de la Jachère et du site des Trois Pierres .	27
3.1	Diminution de la taille des individus et modification du sex-ratio des merlu péruviens en réponse à une exploitation	33
4.1	<i>Necora puber</i> , morphologie générale	38
4.2	Aire de répartition de l'étrille sur les côtes Européennes Atlantiques .	40
4.3	Exemple de substrats rocheux où <i>Necora puber</i> peut être trouvée . . .	40
4.4	Cycle de vie de l'étrille	42
4.5	Schéma d'un système exploité, adapté de Ricker 1958	43
5.1	Organisation linéaire du génome mitochondrial de <i>Portunus trituberculatus</i>	52
5.2	Création du polymorphisme de longueur des marqueurs microsatellites par glissement de la polymérase	55
5.3	Popularité des marqueurs moléculaires depuis le début de leur développement dans les années 70	58

6.1	Carte des sites échantillonnés et morphologie des estrans	63
6.2	Gel d'agarose d'amplification réussie du <i>COI</i>	66
7.1	Représentation d'une séquence type obtenue au terme du protocole de réalisation de la banque microsatellite	70
7.2	Visualisation des profils de génotypage microsatellites obtenus	70
8.1	Exemple des deux profils (unimodal et multimodal) de distribution mismatch	77
8.2	Evolution des valeurs prises par le D de Tajima et le FS de Fu selon les scénarios démographiques et évolutifs considérés.	80
9.1	Sites pour lesquels nous disposons de données mitochondriales (rouge) et/ou microsatellites (bleu)	86
10.1	Proportion des 3 classes haplotypes identifiées, majoritaire, partagés et rares pour l'ensemble du jeu de données	88
10.2	Carte de distribution haplotypique	89
10.3	Fréquences des haplotypes identifiés	90
10.4	Représentation des fréquences alléliques par populations pour chacun des loci microsatellites étudiés	92
10.5	Réseau d'haplotypes basé sur les séquences partielles du gène <i>COI</i> obtenues pour l'ensemble des sites étudiés, intertidaux et subtidaux	98
10.6	Distributions "match-mismatch"	99
11.1	Comparaison des niveaux de variation génétique mitochondriale (di- versité haplotypique et nucléotidique) entre les sites étudiés	102
11.2	Comparaison des niveaux de variation de la richesse allélique entre les sites étudiés	103
11.3	Comparaison des niveaux de variation de la diversité génétique nu- cléaire entre les sites étudiés	104
11.4	Comparaison des indices de diversité haplotypique et nucléotidique du fragment <i>COI</i> de 8 espèces de portunidés	106
11.5	Distribution "mismatch" illustrant une croissance démographique	108
11.6	Couverture glaciaire à la fin de la dernière glaciation	109
11.7	Diminution de la taille moyenne des homards à l'est de l'Australie en réponse à une pression de pêche	110
13.1	F_{ST} par paires calculés à partir des données mitochondriales.	119

13.2 Profil d'isolement génétique par la distance géographique obtenu avec les données mitochondriales intertidales	120
13.3 Nombre de populations inférées avec le logiciel Geneland à partir des données mitochondriales	121
13.4 Profil d'isolement génétique par la distance géographique obtenu avec les données microsatellites	122
13.5 Analyse factorielle des correspondances. Populations : Skye, Wembury, Saint-Vaast	123
13.6 Analyse factorielle des correspondances. Populations : Carteret, Saint-Gildas, les Grenettes	124
13.7 Analyse factorielle des correspondances. Populations : Jachère, Bueu, Estoril	125
13.8 Nombre de populations inférées avec le logiciel Geneland à partir des données microsatellites	127
13.9 Carte des probabilités postérieures d'appartenance aux deux groupes identifiés par Geneland	128
13.10 Résultats obtenus avec le logiciel Tess représentant pour chaque individu de chacun de nos sites la probabilité d'appartenance à des clusters précédemment définis	129
13.11 Test d'assignation d'individus aux différents sites d'étude réalisé avec le logiciel Geneclass	131
14.1 Carte illustrant la distribution des haplotypes identifiés pour <i>Pectinaria koreni</i> montrant une rupture génétique au niveau de la Bretagne	134
14.2 Grandes provinces et délimitation des bassins de la Manche	136
15.1 Recensement des publications sur la dispersion larvaire au cours des dernières décennies	142
15.2 Transport larvaire, dispersion larvaire et connectivité	144
15.3 Morphologie des différents stades larvaires de <i>Necora puber</i>	145
15.4 Comportement, abondance et position dans la colonne d'eau des larves mégaloopes en fonction de la marée et de l'exposition	147
16.1 Description générale du système de fonctionnement de MOTHY . . .	149
16.2 Exemple d'application du logiciel MOTHY à la dérive de containers .	150
16.3 Exemple d'application du logiciel MOTHY à la dérive de carcasses de cétacés	151
16.4 Exemple de fichier implémenté dans MOTHY	152

16.5	Dispersion larvaire à partir du site de Worm's Head au cours des mois de Décembre, Janvier, Mai et Juin 2009 et 2010	156
16.6	Dispersion larvaire à partir du site de Saint-Vaast au cours des mois de Décembre, Janvier, Mai et Juin 2009 et 2010	157
16.7	Dispersion larvaire à partir du site de Carteret au cours des mois de Décembre, Janvier, Mai et Juin 2009 et 2010	158
16.8	Dispersion larvaire à partir du site de Penmarc'h au cours des mois de Décembre, Janvier, Mai et Juin 2009 et 2010	159
16.9	Dispersion larvaire à partir du site d'Oléron au cours des mois de Décembre, Janvier, Mai et Juin 2009 et 2010	160
16.10	Dispersion larvaire à partir du site de Santander au cours des mois de Décembre, Janvier, Mai et Juin 2009 et 2010	161
17.1	Plan de gestion en trois phases recommandé par Kenchington et al. (2003)	170
17.2	Présentation du cadre conceptuel des catégories de monitoring génétique	171
18.1	Modélisation de la trajectoire des larves avec SELF E. Le point de départ considéré est celui de Saint-Vaast et la dispersion a été simulée sur une durée de 6 semaines. Les couleurs représentent la bathymétrie, les pointillés le trait de côte.	175
18.2	Cartogramme représentant les densités de populations mondiales. Source : Hennig (2011)	176
19.1	pGEM-Teasy	206
23.1	Trajectoire simulée de la dispersion des larves d'étrilles, 1 ^{er} Janvier 2009	232
23.2	Trajectoire simulée de la dispersion des larves d'étrilles, 31 Janvier 2009	233
23.3	Trajectoire simulée de la dispersion des larves d'étrilles, 1 ^{er} Mai 2009	234
23.4	Trajectoire simulée de la dispersion des larves d'étrilles, 1 ^{er} Juin 2009	235
23.5	Trajectoire simulée de la dispersion des larves d'étrilles, 31 Juin 2009	236
23.6	Trajectoire simulée de la dispersion des larves d'étrilles, 1 ^{er} Décembre 2009	237
23.7	Trajectoire simulée de la dispersion des larves d'étrilles, 1 ^{er} Janvier 2010	238
23.8	Trajectoire simulée de la dispersion des larves d'étrilles, 31 Janvier 2010	239
23.9	Trajectoire simulée de la dispersion des larves d'étrilles, 1 ^{er} Mai 2010	240
23.10	Trajectoire simulée de la dispersion des larves d'étrilles, 1 ^{er} Juin 2010	241

23.11	Trajectoire simulée de la dispersion des larves d'étrilles, 31 Juin 2010	242
23.12	Trajectoire simulée de la dispersion des larves d'étrilles, 1 ^{er} Décembre	
	2010	243
23.13	Trajectoire simulée de la dispersion des larves d'étrilles, 1 ^{er} Janvier	
	2011	244
23.14	Trajectoire simulée de la dispersion des larves d'étrilles, 31 Janvier 2011	245
23.15	Trajectoire simulée de la dispersion des larves d'étrilles, 1 ^{er} Mai 2011	246
23.16	Trajectoire simulée de la dispersion des larves d'étrilles, 1 ^{er} Juin 2011	247
23.17	Trajectoire simulée de la dispersion des larves d'étrilles, 31 Juin 2011	248
23.18	Trajectoire simulée de la dispersion des larves d'étrilles, 1 ^{er} Décembre	
	2011	249

Liste des tableaux

3.1	Exemples d'études suggérant des changements évolutifs des traits d'histoire de vie en relation avec l'exploitation des espèces	34
4.1	Recensement des prises de crustacés et crabes, FAO 1970–2010	44
4.2	Recensement des prises de portunides, FAO 1970–2010	44
4.3	Recensement des prises d'étrille, FAO 1970–2010	45
5.1	Attributs principaux des marqueurs moléculaires communément utilisés	59
6.1	Localisation des sites échantillonnés	64
6.2	Amorces mitochondriales utilisées	65
7.1	Amorces microsatellites testées (amorces mises au point par nos soins et par Genoscreen)	69
9.1	Caractéristiques générales des 10 loci microsatellites analysés	82
9.2	Déséquilibre de liaison entre paires de loci microsatellites	83
9.3	Présentation des sites variables des 63 haplotypes identifiés	84
10.1	Indices de diversité calculés pour l'ensemble des sites et à l'échelle de la zone. Sont présentés le nombre d'haplotypes N_H ; le nombre de sites ségrégeants S ; la diversité haplotypique $\hat{H}_{E.mt}$ et la diversité nucléotidique π	93
10.2	Diversité génétique des 10 locus microsatellites retenus pour chacune des populations étudiées. N représente le nombre d'individus; N_{all} , le nombre d'allèles; R_{all} , la richesse allélique et $\hat{H}_{E,nuc}$, la diversité génique.	94
10.3	Hétérozygotie observée (H_{obs}) et attendue (H_{exp}) sous l'hypothèse d'équilibre de Hardy-Weinberg pour chaque site d'étude.	95

10.4	Indices démographiques, D de Tajima, FS de Fu et R_2 de Ramos-Onsins et Rozas pour chacun des sites échantillonnés. Les valeurs significatives sont figurées par une (seuil $\alpha < 5\%$) ou deux (seuil $\alpha < 1\%$) astérisques.	97
13.1	F_{ST} par paires calculés à partir des données mitochondriales. Les astérisques signalent les valeurs de F_{ST} significatives au seuil $\alpha = 5\%$.	118
13.2	F_{ST} par paires calculés à partir des données microsatellites	122
13.3	F_{IS} par locus et par populations	126
15.1	Nombre de soies terminales des exopodites des larves zoés de <i>Necora puber</i> en fonction du stade de développement	148
16.1	Coordonnées GPS des sites de départ pour les simulations de dispersion larvaire réalisées avec MOTHY	152
16.2	Estimation des distances maximales parcourues par les larves simulées sur une durée de 6 semaines à partir du 1 ^{er} Juin 2011	154
21.1	Fréquences des 63 Hlotypes identifiés à l'échelle des sites intertidaux (1–28) et subtidaux (29–33)	225
22.1	Fréquences alléliques du locus <i>nec03</i> pour l'ensemble des populations étudiées	227
22.2	Fréquences alléliques du locus <i>nec10</i> pour l'ensemble des populations étudiées	227
22.3	Fréquences alléliques du locus <i>nec11</i> pour l'ensemble des populations étudiées	228
22.4	Fréquences alléliques du locus <i>nec20</i> pour l'ensemble des populations étudiées	228
22.5	Fréquences alléliques du locus <i>nec21</i> pour l'ensemble des populations étudiées	228
22.6	Fréquences alléliques du locus <i>nec33</i> pour l'ensemble des populations étudiées	229
22.7	Fréquences alléliques du locus <i>nec37</i> pour l'ensemble des populations étudiées	229
22.8	Fréquences alléliques du locus <i>nec41</i> pour l'ensemble des populations étudiées	229
22.9	Fréquences alléliques du locus <i>nec42</i> pour l'ensemble des populations étudiées	230

22.10	Fréquences alléliques du locus <i>nec48</i> pour l'ensemble des populations étudiées	230
-------	---	-----

Première partie

Introduction générale

1

Les zones littorales, singularités et enjeux

Les zones côtières se définissent comme des zones d'interface terre-mer englobant l'environnement terrestre côtier et les eaux littorales adjacentes. Ce sont des espaces à géométrie variable dont les limites, floues, dépendent fortement, selon les nations, des découpages administratifs ou juridiques (Post and Lundin 1996). Ce sont enfin des zones dynamiques, théâtre de changements environnementaux perpétuels, où la synergie des habitats terrestres et maritimes stimule le développement d'un grand nombre de services écosystémiques au profit de l'homme (Millenium Ecosystem Assessment 2005). Siège de l'ensemble des pressions démographiques, économiques et écologiques, le littoral présente toujours un attrait croissant à l'origine d'une rapide urbanisation menant à un panel de conséquences non négligeables pour le milieu.

Ce chapitre se propose ainsi de poser le cadre contextuel de notre étude en présentant les particularités de ces zones côtières et en dressant un état des lieux des problématiques qui lui sont liées.

1.1 La côte, attrait et urbanisation

1.1.1 Urbanisation des territoires littoraux

Les territoires côtiers constituent un espace capital pour l'établissement humain et ils sont ainsi le siège d'un exode d'importance toujours croissante, profitant de la qualité de l'habitat et des opportunités socio-économiques qui en résultent (Small and Nicholls 2003). Même si les densités de population en zones côtières font encore aujourd'hui l'objet de débats, de nombreuses estimations ont souligné l'importance du phénomène de peuplement des côtes. Ainsi, Vitousek et al. (1997a) ont évalué

cette concentration à environ 60% de la population mondiale, chiffre revu, par la suite, à la baisse par les estimations de Cohen et al. (1997) (49%) et Small et Nicholls (2003) (environ 30%). L'approximation la plus couramment avancée fait état d'un rassemblement de 50% de la population mondiale sur une bande littorale de 20 kilomètres de large (Post and Lundin 1996; Cohen et al. 1997; Small and Nicholls 2003). L'évolution générale de la démographie côtière fait quant à elle l'unanimité, la tendance montrant une nette croissance populationnelle en zone littorale. Ce phénomène est actuellement facilement observable et Small et Nicholls (2003) en ont montré l'amplitude en visualisant les densités littorales de population par le biais des lumières de villes (figure 1.1 qui illustre la distribution des lumières à l'échelle mondiale, européenne et pour les Etats-Unis). Cette tendance présente, de plus, une ampleur mondiale concernant l'ensemble des pays possédant une façade tournée vers la mer, que ce soient les pays en voie de développement ou les pays développés. Par ailleurs, les prédictions réalisées quant à l'évolution des densités de population résidant en zone côtière à l'horizon 2025, font état d'une certaine accélération de l'exode en cours avec des estimations qui oscillent entre 70% (Haq 1997) et 75% (Post and Lundin 1996) de la population mondiale.

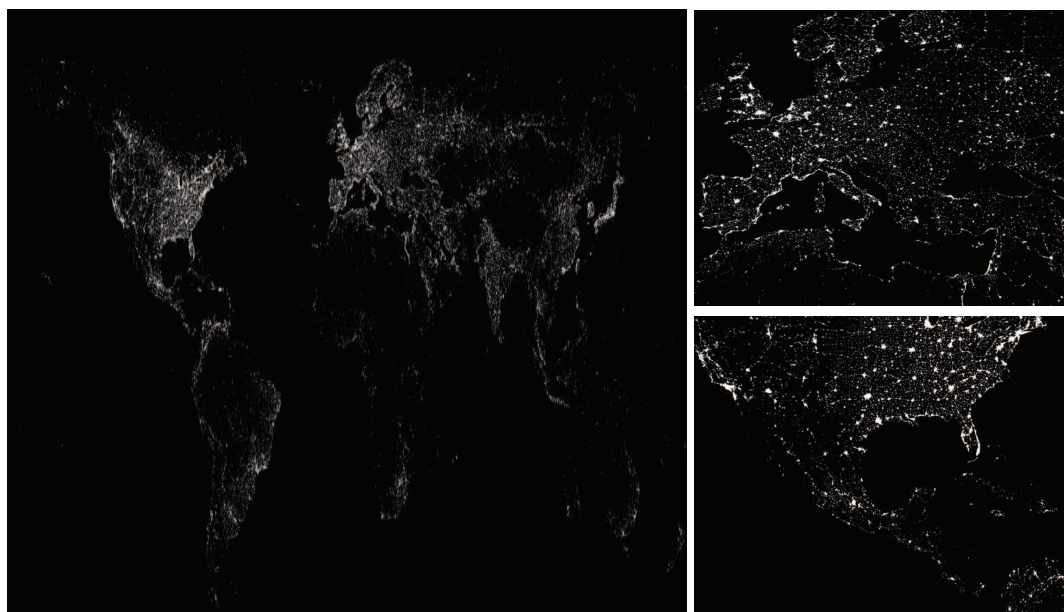


FIGURE 1.1 – Visualisation des densités de population en zone côtière estimées à partir des lumières de villes au niveau mondial, européen et aux Etats-Unis. Source : Small and Nicholls (2003)

Les migrations humaines vers le littoral, toujours plus conséquentes, s'accompagnent également d'un processus d'urbanisation des territoires, le développement des activités liées à la mer résultant en la création d'entreprises et industries de

secteurs variés. Les activités lucratives recensées au niveau de ces zones, telles que la pêche ou encore les activités liées au tourisme, sont de plus en plus nombreuses et dépendent fortement de la richesse des services écosystémiques disponibles dont la biodiversité naturelle est un vecteur majoritaire.

1.1.2 Biodiversité et services écosystémiques

Biodiversité et services écosystémiques sont des notions particulièrement intriquées. De fait, un grand nombre de preuves étaye aujourd'hui l'idée d'une forte dépendance entre le maintien de ces services et celui de la diversité du système (Daily et al. 1997; Loreau et al. 2001; Worm et al. 2006; Hector and Bagchi 2007). De par le monde, la biodiversité naturelle est ainsi le promoteur de nombreux services qui bénéficient à l'écosystème en lui même mais aussi de services d'importance critique pour la survie humaine et son bien-être (Palumbi et al. 2008) (figure 1.2).

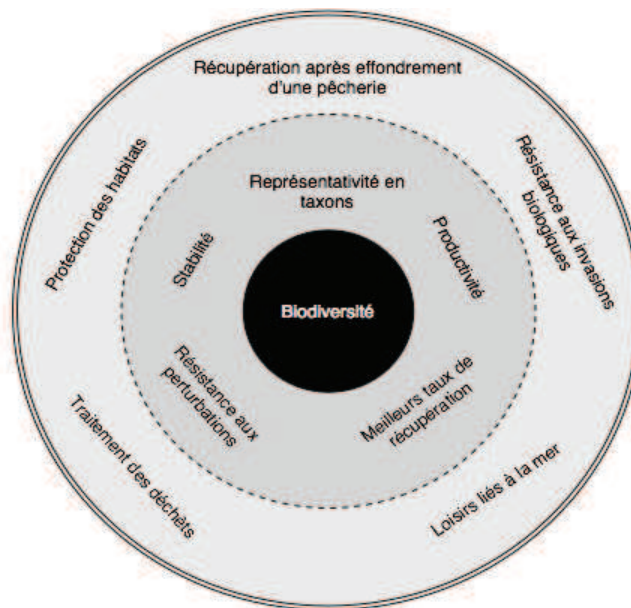


FIGURE 1.2 – Vue schématique des services procurés par la biodiversité adaptée de Palumbi et al. (2008). La diversité améliore la qualité d'un certain nombre de processus écologiques qui profitent à l'homme en retour.

En 2005, le "Millenium Ecosystem Assessment " a pour la première fois dressé un portrait précis de la condition et des tendances des écosystèmes et surtout des services qu'ils apportent, soulignant l'importance et les enjeux particuliers des zones littorales. De par la forte connectivité qu'elles affichent entre écosystèmes terrestres, marins et parfois d'eau douce, les zones côtières multiplient conséquemment la quantité de services potentiellement disponibles. Qui plus est, le littoral est bien souvent

directement relié à des "points chauds" de biodiversité tels qu'ils ont été définis par Myers et al. (2000) (figure 1.3). Au cœur de ces zones complexes, les écosystèmes marins côtiers représentent donc un enjeu stratégique majeur pour les politiques de gestion des zones côtières.

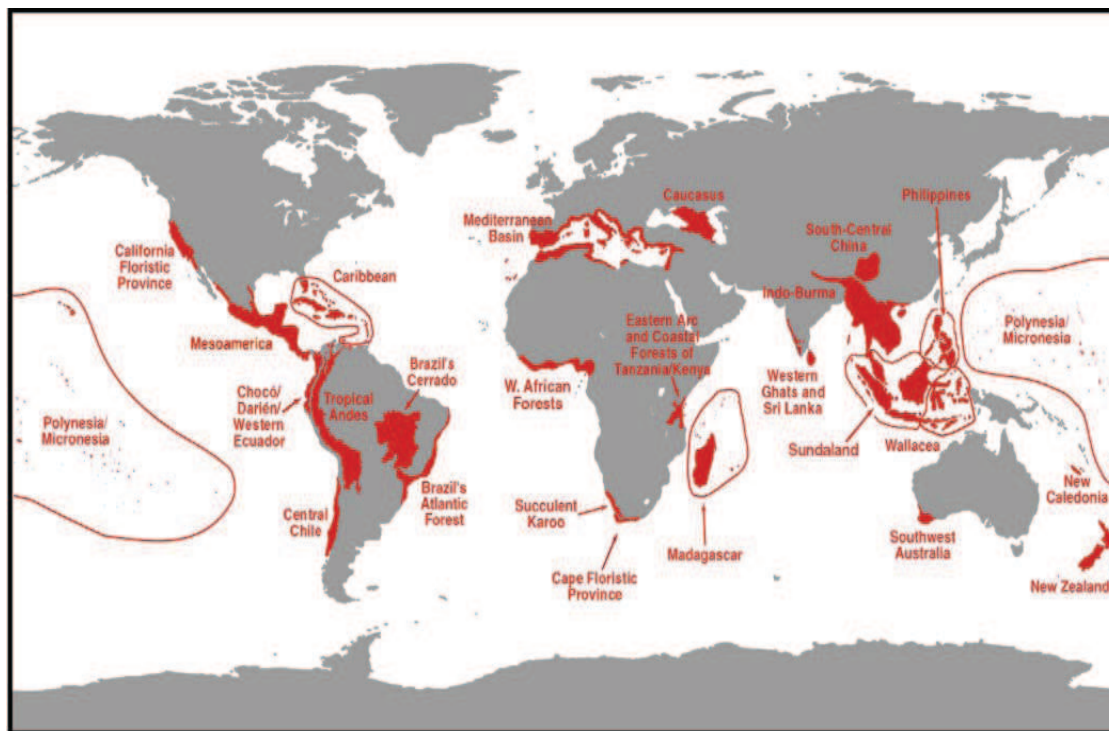


FIGURE 1.3 – Carte présentant les 25 "points chauds" ou "hotspots" mondiaux de biodiversité identifiés par Myers et al. (2000).

Nos connaissances en termes de biodiversité marine restent encore, à l'heure actuelle, relativement limitées. Sala et Knowlton (2006) la définissent comme regroupant l'ensemble des niveaux de complexité de la vie marine en allant des variations intrinsèques à l'espèce jusqu'à celles séparant différents écosystèmes. Il s'agit ainsi d'un concept multidimensionnel particulièrement difficile à évaluer dans le milieu peu accessible qu'est le milieu marin (la richesse spécifique est par exemple estimée à 300 000 espèces qui représentent 15% des espèces décrites au niveau mondial. Ce chiffre est actuellement considéré comme fortement sous-estimé (Sala and Knowlton 2006)). Toutefois même si son étendue n'est pour le moment pas globalement appréciée, les bienfaits associés à la diversité pour un écosystème sont nombreux. Quantités d'observations portant sur une large gamme d'organismes marins ont ainsi montré que de forts niveaux de diversité spécifique formant des assemblages variés renforçaient, par exemple, la productivité de l'écosystème ou encore ses capacités de

résilience, propriété indispensable à son maintien (Palumbi et al. 2008) (figure 1.2). Par ailleurs, une richesse spécifique élevée minimise les risques de modifications drastiques des écosystèmes en réponse à des variations environnementales sévères et constitue ainsi un important vecteur de stabilité (McNaughton 1977; Cardinale et al. 2012). Un rayon d'espèces plus large sera ainsi à l'origine d'un plus grand nombre de fonctions et opportunités économiques pour l'homme et la trajectoire de l'écosystème n'en sera que plus stable (Worm et al. 2006).

Au sommet de la chaîne, l'homme constitue le principal bénéficiaire de ces "services écosystémiques" que l'on regroupe communément en quatre grands maillons principaux, profondément liés (Millenium Ecosystem Assessment) :

- **L'approvisionnement**, le plus évident, qui concerne le prélèvement direct de ressources dans le milieu (nourriture et autres ressources naturelles).
- **La régulation**, processus d'atténuation des changements environnementaux (changements climatiques, régulation de la qualité de l'air, de l'eau, contrôle de l'érosion...).
- **Le support**, cascades d'actions à l'origine de la multiplication des services (formation des sols, photosynthèse, production primaire...).
- **Les services culturels**, de loisir (valeurs éducationnelles, esthétiques, relations sociales, héritage culturel...), secteurs particulièrement développés au niveau des zones côtières.

Le lien entre biodiversité et services n'est pas limité à la mer mais il apparaît comme primordial au niveau des zones littorales. Un grand nombre de ressources, représentées par les produits de la mer, y est, par exemple, facilement accessible et Worm et al. (2006) ont ainsi montré qu'une diversité plus importante en termes d'espèces protégeait les pêcheries de l'effondrement ou facilitait leur récupération le cas échéant. Les zones côtières constituent également le lieu de développement privilégié des sites aquacoles mondiaux, qui assurent aujourd'hui une part de plus en plus grande de la production planétaire de poissons et fruits de mer (FAO 2009). Mais les richesses halieutiques ne sont pas les seuls bénéfices octroyés par ces écosystèmes côtiers. Les services de type culturel présentent en effet, un enjeu tout particulier au niveau du littoral et les dernières décennies ont vu le développement de nombreux complexes destinés à l'accueil de touristes. Cet engouement pour les "vacances à la mer" a commencé au début du XIX^e siècle et n'a cessé d'augmenter de manière non linéaire depuis (Davenport and Davenport 2006). Il a ainsi été estimé que 63% des européens choisiraient actuellement la côte comme lieu de vacances (European Commission 1998).

Les fortes densités et les effets des activités anthropiques associées et dépendantes de la "bonne santé" de l'écosystème infléchissent les processus naturels et modifient le fonctionnement des systèmes écologiques (Vitousek et al. 1997a) et 60% des biotopes littoraux sont aujourd'hui considérés comme dégradés. Ce constat est à l'origine d'une prise de conscience au niveau mondial de la nécessité de prendre des mesures de gestion adaptées à l'environnement littoral.

1.2 Le littoral, victime de son succès : surexploitation et impacts anthropiques

En 2009, la FAO rapporte que la production de poissons, crustacés et mollusques a atteint 144,6 millions de tonnes, chiffre en nette augmentation en raison du poids toujours plus important de la production aquacole. 84% de ces prises sont directement destinées à la consommation humaine, le reste servant à la fabrication de farines et huiles de poisson. L'activité de pêche procure, à elle seule, un emploi à environ 200 millions de personnes de par le monde et la consommation de produits de la mer représente environ 17% des apports protéiques mondiaux. Pour répondre à ces forts besoins humains, l'exploitation des espèces marines ne cesse de prendre de l'ampleur, malgré les évidences d'altérations écologiques. On considère ainsi aujourd'hui que 75 % des espèces de poissons et 34 % des invertébrés sont en surexploitation (FAO 2009; Anderson et al. 2011) et de plus en plus de rapports font état d'un effondrement réel des stocks (moins de 10 % des prises de l'année la plus productive (Worm et al. 2006)¹)

Les différentes altérations causées par l'homme sur les écosystèmes terrestres ont été résumées par Vitousek et al. (1997a) dans le modèle conceptuel présenté en figure 1.4. Ils affirment de fait, que la croissance de la population mondiale est directement à mettre en relation avec le développement d'entreprises humaines telles que l'agriculture, les industries ou encore pour le milieu marin de la pêche, activités à l'origine de transformations fondamentales de l'environnement.

En raison de leur statut particulier et de leur concentration populationnelle exceptionnelle, les zones côtières sont le siège de pressions dont l'ampleur est singulièrement difficile à évaluer et dont les conséquences directes et indirectes constituent une préoccupation capitale.

1. Face à la difficulté de déterminer l'abondance des espèces, les prises issues de la pêche sont souvent utilisées comme indicateur en dépit de leurs limites évidentes

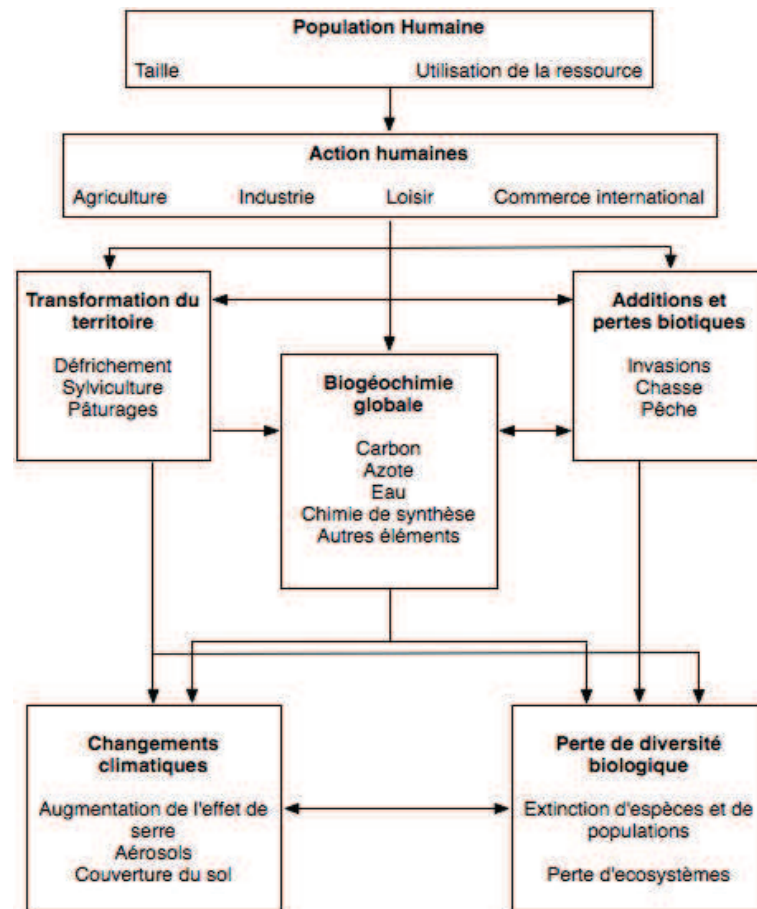


FIGURE 1.4 – Schéma conceptuel présentant les effets des actions humaines à différents niveaux d'intégration écologique. Traduit de Vitousek et al. (1997a).

1.2.1 Conséquence directe : la surexploitation, cause d'extinction

La surexploitation des ressources marines est, bien évidemment, directement responsable d'une diminution drastique des stocks des espèces ciblées (Hilborn et al. 2003). Un des exemples des plus édifiants concerne l'effondrement des populations de morues exploitées par les pêcheries canadiennes, au large de Terre-Neuve. Pendant près de 500 ans, la commercialisation de ces poissons s'est effectuée de manière durable mais, face à une demande de plus en plus importante dans les années 60, l'intensification des pratiques a appauvri les stocks de manière dramatique (Roughgarden and Smith 1996; Hilborn et al. 2003) jusqu'à la fermeture des exploitations en 1992 (la figure 1.5 montre l'évolution des stocks des années 60 jusqu'à la fermeture des pêcheries).

Un grand nombre de raisons ont été invoquées pour expliquer l'effondrement de ces stocks parmi lesquelles on peut citer un manque de gestion de la part des autorités

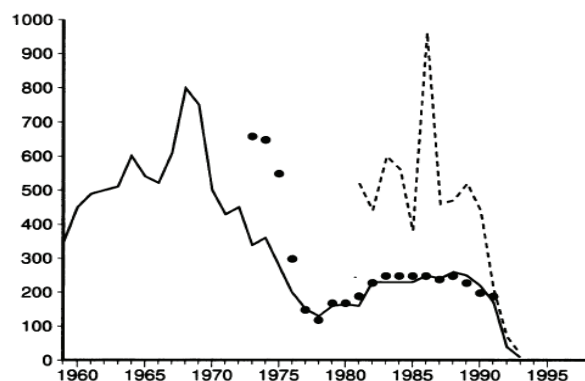


FIGURE 1.5 – Evolution des stocks (lignes pointillées), des prises (lignes pleines) et des quotas de pêches (points) des populations de morues ciblées par les pêcheries de Terre-Neuve, Canada. Source : Roughgarden and Smith (1996).

politiques, une mauvaise estimation des stocks et par extension des quotas de pêche, du braconnage par les flottilles étrangères ou encore des événements de mortalité exceptionnels ou des changements climatiques (Roughgarden and Smith 1996). Face à la pénurie grandissante, les exploitations se sont par ailleurs tournées vers des individus trop jeunes et non matures limitant le nombre de poissons accédant à la reproduction et empêchant le renouvellement des stocks (Hutchings and Myers 1994; Myers et al. 1997). De manière générale, il semble sage d'envisager que l'ensemble de ces causes ont plus ou moins participé à l'épuisement des réserves responsable de la périlclitation des pêcheries. Aujourd'hui, même si ces pêcheries sont fermées, les stocks ne sont toujours pas renouvelés (Roughgarden and Smith 1996; Hilborn et al. 2003).

Le cas de figure observé pour les stocks de morues de Terre-Neuve n'est malheureusement pas un cas à part et on considère aujourd'hui que plus de 63% des espèces de poissons à travers le monde nécessitent une "reconstruction" et, par conséquent, de revoir à la baisse les quotas de prises (Worm et al. 2009). De la même façon, dans leur étude basée sur les séries temporelles de la FAO, Mullon et al. (2005) ont montré, qu'au cours des 50 dernières années, 366 pêcheries s'étaient écroulées représentant pas moins d'une exploitation sur quatre.

Pour ce qui est des invertébrés, pour lesquels la documentation est plus rare, il est admis que leurs populations sont relativement plus résilientes à l'exploitation que celles des vertébrés (Jamieson 1993). Toutefois, certaines études ont montré des réductions abruptes de tailles suite à des prélèvements fréquents et non contrôlés comme c'est notamment le cas de certaines espèces de gastéropodes ou de mollusques bivalves (Leiva and Castilla 2001; Kirby 2004). Il est par conséquent indispensable

de ne pas ignorer ces espèces lorsque l'on s'intéresse aux impacts de l'exploitation humaine.

1.2.2 Un panel de conséquences indirectes

La perte démographique des populations exploitées n'est qu'une des conséquences multiples attribuées à l'action humaine en zone côtière. Une mauvaise politique de gestion peut, en effet, aboutir à des modifications de l'ensemble des maillons des chaînes alimentaires ou encore à une déstructuration des habitats. Ces effets indirects peuvent prendre de nombreuses formes et leur ampleur concerne l'environnement dans son ensemble. Quelques-unes d'entre elles sont détaillées ci-après.

Modification de la structure des populations et des maillons trophiques

L'exploitation commerciale d'un grand nombre d'espèces marines au cours des soixante dernières années a, dans un premier temps, dramatiquement modifié les assemblages de communautés. Greenstreet et Hall (1996) ont ainsi montré que, depuis les années 80, les organismes de petite taille avaient progressivement pris une place prépondérante au niveau des communautés de poissons benthiques, phénomène qui n'est observable que chez les espèces pêchées. De la même façon, Barot et al. (2004; 2005) ont montré que l'âge et la taille à maturité étaient également des paramètres physiologiques impactés chez les espèces exploitées, conséquence évolutive d'une pression sélective. De surcroît, les perturbations s'observent, dans de nombreux cas, à l'échelle de l'écosystème dans son ensemble et il n'est pas rare que la totalité de la chaîne alimentaire de l'espèce cible soit altérée. Une réduction du niveau trophique moyen a ainsi été mise en évidence par l'observation d'une transition des quantités débarquées passant des poissons de fond piscivores et à haut niveau trophique à des poissons pélagiques planctonivores et invertébrés à vie courte et de faible niveau trophique (Pauly et al. 1998, 2001; Pauly and Palomares 2005), phénomène illustrant la non-pérennité des schémas d'exploitation actuels.

Destruction des habitats

L'exploitation des ressources marines est également un vecteur de dégradation de l'environnement dans son ensemble. De fait, dans un souci de production toujours plus important, des méthodes de pêche de plus en plus invasives ont vu le jour, mettant "à égalité" les questions de pérennité des habitats et des stocks vis-à-vis de l'exploitation (Dayton et al. 1995; Jennings et al. 1998; Hilborn et al. 2003). L'utilisation de chaluts, de dragues ou de pièges est directement responsable d'une altération

du milieu due à leur mode de fonctionnement nécessitant un contact prolongé avec le sol sous-marin (Jennings et al. 1998). La topographie des fonds océaniques peut notamment être fortement modifiée (Koslow et al. 2001) et les engins peuvent également laisser des marques dans le substrat dont l'étendue et la persistance sont difficiles à évaluer mais qui affectent néanmoins fortement les communautés (en particulier les communautés sédimentaires) (Jones 1992; Jennings et al. 1998; Kaiser et al. 1998). Fragmentation et perte d'habitats constituent ainsi une menace des plus sérieuses pour les écosystèmes littoraux. Par ailleurs, un certain nombre d'habitats côtiers sont particulièrement sensibles aux perturbations anthropiques. C'est par exemple le cas des habitats récifaux, isolés les uns des autres par des bancs de sables, qui voient ainsi leurs capacités de résilience entravées par l'absence de dispersion en provenance de récifs non impactés (Dayton et al. 1995). Les zones rocheuses subtidales, les zones humides côtières, les mangroves tropicales ou encore les baies font également parties de ces habitats à fort risque associé². Dans un autre registre, les zones côtières terrestres subissent également le développement des activités liées au tourisme qui nécessitent des aménagements urbains empiétant de plus en plus sur le paysage du littoral (réseau routier, hôtels...) (Davenport and Davenport 2006) et créant une mosaïque d'habitats dégradés où s'insèrent quelques refuges encore intacts (Burger 2000).

Prises accessoires et rejets

Les prises accessoires sont encore à l'heure actuelle peu documentées mais elles constituent, selon Dayton et al. (1995), l'un des problèmes majeurs des pêcheries modernes. En outre, une proportion non négligeable des prises sont également jetées pour des raisons économiques ou des contraintes de législation. Sont défaussés les poissons de trop petite taille ou encore ceux qui sortent des quotas autorisés avec pour conséquences plausibles une accentuation des taux de mortalité des poissons, une augmentation des effets de la surexploitation, une incidence sur d'autres exploitations réglementées ou encore le gaspillage des ressources (Alverson 1998). Les mammifères marins, cétacés et pinnipèdes, sont parmi les espèces les plus affectées par ces prises accidentelles, sources de conséquences démographiques importantes (Read et al. 2006). Les méthodes de pêche sont le plus souvent à incriminer, les filets, fixés ou dérivants, emprisonnant les espèces de taille modeste tandis que les seines et chaluts retiennent même les individus de grande taille (Lewison et al. 2004). Même si ces captures semblent actuellement subir un certain recul, probablement lié

2. Le constat est d'autant plus alarmant que ces habitats constituent bien souvent également des nurseries abritant les juvéniles des prédateurs du large.

à la popularité de ces espèces, les prises accessoires constituent toujours une forte menace pour un grand nombre d'espèces de mammifères marins en danger d'extinction (Reeves et al. 2003) (dauphin de Hector, phoque moine, baleine franche...).

Altération des cycles biogéochimiques

Le développement et l'urbanisation des zones côtières sont également à l'origine de perturbations des cycles biogéochimiques naturels, de nombreux composés organiques de synthèse étant déchargés en grande quantité dans l'environnement littoral. L'intensité des émissions azotées continentales se déversant dans les eaux côtières et provenant de l'intensification des méthodes agricoles, de l'augmentation de la combustion des énergies fossiles ou encore de la production de déchets, est notamment particulièrement importante au niveau européen, en Amérique du Nord et en Asie du sud (Inde, Pakistan, Japon, Corée) (Nixon 1995). Vitousek et al. (1997b) ont ainsi identifié les principales conséquences de ces dérèglements, parmi lesquelles on peut citer une multiplication du taux d'azote dans les sols, du taux de NO_2 atmosphérique, un transfert d'azote dans les cours d'eau et dans l'océan ouvert, une perte accélérée de diversité biologique ou encore un changement du fonctionnement des estuaires et des écosystèmes côtiers (Vitousek et al. 1997b). Les équilibres océaniques en éléments nutritifs sont également affectés par les activités humaines liées à la côte. C'est le cas par exemple des ratios $N : P : Si$ des eaux en provenance des rivières, dont l'amplification est responsable de changements d'abondance spécifique des communautés côtières et d'une chute de la concentration en oxygène des eaux profondes (Jickells 1998). L'ensemble de ces bouleversements participe activement au processus d'eutrophisation des zones côtières (Nixon 1995).

Perte de diversité génétique

De surcroît, la surpêche est un facteur important de perte de diversité génétique pour l'espèce cible, résultat de l'effort de pêche trop intense et ciblant, qui plus est, les individus reproducteurs de grande taille (Smith et al. 1991; Jones et al. 2001; Hauser et al. 2002; Hutchinson et al. 2003). L'appauvrissement génétique généré est à l'origine d'une perte de potentiel adaptatif important, limitant les capacités de survie pour les espèces ainsi que leur potentiel de recouvrement face aux pressions anthropiques (c'est par exemple le cas des morues de Terre-Neuve dont les stocks ne sont toujours pas renouvelés malgré l'interdiction de la pêche depuis 1992 (Hilborn et al. 2003)). Par ailleurs, les populations subdivisées en stocks isolés sont d'autant plus sensibles à cette perte de diversité génétique liée à la surexploitation (Thorpe et al. 2000). La diversité génétique constitue, de fait, le promoteur principal

d'adaptation génétique et son maintien présente un enjeu tout particulier dans le contexte actuel de changements environnementaux, mais reste malgré tout en marge des préoccupations contemporaines (Hauser et al. 2002).

1.3 Une accélération des processus

Les changements environnementaux actuels sont désormais gouvernés par les actions humaines et non plus par les procédés naturels, transition à l'origine du concept du "human-dominated ecosystem" (Messerli et al. 2000). L'initiation de ces bouleversements a des origines anciennes (autour de -10 000 ans, début de l'holocène et sédentarisation des hominidés) (Kates and Parris 2003) mais c'est au cours de la dernière moitié du XX^e siècle, et plus encore pendant les 20 dernières années, que les modifications les plus importantes en termes écologique ont pris part (Messerli et al. 2000; Kates and Parris 2003). L'ensemble des composantes écosystémiques, atmosphère, océans, eau douce, sols, espèces et cycles biogéochimiques, sont dorénavant concernées traduisant la généralisation de la problématique environnementale. Ces transformations profondes du biotope sont ainsi à l'origine du concept d'ère "Anthropocène", terme de plus en plus couramment employé pour désigner cette nouvelle ère géologique dominée par l'homme (Kates and Parris 2003). Pour preuve, de nombreuses études d'impact affirment aujourd'hui que la terre se trouve dans un état jamais observé, qualifié de "non-analogue", qui laisse planer une certaine incertitude quant à l'évolution possible de la situation. En outre, l'homme est aujourd'hui considéré comme le vecteur principal de la sixième extinction de masse (Leakey and Lewin 1996), directement ou indirectement responsable de l'extinction d'un millier d'espèces chaque année (Pimm and Raven 2000). Un bilan récent dressé par l'IUCN en 2009, qui a évalué 45000 espèces mondialement réparties, fait, de fait, état de 804 espèces nouvellement éteintes tandis que 38% supplémentaires sont en grave danger d'extinction (IUCN 2009).

Les problématiques écologiques en zone côtière sont désormais un des enjeux majeurs des politiques de gestion, qui doivent accorder les visions, pas toujours identiques, du public, des politiques, des gestionnaires et des scientifiques. Cependant, la véritable prise de conscience de la nécessité d'agir afin de pérenniser le milieu pour les générations futures a permis la conception de projets de gestion innovants qui proposent de préserver l'ensemble des services écosystémiques qui soutiennent la vie en milieu littoral de manière durable.

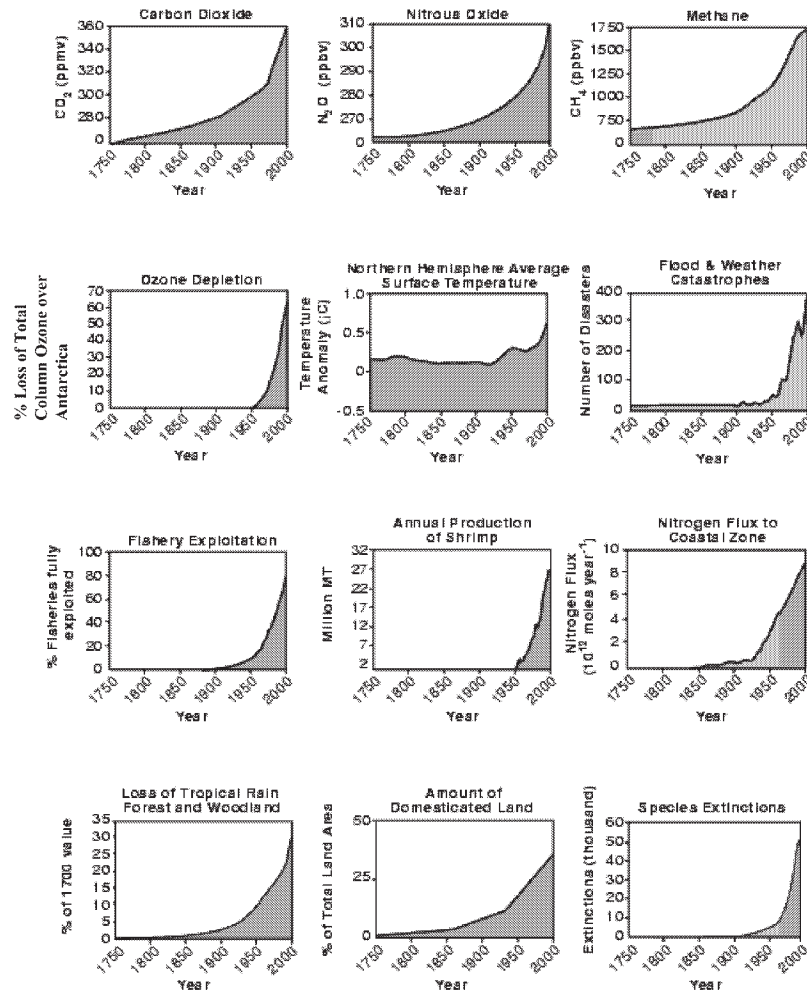


FIGURE 1.6 – Changements environnementaux globaux résultant de l’augmentation des activités humaines. Les indicateurs utilisés sont : la concentration atmosphérique en CO_2 ; la concentration atmosphérique en NO_2 , la concentration atmosphérique de CH_4 , le pourcentage de perte de couche d’ozone au dessus de l’antarctique, les anomalies de températures moyennes de l’hémisphère nord, les catastrophes naturelles, le pourcentage de pêcheries en surexploitation ou périlées, la production annuelle de crevettes en tant qu’approximation des altération en zone côtière, les flux azotés liés à l’homme en zone côtières, la perte de forêt tropicale, la quantité de terre convertie en pâturages ou terres cultivées et le taux d’extinction. Source : Crutzen and Steffen (2003).

2

G.I.Z.C, nécessité et réalité

Même si les impacts humains sur les écosystèmes marins restent difficiles à quantifier (Vitousek et al. 1997a), leur importance et leurs conséquences ne sont aujourd'hui plus en question. Les conflits existant entre l'ensemble des usagers du littoral pullulent et le développement durable de ces régions dépend fortement de leur bonne entente. Parmi les solutions proposées pour protéger les zones côtières et réglementer les activités qui leur sont associées, se trouvent les projets de Gestion Intégrée des Zones Côtières (GIZC).

Ce chapitre a ainsi pour objectifs de donner un aperçu du déroulement des processus de GIZC de l'identification des zones cibles à la mise en œuvre du projet sur le terrain. Par ailleurs, un exemple concret sera également abordé par le descriptif du programme ANR GIPREOL — acronyme pour Gestion Intégrée des Pratiques Récréatives : l'exemple de la pêche à pied sur les estrans de l'île d'Oléron — cadre conceptuel de notre étude. Mis en place en 2008, ce projet a pour finalité de tester une démarche de gestion intégrée dans son intégralité, en s'appuyant sur de nombreux partenaires de domaines d'études variés. Il a ainsi pour buts principaux d'évaluer l'effet de pressions anthropiques sur une biocénose impactée ainsi que de proposer des outils de gestion adaptés à la problématique locale des Pertuis Charentais. Il s'appuie par ailleurs sur deux thèses subventionnées portant sur l'étude d'une ressource locale selon deux points de vue complémentaires : la dynamique et la génétique des population.

2.1 Gestion intégrée des zones côtières

2.1.1 Emergence et structuration

La notion de Gestion Intégrée des Zones Côtières tient son origine dans le constat réalisé dans les années 70 du phénomène de saturation et de "souffrance" des écosystèmes littoraux. La véritable formulation du problème intervient, par la suite au début des années 80, les institutions s'accordant sur la nécessité de définir les interactions existant entre usages et environnement et de régler la question de la gestion morcelée du milieu intérateur que représentent les zones côtières. Malgré cette réflexion plutôt ancienne sur les espaces littoraux, le concept de GIZC n'a été instauré qu'en 1992 au cours de la conférence des Nations Unies pour l'environnement et le développement de Rio (Clark 1992). On définit ainsi la GIZC comme le processus continu et dynamique par lequel les décisions sont prises pour l'utilisation, le développement et la protection durable des espèces et des ressources du littoral. Elle implique de prendre en compte les relations étroites qui existent entre les usages et leur environnement côtier et marin, c'est-à-dire d'encourager le développement économique et social lié à la présence de la mer tout en sauvegardant, pour les générations présentes et futures, les équilibres biologiques et écologiques fragiles de la zone côtière et les paysages (Cicin-Sain and Knecht 1998). Par ailleurs, elle est conçue pour remédier à la fragmentation inhérente à la gestion sectorielle couramment observée au niveau des zones côtières, imputable aux oppositions croissantes entre économistes et écologues sur le lien entre croissance et environnement (Costanza et al. 2000). Les dimensions d'intégration essentielles à la bonne marche de ces programmes sont nombreuses. Ils se veulent ainsi à la fois intersectoriels, intergouvernementaux, unificateurs des problématiques liées à la terre et à la mer et impliquent spécifiquement de considérer une dimension temporelle à long terme, constituant de fait un processus continu dont la mise en place s'étend de la prise de conscience à l'évaluation (Billé 2008). De plus, la large gamme d'acteurs impliqués dans ces processus requiert également la création d'instruments institutionnels et normatifs assurant la participation de tous et la coordination des objectifs politiques et des actions et complexifiant sensiblement la réalisation sur le terrain des plans de GIZC.

2.1.2 Mise en œuvre

Dès l'année 1993, pas moins de 192 programmes de GIZC issus de 57 pays ont déjà été recensés (Sorensen 1993). La plupart d'entre eux sont issus d'une réflexion

menée sur les années précédentes, mais leur mise en application rapide traduit le fort engouement suscité par ces projets. De surcroît, l'ampleur géographique de création de ces projets est mondiale mais le pourcentage des côtes concernées varie en fonction du degré de développement des pays, entre 31% et 57% des côtes nord-américaines sont ainsi concernées pour seulement 11% des côtes Africaines (Sorensen 1993)³. Pourtant, malgré une définition très complète des enjeux que représente la Gestion Intégrée des Zones Côtières, leur mise en place n'en reste pas moins problématique. Selon le rapport européen pour une bonne évaluation des G.I.Z.C (Evaluation of International Coastal Zone Management in Europe - Final Report 2006), 8 principes fondamentaux sont nécessaires à leur mise en œuvre :

1. Les perspectives du projet doivent être larges tant sur le plan géographique que thématique afin de prendre en considération les interdépendances et les disparités des systèmes naturels et des activités humaines impactantes.
2. La perspective du projet doit avoir une vision sur le long terme par principe de précaution et pour prendre en compte les besoins des générations présentes et futures.
3. Une gestion adaptative et graduelle facilitera les ajustements au fur et à mesure que les connaissances se développent et que les problèmes émergent. Cela implique des connaissances scientifiques de base quant à l'évolution de la zone côtière considérée.
4. Les spécificités locales et la diversité des types de côtes permettra une action adaptée et l'apport de mesures spécifiques et flexibles.
5. Il sera nécessaire de respecter les procédés naturels et la capacité de l'écosystème pour permettre aux activités humaines d'être plus respectueuses de l'environnement, plus responsables socialement et de se développer sur le long terme.
6. Chacune des institutions concernées (gouvernementales, partenaires économiques et sociaux, organismes représentant les résidents de la côte, secteur économique) doivent être impliquées par le biais d'accords et d'engagements de responsabilité partagée.
7. Une meilleure coordination des nombreuses politiques existantes doit être assurée par l'implication des organes administratifs nationaux, régionaux et locaux.
8. L'utilisation d'une large combinaison d'outils permettra d'établir une cohérence entre les divers objectifs et entre planning et gestion.

3. Ces estimations ont probablement été corrigées depuis 1993

Le schéma présenté sur la figure 2.1 décrit le cheminement global d'un projet de GIZC de la naissance du projet jusqu'à son évaluation. De façon pratique, ces programmes peuvent être considérés comme une boucle sans fin qui commence à l'émergence de la problématique, passe par une phase de formulation des enjeux et de mise en place d'action et se clos par une étape d'évaluation qui fait à son tour apparaître de nouvelles questions permettant d'adapter le schéma de gestion. La mise en œuvre de tels projets requiert ainsi une intégration temporelle sur le long terme et une re-définition constante des objectifs à atteindre, à l'aide des processus d'évaluation mis en jeu.

2.1.3 Evaluation

L'évaluation de la réussite d'un projet de GIZC présente de nombreuses difficultés en raison de l'étendue des actions entreprises et de la nécessité de ré-examiner en permanence les objectifs qui dépendent en grande partie des contextes socio-économiques et environnementaux. La continuité temporelle du processus et la régionalisation des lois environnementales internationales (Rochette and Billé 2012) sont, de fait, les principaux facteurs complexifiant les tentatives d'évaluation. Pour Thoenig, "la question GIZC mythe ou réalité? doit ainsi être envisagée d'un point de vue agnostique et se résoudre par le biais d'une étude empirique de terrain" (Thoenig 1998; Meur-Ferec 2007).

En France au cours de l'année 2005, pas moins de 25 dossiers de projets de GIZC ont été sélectionnés pour mise en application sur le terrain. Objets d'une évaluation systématique, ils ont notamment été examinés en détail par Deboudt (2012), dont les résultats révèlent une nette amélioration de la concertation entre usagers mais montrent néanmoins les limites des intégrations des enjeux à grande échelle et particulièrement des enjeux terre-mer (Deboudt 2012). De la même façon, l'analyse réalisée sur ces mêmes projets par Meur-Ferec (2007) atteste également des difficultés liées à l'articulation des échelles "globales et locales" et invite à considérer la GIZC comme un outil de gouvernance et d'organisation nécessitant une forte autodiscipline de la part des différents acteurs impliqués plutôt que comme un instrument vecteur de "solutions miracles" (Meur-Ferec 2007).

La mise en application réussie d'une GIZC est conséquemment fortement associée au territoire ciblé. Elles constituent ainsi des processus au cas par cas qui nécessitent une intégration spatiale et temporelle continue et dont les bons résultats dépendent fortement du degré de synergie entre participants. Elle requiert de fait, une approche multi-disciplinaire, indispensable à l'obtention d'une vision globale de la problématique à traiter.

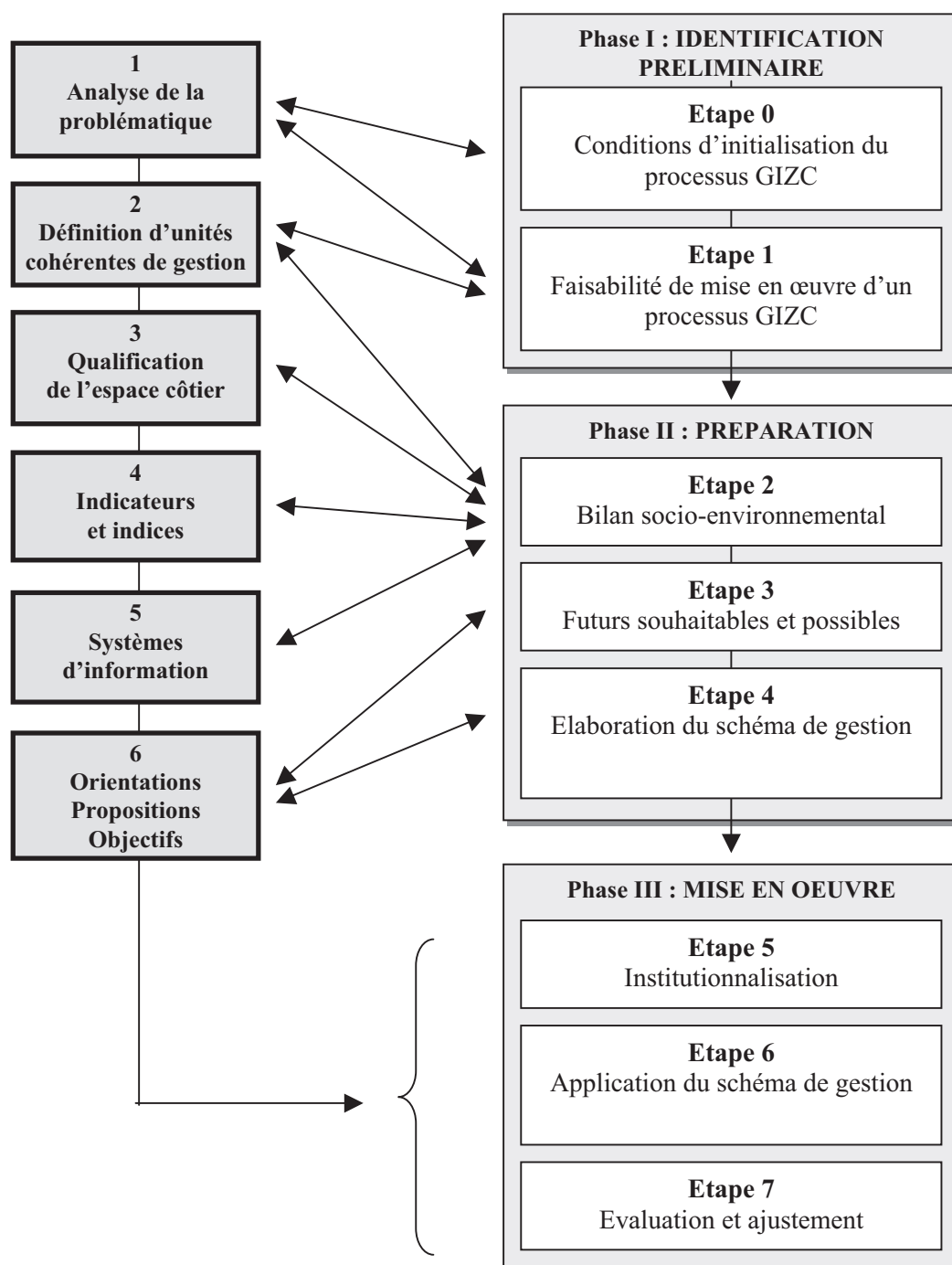


FIGURE 2.1 – Schéma conceptuel de déroulement d'un projet de Gestion Intégrée des Zones Côtières. Source : Rapport Ifremer, Denis and Henocque (2001)

2.2 GIPREOL, un programme transdisciplinaire pour la gestion des ressources littorales

2.2.1 Présentation générale du projet, contexte et objectifs

Au cours de ces dernières années, l'essor important des projets de Gestion Intégrée des Zones Côtières (GIZC) a motivé l'émergence de projets de recherche ayant pour objectifs d'évaluer et de contrôler les menaces pesant sur les écosystèmes littoraux à une échelle locale. Le pays de Marennes-Oléron (PMO) qui regroupe le bassin de Marennes-Oléron et l'île d'Oléron est un espace d'interface terre-mer dominé par les activités humaines (conchyliculture, tourisme...) qui constitue, en ce sens, une zone d'étude privilégiée pour appréhender les relations entre composantes environnementales, sociétales et politiques. Depuis 2005, il fait ainsi l'objet d'un programme de GIZC amorcé suite à l'appel à projet lancé par la DIACT (Délégation Interministérielle à l'Aménagement et à la Compétitivité des Territoires) et le SG Mer (Secrétariat Général à la Mer). Sa mise en œuvre s'est notamment soldée par la mise en place de dispositifs d'échanges autour des pratiques littorales d'une part, mais aussi par la concrétisation du projet "Oléron Qualité Littorale", centré sur le tourisme qui marque le début de la phase active de ce projet.

Le point de départ du programme GIPREOL émane ainsi de ce contexte local favorable mais aussi du constat réalisé de l'augmentation des pressions de pêche à pied sur les estrans Oléronais qui fait apparaître de nouvelles préoccupations quant à la régulation de ces pratiques. Au niveau international, les études de fréquentation se sont multipliées au cours de ces dernières années mais la pêche à pied et les conséquences qui l'accompagnent ont été relativement peu analysées, malgré les enjeux qu'elles soulèvent (Underwood and Kennelly 1990). En dépit de leur caractère récréatif, ces pratiques ne sont, en effet, pas exemptes d'impacts sur le milieu d'autant plus que les usagers manquent souvent de connaissances relatives à l'écosystème. A l'image des pêcheries commerciales, dont les conséquences écologiques ont été largement documentées, la pêche à pied est ainsi instigatrice d'une cascade d'effets directs et indirects sur les estrans, à l'échelle mondiale. Kingsford (1991) et Underwood (1993) font partie du petit groupe de scientifiques qui se sont penchés sur ces problématiques. Ils ont ainsi recensé le large panel de conséquences directement attribuables à cette pratique, la plupart d'entre elles étant directement liées à la sélection uni-directionnelle exercée sur les gros individus. On peut notamment noter une réduction des abondances, une diminution de la taille des individus ou encore une modification de la fécondité et/ou du sex ratio des individus, pour n'en

citer que quelques-unes. En outre, ces altérations qui affectent principalement l'espèce ciblée par la pression de pêche, peuvent s'accompagner, de surcroît, d'impacts touchant l'ensemble de la communauté en bouleversant par exemple les assemblages trophiques (Underwood 1993; Pauly et al. 1998). Enfin, les perturbations associées à la prospection sont responsables d'une déstructuration des habitats troublant de ce fait les espèces qui lui sont inféodées (Addessi 1994).

Sur le territoire de Marennes-Oléron, l'association IODDE — Ile d'Oléron Développement Durable et Environnement — est à l'initiative d'un grand nombre d'actions de contrôle et de sensibilisation centrées sur ces pratiques. La pêche à pied est historiquement représentée sur l'île et elle concerne une vaste catégorie d'usagers allant du pêcheur local, expérimenté, pour qui la pêche à pied représente un mode de prélèvement et un savoir-faire hérité, au touriste pour qui elle est plutôt une activité de loisir. IODDE a estimé le nombre d'entrée annuelle sur les estrans rocheux situés à l'ouest de l'île à 185 000 au cours de l'année 2007, chiffre qui illustre l'importance capitale de cette pratique au niveau local et qui soulève des inquiétudes quant à la pérennité de ces milieux et de leurs ressources associées. Le modèle de perturbation choisi par le programme GIPREOL est celui associé aux pratiques de pêche à l'étrille, espèce la plus ciblée par les pêcheurs Oléronais et qui constituera de fait le modèle biologique de l'étude. La première phase du projet aura comme attendu l'approfondissement des connaissances relatives à l'espèce et au milieu associé, aux pratiques de pêche récréative et au système de gestion en développement. A la lumière de ces nouveaux acquis, la mise en place d'une action de restauration pourra ensuite être envisagée si nécessaire et des actions de sensibilisation entreprises.

2.2.2 Transdisciplinarité et panel d'acteurs impliqués

L'une des principales originalités du programme GIPREOL repose sur la large gamme de disciplines impliquées dans sa réussite. Il se caractérise ainsi par sa transdisciplinarité⁴ alliant l'étude de la ressource et des usagers au contexte socio-économique et politique. En effet, la mise en place d'outils de gestion applicables à la région repose tout d'abord sur une connaissance approfondie de la ressource ciblée mais aussi sur une bonne compréhension des usagers impliqués, ou encore des lois régissant le domaine. Les résultats obtenus convergent ainsi des travaux réalisés au sein de plusieurs institutions.

4. La transdisciplinarité se caractérise par la collaboration de participants issus de 2 ou plusieurs champs de recherche et dont la volonté commune est de répondre à une large problématique nécessitant des champs de compétences variés. L'ensemble des visions issues de chaque discipline sont synthétisées et peuvent aboutir à la formation d'une nouvelle discipline (Aboelela et al. 2007).

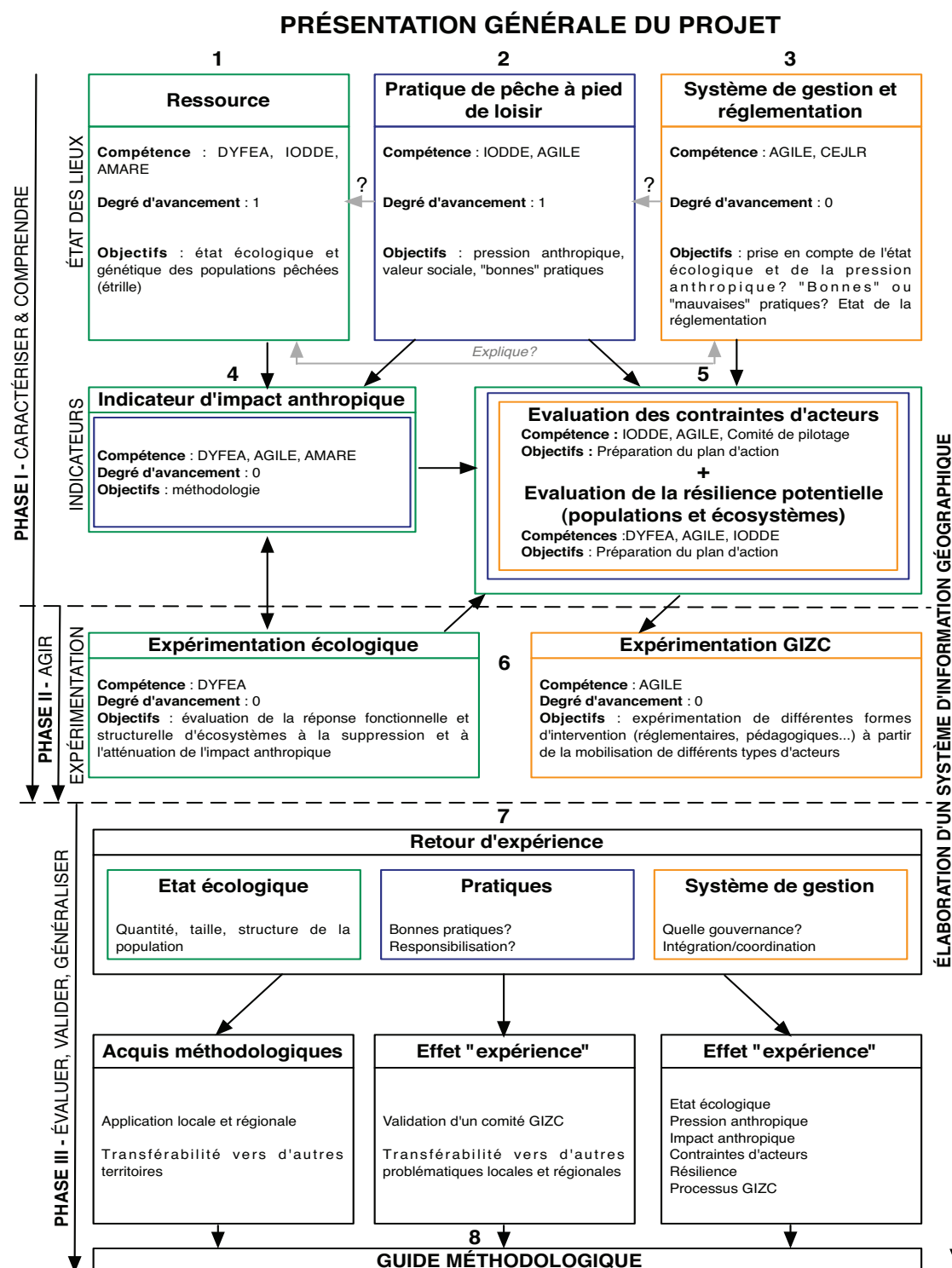


FIGURE 2.2 – Présentation générale du programme GIPREOL et des différents acteurs et institutions impliqués. Les degrés d'avancement indiqués représentent l'état initial des différentes parties du projet lors de sa mise en place en 2008.

UMR LIENSs 7266

Le laboratoire LIENSs — Littoral, Environnement et Sociétés — créé en 2008 met en commun les compétences de chercheurs en biologie, géologie et géographie, contexte particulièrement favorable à l'émergence de tels projets transdisciplinaires. GIPREOL s'appuie ainsi sur les sphères d'intérêt de trois équipes appartenant à ce laboratoire : AGILE (Approche Géographique : Iles, Littoraux, Environnement), AMARE (Réponse des Animaux MARins à la variabilité Environnementale) et DYFEA (Dynamique Fonctionnelle des Ecosystèmes Anthropisés).

IODDE

L'association IODDE, Ile d'Oléron Développement Durable Environnement, qui a vu le jour en 2004, s'intéresse à la pêche à pied sur l'île d'Oléron et son impact sur les biocénoses. Cette association travaille sur la sensibilisation aux bonnes pratiques écologiques des pêcheurs à pied occasionnels ou expérimentés dans le but de préserver les estrans de l'île. Au travers du programme REVE (REconquête et Valorisation des Estrans), ils tentent de proposer aux usagers le moyen de conserver cette activité de loisir de manière soutenable.

CEJLR

Un certain nombre de législations existent déjà pour réglementer les activités de pêche récréative. L'un des objectifs du CEJLR sera ainsi de recenser les textes régissant la pratique de la pêche à pied au niveau national et d'analyser les possibilités de réglementation mises en perspective.

2.2.3 Deux thèses pour évaluer l'état d'une ressource

L'étrille est une espèce emblématique sur les côtes du Pays de Marennes-Oléron puisqu'elle est la principale cible des activités de pêche à pied récréative sur les estrans rocheux. Cette ressource présente ainsi un intérêt régional et national certain. En dépit de son importance locale, l'espèce n'a fait l'objet que d'un très rare nombre d'études, en France. Les deux thèses du programme portent toutes deux sur l'évaluation de l'état de cette ressource biologique en se focalisant sur deux domaines d'étude différents : d'une part la description des paramètres biologiques et la dynamique des populations de l'espèce et d'autre part la description de sa structure génétique. L'acquisition de ces connaissances sur la population locale d'étrille est un prérequis nécessaire à la gestion raisonnée de cette ressource. La bonne gestion de pratiques ciblant une ressource particulière nécessite de dresser un état des lieux

complet relatif à la ressource en question au sein de la zone d'étude et a ainsi motivé le financement de ces deux thèses complémentaires.

Thèse 1 : Paramètres biologiques et dynamique des populations, thèse de Richard Coz (LIENSs)

Comme évoqué précédemment, la gestion d'une ressource implique une connaissance fine des traits d'histoire de vie relatifs à l'espèce d'intérêt. Objet d'étude dans les pays Anglo-Saxons et Ibériques en raison de son intérêt commercial, l'étrille est une espèce encore peu examinée sur les côtes Françaises. Cette première thèse possédait donc l'objectif de réaliser une analyse locale d'un certain nombre des paramètres biologiques de l'espèce, les informations obtenues permettant la définition d'enjeux de préservation locaux. La détermination de la taille à maturité de l'espèce (morphologique et gonadique) peut par exemple permettre de définir une nouvelle maille de prélèvement réaliste du point de vue du développement de l'espèce. D'autre part, dans l'objectif d'appréhender l'effet de la pêche sur les populations d'étrille de l'île d'Oléron, une étude comparative de deux sites, localisés au nord de l'île d'Oléron, près du phare de Chassiron et présentant des niveaux de prélèvement fortement différents, a été initiée. Le site des Trois Pierres est ainsi caractérisé par une forte fréquentation par les pêcheurs à pied locaux en particulier au cours des périodes de grandes marées. Au contraire, le site dit de la "Jachère" est un site caractérisé par une interdiction de pêche depuis 2008 et constitue ainsi l'estran témoin (voir la figure 2.3 pour la localisation géographique de ces sites). Enfin, une analyse typologique des différents "acteurs" de la pêche à pied sur l'île d'Oléron a été réalisée afin de comprendre les impacts associés à chacun d'entre eux et de proposer des mesures de gestion en accord avec leur activité.

Thèse 2 : Structure et génétique des populations

La deuxième thèse, qui fait l'objet de ce manuscrit, se focalise sur les paramètres génétiques des populations d'étrille à l'échelle de leur aire de répartition européenne. Les outils de génétique des populations permettent d'appréhender la gestion d'une ressource exploitée en apportant une projection évolutive, véritable enjeu de conservation sur le long terme. Une description globale des niveaux de variabilité génétique ainsi que des paramètres démographiques peut ainsi permettre de mettre en avant une signature d'impact d'exploitation tandis que l'analyse de la connectivité entre les différents sites d'étude apporte des éclaircissements indispensables à la définition des unités de gestion. Par ailleurs, l'initiation d'une étude à large échelle peut amener à replacer les enjeux locaux de préservation dans un contexte d'exploitation

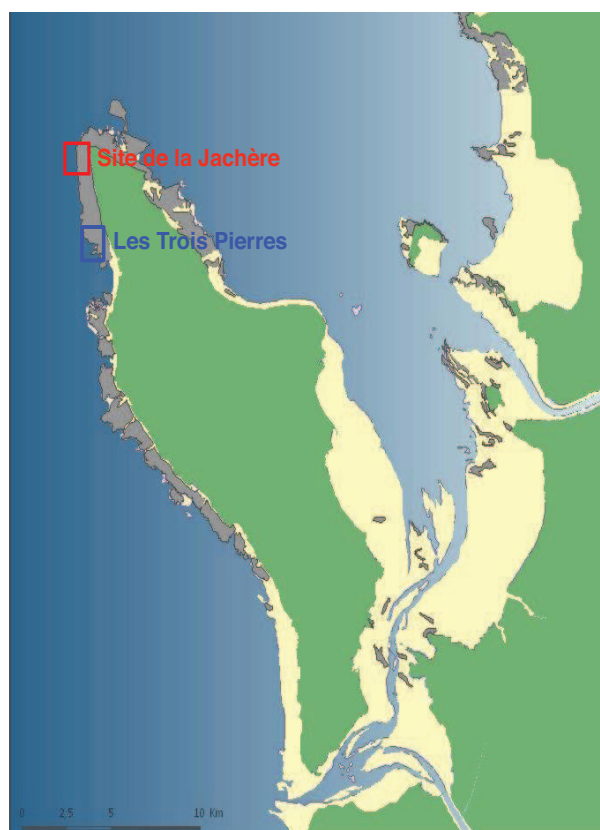


FIGURE 2.3 – Localisation géographique de la concession scientifique, le site de la Jachère, et du site sous pression de pêche, le site des Trois Pierres.

globale et de mettre en évidence des impacts différentiels des activités humaines au sein de la zone.

Les objectifs détaillés de ces travaux sont présentés à la fin de cette partie introductive.

3

Génétique et conservation en milieu marin

Le travail réalisé au cours de cette thèse porte donc sur deux disciplines : d'une part la génétique des populations et d'autre part la biologie de la conservation. Depuis les années 80, le rôle de la génétique au sein du domaine de la conservation a significativement augmenté et une nouvelle discipline de génétique de la conservation a émergé de la synergie de ces deux champs de recherche. Au cours de ces dernières décennies, un grand nombre d'espèces marines, mammifères, poissons ou invertébrés, ont vu leur stocks fortement diminuer ou complètement périlcliter en réponse à la pression de pêche exercée par l'homme (Malakoff 1997; Avise 1998). Les écosystèmes marins se trouvent ainsi au cœur des préoccupations des politiques de gestion, phénomène se traduisant par la multiplication des études d'impact en milieu marin. Les zones côtières sont constituées d'écosystèmes particulièrement vulnérables qui, de par leur richesse et leur productivité, procurent à l'homme un grand nombre de services et ressources qui lui profitent (Worm et al. 2006).

Ce chapitre se propose de dresser un état des lieux de la problématique de la génétique de la conservation en zone côtière et de décrire la place et l'action de l'homme sur les processus évolutifs naturels.

Génétique et conservation en milieu marin : essor de la discipline

Une recherche bibliographique dans le Web Of Knowledge (apps. webofknowledge.com) avec 3 mots clés simples : "Conservation", "Genetics" et "Marine" montre l'engouement qu'a suscité la discipline de la génétique de la conservation en milieu marin au cours de ces dernières années. En effet, entre l'année 1899 et 2000, 40 publications sur le sujet ont été recensées contre 172 entre 2000 et 2012.

3.1 Processus évolutifs en milieu marin

Dès la fin des années 1970, une grande quantité d'espèces présentant des traits d'histoire de vie contrastés et provenant d'une gamme d'habitats variés, a déjà fait l'objet d'études génétiques au niveau intra et inter-populationnel (Lewontin 1974; Nevo 1978). Les progrès techniques réalisés (migration sur gel d'électrophorèse, Polymérase Chain Reaction,...) et les découvertes scientifiques majeures (allozymes, ADN,...) ont permis de spectaculaires avancées dans le domaine ainsi que d'identifier les procédés gouvernant l'évolution génétique. En milieu marin un large éventail d'organismes allant du zooplancton à la baleine a ainsi été analysé, malgré les difficultés d'observation des espèces, inhérentes à ce biotope (Féral 2002). L'environnement marin se distingue par ailleurs du milieu terrestre par de nombreuses caractéristiques propres qui influencent la création et la distribution de la diversité génétique, caractéristiques d'importance capitale pour étudier la génétique des populations marines (Avisé 1998). Les océans apparaissent, en effet, comme des milieux ouverts peu contraints par l'existence de barrières géographiques pouvant limiter les échanges (Rapoport 1994). De surcroît, la plupart des espèces marines se distinguent par de fortes fécondités, de larges tailles de populations et par des cycles de vie qui alternent une phase adulte sédentaire et une phase, écologiquement distincte, de dispersion larvaire planctonique. Pour les invertébrés, la durée de dispersion larvaire peut notamment durer de quelques minutes à quelques mois (Scheltema 1986; Davis 1987) tandis qu'elle est comprise entre 10 et 120 jours pour les poissons de récifs (Brothers et al. 1983). Ces particularités, qui trouvent peu ou pas d'équivalence en milieu terrestre, laissent présager de l'existence d'importants flux de gènes — dont le principal vecteur serait la dispersion larvaire — à l'origine d'une homogénéité génétique sur de longues distances (Palumbi 1994; Hilbish 1996). De la même façon, cette dispersion larvaire peut également s'opposer aux processus d'adaptation locale, résultant de l'action de la sélection, les nouveaux migrants provenant par vagues des habitats périphériques contrecarrant la fixation des allèles (Lenormand 2002). Cette prédiction a été observée pour un certain nombre d'espèces à fort potentiel dispersif. Ainsi, Ward et al. ont montré, en effectuant une comparaison des schémas de structure rencontrés entre 49 espèces d'eau douce et 57 espèces marines, que le milieu marin permettrait l'échange d'une quantité de migrants 10 à 100 fois supérieure au milieu d'eau douce. D'autres études ont montré des résultats similaires, de structure génétique nulle ou modérée, pour des espèces variées : bivalves (Cassista and Hart 2007), poissons (Avisé et al. 1986; Mariani et al. 2005), crustacés (Benzie 2000), échinodermes (Palumbi and Wilson 1990). Pourtant cette hypothèse, traditionnellement acceptée, a fait l'objet depuis de nombreuses années de nombreuses

contradictions et la notion "classique" d'occupation par les espèces marines d'un environnement ouvert où les flux de gènes sont libres fait désormais office d'exception (Hauser and Carvalho 2008). En effet, les exemples de structures marquées en milieu marin abondent (Knowlton and Keller 1986; Palumbi 1994; Colson and Hughes 2004; Simon-Bouhet et al. 2006; Hauser and Carvalho 2008) et de nombreuses raisons possibles sont invoquées pour expliquer cette accumulation de différences génétiques entre populations, même très proches. La sélection est bien souvent invoquée pour justifier l'existence de structures fortes entre populations (Hilbish 1996; Mitton 1997; Hauser and Carvalho 2008) mais certains processus neutres peuvent également aboutir à de la différenciation génétique. Parmi eux, on trouve :

- i **L'existence de barrières géographiques qui s'opposent à la dispersion des migrants et donc aux flux génétiques (Burton 1998; Patarnello et al. 2007).** Il existe par exemple une forte structure génétique entre les populations de *Homarus americanus* du Golfe du Saint Laurent et de Nouvelle Angleterre malgré une phase de dispersion larvaire importante. L'hypothèse avancée repose sur la divergence des populations après la fermeture du détroit de Canso (Hedgecock 1986). De la même façon des barrières thermiques (Point Conception, Californie), hydrodynamiques... peuvent créer de telles séparations.
- ii **Un potentiel de dispersion moins important que l'attendu malgré des courants océaniques favorables.** Une capacité de transport larvaire sur de longues distances n'est pas toujours synonyme de succès. Les larves peuvent, en effet, rencontrer au cours de leur migration des conditions inhospitalières qui diminuent leur survie ou affectent leur potentiel recrutement. La dispersion peut également être fortement influencée par le comportement larvaire lui-même, les larves pouvant "orienter" leur mouvement en fonction de stimuli environnementaux pour faciliter leur établissement dans un lieu favorable. Les stimuli perçus peuvent être variés : perception d'une composante chimique de l'eau, sons, vibrations, variations de lumière, direction des courants, pression de l'eau... Même si ces larves sont considérées comme de faibles nageurs (Chia et al. 1984; Young 1995), leur mobilité reste suffisante, particulièrement au cours des derniers stades pour influencer le recrutement. Les larves de crustacés, par exemple sont connues pour réguler leur profondeur au moyen de mécanismes complexes et des études ont montré que ce comportement pouvait expliquer le retour et le recrutement des juvéniles au niveau de l'habitat d'origine (Phillips and Mc Williams 1986).
- iii **La signature d'une séparation historique non effacée par les migrations actuelles.** Cette signature particulière a, par exemple, été révélée pour l'huître américaine (*Crassostrea virginica*) qui exhibe une rupture génétique au niveau

de la côte est de la Virginie. Selon Reeb and Avise (1990), l'explication de cette séparation curieuse — le potentiel de dispersion de l'espèce est élevée et aucune barrière aux flux de gènes n'est observée à ce niveau — réside dans l'isolation des populations au cours de la dernière période glaciaire (Pléistocène).

La question de la connectivité en milieu marin constitue de fait une problématique à part entière en raison de la multitude de possibilités facilitant ou contrecarrant la dispersion sur de longues distances. Des organismes à fort potentiel dispersif pourront ainsi exhiber une structuration forte liée aux particularités inhérentes au milieu. Il est en outre difficile de prédire la vulnérabilité des populations étant donné que le pouvoir dispersif ne laisse en rien présager de la structure génétique et de la connectivité entre les stocks. D'autre part, en plus de ces propriétés particulières inhérentes au milieu, la structuration et la diversité naturelle sont aujourd'hui fortement affectées par les activités humaines, invitant Palumbi (2001) à considérer l'homme comme un forçage évolutif à part entière.

3.2 L'homme, nouvelle force évolutive

L'homme affecte son environnement de manière globale, contrôlant une large facette des fonctions écosystémiques mondiales. Parmi les conséquences de ces pressions, identifiées et mentionnées en amont de ce manuscrit, se trouvent des modifications des paramètres de diversité et de structure génétique pour les espèces. Les projets de conservation doivent, de fait, prendre en considération les facteurs humains influençant les trajectoires évolutives des espèces. Ces modifications à échelle évolutive sont particulièrement prononcées pour les espèces commercialement exploitées, les insectes ravageurs et les organismes vecteurs de maladies (Palumbi 2001). L'un des exemples les plus couramment documenté concerne ainsi l'apparition de résistances aux antibiotiques chez les bactéries pathogènes. Alors que ces adaptations sont peu communes de manière naturelle, leur fréquence augmente de manière drastique à la suite de la commercialisation du médicament (Hughes 1983; Palumbi 2001) (par exemple résistance des bactéries Gram+ à la pénicilline à partir des années 1950). En milieu côtier, les modifications humaines sont pléthores et les conséquences induites en termes d'évolution sont tout aussi nombreuses. L'homme y apparaît ainsi comme une force sélective, enclenchant des mécanismes de réponses adaptatives chez les espèces marines. L'exemple du merlu péruvien est particulièrement révélateur de ce phénomène. L'espèce, victime de l'intensification des pêcheries au cours des années 70 et 80 (plus de 100 000 tonnes pêchées chaque année), a observé une modification en termes d'abondance des différentes classes de taille identifiées (grands : indivi-

dus $>$ à 35cm, moyens : individus compris entre 20 et 35cm et petits : individus $<$ à 20cm) avec une recrudescence importante des merlus de petite taille (Ballón et al. 2008). Ces réductions de taille peuvent notamment s'expliquer par la sélection d'organismes plus petits passant à travers les filets. Par ailleurs, certains paramètres comportementaux sont également affectés par une pression humaine trop intense. Chez les merlus péruviens, des changements d'habitudes alimentaires (augmentation du cannibalisme), de comportement communautaire (agrégation en banc) et de stratégie de reproduction (âge de reproduction abaissé) découlent ainsi également de l'exploitation commerciale (Wosnitza-Mendo and Guevara-Carrasco 2000).

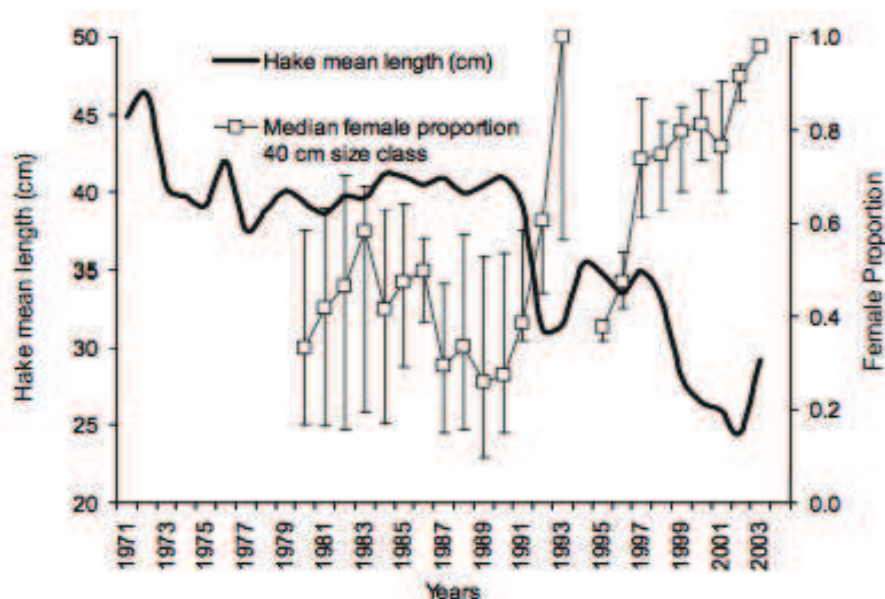


FIGURE 3.1 – Diminution de la taille des individus et modification du sex-ratio des merlu péruviens en réponse à une exploitation trop intense. Source : Ballón et al. (2008)

Des observations similaires ont été réalisées chez la morue Nord-Atlantique (*Gadus morhua*), espèce pour laquelle des processus de sélection différentiels ont été mis en évidence, en relation avec le type d'exploitation. En effet, alors que les zones de pêche au chalut, sélectionnant les individus de grande taille, se caractérisaient par une maturation précoce des individus, les zones de pêche au filets, qui prélèvent des individus de taille plus modeste, se démarquaient par une maturation plus tardive (Jørgensen et al. 2009). Ces modifications évolutives des traits d'histoire de vie peuvent être de natures multiples et un grand nombre d'espèces est aujourd'hui concerné (tableau 3.1), témoignant, ici encore, de la dimension névralgique des actions humaines sur la trajectoire évolutive des populations.

Tableau 3.1 – Exemples d’études suggérant des changements évolutifs des traits d’histoire de vie en relation avec l’exploitation des espèces. Source : Jørgensen et al. (2007).

Espèce	Localité	Source
Maturation précoce		
Morue Atlantique (<i>Gadus morhua</i>)	Arctique nord-est	Heino et al. (2002)
Hareng Atlantique (<i>Clupea harengus</i>)	Norvège	Engelhard and Heino (2004)
Augmentation de l’investissement dans la reproduction		
Morue Atlantique (<i>Gadus morhua</i>)	Mer du Nord et Ecosse	Yoneda and Wright (2004)
Aiglefin (<i>Melanogrammus aeglefinus</i>)	Mer du Nord	Wright (2005)
Diminution de la taille des individus		
Morue Atlantique (<i>Gadus morhua</i>)	Golfe du Saint Laurent	Swain et al. (2007)
Saumon rose (<i>Oncorhynchus gorbuscha</i>)	Colombie Britannique	Ricker (1981)

3.3 Apport de la génétique des populations à la biologie de la conservation

Cette dernière partie s’éloigne de la présentation du cadre conceptuel de l’étude réalisée, pour s’intéresser à la place de la génétique des populations pour répondre à des questionnements relatifs à la conservation. Les problématiques de conservation sont longtemps restées en marge des problématiques scientifiques ou même des préoccupations du grand public (O’Brien 1994). Mais la crainte de voir les ressources mondiales s’amenuiser ainsi que celle de ne laisser aux générations futures qu’un maigre échantillon de vie sauvage, ont porté l’attention sur ce problème. Aujourd’hui, la conservation est un objectif fédérateur qui implique une multitude de disciplines allant des sciences à l’économie en passant par la politique.

Même si l’importance des procédés génétiques dans les dynamiques d’extinction d’espèces est aujourd’hui unanimement reconnue (Frankham 1995), les outils de génétiques des populations ont été, jusque là, difficilement intégrés dans les études d’impacts. Toutefois, les progrès réalisés en termes de technicités moléculaires ont peu à peu autorisé une participation accrue de cette discipline à l’égard de la biologie de la conservation (Haig 1998). Le maintien de niveaux adéquats de diversité génétique intra et inter-populationnelle constitue, il est vrai, un aspect critique des problématiques de préservation, mais reste cependant en marge des enjeux de survie des espèces à court terme. À l’inverse, les outils moléculaires et génétiques constituent un atout majeur pour les programmes de gestion sur le long terme, offrant une projection évolutive des moyens de sauvegarde de la diversité génétique et apportant des clarifications quant aux problématiques écologiques et démographiques des

espèces en danger (Haig 1998). Par ailleurs, l'accessibilité limitée aux organismes marins peut ainsi être compensée par l'obtention de données génétiques relatives au comportement ou à la démographie historique et contemporaine des espèces, autant de facteurs présentant une importance non négligeable vis à vis des problèmes de conservation (Avice 1998). Les études les plus récentes en termes de génétique de la conservation se sont concentrées sur les marqueurs neutres qui permettent notamment d'identifier les espèces, de définir les unités évolutives significatives (ESU Evolutionary Significant Unit) ou de gestion (MU, Management Unit) ou encore de retrouver l'origine des individus (Hedrick 2001). De manière générale, il est également admis que l'utilisation conjointe de marqueurs moléculaires présentant des caractéristiques distinctes permettent une meilleure évaluation des questions de conservation. Ces données moléculaires se doivent, enfin, d'être intégrées avec les données écologiques, démographiques, comportementales et physiologiques obtenues par des approches plus classiques (Haig 1998).

4

Necora puber, une ressource exploitée

Le présent travail se focalise sur l'étrille, *Necora puber*, crustacé décapode de la famille des portunidés, largement représenté sur les côtes Est-Atlantique. En raison de l'exploitation dont elle est la cible, l'étrille constitue une espèce de choix pour appréhender les effets de la pêche ou plus généralement l'étendue de l'empreinte humaine sur la structure et la diversité génétique des populations.

*Ce chapitre se propose ainsi de dresser un état des lieux des connaissances biologiques et traits d'histoire de vie liés à l'espèce, prérequis essentiels à la bonne interprétation des analyses génétiques. De la même façon, un inventaire des exploitations commerciales et récréatives ciblant l'étrille sera réalisé afin d'évaluer les pressions humaines dont *Necora puber* est la cible.*

4.1 Généralités

L'étrille, *Necora puber*, est la plus grande espèce de portunidés présente sur les côtes Européennes (100 mm de largeur de carapace pour un poids de 250g environ, Norman 1989; Hearn 2001). Cette famille, caractérisée par sa cinquième paire de péréiopodes aplatie permettant la nage (Figure 4.1), regroupe actuellement 300 espèces mondialement réparties. Morphologiquement elle se distingue également par la présence d'un duvet doux et court lui conférant une texture "velours" à l'origine de son nom vernaculaire anglo-saxon, "the velvet swimming crab". Sa position systématique dans le règne animal est la suivante :

- Embranchement : Arthropoda
- Sous-embranchement : Crustacea
- Classe : Malacostraca

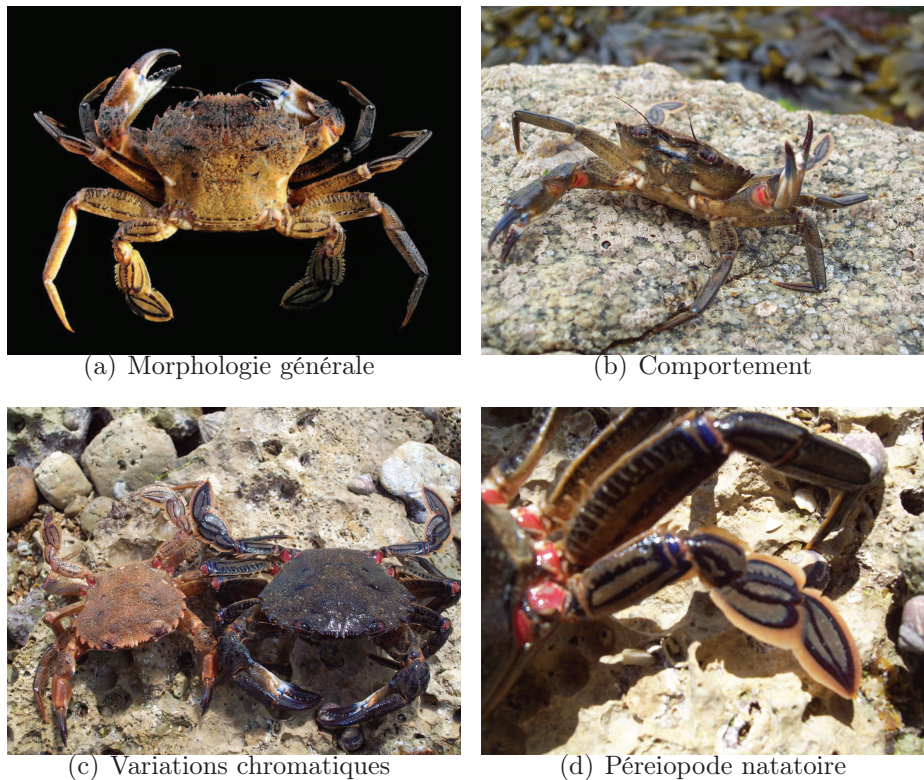


FIGURE 4.1 – *Necora puber*, morphologie de spécimens trouvés en zone intertidale. Présentation des particularités chromatiques et anatomiques.

- Sous-classe : Eumalacostraca
- Super-Ordre : Eucarida
- Ordre : Decapoda
- Sous-ordre : Pleocyemata
- Infra-ordre : Brachyura
- Section : Eubrachyura
- Sous-section : Heterotremata
- Super-Famille : Porunoidea
- Famille : Portunidae
- Genre : *Necora*
- Espèce : *Necora puber* (Linneaus, 1767)

La première description de l'espèce est attribuée à Linné qui lui donne le nom de *Cancer puber* en 1767. L'étrille adopte par la suite une succession de noms scientifiques parmi lesquels figurent *Cancer velutinus* (Pennant, 1777), *Portunus puber* (Leach, 1816), *Macropipus puber* (Janus, 1961 ; Christiansen, 1969) ou encore *Lio-*

carcinus puber (Ingle, 1980). Holthuis lui attribue finalement celui de *Necora puber*, nom usité jusqu'à ce jour. L'étrille est actuellement la seule représentante du genre *Necora* qui se distingue des autres portunides par l'absence de dent médiane (Holthuis 1987). Un grand nombre de noms vernaculaires lui sont attribués correspondant pour la plupart à des appellations régionales. On s'y réfère ainsi par exemple sous le nom de Plat-Pied en Mer du Nord, de Crabe à laine en Manche, de Demoiselle, Crabe cerise ou Chèvre en Bretagne ou encore de Crabe à laine en Méditerranée. Dans la région des Pertuis Charentais, l'étrille sera plus communément appelée Ba-tailler (Wilhelm 1995).

L'espèce est largement représentée sur les côtes Atlantiques Européennes. Sa présence a ainsi été attestée des côtes sud de la Norvège (61°N ; Christiansen, 1969) jusqu'au Nord de la Mauritanie (24°N ; Capart, 1951) pour une gamme de température allant de 4 à 28°C (voir figure 4.2). Elle est également présente en Méditerranée sur les côtes françaises, espagnoles et en mer Adriatique (Clark, 1986). Contrairement à la majorité des espèces de portunides qui affectionnent les zones sableuses, l'étrille est quant à elle inféodée aux substrats rocheux (Figure 4.3) où on la rencontre communément à partir de la zone intertidale basse jusqu'à une profondeur de 70m (Hearn, 2004)

4.2 Biologie de l'espèce, un état de l'art

De manière générale, la biologie des crustacés d'intérêt commercial a systématiquement fait l'objet d'études approfondies et une documentation riche est aujourd'hui disponible pour la plupart de ces espèces. Parmi les plus analysées, se trouvent notamment les portunides *Carcinus maenas* et *Calinectes sapidus*. L'étrille a également suscité l'intérêt des scientifiques puisque depuis la fin des années 70, suite à l'observation d'un déclin des stocks au niveau de la péninsule Ibérique, les études visant à décrire la biologie de l'espèce se sont multipliées. Il reste à l'heure actuelle quelques zones d'ombres pour comprendre totalement son cycle de vie — notamment en ce qui concerne la longue phase larvaire — mais on peut toutefois en dresser un portrait assez clair. Les premières études systématiques de l'espèce, sont à notre connaissance, attribuées à González-Gurriarán (1985) et ses collaborateurs, qui commencent à étudier sa biologie en réponse à l'effondrement des pêcheries galiciennes. Ils posent ainsi les bases de la description du cycle de reproduction et de croissance de l'espèce. Le développement de la pêche à l'étrille au Royaume-Uni au début des années 80 a ensuite provoqué un début d'intérêt pour l'espèce de la part des chercheurs anglo-saxons. Ainsi, Choy (1986) initie un suivi des populations



FIGURE 4.2 – Aire de répartition de *Necora puber* sur les côtes Européennes Atlantiques, adaptée de Clark, 1986



FIGURE 4.3 – Exemple de substrats rocheux où *Necora puber* peut être trouvée

dans le sud du Pays de Galles. Norman (1989; 1992; 1993) puis Lee (2004; 2006) lui succéderont ensuite dans la région de Plymouth. Plus récemment, Combes (2002) et Tallack (2002) se sont focalisés sur les populations Ecossaises, tandis qu'en France, une seule étude de l'espèce, centrée sur la pêcherie du Mor-Braz (baie du sud de la Bretagne allant de la presqu'île de Quiberon jusqu'au Croisic), a été réalisée par Wilhelm en 1995.

Les conditions de température et de salinité gouvernent les principales étapes du cycle de vie de l'espèce (voir figure 4.4), se traduisant par de fortes variations régionales pour les périodes de reproduction, les tailles à maturité, la durée de la phase larvaire ou encore la croissance. Sur l'estran, l'étrille est l'un des prédateurs épi-benthiques dominant. Espèce opportuniste, elle se nourrit d'une grande variété de proies, selon leur disponibilité, parmi lesquelles on trouve des algues, des oursins, des juvéniles de crabes ou d'autres crustacés (Freire et al. 1995). Son régime alimentaire dépend également de son âge, du sexe et de la saison (Choy 1986; Norman 1989). Comme pour l'ensemble des crustacés, la croissance de *Necora puber* s'effectue par mues successives. Leur fréquence, d'abord très élevée, ralentit progressivement au cours du développement et on estime que la mue est annuelle à partir de la deuxième année de vie de l'organisme (Norman 1989; Wilhelm 1995). La taille à maturité morphologique (Tallack 2002) précède la taille à maturité fonctionnelle, signe de maturité gonadique, atteinte pour une taille d'environ 30mm (Wilhelm 1995). La reproduction de l'espèce est fortement dépendante du cycle de mues puisqu'elle ne peut s'effectuer qu'entre un mâle calcifié et une femelle molle (González-Gurriarán 1985; Choy 1986; Norman and Jones 1993; Wilhelm 1995). Les adultes matures peuvent ainsi s'accoupler 2 à 3 fois par an mais la période la plus propice se situe au cours des mois d'été. Une femelle peut produire jusqu'à 200 000 oeufs qu'elle protège à l'intérieur de son abdomen. Après une période d'incubation de quelques mois, les larves sont finalement relâchées dans le milieu où elle peuvent dériver pendant une période allant jusqu'à 6 semaines, le développement larvaire dépendant encore une fois fortement des conditions de température et de salinité (Mene et al. 1991).

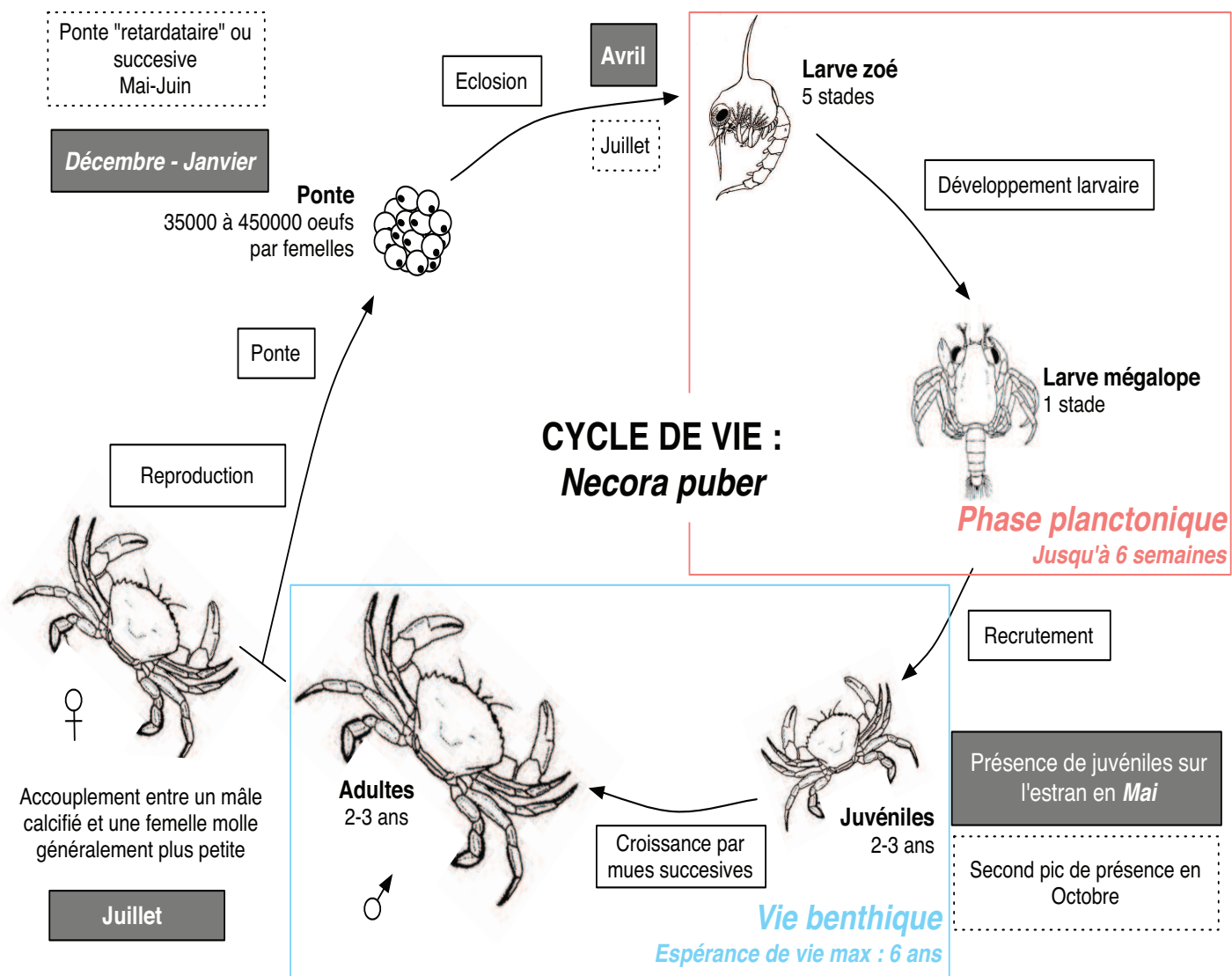


FIGURE 4.4 – Cycle de vie de l'étrille

4.3 Exploitation

A l'échelle mondiale 75% des espèces de poissons et 34% des espèces d'invertébrés sont actuellement considérées comme surexploitées (Anderson et al. 2011; FAO 2009). Les prises ne cessent pourtant d'augmenter pour répondre à une demande toujours croissante, en particulier pour les crustacés décapodes, espèces clés des littoraux Européens. Fort heureusement, cet intérêt commercial croissant s'accompagne dans une certaine mesure d'une prise de conscience de la fragilité de ces espèces (Siegel et al. 2008) et des effets de l'exploitation humaine sur la dynamique des populations (voir schéma de Ricker, Figure 4.5) ou sur le patrimoine génétique des populations.

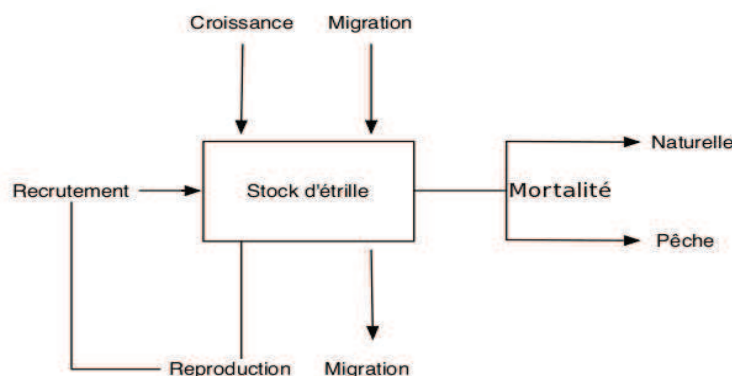


FIGURE 4.5 – Schéma d'un système exploité, adapté de Ricker 1958

Le sous-embanchement des crustacés compte pas moins de 50000 espèces actuelles à travers le monde. Parmi elles trois grands groupes présentent un intérêt commercial certain : les crevettes (Penaeidae, Pandalidae, Crangonidae et Palaemonidae), les homards et langoustes (Nephropidae et Palinuridae) et les crabes (Anomura et Brachyura), représentant ainsi un total d'environ 3500 espèces (Wilhelm 1995). Au cours de ces 40 dernières années, les prises de crustacés à travers le monde ont subi une croissance importante. Les statistiques sur les captures réalisées par la FAO révèlent en effet que plus de 27 millions de tonnes ont été prélevées entre 1970 et 1980 contre plus de 64 millions entre 2001 et 2010 (FAO 2009). Les espèces les plus ciblées à l'échelle mondiale sont *Callinectes sapidus* aux USA, *Portunus trituberculatus* en Asie et *Cancer pagurus* en Europe.

En Europe, l'étrille est la seule espèce de portunidés pêchée. Historiquement, son exploitation commerciale tient ses origines en Espagne, où l'espèce est un met particulièrement apprécié, notamment en Galice. A la fin des années 1970, après

Tableau 4.1 – Recensement réalisé par la FAO des prises mondiales et européennes de crustacés et crabes en tonnes, entre les années 1970 et 2010

		1970-1980	1981-1990	1991-2000	2000-2010
Crustacés	Monde	27540115	35298129	51680628	64832964
	Europe	2316706	3020192	4499411	4614399
Crabes	Monde	3892152	5503132	9450973	13594985
	Europe	336295	371644	599765	908303

seulement une dizaine d'années d'exploitation, un net déclin des stocks est observé au large des côtes espagnoles, marquant la naissance des pêcheries du Royaume-Uni et suscitant l'intérêt des scientifiques pour l'espèce. Face à la forte demande générée par le marché Espagnol, l'exploitation anglo-saxonne prend rapidement de l'ampleur et à la fin des années 80, l'étrille est la seconde espèce de crustacés ciblée par les caseyeurs juste après le tourteau (Lee et al. 2006). Les tonnages des captures recensées par la FAO illustrent bien cette bascule d'exploitation entre les côtes ibériques et celle du Royaume-Uni. En effet, entre 1970 et 1980, l'essentiel de la production européenne est assurée par l'Espagne (3888⁵ tonnes sur les 6858 tonnes prélevées en Europe) et dans une moindre mesure la France. Toutefois, dès la fin des années 80 les plus gros producteurs sont sans équivoque les exploitations du Royaume-Uni qui prélèvent, entre 1991 et 2000, 24375 tonnes d'étrille (Tableau 4.2 et Tableau 4.3). En France, cette espèce a été la cible d'une exploitation commerciale, dont le plein essor se situe au cours des années 80 (7823 tonnes entre 1981 et 1990, tableau 4.3) mais qui a aujourd'hui périclitée, dans la région du Mor-Braz.

Tableau 4.2 – Recensement réalisé par la FAO des prises mondiales et européennes de portunides en tonnes, entre les années 1970 et 2010

	1970-1980	1981-1990	1991-2000	2001-2010
Europe	6858	17923	28252	24509
Royaume-Uni	0	7637	23573	23815
Irlande	0	0	777	214
France	2940	7823	2420	0
Espagne	3888	2017	953	0
Portugal	30	446	529	480

5. Les chiffres cités ici sont issus d'une compilation des tableaux 4.2 et 4.3. *Necora puber* étant la seule espèce de portunides en Europe, les statistiques de capture présentées dans ces deux tableaux concernent la même espèce.

Tableau 4.3 – Recensement réalisé par la FAO des prises mondiales et européennes d'étrille en tonnes, entre les années 1970 et 2010

	1970-1980	1981-1990	1991-2000	2001-2010
Europe	0	59	1044	4825
Royaume-Uni	0	59	802	0
Irlande	0	0	0	1864
France	0	0	242	2681
Portugal	0	0	0	276

La vaste aire de répartition de l'espèce sous entend l'existence de pratiques de pêche différenciées en fonction des régions. Ainsi aux exploitations commerciales de grande ampleur, s'opposent les pratiques de pêche récréative, de pêche à pied, particulièrement présentes en France et notamment dans la région des Pertuis Charentais. Ces activités récréatives ont fait l'objet de suivis, sur le territoire de Marennes-Oléron, coordonnés par l'association IODDE, Ile d'Oléron Développement Durable Environnement, dans le cadre du programme REVE, REconquête et Valorisation des Estrans. Localement, l'étrille est, de loin, l'espèce la plus récoltée et les chiffres de prélèvement fournis par IODDE montrent que cette pratique n'est pas négligeable (estimation des prélèvements : plus de 300000 individus pour un poids de 30 tonnes environ).

Les invertébrés sont souvent considérés comme plus résistants aux pressions d'origine humaine, en raison de leur forte taille de population, de leur cycle de développement rapide mais également de la forte probabilité, liée à la fragmentation de leur habitat, d'existence de populations refuges en cas de bouleversements environnementaux (Jamieson 1993). Mais face à une exploitation toujours grandissante, la nécessité de mise en place d'une gestion semble primordiale. Pour les crustacés, des réglementations ont été mises en place pour tenter de réguler les captures et ne pas altérer le renouvellement des stocks. La plupart d'entre elles reposent sur des tailles minimales de capture⁶. L'étrille n'est actuellement soumise à aucune maille en Europe.

6. d'où l'importance de déterminer les tailles à maturité sexuelle pour cibler les individus déjà reproducteurs

Problématique et objectifs

L'étrille, espèce endémique européenne, subit deux types de pressions anthropiques d'importance inégale — issues d'une part des pêcheries commerciales britanniques, dont l'ampleur est croissante depuis les années 80, et d'autre part des activités récréatives de pêche artisanale particulièrement développées sur les côtes françaises — soulevant ainsi la question de la pérennité de l'espèce dans son aire de répartition naturelle. Sur les estrans Oléronnais, cette espèce présente un enjeu local fort, puisqu'elle est la première cible des pêcheurs à pied et est, de ce fait, devenue le cœur du programme GIPREOL, programme de gestion intégrée transdisciplinaire visant à l'utilisation raisonnée de la ressource. La présente étude se focalise ainsi l'évaluation des impacts évolutifs associés aux différents types d'exploitation ciblant l'étrille et décrira, en ce sens les paramètres de diversité génétique, de démographie et de structure propres à cette espèce à l'échelle de son aire de répartition.

1. La première étape de ce travail de thèse nécessite une cartographie fine des paramètres génétiques de *Necora puber* en Europe afin de comprendre les possibles effets de la pêche sur les populations d'étrilles. La diversité génétique constitue une mesure fiable de "l'état" des populations et de leurs capacités d'adaptation face aux pressions humaines. Ainsi, une perte de diversité génétique est presque systématiquement associée aux pertes démographiques liées aux exploitations.

Quels sont les niveaux de diversité génétique à l'échelle de l'aire de répartition de l'espèce ? Observe t-on une diminution de cette diversité en réponse aux pressions subies ? Les deux types d'exploitation présentent elles les mêmes conséquences ? Comment évolue la démographie de l'espèce ?

2. La connectivité entre populations constitue par ailleurs un facteur clé des problématiques de conservation. L'existence de structure au sein de la zone d'étude, témoignant d'une limitation des échanges, peut ainsi être à l'origine d'une vulnérabilité accrue des populations isolées aux pressions anthropiques et un bon protocole de conservation se doit de prendre en compte des unités

de gestion qui concordent avec les unités biologiques en présence.

Quels sont les profils de structure génétique historique et contemporaine observés à l'échelle de la zone ? Les différents sites de la zone d'étude échangent-ils des migrants ? Existe t-il des populations isolées potentiellement vulnérables ?

3. Enfin, la phase larvaire pélagique longue de *Necora puber* nous invite à envisager un potentiel de dispersion important pour l'espèce. Principal vecteur de connectivité entre les populations, la dispersion larvaire constitue ainsi un paramètre primordial à la compréhension des profils de structure génétique mis en évidence.

Quelles sont les capacités réelles de dispersion de l'espèce ? Existe t'il des profils de dispersion particuliers à l'échelle de la zone ?

Deuxième partie

Matériel et méthodes

Les marqueurs génétiques, outils moléculaires

La variabilité génétique, qui marque le génome des espèces, a fait l'objet, depuis le début des années 80, d'un nombre croissant d'études favorisées par les progrès réalisés dans les domaines de la génétique et de la biologie moléculaire (hybridation moléculaire, techniques d'amplification, séquençage...) et en particulier par la mise au point de nouveaux marqueurs nucléotidiques, témoins clés de cette diversité (Hartl and Clark 2007). Un marqueur génétique se définit comme une séquence d'ADN polymorphe facilement décelable au sein du génome d'intérêt. Outils principaux de la cartographie génétique ces marqueurs présentent un certain nombre de caractéristiques facilitant leur utilisation. Un marqueur idéal sera ainsi multi-allélique (plusieurs versions d'un même locus), codominant (les hétérozygotes peuvent être détectés), neutre (les allèles ne présentent ni avantage ni désavantage sélectif), non épistatique (pas de liaison avec les marqueurs environnants), manipulable et économique. Grâce à l'explosion des approches méthodologiques et analytiques, deux sources principales de marqueurs génétiques ont été identifiées au sein des différents génomes nucléaires et mitochondriaux, reposant soit, d'une part, sur un polymorphisme de séquence soit, d'autre part, sur un polymorphisme de longueur. Ces deux types de variabilité ont été mis à contribution pour cette étude au travers de l'utilisation des marqueurs mitochondriaux (polymorphisme de séquence) et microsatellites (polymorphisme de longueur).

5.1 Les marqueurs mitochondriaux

Au cours des 30 dernières années, l'ADN mitochondrial a joué un rôle d'influence prépondérante dans le développement des disciplines de la biologie des populations

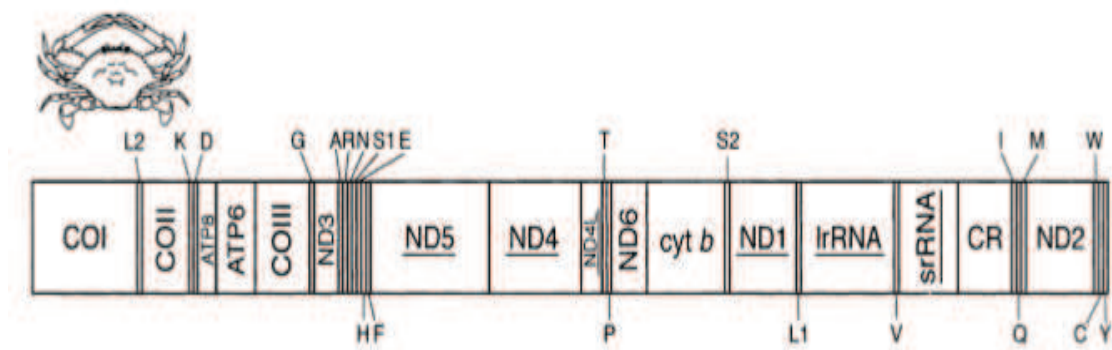


FIGURE 5.1 – Organisation linéaire du génome mitochondrial d’une espèce de portunides, *Portunus trituberculatus*. On y retrouve les 13 gènes codant pour les protéines membranaires (*COI*, *COII*, *ATP8*, *ATP6*, *COIII*, *ND3*, *ND5*, *ND4*, *ND4L*, *ND6*, *cyt b*, *ND1* et *ND2*), les deux gènes qui codent pour les *ARN_r* (*lrRNA* et *srRNA*), la région de contrôle (*CR*) et les 22 gènes codant pour les *ARN_t* figurés par la lettre-code de l’acide aminé qu’ils portent.

et de l’évolution (Harrison 1989), fournissant les marqueurs génétiques les plus populaires pour les études de variabilité génétique inter et surtout intra-spécifique (Galtier et al. 2009). Les caractéristiques remarquables de cette molécule sont à l’origine de cet engouement et ont, de ce fait, fortement encouragé son utilisation dans les domaines de la phylogénie et de la phylogéographie (Avisé et al. 1986, 1987; De-Xing and Hewitt 1996).

Le génome mitochondrial des animaux est une molécule haploïde de petite taille, n’excédant pas quelques dizaines de kilobases⁷, et présente en très grand nombre dans les cellules, propriété qui facilite son isolation et son extraction (Avisé et al. 1987; De-Xing and Hewitt 1996) et qui explique également l’ampleur de sa notoriété. Au sein du règne animal, son schéma d’organisation et son contenu génique sont extrêmement bien conservés (Harrison 1989). Les molécules d’*ADN_{mt}* présentent ainsi 2 gènes codant pour de l’ARN ribosomique (*ARN_r*), 22 gènes de transfert (*ARN_t*) et 13 gènes codant pour des protéines membranaires impliquées dans le transport d’électrons ou d’ATP (voir le schéma d’organisation proposé pour le portunidé *Portunus trituberculatus*, figure 5.1). Chaque molécule possède également une région de contrôle de 0,8 kb (Avisé et al. 1987) zone d’initiation de la réplication et de la transcription.

L’une des propriétés fondamentale des marqueurs mitochondriaux concerne leur mode de transmission, la molécule se démarquant par une hérédité majoritaire-

7. Sa taille varie de 14 à un peu plus de 30 kb (Moritz et al. 1987). L’ADN mitochondrial humain fait par exemple 16569 paires de bases.

ment monoparentale maternelle. Cet héritage unique et l'haploïdie du marqueur impliquent une taille de population efficace réduite pour l' ADN_{mt} , qui, en présence d'un sex-ratio équilibré, sera 4 fois plus petite que pour l'ADN nucléaire. En ces circonstances, le génome mitochondrial gardera la marque d'événements stochastiques tels que les variations démographiques, en faisant ainsi un marqueur de choix pour déchiffrer l'histoire évolutive des populations (Ballard and Whitlock 2004). Autre caractéristique importante, l'ADN mitochondrial présente généralement un taux de divergence des séquences rapide, estimé entre 0,5 et 1% par lignée et par millions d'années, ce qui est 5 à 10 fois plus élevé que pour le génome nucléaire (Brown et al. 1979, 1982; Harrison 1989). Cependant, ces taux d'évolution ne sont pas universels et une forte variabilité est observée entre les différents taxa (Moritz et al. 1987). Différentes explications ont été proposées pour expliquer ces forts taux de mutations, parmi lesquelles on peut citer une réparation de l'ADN moins efficace ou un relâchement des contraintes fonctionnelles (Avisé 2009). En tout état de cause, ces taux de mutation élevés permettent l'accumulation de polymorphisme ce qui facilite les analyses de structure et de diversité génétique surtout au niveau intra-spécifique (Roessli and Excoffier 1990).

Les portions du génome mitochondrial les plus souvent utilisées sont celles codant pour la sous unité I de la cytochrome oxydase (COI) ou encore les gènes codant pour les ARN ribosomiques 16S et 12S. D'autres marqueurs tels que la NADH déshydrogénase, le cytochrome b ou la région de contrôle (D-loop) ont également fait l'objet d'un grand nombre d'analyses. L'étude des paramètres de diversité et de structure génétique des populations d'étrille sera majoritairement réalisée à partir d'un fragment de 636 paires de bases du locus COI. De plus, en raison de leur popularité ou leur taux de polymorphisme potentiellement élevé le 16S et la D-loop ont aussi été étudiés.

5.2 Les marqueurs microsatellites

Au sein de l'ADN nucléaire, les marqueurs microsatellites sont de courtes séquences composées d'un nombre variable (de quelques dizaines à une centaine) de répétitions di, tri ou tetranucléotidiques⁸. Ces marqueurs, très représentés dans les génomes eucaryotes (Beckmann and Weber 1992), sont particulièrement utiles pour étudier la structure et la diversité génétique au niveau intra-spécifique ainsi que pour

8. La longueur des motifs considérés comme microsatellites fait encore débat. Ainsi, sont considérées comme marqueurs les répétitions de 2 à 8 paires de bases (Armour et al. 1999), de 1 à 6 bp (Goldstein and Pollock 1997) ou de 1 à 5 bp (Schlötterer 1998).

inférer les processus et événements historiques récents des populations. Ces dernières années ont ainsi marqué l'apogée de ces motifs qui ont permis la mise en évidence de structure à fine échelle et l'intégration des lignées paternelles, en raison de leur hérédité bi-parentale, dans les études phylogéographiques. L'intérêt des séquences microsatellites repose principalement sur le polymorphisme de longueur qu'elles affichent et qui s'explique par des erreurs de réplication imputables au glissement de la polymérase sur les courtes séquences répétées dues à des mutations aléatoires (Eisen 1999)(Illustration du mécanisme de création du polymorphisme présenté sur la figure 5.2). Les conséquences de telles erreurs peuvent être sérieuses notamment chez l'homme pour qui l'ajout ou le retrait (par boucle de délétion) de répétitions peut causer l'apparition de graves pathologies (Imbert et al. 1993). Les marqueurs microsatellites présentent des propriétés qui en font un marqueur génétique particulièrement efficace. Les glissements décrits précédemment sont fréquents et font de ces motifs des marqueurs hypervariables, exhibant des taux de substitutions de 10^{-6} à 10^{-2} par kilobases, taux de mutations largement supérieur à celui de l'ensemble du génome habituellement évalué à 10^{-9} . Présents dans tout le génome ils sont néanmoins beaucoup plus abondants dans les régions non codantes et sont relativement faciles à isoler en se basant sur leurs régions flanquantes bien conservées. Même si l'explosion d'utilisation de ces marqueurs reste plus tardive que celle des marqueurs mitochondriaux, ces séquences font aujourd'hui partie des choix les plus populaires pour les études portant sur la différenciation et la diversité génétique. Elles procurent notamment des estimations contemporaines des profils de flux de gènes propres à une espèce et sont des outils puissants pour retracer les événements évolutifs et démographiques récents à l'origine de la distribution actuelle des populations (Selkoe and Toonen 2006).

Pour notre étude, l'isolation de marqueurs microsatellites a présenté un certain nombre de difficultés et nécessité deux approches conjointement menées par nos soins en laboratoire et par le prestataire de services Genoscreen aboutissant à l'obtention de 10 loci microsatellites de *Necora puber*.

5.3 Une utilisation conjointe des deux marqueurs pour inférer l'histoire évolutive des espèces

Les deux marqueurs précédemment décrits ont été et sont toujours, à l'heure actuelle, largement utilisés pour les études de phylogéographie ayant fait leur preuves pour inférer les processus structurant les populations. Cependant chacun d'entre eux présente des limites bien appréhendées qui ne permettent pas de conclure avec

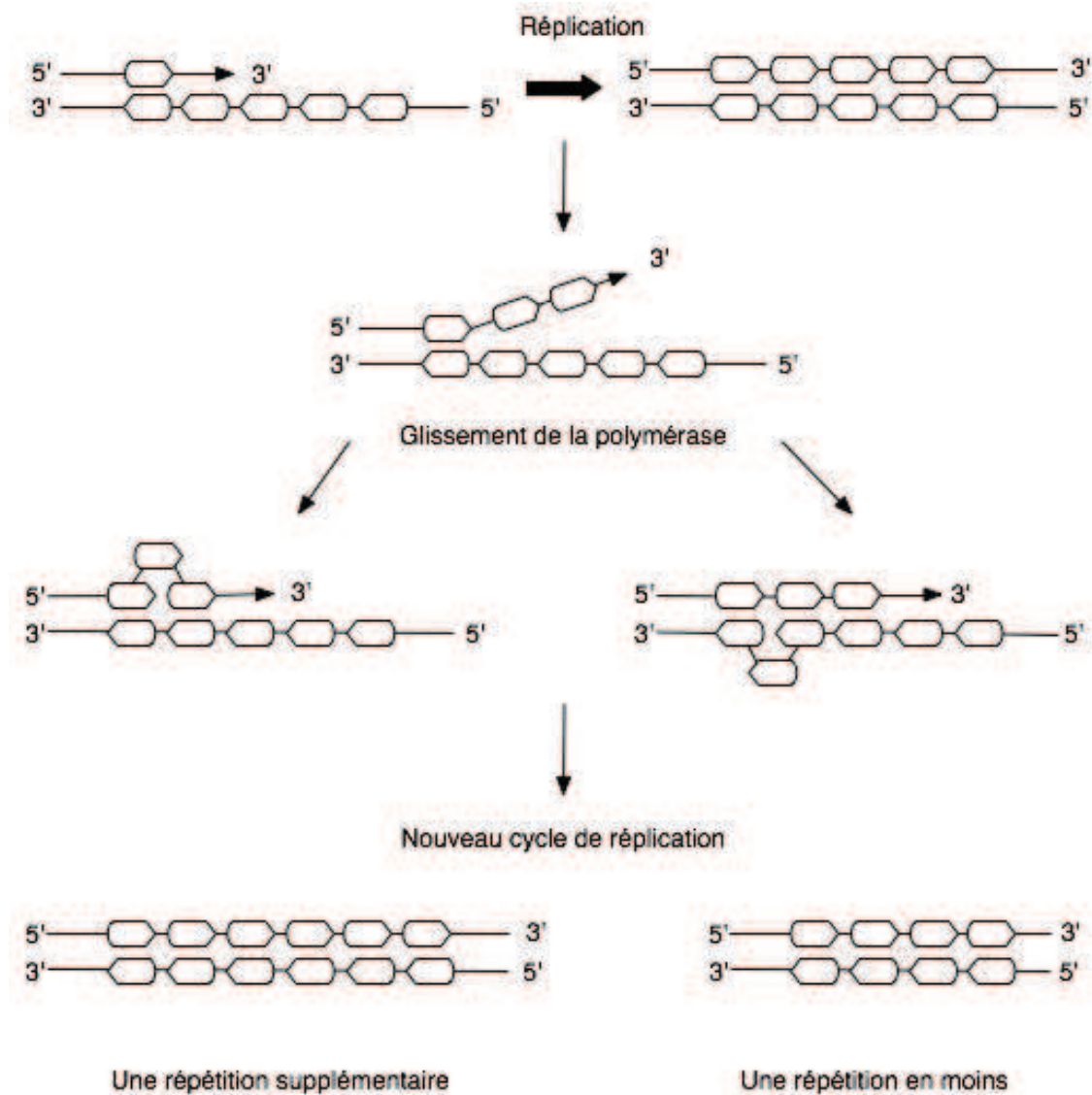


FIGURE 5.2 – Illustration de la création du polymorphisme de longueur des marqueurs microsatellites par glissement de la polymérase lors de la réplication de l'ADN. Le nombre de répétition est figuré par les petits rectangles. Dans l'exemple donné, le nombre de répétition initialement fixé à 5 se transforme en 6 (cas de gauche) ou 4 répétitions (cas de droite) en raison de la création, par erreur de réplication, de boucles d'addition ou de délétion aboutissant à la formation de 2 nouveaux allèles. Source : Oliveira et al. (2006).

certitude sur les processus évolutifs qui gouvernent la répartition des populations sur la base de leur utilisation unique mais qui peuvent être contournées par l'utilisation conjointe de marqueurs aux caractéristiques distinctes (taux d'évolution, mode d'hérédité...). En ce sens, le développement des approches multilocus, désormais communes en raison de la facilité d'isolation de nouveaux marqueurs moléculaires, est à préconiser pour obtenir une vision la plus exhaustive possible et s'affranchir des limites inhérentes à chacun des marqueurs. Ainsi, pour Zhang et Hewitt (2003) le succès des études de génétique des populations naturelles repose actuellement en grande partie sur les approches comparatives menées sur le tandem que constituent les marqueurs mitochondriaux et microsatellites.

Outil clé des études de phylogéographie, pendant ces trois dernières décennies, l'ADN mitochondrial n'est pas toujours l'estimateur idéal pour un certain nombre de paramètres génétiques. Le taux de substitution très élevé observé au niveau de ces séquences est notamment à l'origine de phénomènes de saturation et d'homoplasie⁹ pouvant altérer les signatures évolutives. De surcroît, l'hérédité monoparentale ne permet la prise en compte que de l'histoire évolutive des lignées maternelles. Enfin, la neutralité mitochondriale, bien que traditionnellement acceptée a été remise en cause à de nombreuses reprises (Ballard and Whitlock 2004), phénomène impactant inévitablement les profils de structure et de diversité des populations. Pour ce qui est des microsatellites, les principales difficultés d'interprétation rencontrées sont liées à l'existence de recombinaison possible qui donne lieu à des généalogies réticulées (Brito and Edwards 2009), ou encore à l'hérédité biparentale. Ces limites soulèvent ainsi la nécessité d'une utilisation conjointe des deux types de marqueurs pour expliquer les processus qui sont à l'origine des profils de diversité et de structure actuels des populations.

Par ailleurs le mode d'hérédité distinct des deux types de séquences constitue le point d'intérêt principal d'une approche comparative. En effet, la mise en exergue des lignées maternelles grâce aux marqueurs mitochondriaux permet de rendre compte de migration différentielle des deux sexes, et notamment pour ce qui est de l'étrille d'expliquer le sex-ratio déséquilibré observé jusque là sur les estrans des Pertuis Charentais, ou encore de démontrer l'existence de mélange de lignées. De la même façon, utiliser les deux types de séquences permet de s'affranchir en partie des problèmes d'homoplasie liés à des taux de substitution élevés, problèmes particulièrement récurrents pour les motifs microsatellites, le nombre de répétitions observées n'étant pas forcément tributaire d'un même ancêtre commun.

9. L'homoplasie désigne la présence d'un caractère identique mais non hérité d'un ancêtre commun, chez différents individus, similitude qui s'explique par des phénomènes de convergence, de parallélisme ou de réversion.

Pour s'affranchir de ces limites et dans l'objectif de décrire au mieux les processus historiques et contemporains à l'œuvre dans les populations exploitées de *N. puber*, ces deux types de marqueurs (mitochondrial et microsatellites) ont donc été utilisés conjointement.

Les marqueurs moléculaires, historique

Les développements récents en termes de biologie moléculaire ont permis la mise au point d'un certain nombre d'outils utiles à l'amélioration de nos connaissances dans les domaines de la génétique des populations et de la biologie de l'évolution. Les marqueurs génétiques, séquences d'ADN utilisées pour "marquer" un locus particulier, constituent la clef de voute de ces avancées majeures et de nouveaux développement ne cessent de voir le jour depuis l'apparition de ce champ de recherche dans les années 60.

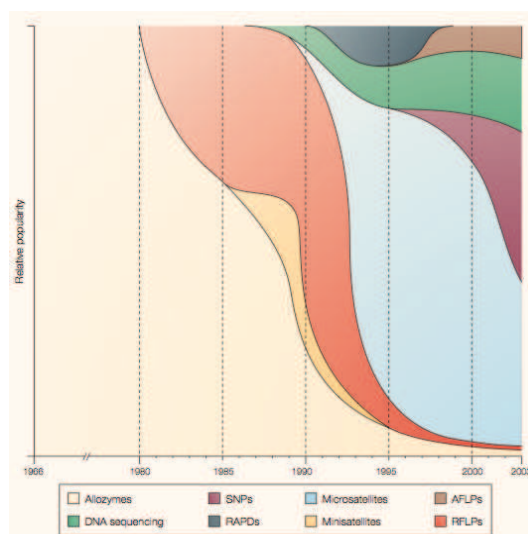


FIGURE 5.3 – Importance relative de différents marqueurs moléculaires au cours du temps. Source : Schlötterer (2004)

Les premières études de génétique moléculaire se limitent à l'emploi de protéines connues et facilement identifiables telles que l'hémoglobine et les transferrines et reposent la plupart du temps sur l'observation d'un phénotype associé (Okumus and Ciftci 2003). Les allozymes, dont le nom est issu de la contraction de "Allelic variant of enzymes" ont, par la suite, été les premiers véritables marqueurs moléculaires établis. Leur utilisation qui repose sur la distinction sur gel d'électrophorèse des variants enzymatiques en fonction de leur poids moléculaire et de leur charge, a été jusqu'au début des années 80, fortement décisive pour un grand nombre d'études de polymorphisme génétique. Le concept d'utilisation des variations présentes au sein des molécules nucléiques comme marqueurs génétiques trouve son origine au début des années 70 avec la mise au point des marqueurs RFLP (Restriction Fragment Length Polymorphism). Ces marqueurs autorisent, pour la première fois, l'évaluation des variations intrinsèques à la molécule d'ADN et permettent ainsi de s'intéresser à des régions non codantes (Schlötterer 2004).

Les marqueurs moléculaires, historique (suite)

Le milieu des années 80 est marqué par la mise au point de la PCR (Polymérase Chain Reaction) (Mullis et al. 1986), découverte majeure qui a permis une avancée spectaculaire quant à l'utilisation des marqueurs génétiques en tant que traceurs du polymorphisme génétique des espèces. Cette progression méthodologique est à l'origine du développement d'un grand nombre de marqueurs parmi lesquels on retrouve les motifs microsatellites et les séquences mitochondriales. Mais on peut également citer les RAPD (Randomly Amplified Polymorphic DNA) ou AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism), marqueurs multiples amplifiés arbitrairement, ou encore les minisatellites et les SNPs (Single Nucleotide Polymorphism) ou les scnDNA (Single Copy Nuclear DNA).

De nos jours une multitude de marqueurs sont disponibles et facilement isolables à un coût abordable. La difficulté principale des études de génétique des populations réside donc dans le choix du marqueur adapté à la situation.

Marqueurs	Expression	Loci	Genome	Variations géné- rales	Nombre de loci	Comparaison des don- nées
Allozymes	Co-dominant	Simple lo- cus	Nucléaire	Faible	Modéré	Directe
RFLP	Co-dominant	Simple lo- cus	Nucléaire et mito- chondrial	Variable	Grand	Directe
RAPD	Dominant	Multilocus	Nucléaire	Forte	Grand	Limitée
<i>ADN_{mt}</i>	Co-dominant	Simple lo- cus	mitochondrial	Variable	Un seul	Directe
Microsatellites	Co-dominant	Nucléaire	Multilocus	Forte	Grand	Indirecte

Tableau 5.1 – Attributs principaux des marqueurs moléculaires communément utilisés. Adapté de Okumus and Ciftci (2003)

6

Protocole expérimental, de l'individu à la séquence mitochondriale

6.1 Echantillonnage

L'étrille est largement distribuée au niveau des côtes européennes, sa présence étant attestée sur l'ensemble des estrans rocheux britanniques, français et ibériques. En ce sens, un échantillonnage à grande échelle a été envisagé afin de rendre compte de la structure génétique de l'espèce sur l'ensemble de son aire de répartition. Quatre campagnes d'échantillonnage successives réalisées entre mars 2010 et mars 2011, ont ainsi permis de collecter des individus, en zone intertidale, provenant de 18 sites s'échelonnant du nord de l'Ecosse jusqu'au sud du Portugal (les sites ayant fait l'objet de prélèvements sont présentés sur la carte de la figure 6.1. Le Tableau 6.1 présente quant à lui les coordonnées GPS des sites échantillonnés et le nombre d'échantillons collectés). Plus de 900 individus ont ainsi été collectés, lors de pêches effectuées à marée basse de vives eaux (coefficient moyen de 95), au niveau de 5 sites du Royaume-Uni, 8 sites français et 5 sites espagnols et portugais. S'ajoutent à cet échantillonnage à l'échelle de l'aire de répartition, des individus collectés à partir de 10 sites locaux, situés au niveau des Pertuis Charentais. Enfin, notre échantillonnage a été complété par une centaine d'individus provenant de la zone subtidale obtenus par le bais de campagne de chalutage dans le Golfe de Gascogne, de plongées ou encore à partir de prises réalisées au casier. Les prélèvements — individus entiers pour les petits spécimens, un péréiopode pour les plus gros — sont conservés dans de l'éthanol absolu en prenant soin de séparer mâles et femelles.

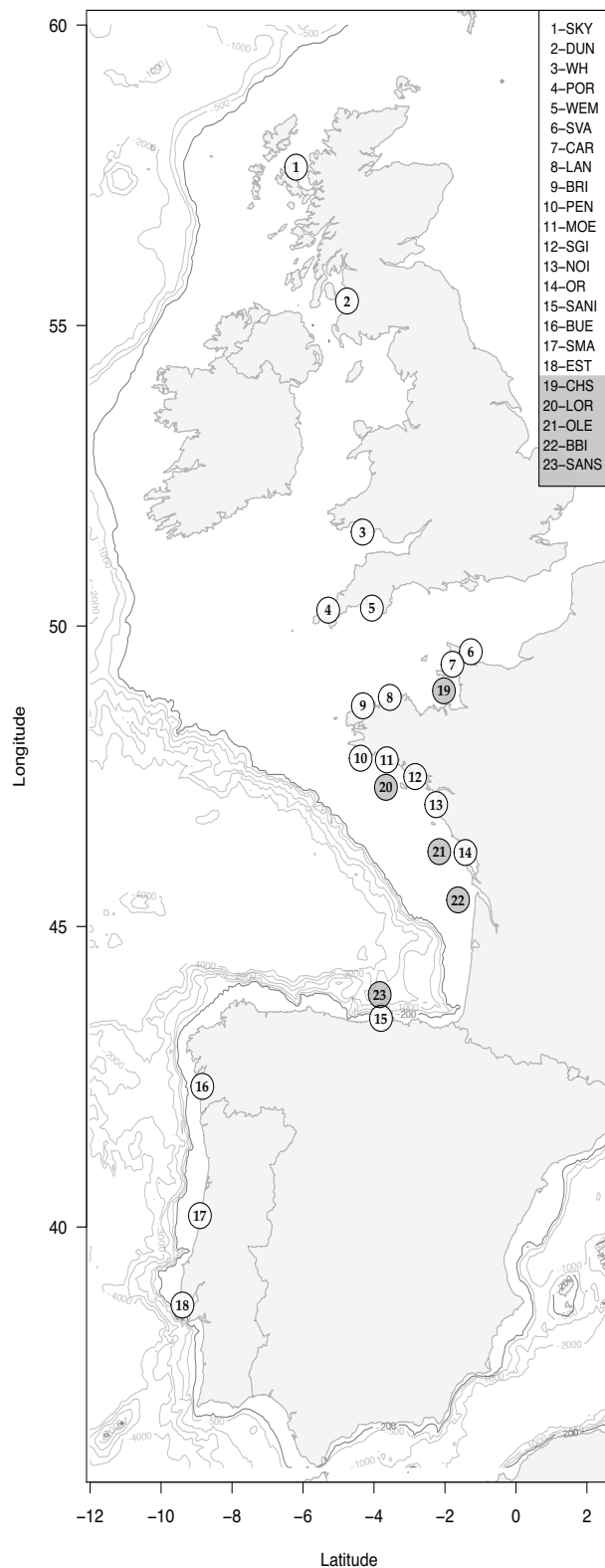
Le plan d'échantillonnage envisagé s'inscrit ainsi tout particulièrement dans les perspectives affichées par notre étude en termes de génétique de la conservation.

En effet, un gradient d'exploitation différentielle est observé au sein de la zone avec des sites intensément et commercialement impactés au niveau du Royaume-Uni et dans une moindre mesure en Espagne et des sites subissant une pression moindre et essentiellement récréative au niveau des côtes françaises. De surcroît, l'obtention d'individus provenant des zones intertidales et subtidales devrait permettre de mesurer les échanges existant entre les deux milieux.

6.2 Extraction d'ADN

Protocole d'extraction pour tissus animaux – Macherey Nagel®

1. **Préparation des échantillons.** Disséquer en vue de la récupération de tissus musculaires ou branchiaux d'environ 25mg. Couper les échantillons en petits morceaux afin de faciliter la digestion et placer dans des microtubes.
2. **Phase de pré-lyse.** Ajouter 180 μ l de Buffer T1 et 25 μ l de Protéinase K en prenant soin de s'assurer que les échantillons sont correctement recouverts.
3. **Incubation.** Incuber 12 heures à une température de 56 ° C sous agitation.
4. **Lyse.** Ajouter 200 μ l de Buffer B3, vortexer vigoureusement et incuber à 70 ° C pendant 10 minutes.
5. **Ajustement des conditions de fixation sur la membrane des colonnes.** Ajouter 201 μ l d'éthanol absolu et vortexer vigoureusement.
6. **Fixation de l'ADN à la membrane.** Charger les échantillons dans les colonnes placées sur un tube de récupération. Centrifuger pendant 1min à 11000g. Jeter le surnageant et remplacer la colonne dans le tube.
7. **Laver la membrane de silice – 1er lavage.** Ajouter 500 μ l de Buffer BW. Centrifuger 1min à 11000g. Jeter le surnageant et remplacer la colonne dans le tube.
8. **Laver la membrane de silice – 2ème lavage.** Ajouter 600 μ l de Buffer B5. Centrifuger 1min à 11000g. Jeter le surnageant et remplacer la colonne dans le tube.
9. **Sécher la membrane de silice.** Centrifuger 1min à 11000g pour éliminer les résidus d'éthanol.
10. **Elution de l'ADN.** Ajouter 100 μ l de Buffer BE préalablement chauffé à 70 ° C. Incuber à température ambiante pendant 1min. Centrifuger 1min à 11000g. Récupérer le surnageant.



(a) Ile de Skye (Ecosse)



(b) Ile de Noirmoutier (France)



(c) Ile d'Oleron (France)



(d) San Martin (Portugal)

FIGURE 6.1 – Carte des sites d'échantillonnage intertidaux et subtidaux sur l'ensemble de l'aire de répartition Européenne et morphologie des sites échantillonnés du nord au sud de la zone.

Tableau 6.1 – Localisation, Coordonnées GPS et nombre d'individus échantillonnés pour chacun des sites

	Sites	Localisation	<i>N</i>	Latitude	Longitude
ROYAUME UNI					
1-SKY	Skye	Ecosse	37	57,63	-6,20
2-DUN	Dunure	Ecosse	36	55,41	-4,76
3-WH	Worm's Head	Pays de Galles	39	51,56	-4,32
4-POR	Portreath	Angleterre	30	50,26	-5,29
5-WEM	Wembury	Angleterre	40	50,30	-4,06
FRANCE					
6-SVA	Saint Vaast La Hougue	Normandie	36	49,57	-1,27
7-CAR	Carteret	Normandie	25	49,36	-1,79
8-LAN	Landrellec	Bretagne	40	48,81	-3,55
9-BRI	Brignogan	Bretagne	19	48,67	-4,31
10-PEN	Penmarc'h	Bretagne	8	47,80	-4,38
11-MOE	Moëlan-sur-Mer	Bretagne	37	47,77	-3,64
12-SGI	Saint Gildas de Rhuys	Bretagne	40	47,50	-2,84
13-NOI	Noirmoutier	Loire	38	47,03	-2,25
14-OR	Ile de Ré et Oléron	Poitou-Charentes	374	46,23	-1,43
ESPAGNE ET PORTUGAL					
15-SANI	Santander I	Cantabrie	16	43,47	-3,80
16-BUE	Bueu	Galice	40	42,34	-8,84
17-SMA	San Martin	Nord	34	40,19	-8,90
18-EST	Estoril	Lisbonne	33	38,70	-9,40
SUBTIDAL					
19-CHS	Chausey	Normandie	35	48,88	-1,83
20-LOR	Lorient	Bretagne	26	47,70	-3,38
21-OLE	Ile d'Oléron	Poitou-Charentes	9	46,06	-1,43
22-BBI	Golfe de Gascogne	Poitou-Charentes	15	45,42	-1,35
23-SANS	Santander S	Cantabrie	24	43,48	-3,77

Tableau 6.2 – Séquences et origines des amorces mitochondriales utilisées pour amplifier les fragments ciblés du *COI*, du 16*S* et de la D-loop.

Régions ciblées	Amorces	Séquences	Références
COI	LCO1490	5'- GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG -3'	Folmer et al. (1994)
	HCO2198	5'- TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA -3'	
16S	16L29	5'- YGCCTGTTTATCAAAAACAT -3'	Schubart et al. (2000)
	16LLeu	5'- CTATTTTGKCAGATDATATG -3'	
D-loop	LCR1	5'- CTCGGGCTTTAATTTGTTTA -3'	
	H-tRNA _{met} 5	5'- GTATGAGCCCGTTAGCTTTA -3'	

L'extraction d'ADN a été réalisée à partir de morceaux de tissus musculaires ou branchiaux, tissus particulièrement recommandés pour obtenir de bons rendements. Le kit Nucleospin®/Tissue "Genomic DNA from Tissue" a été utilisé pour réaliser ces extractions suivant le protocole préconisé par le fournisseur et présenté précédemment. La qualité des extractions a ensuite été vérifiée en dosant les ADN obtenus.

6.3 Amplification des ADN mitochondriaux

Plusieurs régions de l'ADN mitochondrial ont été analysées pour déterminer la structure génétique des populations de notre espèce d'intérêt. L'amplification de ces séquences a nécessité l'utilisation des couples d'amorces présentés dans le tableau 6.2. Seul le protocole d'amplification de la séquence codant pour la sous-unité I de la cytochrome oxydase est par la suite décrit. Une région de 710 paires de bases du gène COI a ainsi été amplifiée à l'aide du couple d'amorces décrit par Folmer et al. : LCO1490 5'- GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG -3' et HOC2198 5'- TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA -3', amorces mises au point sur une dizaine de phyla d'invertébrés.

Les conditions d'amplification décrites ci-dessous ont permis l'amplification de cette séquence pour plus de 1000 individus tous sites confondus. Les PCR ont été effectuées dans un volume final de 50 μ l contenant 1X de Tampon [200mM(NH₄)₂SO₄ ; - 0 :1% TweenR 20], 1, 5mM de MgCl₂, 0, 25mM d'un mélange équimolaire de dNTP, 0, 125mM de chacune des amorces, 5 unités de Taq DNA polymérase (Thermo scientifique) et 50ng d'ADN génomique. Les conditions PCR utilisées sont les suivantes : une étape de dénaturation initiale de 3 minutes à 94 ° C, suivie de 40 cycles de 30 secondes de dénaturation à 94 ° C, de 30 secondes d'hybridation à 43 ° C et de 30 secondes d'élongation à 72 ° C. Une étape finale de 5 minutes d'élongation conclut le processus. La vérification du bon fonctionnement de l'amplification se fait par

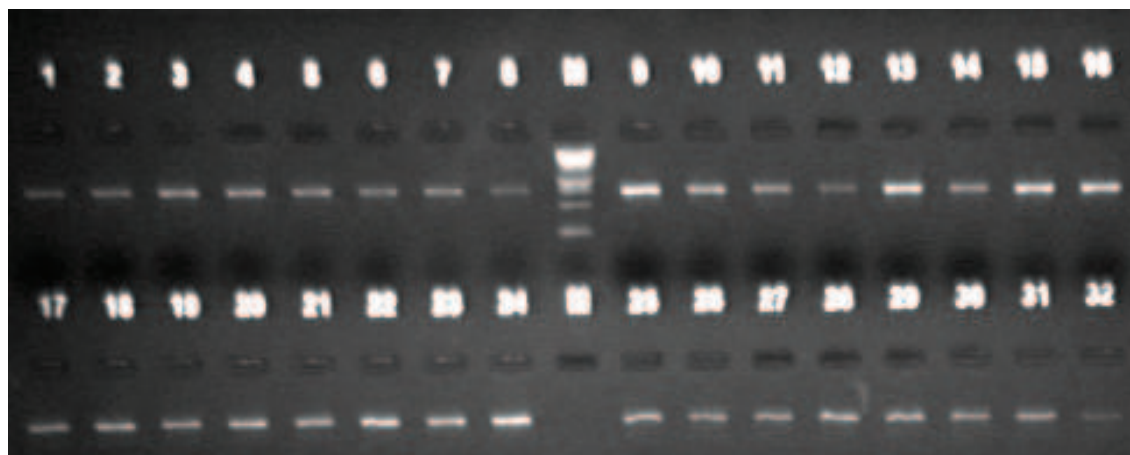


FIGURE 6.2 – Exemple de gel d’agarose après migration des produits de PCR. Les bandes claires de 700pb correspondent au fragment du gène ciblé (COI) pour 32 individus.

migration des produits de PCR sur gel d’agarose, le résultat attendu étant une seule bande d’environ 700 paires de bases.

L’étape suivante consiste à séquencer les produits PCR obtenus afin d’accéder à l’information de polymorphisme. Ce séquençage a été réalisé par la société Genoscreen (Genoscreen – 1 rue du professeur Calmette – 59000 Lille). Le jeu de séquence final est composé de 1032 séquences du gène COI provenant des sites intertidaux et subtidaux répartis sur l’ensemble de la zone d’étude. Par ailleurs, une centaine de séquences du gène codant pour l’ARN 16S ont également été obtenues mais en raison d’une grande similitude des résultats 16S-COI, les essais sur le 16S n’ont pas été poursuivis.

7

Mise au point d'une banque de marqueurs microsatellites

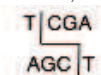
En l'absence de données génomiques préliminaires, une banque de marqueurs microsatellites a été mise au point. A notre connaissance, une seule tentative préalable d'isolation de tels loci a été réalisée à l'université de Vigo (Galice) par Sotelo, sans succès. Le protocole de réalisation de la banque de microsatellites enrichie que nous avons suivi est celui décrit par Billote et al. (1999). En raison des difficultés rencontrées lors de la mise au point de la banque en laboratoire, cette étape a été réalisée en collaboration avec le prestataire Genoscreen. Le protocole simplifié de création de la banque de microsatellites enrichie, présenté dans l'encadré suivant, a pour finalité l'obtention de séquences qui présentent en leur centre le motif microsatellite d'intérêt flanqué, de part et d'autre, de régions normalement bien conservées dans lesquels les amorces visant à une amplification de routine peuvent être dessinées (figure 7.1).

Les couples d'amorces retenus suite aux tests réalisés en laboratoire et par Genoscreen sont présentés dans le tableau 7.1. Seuls les 12 couples d'amorces mis au point par Genoscreen ont permis une amplification de routine pour chacune des populations. Le génotypage de ces 12 loci microsatellites a ainsi été réalisé pour 282 individus provenant de dix sites répartis le long de notre site d'étude (Skye, Wembury, Saint-Vaast, Carteret, Penmarc'h, Saint-Gildas, Les Grenettes, La Jachère, Bueu et Estoril).

Protocole simplifié : banque de microsatellites enrichie

Protocole adapté de celui décrit par Billote et al. (1999) (1999). Seules les principales étapes de la réalisation de la banque sont présentées ci après, un protocole plus détaillé est, quant à lui, présenté en annexe 19.

1. Etape de digestion (12 heures à 37 °) de l'ADN génomique de 4 individus provenant de Normandie et des Pertuis par l'enzyme de restriction **TaqI** dont le site de restriction, générant des extrémités cohésives, se présente comme suit :



2. Ligation des adaptateurs, **TaqI 20-F** et **TaqI 22-R** permettant par la suite l'amplification par PCR des fragments générés :

TaqI 20-F : CTCTTGCTTACTCGTGGACT

TaqI 22-R : CGAGTCCACGAGTAAGCAAGAG

Un étape de phosphorylation de ces adaptateurs est préalablement nécessaire pour permettre le fonctionnement de la ligase.

3. PCR post-ligation d'amplification des fragments d'ADN digérés
4. **Enrichissement** en motif AC et TAGA grâce à des oligo complémentaires biotynilées. Des billes de Streptavidine permettent ensuite de récupérer spécifiquement les motifs d'intérêts grâce à leur affinité pour la biotine.
5. Ligation des motifs au plasmide pGEM®-T easy (toute la nuit à 4 °)
6. Transformation des bactéries compétentes *DH5* – α par choc thermique
7. Mise en culture des bactéries transformées sur milieu LB-agar contenant de l'ampicilline et du X-Gal pour sélectionner les bactéries ayant inséré le plasmide (celles qui ont le gène de résistance à l'ampicilline, donc celles qui poussent) et plus précisément les bactéries qui possèdent l'insert (colonies blanches)

Les PCR, visant à l'amplification systématique des motifs microsatellites, ont été réalisées en laboratoire dans un volume final de 25 μ l contenant 1X de Tampon [200mM(NH₄)₂SO₄;0 :1% TweenR 20], 1,5mM de *MgCl*₂, 0,24mM d'un mélange équimolaire de dNTP, 0,4 μ M de chacune des amorces, 1 unité de Taq DNA polymérase (Thermo scientific) et 2 μ l d'ADN génomique. Les conditions PCR utilisées sont les suivantes : une étape de dénaturation initiale de 10 minutes à 95 ° C, suivie de 40 cycles de 30 secondes de dénaturation à 95 ° C, de 30 secondes d'hybridation à 55 ° C et d'1 minute d'élongation à 72 ° C. Une élongation finale de 10 minutes

Tableau 7.1 – Amorces microsattellites testées. Les 10 premiers couples présentés ont été dessinés sur la base des séquences obtenues par nos soins, tandis que les dernières amorces sont issues de la banque réalisée par Genoscreen.

	Amorces	Séquences Forward	Séquences Reverse
Nos amorces	AC1	5'-CTGTCACTGACTCACTGTG-3'	5'-AATGCCATCTTGCTGTTG-3'
	AC8	5'-TTGCTTACTCGTGGACTG-3'	5'-CCCTGTCCCTACCCTAC-3'
	AC9	5'-TCTTGCTTACTCGTGGACTC-3'	5'-GCTTACTCGTGGACTTGATTG-3'
	AC16	5'-GTGACTGTCTGACTGATGTG-3'	5'-TTGCTTACTCGTGGACTGC-3'
	AC69 – 1	5'-CTTCCAGGTGCGAGGAAATCAG-3'	5'-TACTCGTGGACTTGCTGCTG-3'
	AC69 – 2	5'-TGCTTACTCGTGGACTC-3'	5'-TGCTTACTCGTGGACTTG-3'
	AC73 – 1	5'-GTCTGCATGAGAGCCAGTCAG-3'	5'-CGTACGTAGCCCTGATAAGC-3'
	AC73 – 2	5'-CTTGCTTACTCGTGGACTT-3'	5'-CTTGCTTACTCGTGGACTC-3'
	AC111 – 1	5'-AACGACGAGGAAATCACATTG-3'	5'-GCTTACTCGTGGACTCGAAC-3'
	AC111 – 2	5'-ACTCGTGGACTATCTCTGAG-3'	5'-ACTCGTGGACTATCTCTGAG-3'
Genoscreen	33030 – 03	5'-GTTGGGAACCCCTGGTTTAG-3'	5'-GTGATGTCGGTCCTCGTCTT-3'
	33030 – 06	5'-ACTTACGTGTTTTCTGACCACTATTC-3'	5'-TTGACGTTTGAGAACAAGACTGA-3'
	33030 – 10	5'-CGAACAAGAAGACGAACAAGA-3'	5'-TGATGGTAGTGGTGAAAGGG-3'
	33030 – 11	5'-ATGGAAATGGTGAAGGTTGTG-3'	5'-TTCTTTTACCACGACTGCCA-3'
	33030 – 20	5'-GTTCAGTGTACAGCTGCCGA-3'	5'-TTTTGGTAATTGCACTCTTTATCA-3'
	33030 – 21	5'-TGAATGAGGATGTAAAGAAAGATCA-3'	5'-TCACATAAGAAAGTAATCAAGAACCA-3'
	33030 – 24	5'-CCTCAGATTCCCACACGATAA-3'	5'-TGCAAATCATAGTGATACATAAATGC-3'
	33030 – 33	5'-TAGCTCCCAGTGACTCCACC-3'	5'-AAAGCACCCACCTTGTTGTC-3'
	33030 – 37	5'-CTGCATCCCTTCTCGTTTTTC-3'	5'-CCACAGCAGACGAAGATGAC-3'
	33030 – 41	5'-GGTTTTTCGTTTTCTCCGTT-3'	5'-GGGGACCCAAAATTAGAGGA-3'
	33030 – 42	5'-CCTTGCGTAACCCTGTCAGT-3'	5'-GAGCACGTGAGTGATGGCTA-3'
	33030 – 48	5'-GAGTCACCACAACACCCACC-3'	5'-TTTCTCATTGCCTGGTGAAC-3'

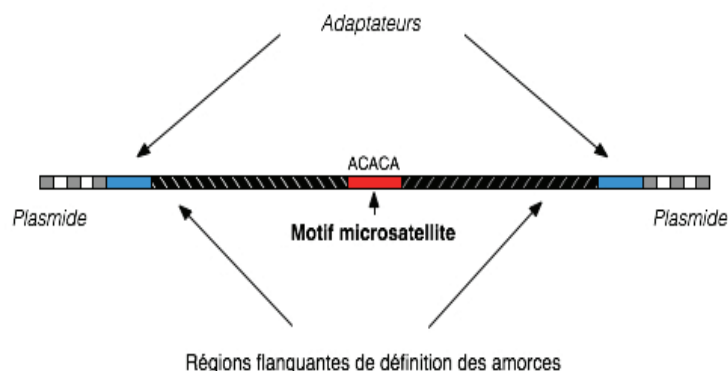


FIGURE 7.1 – Représentation d'une séquence type obtenue au terme du protocole de réalisation de la banque microsatellite. Le motif microsatellite d'intérêt est entouré de deux régions flanquantes elles même reliées aux séquences des adaptateurs et aux séquences d'ADN plasmidique. Ces régions constituent de part leur bonne conservation et leur position de part et d'autre du marquer le cadre idéal pour dessiner les amorces d'amplification microsatellites spécifiques.

conclut le processus.

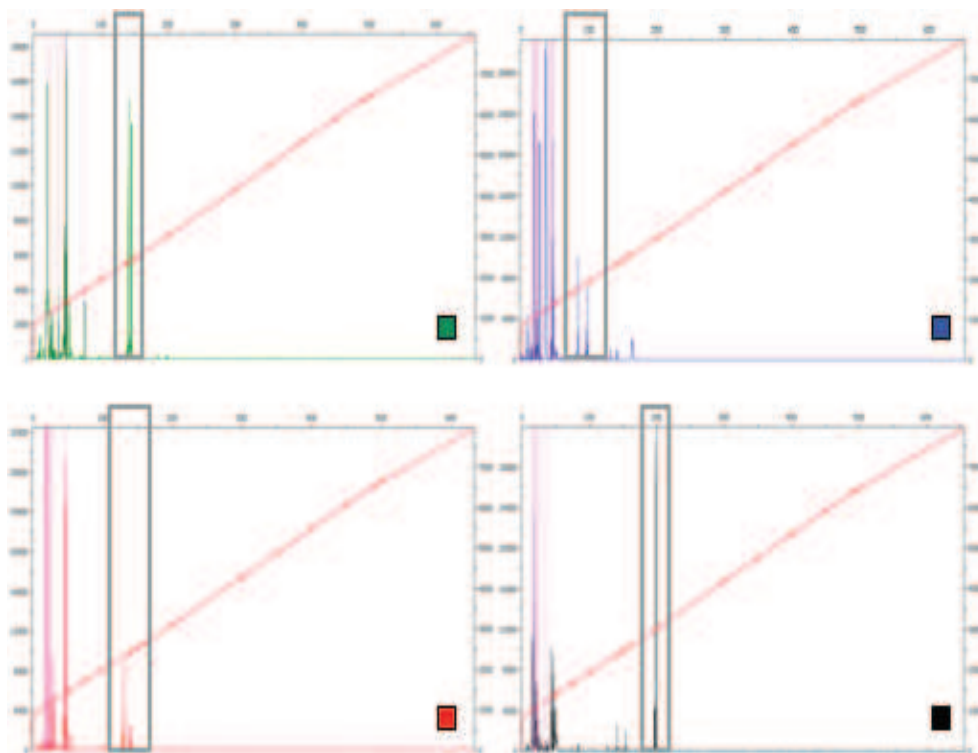


FIGURE 7.2 – Visualisation des profils de génotypage microsatellites obtenus.

Les profils obtenus pour les marqueurs microsatellites ont été analysés avec le logiciel Peak ScannerTM Software développé par Applied Biosystem. Les 12 loci testés

ont été regroupés, après PCR, en 4 multiplexes différents. Au sein de ces multiplexes, une couleur a été attribuée à chacun des marqueurs, permettant ainsi leur isolation pour une lecture en précision. Un exemple de profil obtenu et de lecture associée pour le multiplexe M1, composé du marqueur nec10 (vert), nec24 (bleu), nec42 (rouge) et nec48 (noir) est présenté sur la figure 7.2. Ainsi, après élimination du bruit de fond, deux pics de 141 et 144 paires de bases sont, par exemple, identifiés pour le marqueur nec10.

Troisième partie

Evaluer "l'état des stocks" : Diversité
génétique et paramètres
démographiques

Analyses statistiques

Locus mitochondrial

Les séquences mitochondriales ont été alignées puis corrigées en utilisant l'algorithme Clustal - W (Thompson et al. 1994) implémenté dans le logiciel **Bioedit v.7.0.5.3** (Hall 1999). Le jeu de données final est constitué de 1032 séquences, tous sites confondus, des 636pb.

Diversité génétique

Afin d'appréhender le niveau d'hétérogénéité génétique au sein de notre zone d'étude, divers indices de diversité ont été calculés avec le logiciel **Arlequin v3.11** (Excoffier et al. 2005). Pour chacun de nos sites, le nombre d'haplotype H , le nombre de sites variables S , la diversité haplotypique $H_{E.mt}$ et la diversité nucléotidique π ont ainsi été calculés. Les valeurs moyenne et totale (pour l'ensemble des individus sur la totalité de la zone) ont également été compilées pour chacun des indices précédemment cités. Ces analyses de diversité prennent en considération deux types de polymorphisme génétique, le polymorphisme haplotypique (présence/absence de différences) et le polymorphisme nucléotidique qui utilise l'information contenue au sein des séquences (mesure du nombre de différences). Le polymorphisme haplotypique a été mesuré par le biais du nombre d'haplotypes H , qui correspond au nombre de séquences identifiées au sein d'un échantillon, et par la diversité haplotypique, qui décrit la probabilité pour deux individus tirés au hasard d'afficher un haplotype différent, et qui a été estimée grâce à la formule suivante (Nei 1987) :

$$H_{E.mt} = \frac{n}{n-1} \left(1 - \sum_{i=1}^{N_H} p_i^2 \right)$$

avec n correspondant au nombre d'individus de l'échantillon, N_H , au nombre d'haplotypes, et p_i à la fréquence relative de l'haplotype i dans l'échantillon. Le polymorphisme nucléotidique basé sur l'information nucléotidique des séquences a , quant à lui, été inféré à l'aide du nombre de sites variables S , qui mesure la quantité de différences qui séparent les séquences identifiées, et de la diversité nucléotidique, qui représente le nombre moyen de substitutions nucléotidiques entre les haplotypes de l'échantillon et est calculée comme suit (Tajima 1983) :

$$\pi = \frac{n}{n-1} \sum_{i=1}^{N_H} \sum_{j=1}^{N_H} p_i p_j \hat{d}_{ij}$$

avec n qui représente le nombre d'individus dans l'échantillon, N_H , le nombre d'haplotypes, p_i et p_j les fréquences des haplotypes i et j et $\hat{d}_{ij}$, une estimation du nombre de mutations depuis la divergence des haplotypes i et j .

Analyses démographiques

Les variations démographiques à l'échelle des sites et de l'aire d'étude ont été étudiées en calculant le D de Tajima (Tajima 1989), le FS de Fu (Fu 1997) et le R_2 de Ramos-Onsins et Rozas (Ramos-Onsins and Rozas 2002) à l'aide du logiciel DNAsp v 5.10.01 (Rozas et al. 2003). Les intervalles de confiance à 95% ont été obtenus à l'aide de 1000 simulations de coalescence. Une description détaillée et une comparaison de ces indices démographiques est présentée dans l'encadré "Indices démographiques".

Dans ce même objectif de tester l'écart à un modèle de population de taille constante, une analyse de la distribution mismatch du nombre de paires de différences entre haplotypes a été réalisée sous DNAsp. Proposée par Hauser and Ward cette approche repose sur l'hypothèse selon laquelle le nombre de différences accumulées entre les haplotypes est d'autant plus grand que le temps de divergence des haplotypes est long, et se base ainsi sur la distribution globale des différences entre séquences. De manière générale on observera une distribution multimodale pour les populations à l'équilibre démographique, distribution reflétant la forme stochastique des généalogies. Au contraire, une expansion démographique récente montrera une distribution unimodale, qui se déplace vers des valeurs élevées de différences nucléotidiques avec le temps (Rogers and Harpending 1992) (exemple présenté en figure 8.1).

Pour finir, les relations phylogénétiques entre haplotypes ont été inférées grâce à la construction d'un réseau d'haplotypes réalisée selon la méthode de "median-joining" (Bandelt et al. 1999) implémentée dans Network v 4.6.0.0 (fluxus-engi-

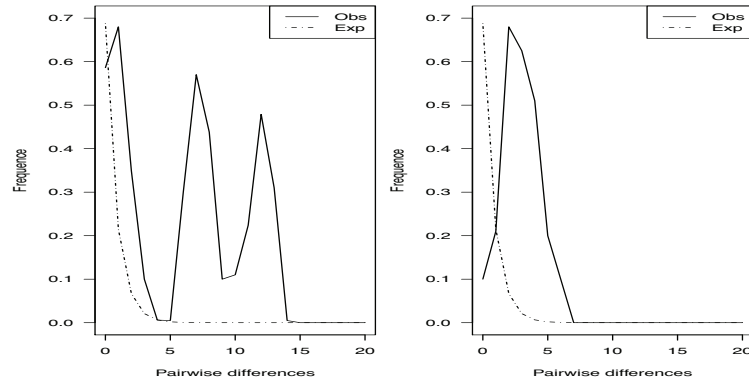


FIGURE 8.1 – Exemple de distribution mismatch multimodale (à gauche) et unimodale (à droite) illustrant respectivement un équilibre démographique et la signature d’une expansion démographique récente.

neering.com), précédée d’une étape de calcul de maximum de parcimonie (Forster et al. 2001). Les méthodes de réseaux haplotypiques ont été développées pour incorporer les processus populationnels dans la construction des relations entre haplotypes phylogénétiquement proches et sont ainsi particulièrement adaptées aux études de phylogénie intra-spécifique (Posada and Crandall 2001). Ils permettent, par ailleurs, de prendre en compte la persistance d’haplotypes ancestraux ou encore les informations de fréquences haplotypiques au sein des échantillons.

Loci microsatellites

Le niveau de polymorphisme observé pour les 9 sites¹⁰ étudiés a été considéré par le calcul du nombre d’allèles N_{all} et de la diversité génique $H_{E.nuc}$ pour chacun des sites et sur l’ensemble du jeu de données à l’aide du logiciel **FSTAT v. 2.9.3.2** (Goudet 2001). La diversité génétique s’estime comme suit :

$$H_{E.nuc} = \frac{n}{n-1} \left(1 - \sum_{i=1}^N p_i^2 - \frac{H_0}{2n} \right)$$

avec n qui représente la taille de l’échantillon, p_i la fréquence de l’allèle i et H_0 la proportion observée d’hétérozygotes dans l’échantillon. Les valeurs de diversité haplotypiques observée (H_{obs}) et attendue (H_{exp}) à l’équilibre de Hardy-Weinberg ont également été calculées avec le logiciel **Genepop on the web v4.0.10**.

10. Dans la plupart des analyses, le site de Penmarc’h discriminant en termes de taille d’échantillon (6 individus seulement) a été retiré du jeu de données

D'autre part, afin de s'affranchir de l'effet "taille de l'échantillon", la richesse allélique $\hat{R}_{all}$, a été calculée selon la méthode de Petit et al. (1998) en utilisant le package `standArich` développé sous R 2.14.1 (R Development Core Team 2011). Cet indice qui permet la comparaison du nombre d'allèles trouvés dans des échantillons d'effectifs différents, a été calculé sur la base de la méthode de raréfaction de Hurlbert (1971), qui fixe la taille des échantillons à celle du plus petit, dans notre cas celui de la population de Saint Vaast qui compte 26 individus. Le nombre d'allèles attendu dans un échantillon de g gènes est alors estimée par la formule suivante :

$$\hat{R}_{all} = \sum_i \left(1 - \frac{C_g^{N-N_i}}{C_g^N} \right)$$

Indices démographiques

Il existe un grand nombre de tests statistiques dont la finalité est de mesurer l'écart à l'hypothèse nulle de population de taille constante formulée sous modèle neutre. Ces tests permettent ainsi de détecter les possibles effets démographiques ou sélectifs qui affectent les populations. Trois d'entre eux ont été utilisés à partir des données de séquences mitochondriales pour estimer les changements de taille passés du modèle d'étude. D'une manière générale ces indices reposent sur le polymorphisme de séquence observé entre les sites d'intérêt mais utilisent néanmoins des informations différentes.

- **Le D de Tajima** (Tajima 1989). Cette statistique se base sur deux estimations du paramètre $\theta = 4N_e\mu$, θ_π et θ_S estimés à partir des données de polymorphisme de séquences que sont la diversité nucléotidique, π , et le nombre de sites ségréants, S . Ces trois statistiques sont liées de la manière suivante :

$$D = \theta_\pi - \theta_S$$

A l'équilibre démographique et en absence de sélection, on observera une valeur de D égale à 0 en raison de l'égalité des indices θ_π et θ_S . Des valeurs positives seront révélatrices d'un goulot d'étranglement ou de sélection équilibrante, tandis que des valeurs négatives témoignent d'une expansion démographique ou de l'action de la sélection diversifiante.

- **Le FS de Fu** (Fu 1997). Cet indice dépend de la distribution des haplotypes et est basé sur la probabilité d'avoir un nombre d'haplotypes plus grand ou égal à celui observé sous un modèle de population de taille constante.

$$FS = \ln\left(\frac{\hat{S}}{1 - \hat{S}}\right)$$

Une valeur négative pour cette statistique témoigne d'un nombre excessif d'haplotypes, observation attendue lors d'une expansion démographique. Au contraire, une valeur positive illustre un déficit signalant une réduction de la taille des populations.

—Indices démographiques (suite)—

- **Le R_2 de Ramos-Onsins et Rozas**(Ramos-Onsins and Rozas 2002).

$$R_2 = \frac{\left(\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (U_i - \frac{k}{2})^2\right)^{\frac{1}{2}}}{S}$$

où n représente la taille de l'échantillon, U_i , le nombre de mutations singletons, k , le nombre moyen de différences nucléotidiques entre 2 séquences et S , le nombre de sites ségrégants. Cet indice permet également de détecter des événements démographiques, les valeurs prises par l'indice étant plus petites dans les cas d'expansion.

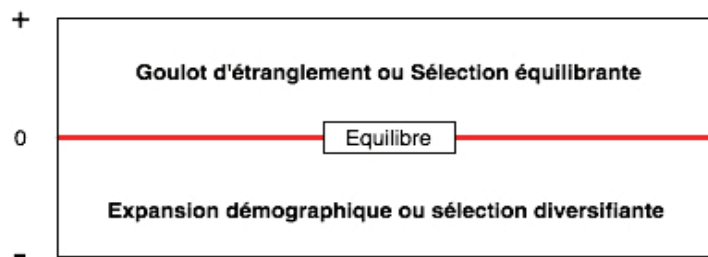


FIGURE 8.2 – Evolution des valeurs prises par le D de Tajima et le FS de Fu selon les scénarios démographiques et évolutifs considérés.

Une analyse comparative de l'efficacité de ces trois indices pour détecter des événements de croissance ou de diminution de la taille des populations, en fonction d'un certain nombre de paramètres tels que la taille de l'échantillon étudié, a été effectuée par Ramos-Onsins and Rozas. Leurs conclusions montrent une certaine constance des résultats obtenus avec le D de Tajima, tandis que le FS de Fu et le R_2 se révèlent respectivement particulièrement performant pour de grands ou petits échantillons.

Validité des marqueurs

L'analyse conjointe des deux types de marqueurs génétiques présente un intérêt certain, point brièvement abordé précédemment dans ce manuscrit. L'analyse de l'ADN mitochondrial a notamment présenté un double avantage, permettant d'une part, de rendre compte, à grande échelle, de la diversité et de la structure génétique des espèces — prérequis indispensables pour statuer sur la vulnérabilité face aux pressions anthropiques — et d'autre part de déchiffrer l'histoire évolutive et démographique des populations et espèces, propriété pour laquelle ces marqueurs ont largement été utilisés (Ballard and Whitlock 2004). Trois portions de cette molécule ont retenu notre attention en raison des propriétés qu'elles affichent : la D-loop, région non codante de la molécule d'ADN mitochondrial, qui présente habituellement des taux de variations importants¹¹, le COI, gène le plus usité dans les études phylogéographiques depuis le développement des marqueurs mitochondriaux dans les années 80, et enfin le 16S.

D'autre part, les marqueurs microsatellites ont prouvé, en de nombreuses occasions, leur utilité pour les études de phylogéographie procurant à la fois une information significative quant à l'histoire évolutive récente des populations (Kimmel et al. 1998) et une vision globale de la structure génétique associée aux espèces (Hauser and Ward 1998). Leur héritage biparental et leur évolution influencée par les effets combinés de la recombinaison et des mutations en ont ainsi fait des marqueurs de choix pour inférer les processus structurant les populations de *Necora puber* et pour une confrontation avec les résultats obtenus à l'aide des marqueurs mitochondriaux. A notre connaissance, cette étude constitue, de plus, la première approche réussie de mise au point de marqueurs microsatellites pour l'espèce *Necora puber*, présentant

11. Le polymorphisme est particulièrement élevé pour ces séquences chez les mammifères mais un certain nombre d'études ont montré un polymorphisme réduit en particulier pour des espèces de poissons (Hall and Nawrocky 1995; Daemen et al. 1996).

de ce fait la première analyse des profils de diversité, de structure et de démographie réalisée à l'aide de ces marqueurs pour l'étrille.

Les résultats présentés ci-après se focalisent sur un fragment de 636 bp du gène codant pour la sous unité I de la cytochrome oxydase, protéine membranaire de transport, et ont fait l'objet de la soumission d'une publication scientifique présentée en annexe 20. Ce fragment a été séquencé pour 1032 individus, sites intertidaux et subtidiaux confondus. En raison de leur forte concordance avec ceux obtenus pour le COI, les résultats préliminaires concernant le 16S n'ont pas été développés davantage. Pour ce qui est de la D-loop, nos efforts pour amplifier cette région sont restés vains en dépit du grand nombre de tests réalisés. Une explication potentielle de cet échec tient dans la variabilité importante généralement attribuée à cette séquence rendant la fixation systématique des amorces sur une portion d'ADN conservée particulièrement incertaine. Pour les marqueurs microsatellites, notre jeu de données final se concentre sur 10 loci (dont les caractéristiques générales sont présentées dans le tableau 9.1) — 4 d'entre eux présentent un motif de répétition dinucléotidique tandis que les 6 autres sont trinuécléotidiques — analysés pour 282 individus répartis sur 9 sites de notre zone d'étude à savoir les sites de Skye et Wembury au Royaume Uni, les sites de Saint Vaast, Carteret, Saint Gildas, les Grenettes et la Jachère en France et les sites de Bueu et Estoril sur la péninsule Ibérique. L'indépendance statistique de nos 10 marqueurs a été testée en amont par le biais d'une analyse des déséquilibres de liaison entre paires de loci (voir le tableau 9.2). Après correction, une seule paire de marqueurs montre un déséquilibre de liaison significatif, la paire nec10-nec37. Cependant, l'analyse n'est significative que pour quelques sites nous permettant de considérer le déséquilibre de liaison observé comme artéfactuel.

Tableau 9.1 – Caractéristiques générales des 10 loci microsatellites analysés, motifs et allèles.

Locus	Motif	Allèles
nec03	(TAG) ₆	171, 174, 190, 193, 196
nec10	(CAACCA) ₆	126, 129, 132, 135, 138, 141, 144, 147, 150, 153
nec11	(GTGGCG) ₆	94, 100, 103, 106, 115, 118, 121, 124, 133
nec20	(GGA) ₆	98, 113, 116, 119, 122
nec21	(GA) ₈	92, 100, 102, 104, 106, 108, 110, 112, 114, 116, 118, 120, 122
nec33	(CT) ₈	110, 112, 114, 116
nec37	(CCT) ₇	110, 116, 125, 128, 131, 134
nec41	(GTT) ₉	170, 173, 179, 182, 185, 188, 191, 194, 197, 200
nec42	(AC) ₇	127, 129, 131, 133
nec48	(CA) ₈	197, 199, 201, 203, 205

Tableau 9.2 – Déséquilibre de liaison entre paires de loci microsatellites. Afin de tenir compte de la non-indépendance des données, une correction de Bonferroni a été appliquée ramenant le seuil de significativité de 0,05% à 0,0011%.

Locus	Chi2	d.d.l.	<i>p</i> -value
nec03-nec10	7.392	16	0.965
nec03-nec11	4.998	8	0.758
nec10-nec11	12.735	18	0.807
nec03-nec20	17.675	14	0.222
nec10-nec20	18.391	18	0.430
nec11-nec20	17.246	18	0.506
nec03-nec21	12.391	14	0.575
nec10-nec21	10.584	18	0.911
nec11-nec21	16.039	18	0.590
nec20-nec21	17.686	18	0.476
nec03-nec33	9.758	14	0.780
nec10-nec33	29.625	18	0.041
nec11-nec33	15.872	18	0.601
nec20-nec33	30.662	18	0.031
nec21-nec33	14.852	18	0.672
nec03-nec37	9.772	16	0.878
nec10-nec37	43.205	18	0.001
nec11-nec37	12.026	18	0.846
nec20-nec37	16.681	18	0.545
nec21-nec37	23.607	18	0.168
nec33-nec37	25.330	18	0.116
nec03-nec41	4.309	8	0.828
nec10-nec41	11.965	16	0.746
nec11-nec41	14.458	16	0.565
nec20-nec41	21.373	18	0.261
nec21-nec41	5.989	16	0.988
nec33-nec41	16.252	16	0.436
nec37-nec41	9.209	16	0.905
nec03-nec42	9.016	16	0.913
nec10-nec42	15.435	18	0.632
nec11-nec42	13.712	18	0.748
nec20-nec42	14.525	18	0.694
nec21-nec42	16.968	18	0.525
nec33-nec42	22.518	18	0.210
nec37-nec42	24.421	18	0.142
nec41-nec42	12.254	16	0.726
nec03-nec48	5.532	14	0.977
nec10-nec48	10.440	18	0.917
nec11-nec48	8.997	16	0.914
nec20-nec48	13.846	18	0.739
nec21-nec48	9.670	18	0.942
nec33-nec48	6.780	18	0.992
nec37-nec48	14.542	18	0.693
nec41-nec48	16.377	16	0.427
nec42-nec48	19.113	18	0.385

Tableau 9.3 – Présentation des 56 sites variables pour les 63 haplotypes intertidaux et subtidaux identifiés. La séquence de référence choisie est celle de l’haplotype 1, haplotype majoritaire de la zone d’étude.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
	43	48	54	60	61	80	90	93	105	111	120	132	144	162	174	208	219	223	231	249	273	282	285	288	294	301	309	312
HAP1	G	A	T	C	C	C	C	A	G	A	A	A	C	C	T	C	G	C	T	C	A	T	C	G	T	C	T	G
HAP2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HAP3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	C	-	-	-	-	-	-
HAP4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	T	-	-
HAP5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HAP6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HAP7	-	-	-	-	-	-	T	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HAP8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HAP9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HAP10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HAP11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	G	-	-	-	-	-	-	-
HAP12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	A	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HAP13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	T	-	-	-	-	T	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HAP14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	C	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HAP15	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HAP16	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HAP17	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HAP18	-	-	-	-	T	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HAP19	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	C	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HAP20	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	C	-	-	-
HAP21	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HAP22	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HAP23	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	C	-	-	-	-	-	-
HAP24	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HAP25	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HAP26	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HAP27	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	T	-	-	-	-	-	T	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HAP28	-	-	-	-	-	G	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	T	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HAP29	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HAP30	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	G	-	-	-	-	-	-	-	-	-	C	-	A	-	-	-	-
HAP31	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HAP32	-	-	-	-	-	-	-	-	-	G	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HAP33	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	C	-	-	-	-	-	-
HAP34	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HAP35	-	-	-	T	T	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HAP36	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	A	-
HAP37	-	-	-	-	-	-	-	-	G	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HAP38	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HAP39	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HAP40	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	T	-	-	-	-	-	-	-	-
HAP41	-	G	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HAP42	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	T	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HAP43	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HAP44	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	T	-	-	C	-	-	-	-	-	-
HAP45	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HAP46	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HAP47	-	-	-	-	-	-	C	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HAP48	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HAP49	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	T	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HAP50	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HAP51	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	T	-	-	-	-	-
HAP52	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HAP53	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HAP54	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HAP55	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HAP56	-	-	-	-	-	-	-	A	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	A
HAP57	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	G	-	-
HAP58	-	-	A	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HAP59	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HAP60	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HAP61	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HAP62	A	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HAP63	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

[illegible]

Les sites pour lesquels nous disposons de données mitochondriales et/ou de données microsatellites sont présentés dans la carte suivante (figure 9.1)

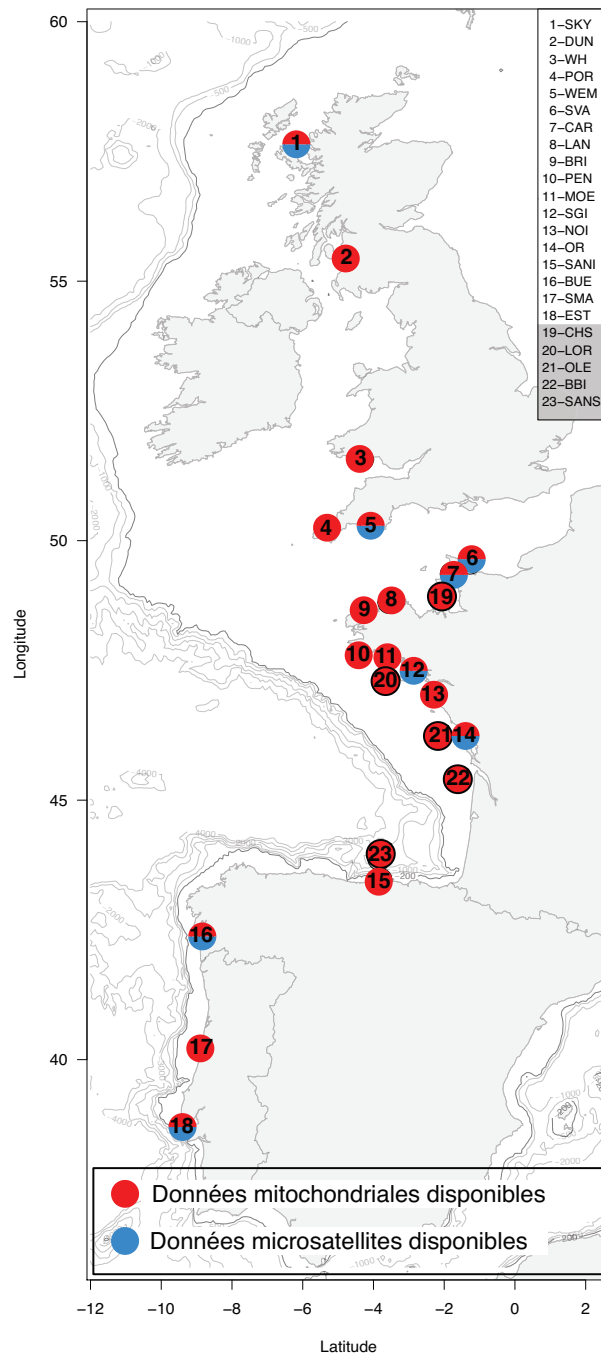


FIGURE 9.1 – Sites pour lesquels nous disposons de données mitochondriales (rouge) et/ou microsatellites (bleu).

10

Résultats

La diversité génétique constitue un indicateur particulièrement pertinent de "l'état de santé" des stocks populationnels. Les exemples d'effondrement de la variabilité génétique chez les espèces surexploitées sont pléthores en milieu marin, bien que la causalité reste difficile à souligner (Hauser et al. 2002). Ce phénomène concerne une large gamme d'espèces, tels que les mammifères, les poissons ou encore les invertébrés présentant une importance commerciale, et la perte de potentiel adaptatif associée représente une préoccupation sérieuse dans le contexte actuel de changements globaux. Notre étude de conservation appliquée à *Necora puber* passe ainsi par un bilan le plus exhaustif et le plus large possible des paramètres de diversité et de démographie de cette espèce. L'objectif de ce chapitre est, de fait, d'évaluer les niveaux de variation génétique intrinsèques à l'espèce et de les confronter avec les différents degrés d'exploitation observés à l'échelle de la zone. Nous nous intéresserons, par ailleurs, aux fluctuations démographiques subies par les populations d'étrille afin de définir l'axe de conservation à adopter le plus pertinent.

10.1 Fréquences haplotypiques et alléliques : des distributions similaires

Au total, 63 haplotypes, dont les sites variables sont présentés dans le tableau 9.3, ont été mis en évidence pour l'ensemble des sites intertidaux et subtidaux. Notre zone d'étude se caractérise par la présence d'un haplotype majoritaire, nommé Haplotype 1 (séquence présentée en annexe 21), que l'on recense chez 797 des 1032 individus séquencés, soit un pourcentage d'environ 78%. Par ailleurs, 18 haplotypes partagés entre deux ou plusieurs sites ont également été identifiés ainsi que 45 haplotypes privés et rares, présents dans une population unique. Les proportions totales de ces

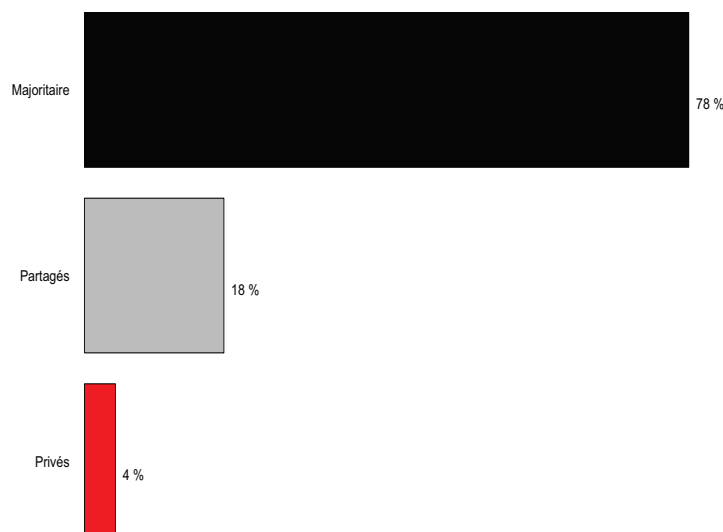


FIGURE 10.1 – Proportion des 3 classes d’haplotypes identifiées, haplotype majoritaire 1 (noir), haplotypes partagés (gris) et haplotypes privés (rouge), dans notre jeu de données mitochondriales.

catégories haplotypiques sont présentées dans la figure 10.1.

Pour la grande majorité des sites d’étude le profil de distribution des fréquences haplotypiques est similaire (voir la carte 10.2 et la figure 10.3). L’haplotype 1 est ainsi le plus communément représenté (entre 63% et 91% selon les sites). Lui sont associés quelques haplotypes partagés (moins de 20%) trouvés dans 2 à 13 sites et une petite proportion d’haplotypes uniques, intrinsèques à un site, et rares (ils représentent moins de 3% des séquences). Seule une localité se démarque du lot, arborant un profil de distribution haplotypique défini par la présence unique d’haplotypes privés qui se retrouvent donc, par définition, uniquement au niveau de cette population. Ce site est celui de Saint Vaast, qui présente la particularité d’être séparé des autres sites par la pointe du Cotentin.

Concernant les marqueurs microsatellites, ce sont entre 4 et 13 allèles par locus qui ont été discernés grâce à notre jeu de données. Les fréquences de chacun de ces allèles sont présentées en annexe 22. Il est intéressant de noter que le schéma de distribution de fréquence des différents allèles identifiés pour chacun des locus présente des similitudes avec les distributions de fréquences obtenues pour le mitochondrial (figure 10.4). On remarque, en effet, la présence quasi systématique d’un allèle majoritaire qui présente une fréquence généralement supérieure à 0,5 (l’allèle 199 est par exemple présent chez plus de 70% des individus génotypés pour le locus nec48). Par ailleurs, un certain nombre d’allèles partagés sont partagés entre les différents

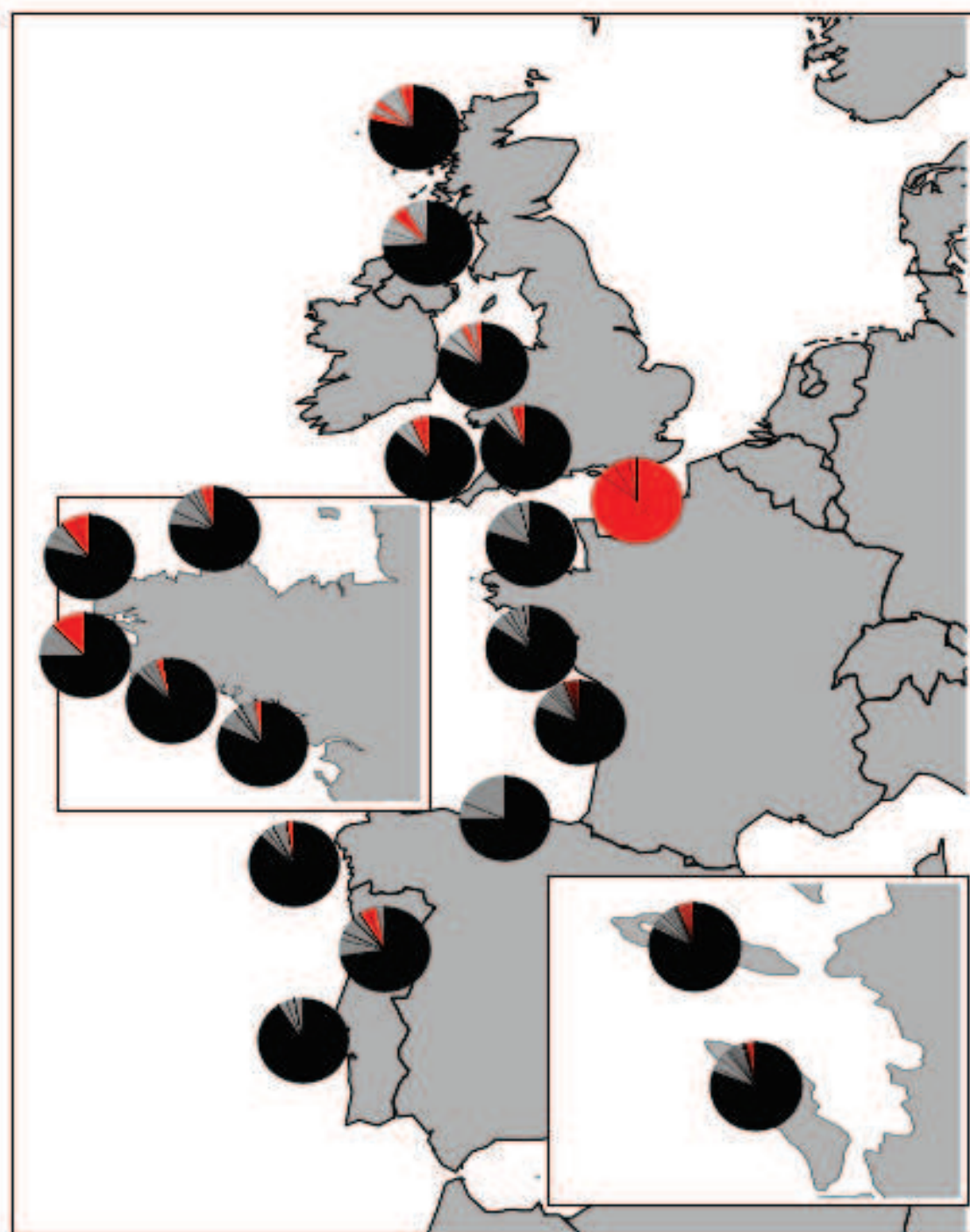


FIGURE 10.2 – Carte présentant les fréquences de l’haplotype majoritaire (en noir) des haplotypes partagés entre 2 ou plusieurs sites (en gris) et des haplotypes privés intrinsèques à un site (en rouge), pour l’ensemble des sites étudiés. Les diagrammes obtenus pour l’île d’Oléron et l’île de Ré sont le résultat d’un regroupement des 6 sites de Ré et des 4 sites d’Oléron.

sites (les allèles 197, 201 et 203, pour le locus nec48) tandis qu'une petite proportion d'entre eux sont des allèles privés, inféodés à un seul site étudié (l'allèle 205 pour le locus nec48).

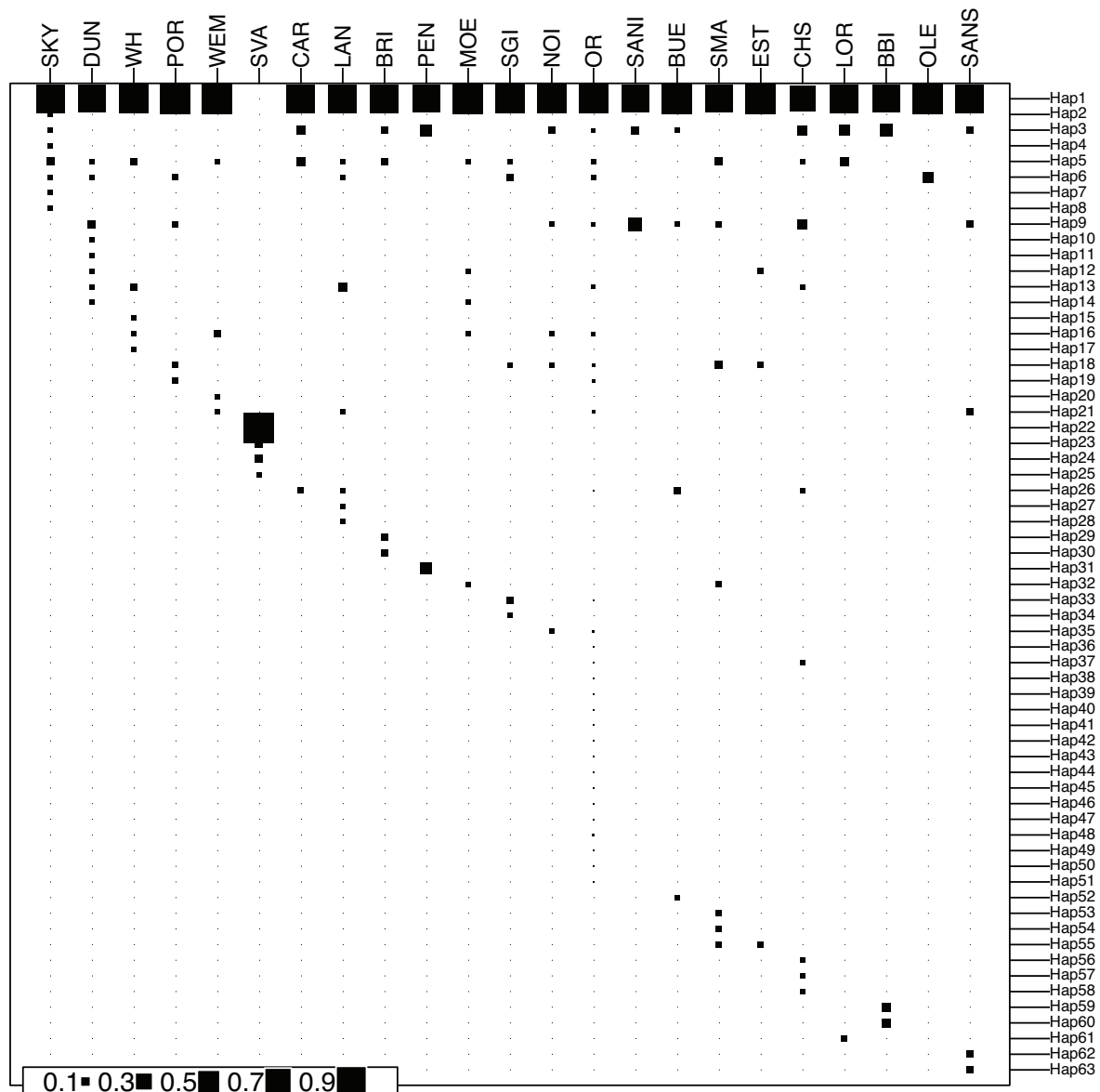
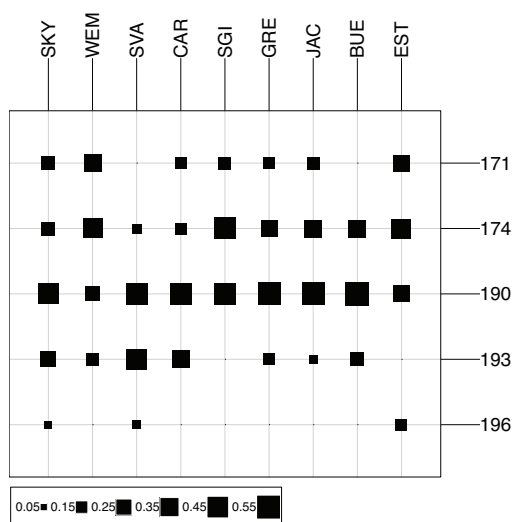
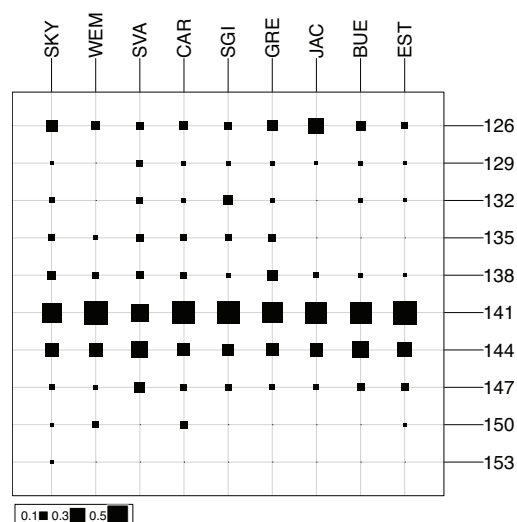


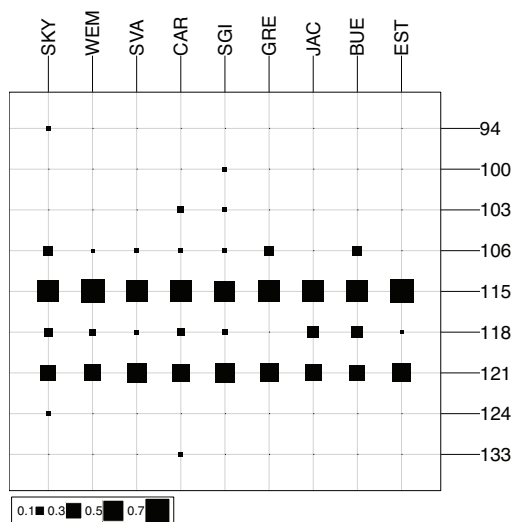
FIGURE 10.3 – Fréquences relatives des 63 haplotypes identifiés pour l'ensemble de la zone d'étude, sites intertidaux et subtidaux confondus. Les 10 sites étudiés au niveau de l'île d'Oléron et de l'île de Ré ont été regroupés sous le nom OR.



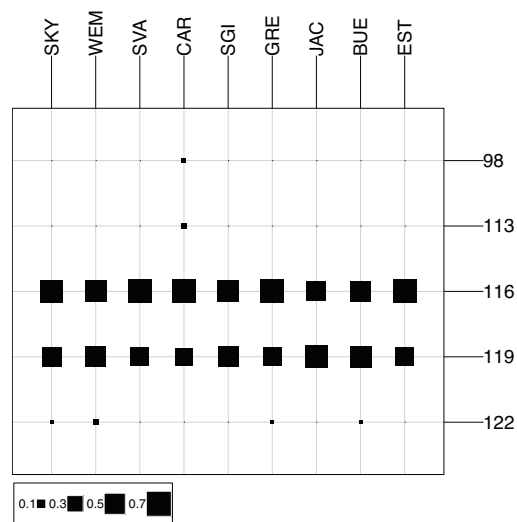
(a) nec03



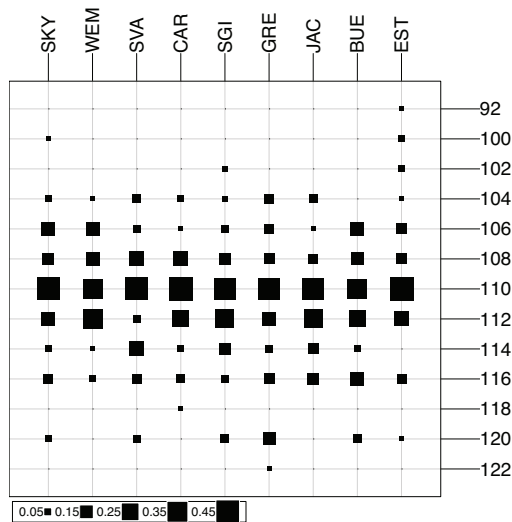
(b) nec10



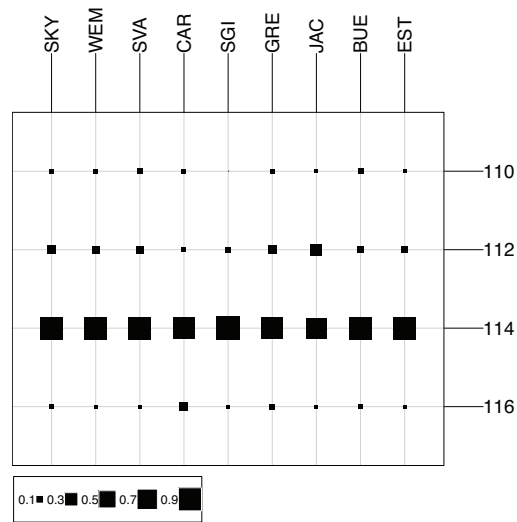
(c) nec11



(d) nec20



(e) nec21



(f) nec33

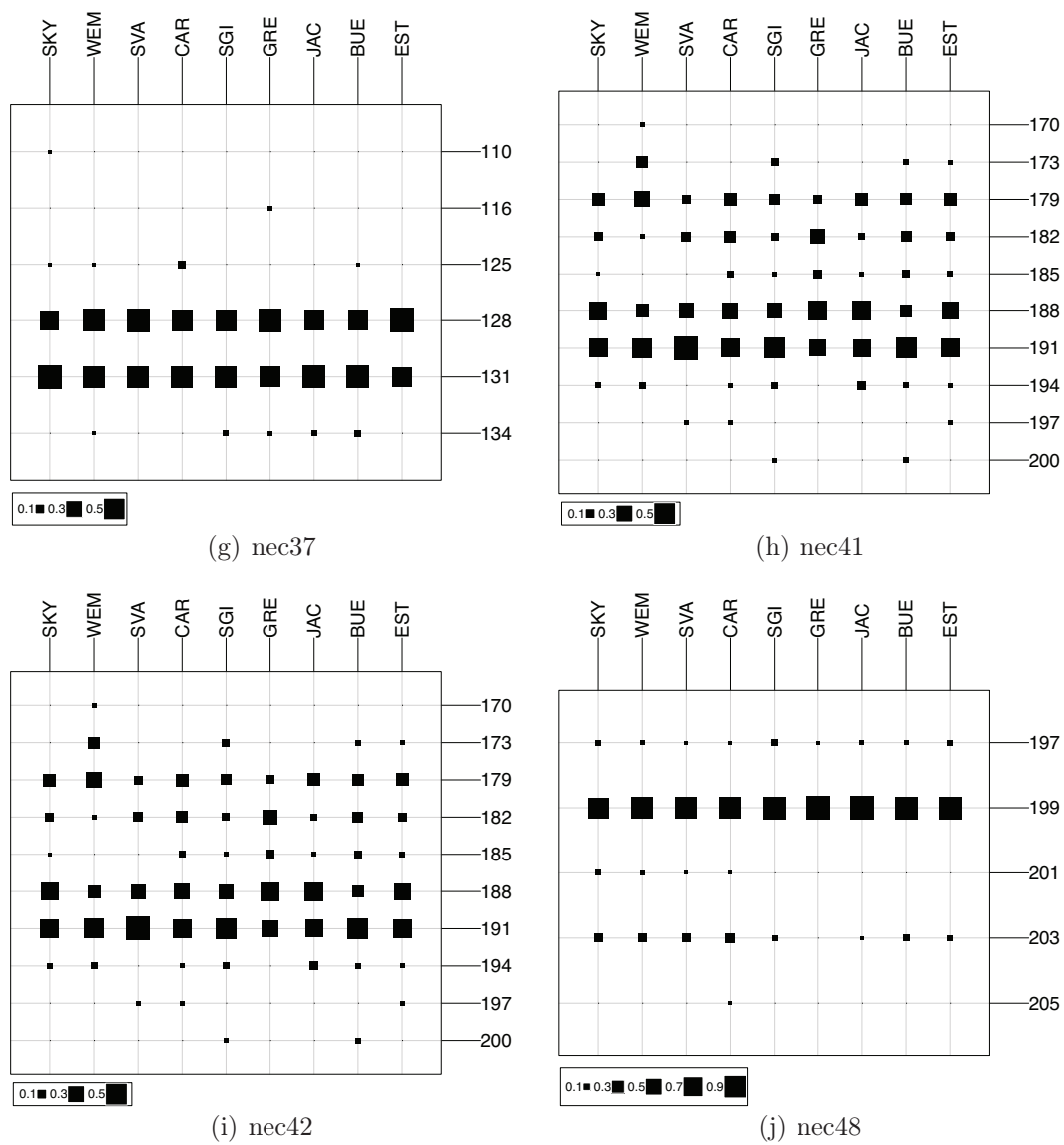


FIGURE 10.4 – Représentation des fréquences alléliques par populations pour chacun des loci microsatellites étudiés.

10.2 Diversité mitochondriale et nucléaire

L'analyse du fragment de 636 paires de bases du gène COI révèle une composition nucléotidique déséquilibrée en faveur des A et T (63,80%) par rapport aux C et G (32,20%). Les transitions sont plus fréquentes que les transversions et le ratio transition/transversion a été estimé à 5,2 : 1.

Tableau 10.1 – Indices de diversité calculés pour l'ensemble des sites et à l'échelle de la zone. Sont présentés le nombre d'haplotypes N_H ; le nombre de sites ségrégeants S ; la diversité haplotypique $\hat{H}_{E.mt}$ et la diversité nucléotidique π .

Sites	N	N_H	S	$\hat{H}_{E.mt}$	$\pi.10^2$
1-SKY	37	8	7	0,389	0,068
2-DUN	36	8	8	0,356	0,071
3-WH	39	6	6	0,328	0,072
4-POR	30	4	3	0,251	0,042
5-WEM	40	5	5	0,236	0,047
6-SVA	36	5	5	0,354	0,069
7-CAR	25	4	3	0,360	0,061
8-LAN	40	9	8	0,439	0,100
9-BRI	19	5	4	0,386	0,082
10-PEN	8	3	2	0,464	0,080
11-MOE	37	6	5	0,255	0,051
12-SGI	40	7	6	0,362	0,070
13-NOI	38	5	4	0,248	0,041
14-OR	374	28	27	0,293	0,058
15-SANI	16	2	1	0,125	0,020
16-BUE	40	4	3	0,191	0,039
17-SMA	34	8	8	0,462	0,110
18-EST	33	3	2	0,119	0,019
19-CHS	35	8	8	0,491	0,098
20-LOR	26	4	3	0,403	0,069
21-OLE	9	2	1	0,222	0,035
22-BBI	15	5	4	0,562	0,136
23-SANS	24	5	4	0,312	0,065
<i>Moyenne</i>		5,424	4,788	0,318	0,063
<i>S.D.</i>		1,985	2,247	0,115	0,027
TOTAL		63	56	0,360	0,074

Les résultats obtenus pour les différents indices de diversité mitochondriale — le nombre d'haplotypes N_H , le nombre de sites ségrégeants S , la diversité haplotypique $\hat{H}_{E.mt}$ et la diversité nucléotidique π — sont présentés dans le tableau 10.1. Une quantité de 56 sites ségrégeants définissent les 63 haplotypes identifiés. Les sites échan-

Tableau 10.2 – Diversité génétique des 10 locus microsatellites retenus pour chacune des populations étudiées. N représente le nombre d'individus ; N_{all} , le nombre d'allèles ; R_{all} , la richesse allélique et $\hat{H}_{E,nuc}$, la diversité génique.

		SKY	WEM	SVA	CAR	SGI	GRE	JAC	BUE	EST	<i>Moyenne</i>	<i>(S.D.)</i>	<i>Total</i>
	N	32,00	32,00	26,00	32,00	32,00	32,00	32,00	32,00	32,00	31,33	2,00	282,00
nec03	N_{all}	5,00	4,00	4,00	4,00	3,00	4,00	4,00	3,00	4,00	3,89	0,60	5,00
	R_{all}	4,02	3,80	3,06	3,34	2,60	3,55	3,42	2,83	4,00	3,40	0,501	
	$\hat{H}_{E,nuc}$	0,79	0,79	0,65	0,69	0,64	0,69	0,68	0,61	0,83	0,71	0,08	0,71
nec10	N_{all}	10,00	7,00	8,00	9,00	8,00	8,00	6,00	7,00	8,00	7,89	1,17	10,00
	R_{all}	8,87	6,73	8,00	8,74	8,00	7,63	5,63	6,64	6,85	7,45	1,07	
	$\hat{H}_{E,nuc}$	0,78	0,60	0,81	0,68	0,66	0,74	0,68	0,68	0,60	0,69	0,07	0,70
nec11	N_{all}	6,00	4,00	4,00	6,00	6,00	3,00	3,00	4,00	3,00	4,33	1,32	9,00
	R_{all}	3,51	2,60	2,43	3,16	2,86	3,00	2,84	3,43	2,16	2,89	0,45	
	$\hat{H}_{E,nuc}$	0,67	0,52	0,55	0,64	0,59	0,70	0,62	0,69	0,50	0,61	0,07	0,58
nec20	N_{all}	3,00	3,00	2,00	4,00	2,00	3,00	2,00	3,00	2,00	2,67	0,71	5,00
	R_{all}	2,67	2,94	2,00	3,78	2,00	2,63	2,00	2,72	2,00	2,53	0,60	
	$\hat{H}_{E,nuc}$	0,52	0,55	0,48	0,53	0,51	0,50	0,50	0,53	0,49	0,51	0,02	0,51
nec21	N_{all}	9,00	7,00	8,00	8,00	9,00	9,00	7,00	7,00	10,00	8,22	1,09	13,00
	R_{all}	8,65	6,92	8,00	7,86	9,00	8,81	6,92	6,97	9,69	8,09	1,02	
	$\hat{H}_{E,nuc}$	0,79	0,78	0,79	0,74	0,80	0,82	0,78	0,83	0,77	0,79	0,03	0,79
nec33	N_{all}	4,00	4,00	4,00	4,00	3,00	4,00	4,00	4,00	4,00	3,89	0,33	4,00
	R_{all}	2,13	1,98	2,14	2,19	1,47	2,28	2,15	2,02	1,78	2,01	0,25	
	$\hat{H}_{E,nuc}$	0,31	0,27	0,31	0,33	0,12	0,36	0,41	0,27	0,21	0,29	0,08	0,29
nec37	N_{all}	4,00	4,00	2,00	3,00	3,00	4,00	3,00	4,00	2,00	3,22	0,83	6,00
	R_{all}	3,52	3,42	2,00	3,00	2,94	3,82	2,90	3,67	2,00	3,03	0,67	
	$\hat{H}_{E,nuc}$	0,52	0,54	0,51	0,57	0,54	0,55	0,53	0,55	0,49	0,53	0,03	0,53
nec41	N_{all}	6,00	7,00	5,00	7,00	8,00	5,00	6,00	8,00	8,00	6,67	1,23	10,00
	R_{all}	4,24	4,84	3,81	4,89	5,14	5,00	4,34	5,74	4,91	4,77	0,57	
	$\hat{H}_{E,nuc}$	0,73	0,76	0,61	0,77	0,75	0,80	0,74	0,76	0,75	0,74	0,05	0,74
nec42	N_{all}	3,00	3,00	3,00	3,00	3,00	3,00	4,00	2,00	3,00	3,00	0,50	4,00
	R_{all}	3,00	2,86	3,00	3,00	3,00	3,00	3,71	2,00	2,92	2,94	0,43	
	$\hat{H}_{E,nuc}$	0,52	0,46	0,55	0,57	0,36	0,55	0,56	0,38	0,42	0,49	0,08	0,49
nec48	N_{all}	4,00	4,00	4,00	5,00	3,00	2,00	3,00	3,00	3,00	3,44	0,88	5,00
	R_{all}	3,99	3,98	4,00	5,00	3,00	1,90	2,87	2,90	3,00	3,40	0,92	
	$\hat{H}_{E,nuc}$	0,39	0,36	0,28	0,36	0,25	0,03	0,10	0,20	0,21	0,24	0,12	0,24

tillonnées présentent un nombre d'haplotypes variant de 2 à 9 haplotypes, pour une valeur moyenne de 5,424. En ce qui concerne les sites ségrégants, les valeurs s'échelonnent entre 1 et 8 (valeur moyenne = 4,788). La diversité haplotypique observée pour l'ensemble des sites montre une valeur moyenne ($\hat{H}_{E.mt} = 0,360$) associée à une valeur de diversité nucléotidique faible ($\pi.10^2 = 0,074$), observation qui corrobore la faible divergence entre haplotypes. Ces niveaux de diversité semblent modérés en comparaison des valeurs observées dans des études similaires chez les portunides ($\hat{H}_{E.mt} = 0,790$ chez *Portunus trituberculatus*, Liu et al. 2009; $\hat{H}_{E.mt} = 0,787$ chez *Scylla serrata*, Fratini and Vannini 2002; $\hat{H}_{E.mt} = 0,480$ chez *Necora puber*, Sotelo et al. 2009). Par ailleurs, les différents sites étudiés se caractérisent par des niveaux de variabilité comparables — la moyenne obtenue pour la diversité haplotypique ($\hat{H}_{E.mt} = 0,318$) est ainsi très proche de la valeur calculée pour l'ensemble des sites de la zone ($\hat{H}_{E.mt} = 0,360$) — illustrant l'importance de la variabilité intra-site par rapport à celle existant entre sites.

Tableau 10.3 – Hétérozygotie observée (H_{obs}) et attendue (H_{exp}) sous l'hypothèse d'équilibre de Hardy-Weinberg pour chaque site d'étude.

	H_{exp}	H_{obs}	p -value
SKY	0,593	0,513	NS
WEM	0,554	0,527	NS
SVA	0,544	0,513	NS
CAR	0,583	0,548	NS
SGI	0,514	0,497	NS
GRE	0,559	0,515	NS
JAC	0,548	0,543	NS
BUE	0,537	0,509	NS
EST	0,517	0,499	NS

Le calcul des indices de diversité pour les loci microsatellites — nombre d'allèles N_{all} , richesse allélique R_{all} et diversité génique $H_{E.nuc}$ — a montré que l'ensemble des loci considérés étaient polymorphes, le nombre d'allèles identifiés s'échelonnant entre 4 et 13. En comparaison, le locus le plus polymorphe (locus nec21) exhibe, en moyenne, 8 allèles par populations tandis que le moins polymorphe (locus nec42) en compte 3. La richesse allélique R_{all} , indice permettant la calcul du nombre d'allèles dans une population en s'affranchissant de la taille de l'échantillon¹², montre des résultats concordants avec le nombre d'allèles N_{all} . La taille de nos échantillons

12. Dans notre cas, le calcul de la richesse allélique semble d'autant plus important que le plus petit échantillon observé est celui de Saint-Vaast population pour laquelle un profil de distribution des haplotypes particulier a été mis en évidence

n'est donc pas responsable des profils de diversité observés. La diversité génétique, qui mesure l'hétérozygotie attendue à l'équilibre de Hardy-Weinberg, montre des niveaux moyens de diversité s'échelonnant entre 0,240 et 0,710 suivant le locus, pour une moyenne de 0,542.

Les niveaux d'hétérozygotie observés fournissent également une bonne estimation des niveaux de variabilité intra-populationnelle. Les valeurs obtenues pour l'hétérozygotie attendue (H_{exp}) et observée (H_{obs}) concordent avec l'observation d'une diversité nucléaire moyenne à l'échelle de la zone. De plus, les grandeurs observées et attendues ne montrent pas de différences significatives (p -value $\geq 0,9$ pour la majorité des tests).

10.3 Variations démographiques et signature d'expansion populationnelle

Le D de Tajima, le FS de Fu et le R_2 de Ramos-Onsins et Rozas, calculés à partir des informations mitochondriales pour chacun des sites et à l'échelle de la zone, afin de rendre compte des variations démographiques subies par l'espèce, sont présentés dans le tableau 10.4. Pour la plupart de nos sites d'étude, le D de Tajima présente des valeurs significativement négatives, tendance également observée à l'échelle globale de la zone d'échantillonnage. De la même façon, les FS de Fu montrent des résultats comparables et d'autant plus significatifs. A l'échelle des sites, la gamme de valeurs prises par le FS est comprise entre $-0,7$ et $-7,7$ et la plupart de ces valeurs sont significatives au seuil $\alpha = 5\%$. Ces observations témoignent de la signature d'une expansion démographique récente, hypothèse qui s'applique à l'ensemble de l'aire de distribution de l'espèce. Les valeurs négatives du D de Tajima sont, en effet, révélatrices d'une augmentation rapide du nombre de sites polymorphes, aboutissant à un excès d'haplotypes de fréquences faibles. De même, un excès de mutations récentes se traduira par des valeurs de FS de Fu fortement négatives ($FS = -145,57^{**}$). Les résultats obtenus avec le R_2 de Ramos-Onsins et Rozas apparaissent plus mitigés mais rendent tout de même compte du phénomène de croissance démographique observé à l'échelle de la zone d'étude exhibant un R_2 global faible et significatif.

Le réseau d'haplotypes (voir la figure 10.5) construit par méthode de median-joining révèle une distribution des haplotypes de type "star-like". On observe ainsi, au centre, l'haplotype 1 majoritaire, auquel sont reliés la quasi-totalité des autres haplotypes partagés ou non. Chaque ligne reliant les haplotypes entre eux symbolise l'existence d'une mutation qui isole les deux haplotypes. La structure en étoile observée rend ainsi compte au même titre que la faible diversité nucléotidique pré-

Tableau 10.4 – Indices démographiques, D de Tajima, FS de Fu et R_2 de Ramos-Onsins et Rozas pour chacun des sites échantillonnés. Les valeurs significatives sont figurées par une (seuil $\alpha < 5\%$) ou deux (seuil $\alpha < 1\%$) astérisques.

Populations	Tajima's D	Fu's FS	R_2
1-SKY	-2,095**	-7,739**	0,053*
2-DUN	-2,244**	-7,611**	0,060*
3-WH	-1,826*	-3,923**	0,051*
4-POR	-1,539*	-2,716**	0,077
5-WEM	-1,901**	-3,748**	0,076
6-SVA	-1,667*	-2,709**	0,073
7-CAR	-1,275	-1,950*	0,083
8-LAN	-1,901**	-7,211**	0,049*
9-BRI	-1,616*	-2,978**	0,095**
10-PEN	-1,310	-0,999	0,217
11-MOE	-1,896**	-5,311**	0,063*
12-SGI	-1,832**	-5,593**	0,050*
13-NOI	-1,756**	-4,224**	0,062
14-OR	-1,869*	-4,479**	0,075**
15-SANI	-1,162	-0,700	0,146
16-BUE	-1,431*	-2,684*	0,062*
17-SMA	-1,914**	-5,441**	0,061*
18-EST	-1,502*	-2,477**	0,119
19-CHS	-1,872*	-7,631**	0,050**
20-LOR	-1,090	-1,636*	0,088
21-OLE	-1,088	-0,263	0,314
22-BBI	-0,972	-1,922*	0,113*
23-SANS	-1,831*	-4,343**	0,076**
<i>Moyenne</i>	-1,635	-3,839	0,092
<i>S.D.</i>	0,349	2,267	0,062
TOTAL	-2,506**	-145,57**	0,005**

cédemment évoquée de la divergence très faible qui existe entre nos haplotypes, les haplotypes les plus "éloignés" sont notamment séparés par un total de seulement 5 mutations. Mentionnons également que les haplotypes issus du site de Saint-Vaast, dont la particularité a été décrite auparavant, ne présentent pas d'isolement particulier vis à vis de l'haplotype central, ne présentant pas des niveaux de divergence supérieurs à ceux des autres haplotypes. Une analyse rapide des séquences pour cette population a révélé que les haplotypes de ce site se distinguent par une mutation systématique au niveau de la thymine en position 619 qui devient une adénine.

Enfin, les distributions "match-mismatch" (figure 10.6), présentant le nombre

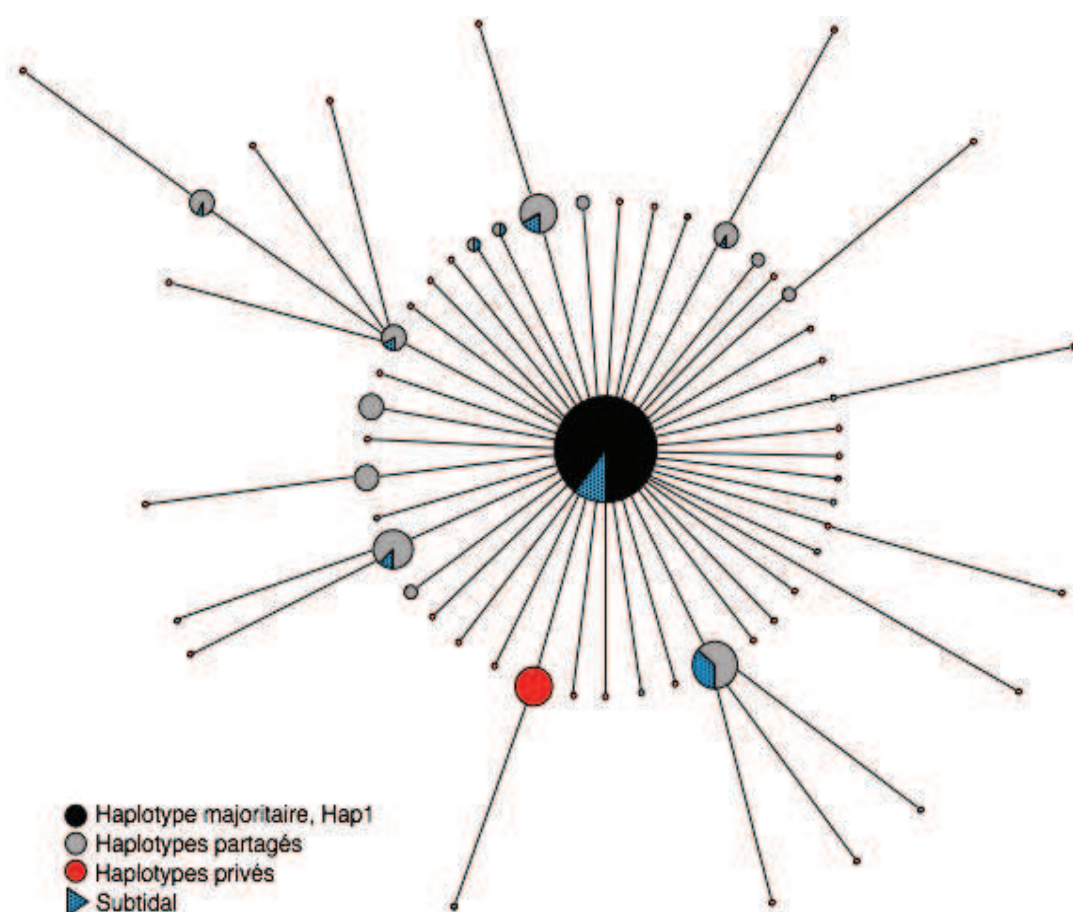


FIGURE 10.5 – Réseau d’haplotypes basé sur les séquences partielles du gène COI obtenues pour l’ensemble des sites étudiés, intertidaux et subtidaux. L’haplotype central figure l’haplotype 1 majoritaire. Les haplotypes figurés en gris représentent les haplotypes partagés entre 2 ou plusieurs sites de la zone tandis que les haplotypes privés, i.e. haplotypes observés dans un unique site, sont symbolisés en rouges. La part occupée par les individus provenant des sites subtidaux est représentée en bleu pointillé.

de différences nucléotidiques entre paires de séquences observées et attendues sous l’hypothèse d’une expansion démographique, confirment l’hypothèse de croissance populationnelle pour *Necora puber*. Les très faibles niveaux de divergence traduits par les valeurs de diversité nucléotidique faibles, se retrouvent ici avec des pics de fréquences centrés sur des valeurs de différences nucléotidiques faibles.

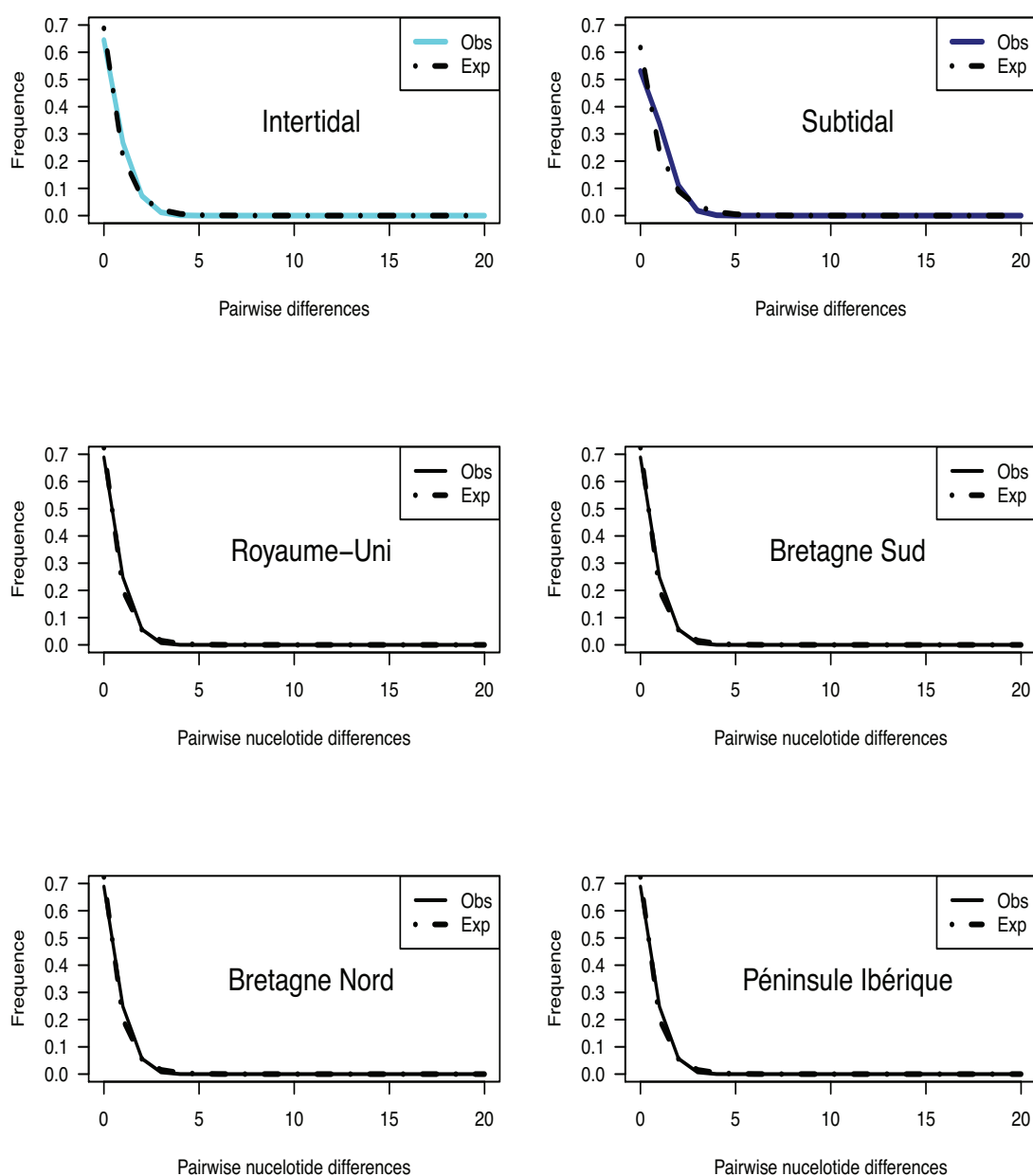


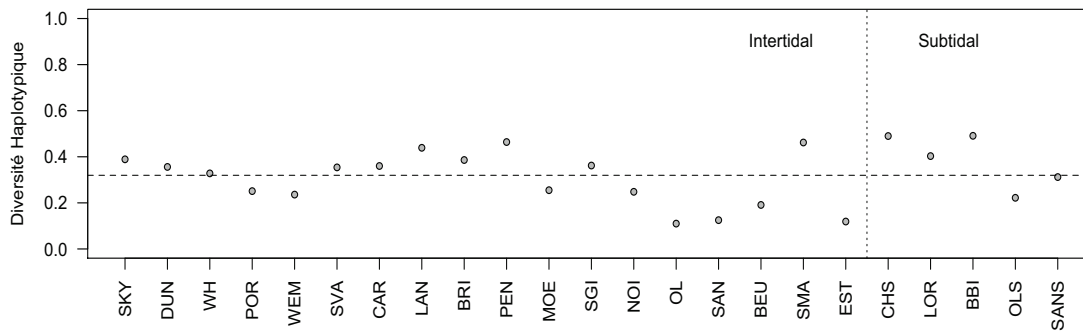
FIGURE 10.6 – Distributions "match-mismatch". La distribution du nombre de différences nucléotidiques observées par paires de séquences (ligne pleine) et la distribution théorique, attendue sous l'hypothèse d'une expansion démographique (ligne pointillée) sont représentées pour les population subtidales et intertidales ainsi que par grande région géographique. Les profils observés pour chaque sites d'échantillonnage (non présentés) sont comparables à ceux présentés ici.

Bilan des impacts d'exploitation

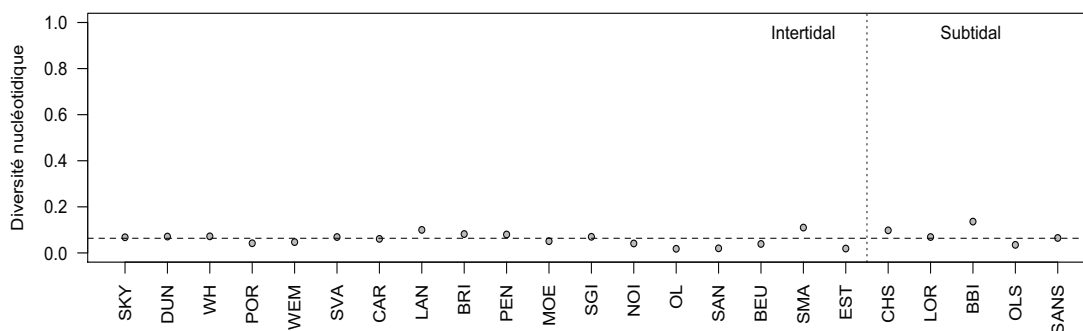
L'originalité de notre étude, menée conjointement sur les marqueurs mitochondriaux et microsatellites, repose en grande partie sur l'aire d'intérêt étendue et sur l'approche de génétique de la conservation adoptée. Les enjeux globaux de la régulation de l'exploitation de *Necora puber* sont singuliers, l'espèce étant la cible de deux types de pêche distincts et potentiellement discriminants pour les études d'impact. A l'échelle Européenne, les prises commerciales recensées sont majoritairement localisées au Royaume-Uni et dans une moindre mesure, à l'heure actuelle, en Espagne. En contrepartie, les captures réalisées au niveau des côtes françaises sont plutôt liées à la pratique de la pêche à pied, activité récréative particulièrement développée sur les estrans Oléronnaïses. A ce jour, la seule étude de génétique des populations ciblant l'étrille est attribuée à Graciela Sotelo (Sotelo et al. 2009; Sotelo 2009) dont la thèse s'intéresse aux populations Galicienne d'étrille, qui les premières ont observé une diminution de leur stock liée à la surpêche. Toutefois, même si cette étude pose les bases conceptuelles de description des paramètres de structure et de diversité génétique d'une espèce sous pression anthropique, elle ne peut s'envisager que dans un contexte local. Notre analyse à plus large échelle a ainsi pour vocation de déceler une possible surexploitation des ressources globales de l'espèce et de mettre en exergue une possible incidence différentielle des deux types de pêche pratiquées en Europe.

Malgré les enjeux à long terme que représente une bonne gestion, il existe encore relativement peu de suivi temporel des niveaux de variabilité génétique intra-spécifiques (Tessier and Bernatchez 1999). Il s'agit pourtant d'un paramètre clé pour détecter les effets des pressions anthropiques sur les espèces. L'exploitation trop importante d'un stock fermé peut par exemple, entraîner l'apparition d'un goulot d'étranglement populationnel, phénomène de diminution des effectifs sous l'effet de facteurs extrinsèques à l'espèce et qui peut être la cause d'une brusque et drastique perte de diversité génétique (Nei et al. 1975) ou de la fixation rapide d'allèles

délétères facilitée par une action accrue de la dérive génétique sur les populations en déclin, plus petites (Crow and Kimura 1965). Les résultats obtenus, pour cette étude, quant aux mesures de diversité réalisées à partir des marqueurs mitochondriaux et microsatellites montrent une certaine cohérence. Les profils de diversité génétique observés à partir de nos analyses mitochondriales révèlent ainsi une diversité haplotypique modérée associée à une diversité nucléotidique faible pour l'ensemble des sites étudiés. De la même manière, la diversité observée au niveau nucléaire illustre un degré modéré de variabilité génétique chez l'étrille (nombre d'allèles, richesse allélique, H_O et H_E s'échelonnant respectivement entre 4 et 13, 0,24 et 0,77, 0,497 et 0,548 et 0,514 et 0,593).



(a) Diversité haplotypique



(b) Diversité nucléotidique

FIGURE 11.1 – Comparaison des niveaux de variation génétique mitochondriale (diversité haplotypique et nucléotidique) entre les sites étudiés.

Il est, tout d'abord, intéressant de remarquer l'absence de variation génétique entre les différents sites étudiés. Les indices de diversité haplotypique et nucléoti-

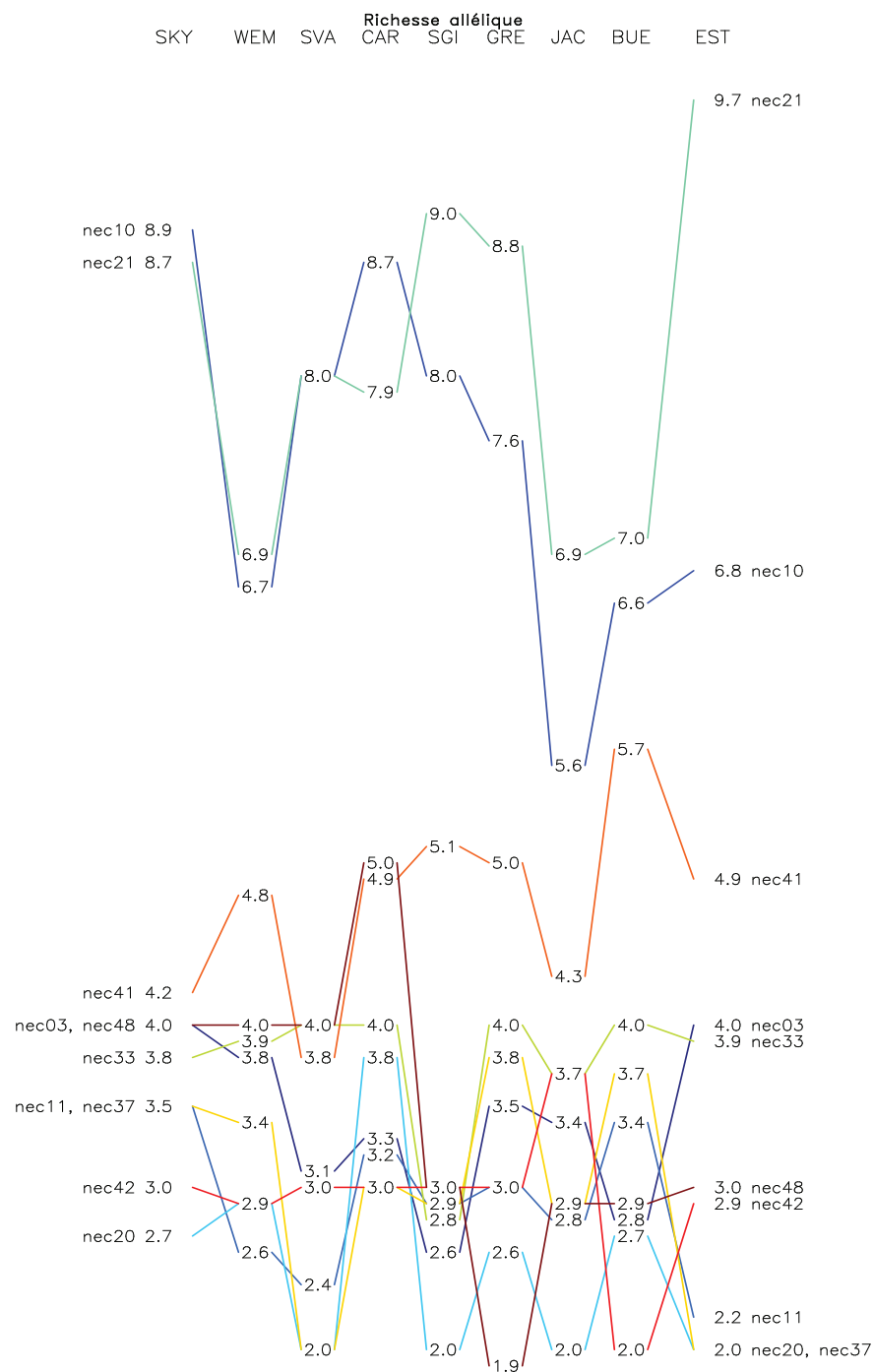


FIGURE 11.2 – Comparaison des niveaux de variation de la richesse allélique entre les sites étudiés.

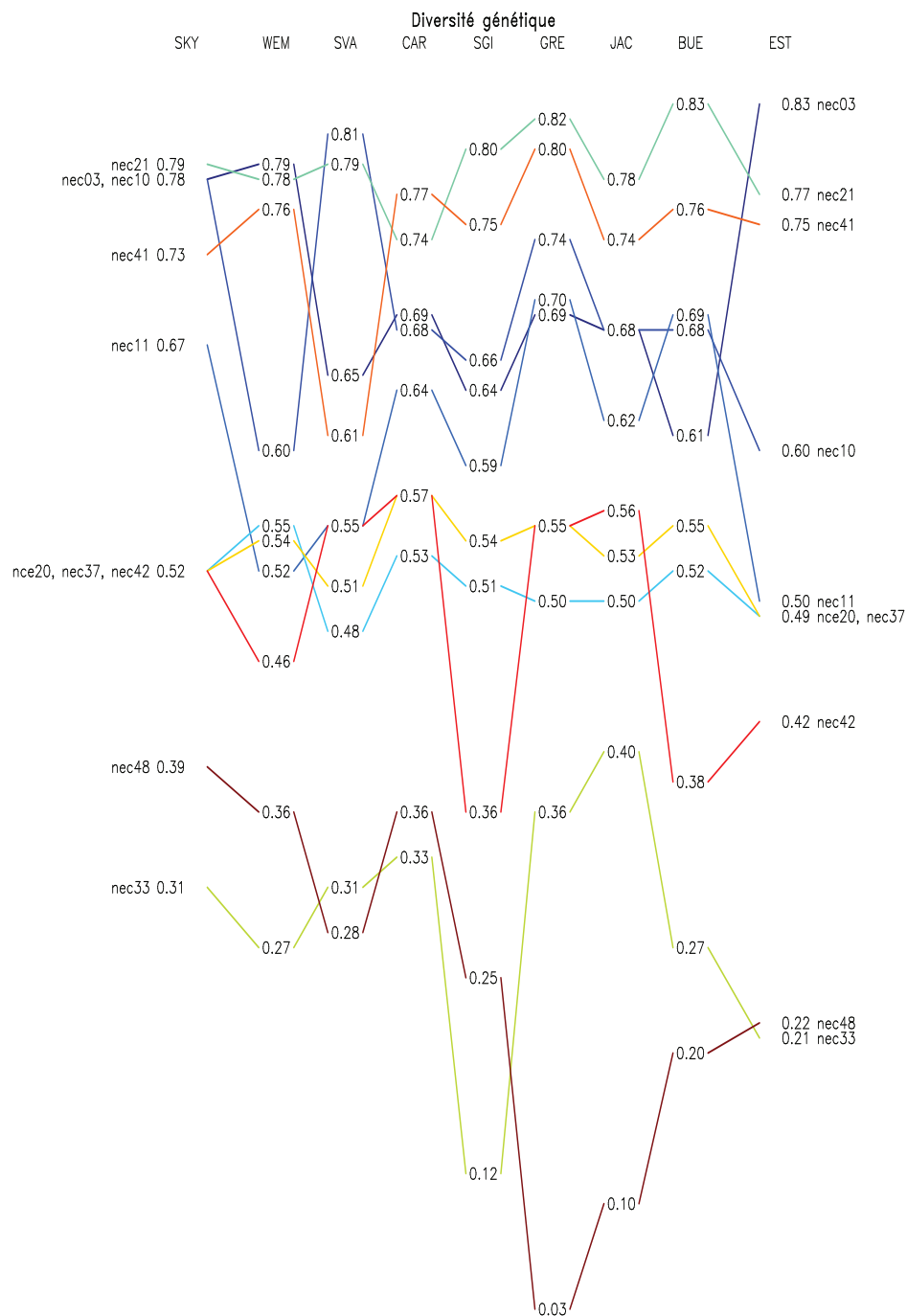


FIGURE 11.3 – Comparaison des niveaux de variation de la diversité génétique nucléaire entre les sites étudiés.

dique calculés présentent, en effet, des valeurs homogènes sur l'ensemble de la zone (figure 11.1). Les sites soumis à des pratiques de pêche différentes ne semblent pas présenter de signatures d'impacts discordantes. Ainsi, les sites fortement exploités du Royaume-Uni et les sites où la pêche est limitée voire inexistante ne se distinguent pas en termes de diversité génétique (le site de Worms' Head au Pays de Galles, caractérisé par un effort de pêche à l'étrille important, présente, par exemple, des niveaux de diversité équivalents à ceux des sites français, où l'espèce n'a pas de valeur commerciale). Des résultats concordants sont mis en évidence par l'absence de tendance observée pour la richesse allélique et la diversité génétique des loci microsatellites à l'échelle de la zone (figure 11.2 et 11.3). Les niveaux de diversité nucléaire ne présentent en effet pas de variations en relation avec l'intensité d'exploitation. Le site de Wembury présente, par exemple, une richesse allélique supérieure à celle observée pour le site de Saint Vaast pour 4 loci tandis qu'elle y est plus faible pour 5 marqueurs et égale pour un locus. Pour toutes les paires de sites des observations similaires peuvent être réalisées pour la richesse allélique et pour la diversité génétique. Aucun patron simple ne peut donc être détecté et l'ensemble des sites présentent des profils comparables. De surcroît, l'étude de l'ADN mitochondrial montre une variabilité génétique identique entre les sites intertidaux et subtidaux, ce qui signifie qu'il ne nous a pas été possible de détecter de signature d'impacts différentiels selon les pratiques de pêche. Plusieurs hypothèses peuvent être avancées pour expliquer ce résultat. En premier lieu, il est possible que les activités commerciales et récréatives ne présentent aucun effet sur les populations d'étrilles ce qui rend la détection des gradients de pressions triviale. L'hypothèse d'une homogénéisation des stocks intertidaux et subtidaux par les mouvements des individus peut également expliquer cette observation, la détection d'un effet potentiel sur l'un ou l'autre des stocks étant contrecarrée par les échanges d'individus entre les deux zones. Enfin, un manque de résolution des marqueurs peut, de la même façon, être invoqué mais ce postulat semble peu plausible dans la mesure où ces marqueurs ont été capables de détecter de la structure fine. Dans notre cas, l'hypothèse la plus vraisemblable suppose que, s'il existe un effet des pressions de collecte sur les populations d'étrille, celui-ci doit être limité compte tenu de la signature d'expansion démographique historique détectée. De ce fait, l'existence d'un impact différentiel des pratiques commerciales ou récréatives peut facilement être masqué par des échanges, même limités, entre les zones subtidales et intertidales.

Par ailleurs, les niveaux de diversité mitochondriale apparaissent relativement faibles à l'égard des mesures réalisées pour d'autres espèces de portunides des côtes Européennes Atlantiques et Indo-Pacifiques, phénomène illustré par la figure 11.4.

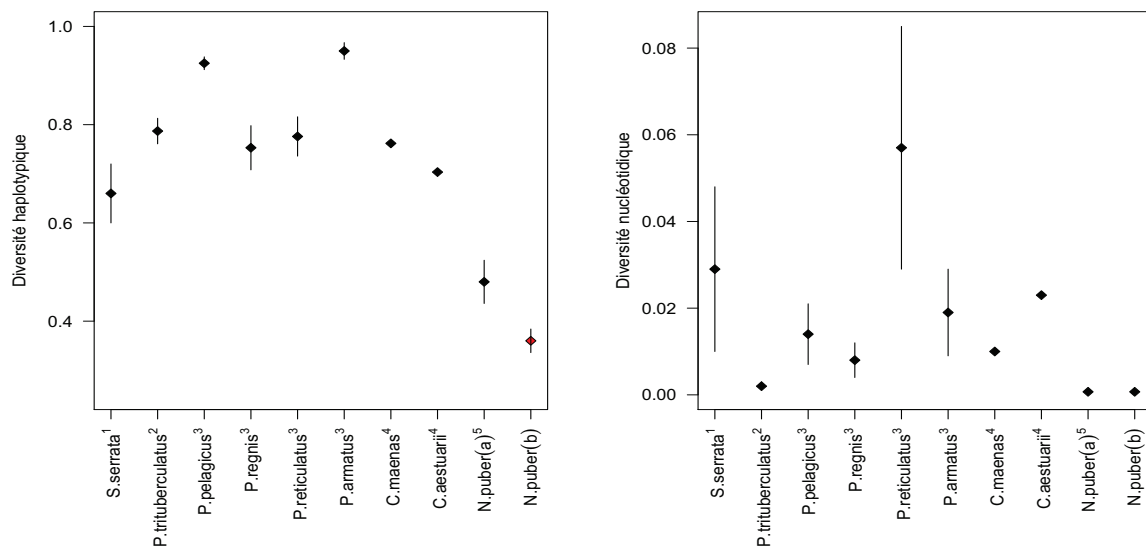


FIGURE 11.4 – Comparaison des indices de diversité haplotypique et nucléotidique obtenus pour *Necora puber* (étude de Sotelo et al. (2009) et présente étude) et pour 7 autres espèces de portunides mondialement réparties à partir du COI. Sources : ¹ Fratini and Vannini (2002), ² Liu et al. (2009), ³ Lai et al. (2010), ⁴ Darling et al. (2008), ⁵ Sotelo et al. (2009)

L'ensemble des espèces référencées exhibent ainsi des valeurs de diversité haplotypique comprises entre 0,6 et 0,9, valeurs largement supérieures à la moyenne observée pour *Necora puber* que ce soit pour notre étude ($\hat{H}_{E.mt} = 0,318$) ou pour celle de Sotelo et al. ($\hat{H}_{E.mt} = 0,482$). En outre, les niveaux de divergence, représentés par la diversité nucléotidique, sont également les plus faibles pour notre étude. L'une des explications possible de ces faibles niveaux de variation tient évidemment à l'exploitation dont l'espèce est la cible — l'étrille est de plus la seule espèce de portunides commercialement exploitées en Europe — mais l'établissement d'une relation de cause à effet reste toujours délicat (Hauser et al. 2002). L'exemple de *Callinectes sapidus*, espèce présentant un intérêt commercial important outre-Atlantique, montre ainsi le maintien d'une diversité mitochondriale forte ($\hat{H}_{E.mt} = 0,9$, $\pi = 0,02$), en dépit de son exploitation. En ce qui concerne l'étrille, la diversité haplotypique modérée et la faible diversité nucléotidique observée, schéma qui reste fréquent chez les espèces à fort potentiel dispersif, sont toutes deux à mettre en relation avec les variations démographiques des populations. Ce phénomène peut être le reflet d'une croissance démographique rapide à partir d'une population ancestrale peu diversifiée : les nouvelles mutations toucheront essentiellement l'haplotype majoritaire, aboutissant à la création de nombreux haplotypes nouveaux très peu divergents de

l'haplotype ancestral (Avise et al. 1984). Ce processus est cohérent avec les résultats obtenus par le biais des analyses démographiques réalisées ici.

L'étude des variations démographiques à l'échelle globale a ainsi montré une signature forte d'expansion démographique récente pour l'espèce. Ce résultat est notamment supporté par les différents indices démographiques calculés, D de Tajima (Tajima 1989), FS de Fu (Fu 1997) et R_2 de Ramos-Onsins et Rozas (Ramos-Onsins and Rozas 2002). Le D de Tajima affiche ainsi une valeur négative et significative ($D = -2,506^{**}$) à l'échelle de la zone ainsi que pour la plupart des sites échantillonnés, résultat corroboré par le FS de Fu qui exhibe, de la même manière, des valeurs fortement négatives et significatives ($FS = -145,06^{**}$) pour l'ensemble des tests réalisés. Enfin le R_2 abonde également en ce sens arborant des valeurs faibles interprétées comme le signe d'une croissance populationnelle. Ces trois statistiques ne présentent pas le même niveau de sensibilité pour détecter une expansion démographique. Ramos-Onsins and Rozas ont ainsi montré le R_2 offrait la plus grande significativité pour de petits échantillons tandis que le FS de Fu semblait plus performant pour détecter de la croissance chez de grands échantillons, observation confirmée par nos résultats. En outre le D de Tajima apparaît comme un indice à information relativement conservative quelle que soit la taille de l'échantillon. L'observation de valeurs négatives pour le D de Tajima et le FS de Fu peut également indiquer l'action de sélection diversifiante sur les populations. Cependant, la concordance des autres analyses démographiques et les valeurs très négatives de ces indices, nous permettent de conclure à une signature d'expansion démographique. Un moyen de s'en assurer avec certitude serait de calculer les ratios DN/DS (mutations non synonymes / mutations synonymes).

L'évidence de croissance démographique à l'échelle de l'Europe s'appuie également sur les distributions mismatch observées. Les résultats présentés par cette analyse de la fréquence des différences nucléotidiques par paires de séquences, particulièrement révélatrice des événements d'augmentation ou de déclin de la taille des populations, sont similaires quel que soit le site d'étude considéré ou encore pour les zones subtidales et intertidales, présentant un pic de fréquence élevé pour des différences nucléotidiques faibles. Rogers and Harpending ont montré que les épisodes de croissance se traduisent par l'apparition, sur ces distributions, de "vagues" qui trouvent leurs origines à des niveaux de différences nucléotidiques faibles et qui se déplacent vers la droite (voir la figure 11.5). La position des pics que nous observons, très localisés à de très faibles niveaux de différenciation semble indiquer une expansion récente. Une première datation de cette croissance a été effectuée par Graciela Sotelo qui l'estime à environ 19000 ans, coïncidant avec la fin de la

dernière glaciation datant du Pléistocène. Dernière époque géologique avant celle de l'Holocène dans laquelle nous évoluons, le Pléistocène, qui s'étale de -2,5 millions d'années à -11700 ans, se caractérise par l'existence d'importantes oscillations climatiques, ainsi que par la succession de nombreux cycles glaciaires localisés dans l'hémisphère nord (McManus et al. 1999; Petit et al. 1999). Ces bouleversements climatiques sont considérés comme étant l'origine du façonnage des profils de diversité et structure génétique des espèces (Kimura 2000; Guo et al. 2012). Parmi les espèces concernées, de nombreux portunidés ont ainsi montré une signature similaire d'expansion post glaciaire tels que *Scylla serrata* (Fratini et al. 2010), *Scylla paramamosin* (He et al. 2010), *Portunus trituberculatus* (Guo et al. 2012) ou encore, sur les côtes Européennes, *Carcinus maenas* (Marino et al. 2011).

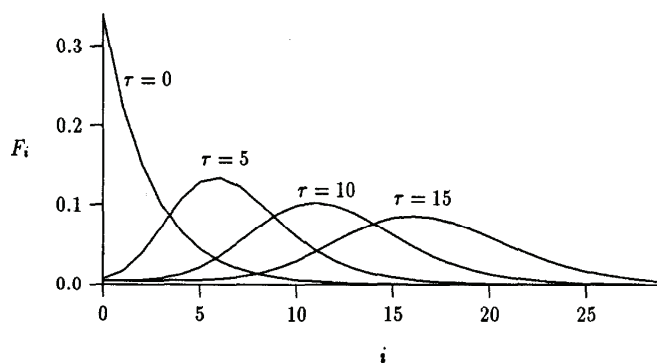


FIGURE 11.5 – Exemple d'une distribution "mismatch", présentant la fréquence du nombre de différences nucléotidiques par paires de séquences, et traduisant une croissance populationnelle par la présence de pics successifs formant des "vagues".

Il apparaît ainsi que les populations d'étrilles européennes conservent aujourd'hui très clairement une signature de population en expansion, observée chez de nombreuses espèces grâce au marqueur COI en particulier. Ce résultat est supporté par l'ensemble des analyses démographiques réalisées à partir des données mitochondriale — le réseau d'haplotypes "star-like", les indices démographiques (D , FS , R_2), et les distributions mismatch. Cette observation semble indiquer un effet limité des activités de pêche sur les stocks d'étrille de notre zone d'étude ou tout du moins pas assez marqué pour masquer l'expansion démographique. Par ailleurs, l'intensité des pressions de pêche ou encore la nature de l'activité pratiquée (récréative ou commerciale) ne montrent pas d'impacts différentiels sur les niveaux de variabilité génétique des populations, renforçant cette première hypothèse. Cependant, un certain nombre d'études passées se sont inquiétées de la diminution des stocks, et ce notamment en Galice (González-Gurriarán 1985; Lee et al. 2006), et les niveaux de diversité mo-

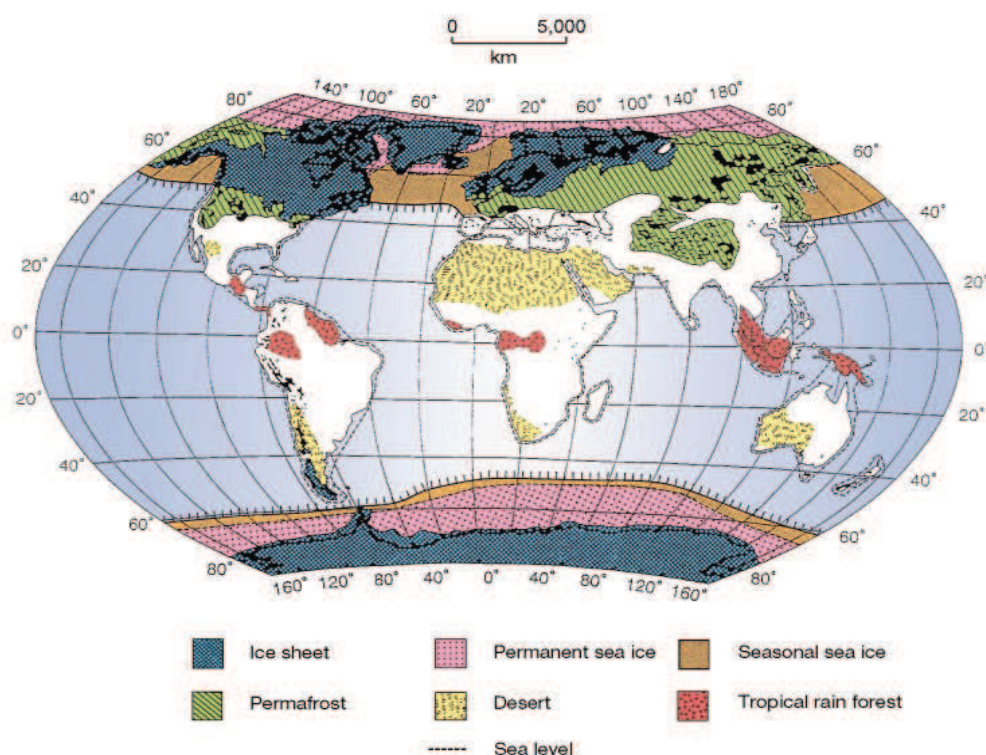


FIGURE 11.6 – Couverture glaciaire à la fin de la dernière glaciation du Pléistocène. L'Europe était alors majoritairement recouverte par la calotte glaciaire tandis que les eaux Atlantiques du littoral Européen se caractérisaient par la présence d'une banquise saisonnière. Source : Hewitt (2000)

dérés, bien que comparables à ceux de l'étude de Sotelo et al. (2009), paraissent relativement faibles vis à vis des autres espèces de portunides Européens non exploités. D'autres conséquences évolutives attribuées à une surexploitation se doivent, de plus, d'être prises en considération. De nombreuses espèces de décapodes exploitées exhibent ainsi par exemple une réduction de leur taille à maturité permettant un accès plus rapide à la reproduction (on peut notamment citer l'exemple d'*Homarus americanus* dont la taille à maturité chez les femelles a récemment chuté (Landers Jr et al. 2001)). De la même façon, la sélection des individus de grande taille pour la commercialisation, tend à provoquer une diminution de la taille moyenne chez certaines espèces, phénomène notamment démontré chez les crustacés décapodes (voir la figure 11.7). Enfin, le génome de toutes les espèces n'évolue pas à la même vitesse, ni même à une vitesse constante. La diversité génétique modérée pourrait d'ailleurs constituer une vulnérabilité pour l'espèce si la pression de pêche (en augmentant ou non) commençait à avoir un impact sur le stock.

En outre, ces profils de diversité et de démographie se doivent désormais d'être confrontés aux schémas de structure génétique observés au sein de la zone. En effet,

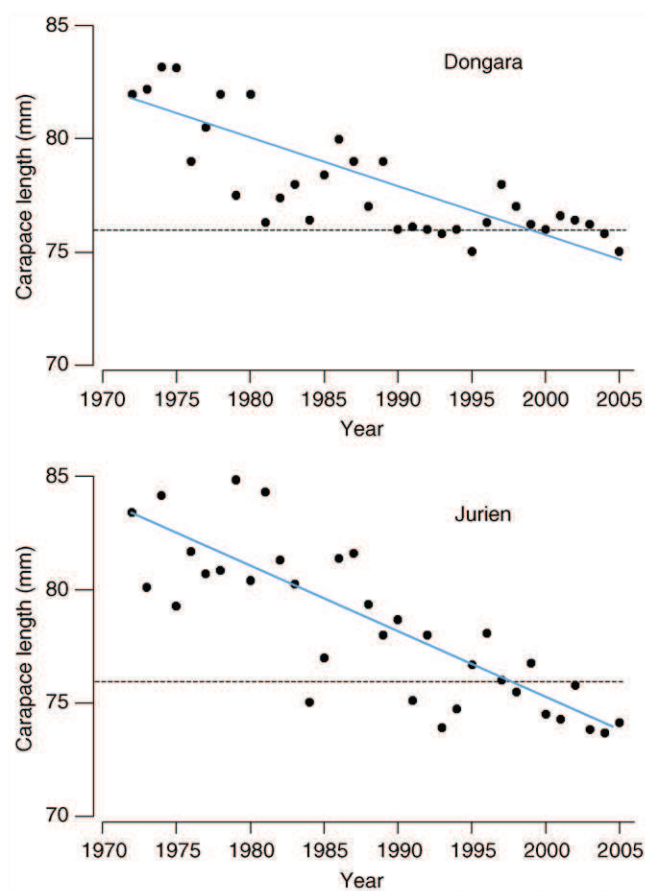


FIGURE 11.7 – Illustration de la diminution de la taille moyenne des homards au niveau de 2 sites est-australiens entre 1972 et 2005 en réponse à une pression de pêche. Source : Melville-Smith and de Lestang (2006)

l'existence de différenciation génétique entre les populations d'étrille peut soulever des problématiques de conservation singulières découlant de la nécessité de concorde entre populations et unité de gestion (Reiss et al. 2009).

Quatrième partie

Connectivité entre populations : structure génétique historique et récente

Analyses statistiques

Différenciation génétique

Afin de rendre compte de la différenciation génétique en présence à l'échelle de la zone, les F_{ST} par paires de populations ont été calculés, sur la base des données mitochondriales avec le logiciel **Arlequin v 3.11** (Excoffier et al. 2005). 1000 permutations des haplotypes entre les sites ont permis l'évaluation de la significativité de ces valeurs. Les F_{ST} par paires de populations ont également été calculés pour les marqueurs microsatellites à l'aide du logiciel **GENETIX v 4.05.2** (Belkhir et al. 1996–2004). Une analyse factorielle des correspondances (AFC), se basant sur les données alléliques de chaque individu a également été réalisée avec le logiciel **GENETIX** afin de représenter une éventuelle divergence entre individus au sein des sites et entre sites.

Isolement par la distance

Sous un modèle de dispersion principalement linéaire, le long des côtes par exemple, la distance génétique séparant deux sites est censée être proportionnelle à la distance géographique les séparant. Afin de tester cet attendu théorique, nous avons calculé les distances géographiques et génétiques entre toutes les paires de sites.

- Les distances géographiques entre paires de sites d'échantillonnage ont été calculées avec le logiciel **R 2.14.1** à l'aide du package **gdistance** (van Etten 2011). Les distances géographiques considérées correspondent aux distances les plus courtes possibles en tenant compte à la fois de la courbure de la Terre et du trait de côte. Seuls les trajets en mer sont bien évidemment possibles, mais il n'a pas été tenu compte de la courantologie.

- Les distances génétiques ont été estimées par $\frac{F_{ST}}{1-F_{ST}}$, mesure traditionnellement utilisée pour tester l'isolement par la distance.

Enfin, les données n'étant pas indépendantes, un test de Mantel a été réalisé afin d'évaluer le niveau de corrélation entre la matrice des distances génétiques et la matrice des distances géographiques.

Structure génétique : inférences bayésiennes

L'utilisation des statistiques F pour inférer la structure génétique des populations présente un inconvénient majeur : l'utilisateur est contraint de définir des groupes d'individus *a priori* afin de mesurer l'importance du niveau de différenciation génétique existant entre eux. Le choix des groupes est généralement empirique et reflète souvent la stratégie d'échantillonnage mise en place : à chaque site d'étude correspond souvent un groupe d'individus. Or si les groupes sont mal choisis, par exemple si des individus de plusieurs populations distinctes co-existent au sein d'un même site d'échantillonnage (*i.e.* populations sympatriques), la structure ne peut pas être inférée correctement. Les méthodes d'inférences bayésiennes permettent de s'affranchir de ce problème. Elles fonctionnent généralement en deux temps :

1. Tout d'abord, un algorithme permet de déterminer quel nombre de populations est le plus vraisemblable. Les critères utilisés pour déterminer ce paramètre essentiel diffèrent selon les logiciels (*i.e.* Bayesian Information Criterion ou BIC, maximum de vraisemblance, maximum de parsimonie...).
2. Dans un second temps, l'algorithme calcule, pour chaque individu du jeu de données, les probabilités d'appartenance à chacune des populations inférées.

Trois logiciels implémentant 3 algorithmes différents ont été utilisés pour inférer la structure génétique grâce aux données microsatellites :

- **Structure** 2.3.4 (Pritchard et al. 2000; Hubisz et al. 2009)
- **Geneland** 4.0.2 (Guillot et al. 2005a,b)
- **TESS** 2.3 (Durand et al. 2009).

Ces trois logiciels utilisent des algorithmes probabilistes qui reposent sur l'implémentation de méthodes de Monte Carlo à Chaines de Markov (MCMC). Toutefois, **Geneland** et **TESS** permettent de réaliser des analyses de "génétique des paysages" ou *landscape genetics*. Ces méthodes prennent en compte l'information géographique du jeu de données en plus de l'information génétique. Ainsi, outre le génotype multilocus de chaque individu, la position des individus au moment de leur collecte est renseignée. Cette information supplémentaire peut apporter un gain de puissance dans la mesure ou un attendu théorique supplémentaire peut maintenant être utilisé

pour inférer la structure génétique : deux individus collectés à une distance faible ont plus de chance d'appartenir à la même population que deux individus collectés à une grande distance l'un de l'autre. Tout comme pour le logiciel **Structure**, ces approches de *landscape genetics* permettent de déterminer (i) le nombre de populations le plus probable et (ii) les probabilités individuelles d'appartenance à chaque population inférée. Mais elle permettent en outre de générer des cartes de probabilités rendant compte du contour probable de chaque population inférée. Les paramètres utilisés par les trois logiciels sont décrits ci-dessous :

- **Structure**. Contrairement aux autres logiciels, le nombre de populations le plus vraisemblable (noté K) n'est pas déterminé automatiquement par le programme. Il convient au contraire de fixer K au préalable puis d'estimer la vraisemblance des simulations. Selon Pritchard et al. (2000), la meilleure valeur de K est obtenue lorsque la probabilité postérieure des données sachant K ($Pr(X|K)$, noté $\ln P(D)$) est maximale, et lorsque la variabilité inter-simulations de cette grandeur est la plus faible. Il convient donc de réaliser plusieurs simulations pour chaque valeur de K testée. Nous avons également utilisé une autre méthode (méthode du ΔK) proposée par Evanno et al. (2005) pour corriger certains biais liés à l'interprétation de $\ln P(D)$. Cette méthode repose également sur la vraisemblance puisqu'il s'agit de calculer le taux de variation de second ordre de $\ln P(D)$, et elle a la particularité d'afficher un pic évident au niveau de la valeur de K la plus vraisemblable.

Nous avons donc réalisé 10 simulations pour chaque valeur de K comprise entre 1 et 10. Pour chaque simulation, la chaîne de Markov compte 250000 étapes. Les 50000 premières étapes n'ont pas été retenues pour les inférences afin de s'affranchir des conditions initiales. Enfin, le modèle utilisé pour le calcul des fréquences alléliques considère que les fréquences alléliques sont corrélées entre populations.

- **Geneland**. Ici, le logiciel fait varier librement le nombre de populations K en cours de simulation afin d'en identifier le nombre le plus vraisemblable. Le K le plus vraisemblable correspond à la valeur utilisée la plus fréquemment par la chaîne de Markov et il sert de base aux calculs de l'assignation des individus dans chaque population inférée. Les paramètres utilisés sont les suivants : longueur de la chaîne de Markov : 100000 étapes. Étapes retenues pour les inférences : $\frac{1}{100}$. Les premières étapes de simulation (20% des étapes) ont également été éliminées afin de s'affranchir des conditions initiales. Deux modèles ont été utilisés pour le calcul des fréquences alléliques : fréquences indépendantes ou non entre les populations. Enfin, l'algorithme implémenté

dans **Geneland** reposant sur des méthodes probabilistes, il est important de s'assurer de la répétabilité des résultats obtenus. Les analyses ont donc été réalisées 30 fois dans les mêmes conditions afin de s'assurer de la convergence des résultats.

- **TESS**. Le fonctionnement de ce logiciel est très similaire à celui de **Geneland** en terme de philosophie et de résultats produits. Deux différences sont toutefois à noter : (i) le critère de choix du meilleur K est le BIC (Bayesian Information Criterion) et (ii) l'algorithme utilisé est totalement différent de celui de **Geneland**.

Tests d'assignation

Sur la base des données microsatellites, des tests d'assignation ont été réalisés avec le logiciel **Geneclass 2** (Piry et al. 2004), qui permet la compilation d'un certain nombre de critères d'assignation génétique pour affecter ou non un individu à une population d'origine. Ces tests se basent sur des algorithmes de ré-échantillonnage qui donnent pour chaque individu la probabilité d'être issu d'une autre population de référence ou d'être issu de la population d'où il a été échantillonné.

13

Résultats

Une bonne gestion de la ressource requiert également une connaissance globale de la connectivité entre les différentes populations de l'espèce exploitée. En effet, les populations isolées sont d'autant plus vulnérables aux pressions d'origine anthropique en raison de leur incapacité à se renouveler par l'apport de nouveaux migrants. Par ailleurs, les outils de génétique des populations permettent d'obtenir une vision évolutive des paramètres connectant les populations et ainsi d'inférer les structures populationnelles historiques et récentes observées à l'échelle de la zone d'étude. La comparaison des résultats obtenus avec les deux types de marqueurs prend ici tout son sens, permettant de mettre en exergue des schémas de structure différentiels.

13.1 Structure génétique inférée à partir des données mitochondriales

Les F_{ST} par paires de populations évalués à partir des données mitochondriales révèlent une quasi-absence de structure génétique à l'échelle de la zone d'étude (tableau 13.1 et figure 13.1). Sur l'ensemble des valeurs calculées, seule une faible proportion d'entre elles (18%) sont ainsi significatives (les F_{ST} significatifs sont représentés par les carrés noirs dans la figure 13.1). En outre, une large majorité d'entre elles implique la population de Saint-Vaast, site le plus à l'est de notre aire d'échantillonnage, résultat témoignant de la différenciation génétique existant entre cette population et le reste des sites étudiés. De la même façon, les sites échantillonnés au niveau du Golfe de Gascogne présentent une structure génétique faible avec les sites intertidaux. Ils ne présentent, cependant, aucune différenciation avec les autres sites subtidaux. L'homogénéité génétique, caractéristique de la zone, s'observe à une

grande échelle spatiale, certains sites séparés par plus de 2000km ne montrant aucune évidence de structure (il n'existe par exemple pas de signature de structuration génétique entre les populations de Skye, au Royaume-Uni et Estoril, au Portugal). Cette absence de différenciation génétique sur de grandes distances corrobore l'idée d'une libre circulation des individus (adultes ou juvéniles) sur une grande partie de l'aire de distribution de l'espèce. D'autre part, la population de Saint-Vaast, site le plus oriental de notre aire d'étude, constitue ainsi la seule population intertidale génétiquement différenciée du reste de nos sites, exhibant des F_{ST} forts et significatifs suggérant l'existence d'une barrière aux flux de gènes au niveau de la pointe du Cotentin.

Tableau 13.1 – F_{ST} par paires calculés à partir des données mitochondriales. Les astérisques signalent les valeurs de F_{ST} significatives au seuil $\alpha = 5\%$

	SKY	DUN	WH	POR	WEM	SVA	CAR	LAN	BRI	PEN	MOE	SGI
SKY	0											
DUN	-0,007	0										
WH	-0,001	-0,010	0									
POR	0,004	-0,000	0,015	0								
WEM	0,001	0,001	0,001	0,012	0							
SVA	0,698*	0,694*	0,693*	0,736*	0,735*	0						
CAR	-0,012	-0,001	-0,004	0,029*	0,014	0,707*	0					
LAN	0,014	-0,002	-0,009	0,022	0,022	0,652*	0,008	0				
BRI	-0,006	0,008	0,011	0,029*	0,020	0,668*	-0,028	0,002	0			
PEN	-0,004	0,006	0,014	0,042	0,034	0,690*	-0,021	0,008	-0,043	0		
MOE	-0,012	-0,012	-0,004	0,012	-0,008	0,727*	-0,013	0,020	-0,004	0,010	0	
SGI	-0,003	-0,001	0,011	-0,013	0,010	0,695*	0,005	0,021	0,006	0,001	0,003	0
NOI	0,001	0,004	0,011	0,001	0,000	0,743*	0,002	0,028*	-0,001	0,001	-0,005	-0,000
OR	0,005	0	0,013	0,015	0,005	0,786*	0,036*	0,027	0,042	0,099	0,006	0,011
SANI	0,012	-0,000	0,001	0,024	0,019	0,750*	0,005	0,001	0,025	0,037	0,014	0,018
BUE	-0,004	0,007	0,007	0,005	0,013	0,644*	-0,017	0,024	-0,015	-0,023	-0,004	0,000
SMA	0,003	-0,007	0,011	-0,008	0,004	0,779*	0,033*	0,025	0,038	0,089	-0,002	-0,000
EST	-0,010	-0,019	-0,015	0,001	-0,001	0,728*	-0,001	-0,006	0,013	0,027	-0,006	-0,003
CHS	0,064	0,002	0,196*	0,007	0,005	0,702*	0,001	0,002	0,003	-0,007	0,009	0,012
LOR	0,013	0,001	0,016*	-0,001	0,015	0,643*	-0,020	0,002	-0,017	-0,038	0,002	0,010
OLE	-0,035	-0,040	-0,027	-0,015	-0,007	0,713*	0,002	-0,022	-0,007	0,006	-0,009	-0,044
BBI	0,052	0,070*	0,099*	0,072*	0,097*	0,649*	0,015	0,069*	-0,015	-0,032	0,064*	0,063
SANS	-0,001	0,018	0,042	0,018	0,030	0,697*	-0,026	0,033	-0,029	-0,031	-0,000	0,015

	NOI	OR	SANI	BUE	SMA	EST	CHS	LOR	OLE	BBI	SANS
SKY											
DUN											
WH											
POR											
WEM											
SVA											
CAR											
LAN											
BRI											
PEN											
MOE											
SGI											
NOI	0										
OLE	0,007	0									
SANI	0,010	0,020	0								
BUE	0,000	0,023*	0,024*	0							
SMA	-0,002	0,000	0,018	0,012							
EST	0,054	0,001	-0,002	0,007	0						
CHS	0,006	0,024	-0,016	0,002	0,011	0,021	0				
LOR	-0,001	0,014	-0,027	0,003	0,001	0,015	-0,059	0			
OLE	-0,001	0,035	0,015	0,012	-0,018	0,029	-0,009	-0,021	0		
BBI	0,067*	0,140*	0,029	0,100*	0,019*	0,130	0,051	0,014	0,036	0	
SANS	0,008	0,054	-0,019	0,035	-0,012	0,049	-0,021	-0,011	0,000	0,011	0

Une étude complémentaire de l'isolement génétique par la distance géographique, analyse permettant de rendre compte de l'augmentation progressive de la structure

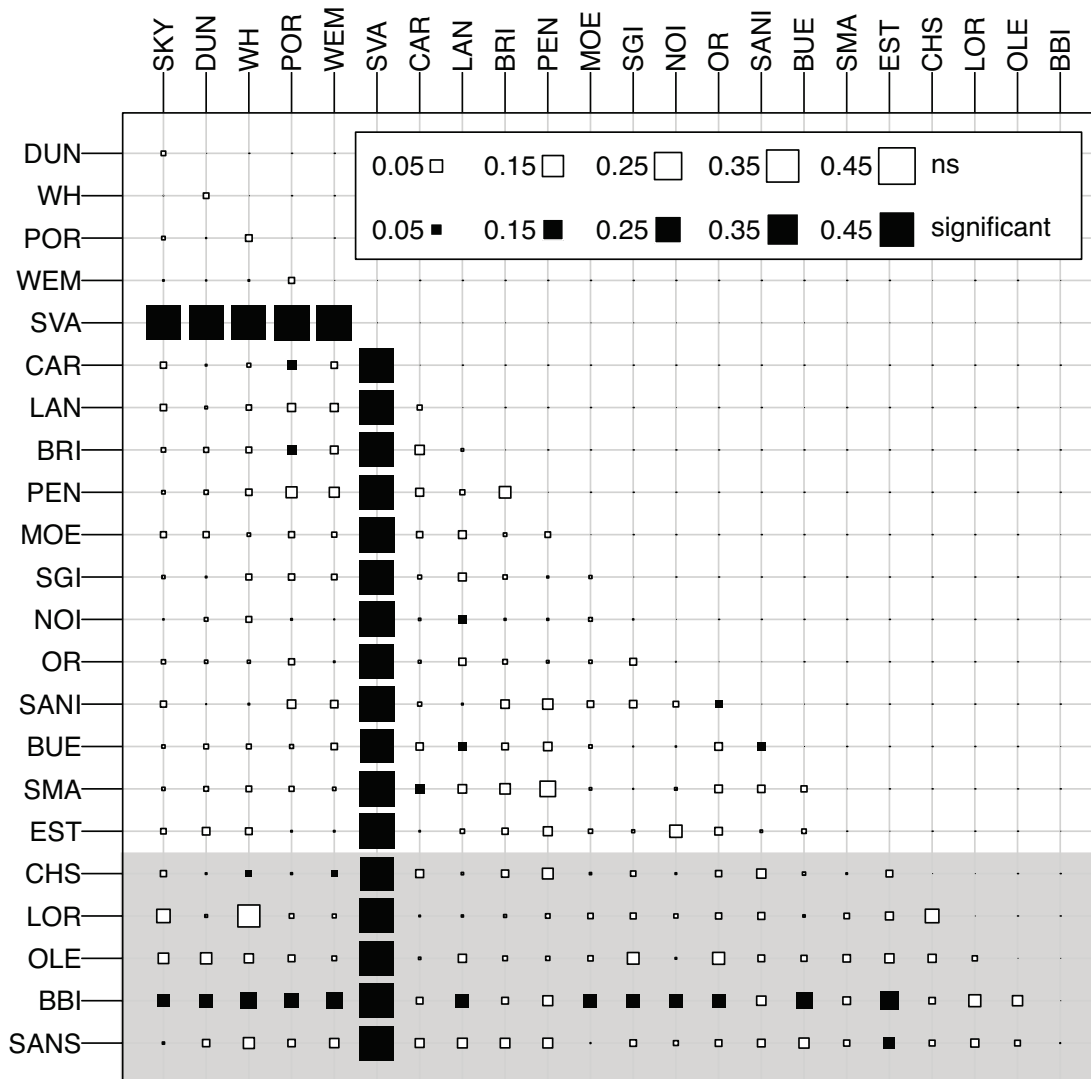


FIGURE 13.1 – F_{ST} par paires calculés à partir des données mitochondriales. La taille des carrés est proportionnelle à la valeur des F_{ST} et la couleur indique la significativité des p -values (blanc pour non significatif et noir pour significatif). La partie grisée correspond aux échantillons intertidaux.

génétique entre populations en relation avec la distance géographique qui les sépare, a également été réalisée à partir de nos données. Les résultats obtenus sont présentés dans la figure 13.2 et ne montrent aucune corrélation entre différenciation génétique et la position relative des sites entre eux, observation confirmée par le test de Mantel réalisé ($Z = 30473$, p -value=0,687).

Enfin, l'analyse bayésienne réalisée à partir des données mitochondriales avec le logiciel *Geneland*, visant à rendre compte de la structure génétique entre populations sans apporter d'informations *a priori*, sur l'origine des échantillons, n'a décelé

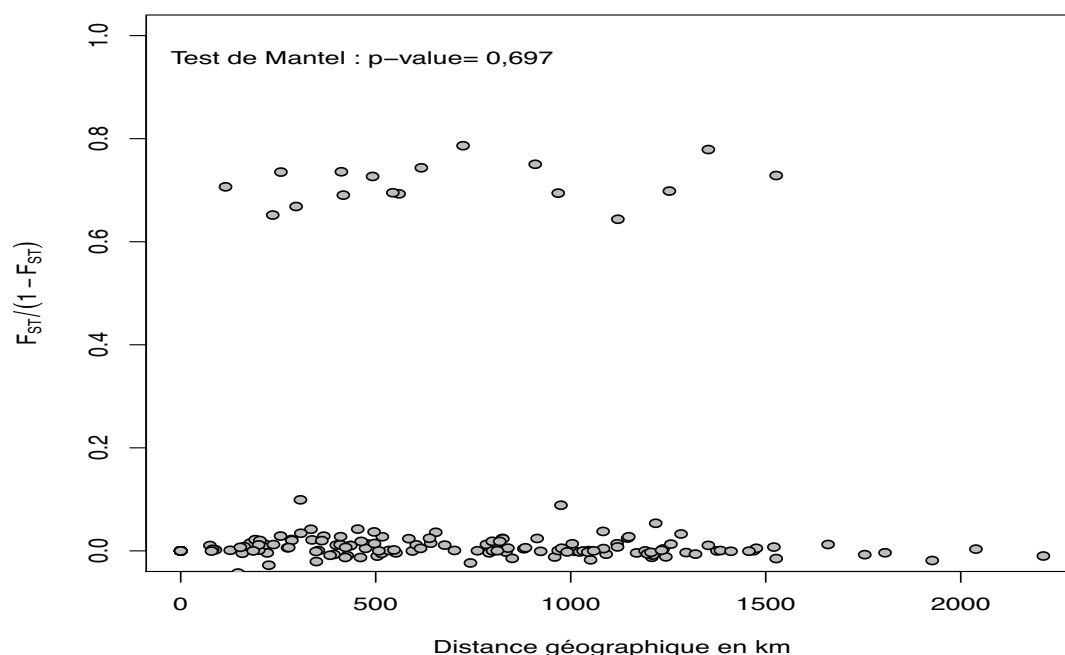


FIGURE 13.2 – Profil d’isolement génétique par la distance géographique obtenu avec les données mitochondriales intertidales. La distance génétique est ici approximée par l’expression $\frac{F_{ST}}{1-F_{ST}}$.

aucune structuration de nos populations d’étrille en Europe. En effet, sur la base de nos données, une seule et unique classe a été inférée (voir la figure 13.3), rassemblant l’ensemble des individus échantillonnés et marquant l’absence de différenciation génétique de la zone. En outre, l’isolement génétique de la population de Saint-Vaast, mis en évidence par les F_{ST} par paires, n’est pas détecté par cette méthode. L’absence de recombinaison caractéristique des marqueurs mitochondriaux soulève une incertitude vis à vis de l’indépendance des loci, hypothèse sur laquelle repose le fonctionnement de **Geneland** et qui peut, en conséquence expliquer la non conformité des résultats obtenus.

Les résultats obtenus par le biais de notre jeu de données de séquences mitochondriales attestent ainsi d’une homogénéité génétique globale à l’échelle de la zone, symptomatique d’une probable libre circulation des individus entre populations. Seule la population de Saint-Vaast se démarque par une différenciation génétique marquée avec l’ensemble des autres sites échantillonnés, ce qui suggère l’existence d’une barrière aux flux géniques au niveau de la pointe du Cotentin. Ce résultat doit maintenant être confronté aux analyses des fragments nucléaires hypervariables qui

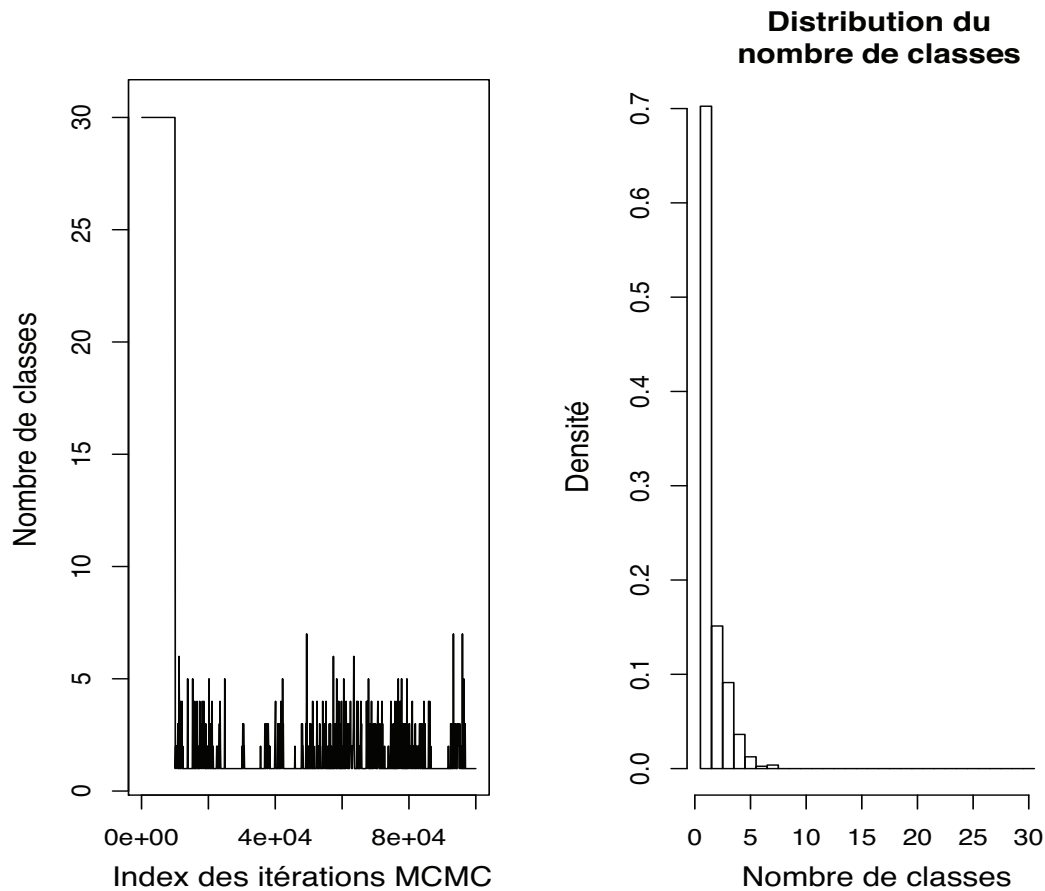


FIGURE 13.3 – Nombre de populations inférées avec le logiciel Geneland à partir des données mitochondriales. La suite des valeurs du nombre de populations inférées à chaque étape de la chaîne MCMC est présentée à gauche, la distribution de ce nombre de populations à droite.

permettent théoriquement une détection plus fine de la structure génétique récente.

13.2 Structure génétique inférée à partir des données microsatellites

Une première analyse de la structure génétique inférée à partir des marqueurs microsatellites a été réalisée par le calcul des F_{ST} par paires de populations, présentés dans le tableau 13.2. La plupart des F_{ST} calculés sont faibles et non significatifs, signature supplémentaire de l'absence de différenciation génétique entre la plupart des sites, déjà observée avec le COI. L'attendu théorique de structure génétique

faible, y compris à grande échelle, pour les espèces à fort pouvoir dispersif semble ainsi conforme à ce que l'on observe pour l'étrille. On note également la présence exclusive de valeurs significatives pour les indices calculés entre la population de Saint Vaast et une majorité des autres sites échantillonnés, confirmant la structure préalablement observée avec les marqueurs mitochondriaux.

Tableau 13.2 – F_{ST} par paires calculés à partir des données microsatellites. Les astérisques représentent les valeurs de F_{ST} significatives au seuil de 5%

	WEM	SVA	CAR	SGI	GRE	JAC	BUE	EST
SKYE	-0.000	0.005	-0.011	0.005	-0.013	-0.004	-0.005	0.001
WEM		0.035*	0.007	-0.001	0.010	0.009	0.007	-0.013
SVA			0.002	0.032*	0.005	0.031*	0.014*	0.031*
CAR				0.009	-0.012	0.007	0.003	0.007
SGI					-0.001	0.004	-0.003	-0.009
GRE						-0.012	-0.007	-0.005
JAC							-0.001	0.009
BUE								0.012

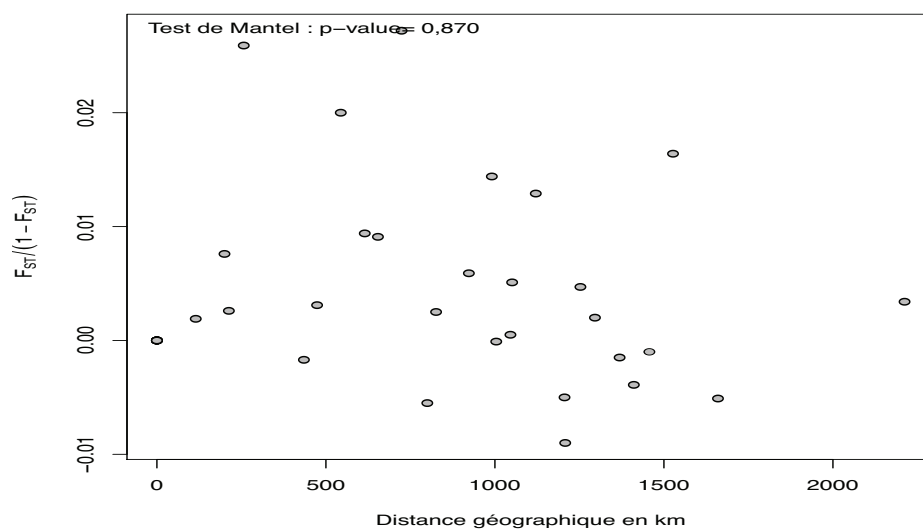


FIGURE 13.4 – Profil d'isolement génétique par la distance géographique obtenu avec les données microsatellites. La distance génétique est ici approximée par l'expression $\frac{F_{ST}}{1-F_{ST}}$.

La figure 13.4 présente le profil d'isolement génétique par la distance établi sur la base des données microsatellites. On remarque à nouveau l'absence de tendance

générale impliquant une concordance entre structure génétique et distances géographiques. Ces résultats ont été confirmés par un test de Mantel, test de corrélation des deux matrices de distances (p -value=0,870).

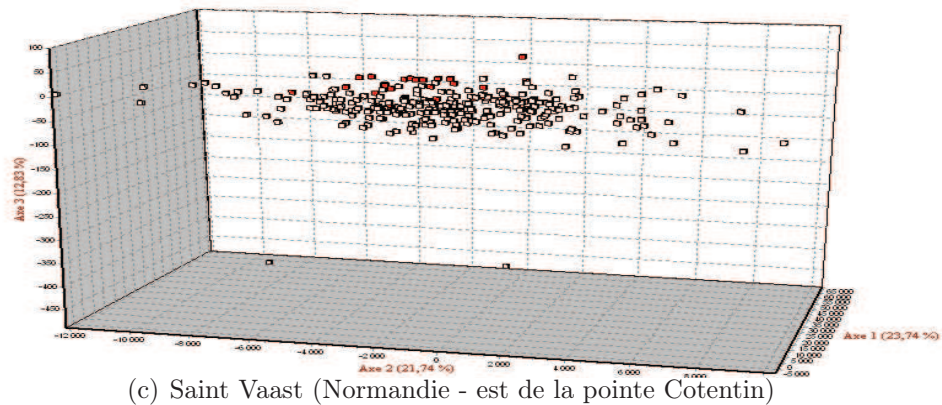
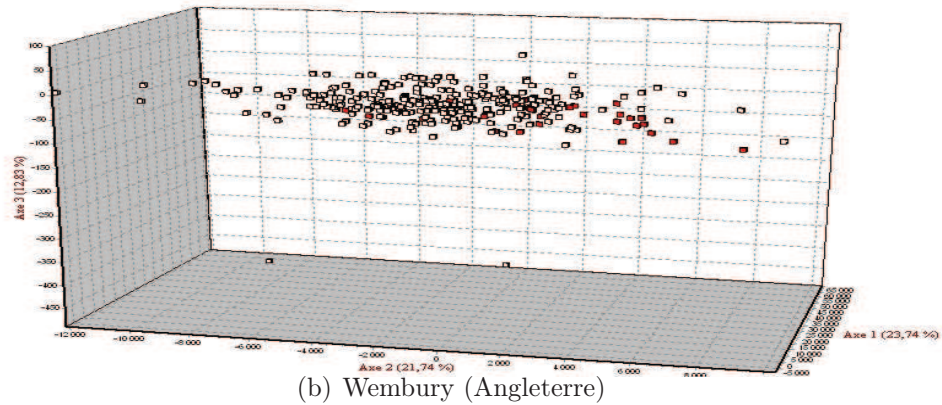
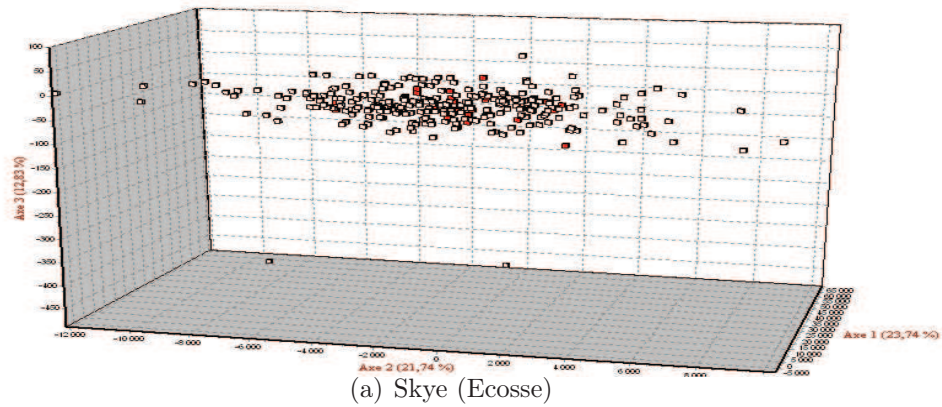
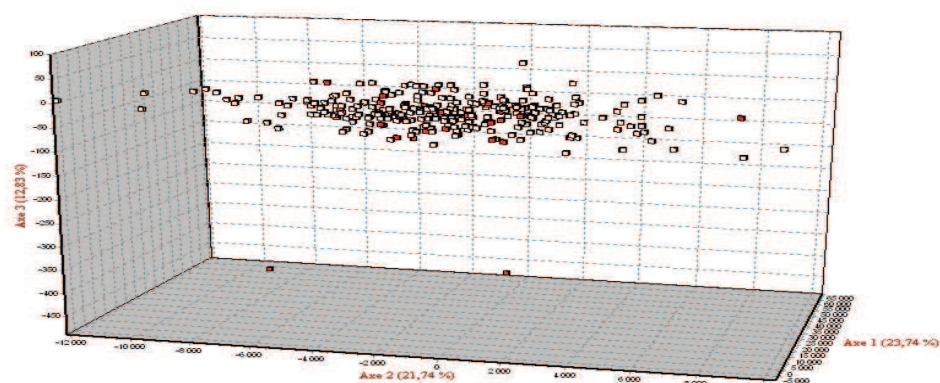
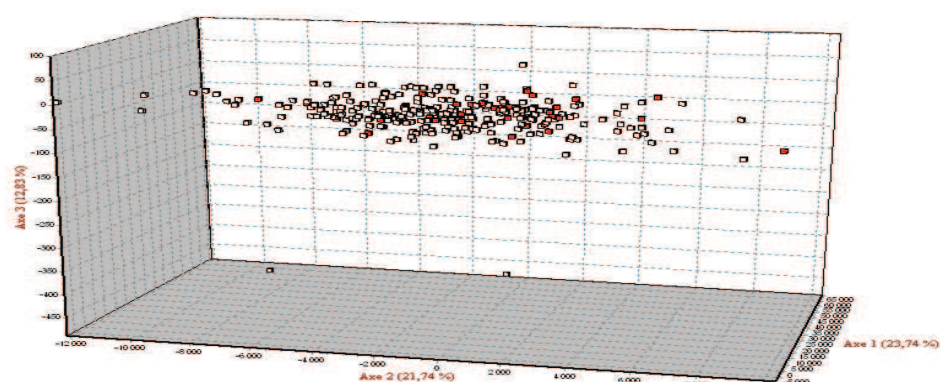


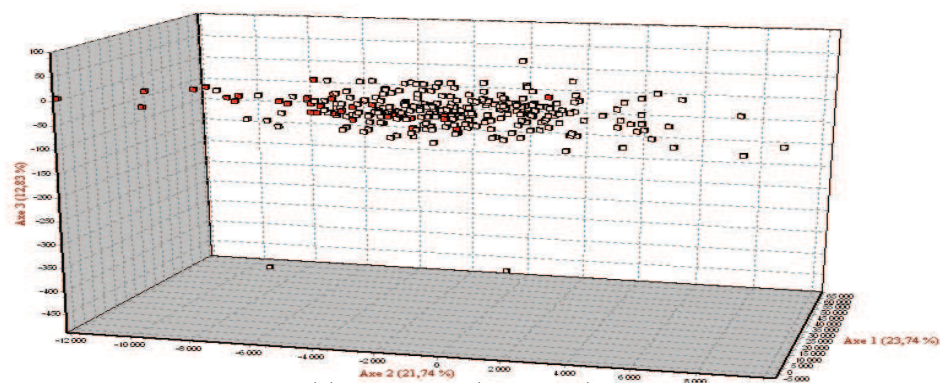
FIGURE 13.5 – Analyse factorielle des correspondances. Chacun des points figure un individu, les points rouges représentent les individus d'un site donné.



(a) Carteret (Normandie - ouest de la pointe Cotentin)



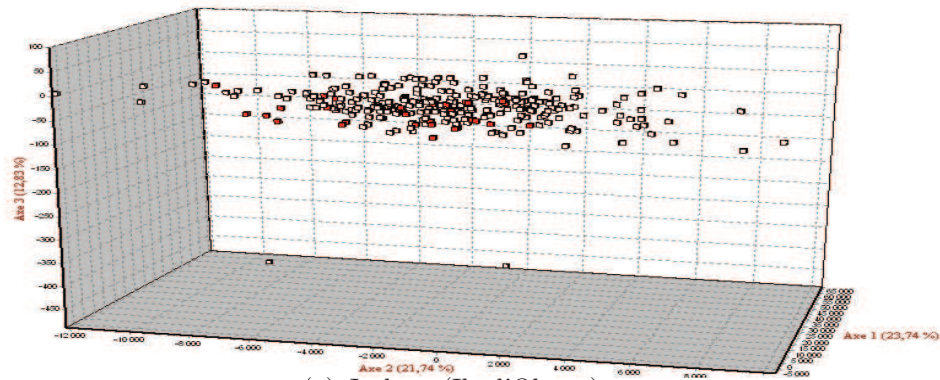
(b) Saint Gildas (Bretagne)



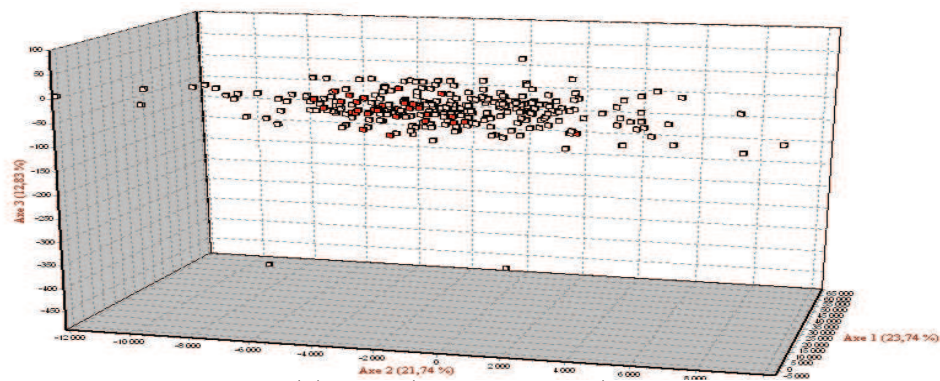
(c) Grenettes (Ile de Ré)

FIGURE 13.6 – Analyse factorielle des correspondances. Chacun des points figure un individu, les points rouges représentent les individus d’un site donné.

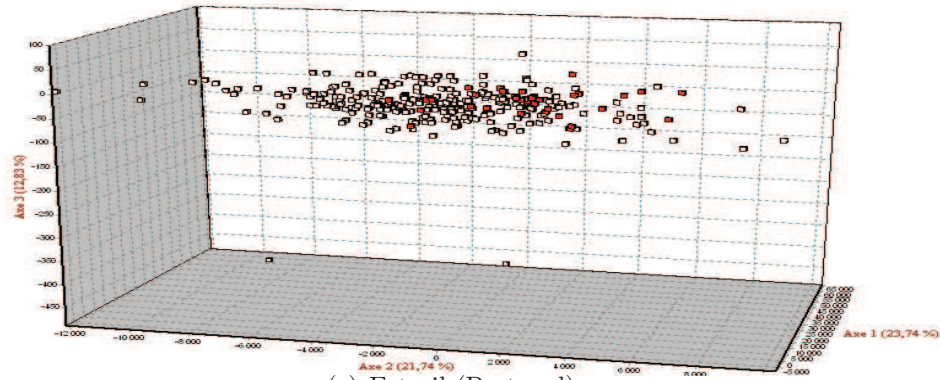
Cette absence de différenciation génétique est également supportée par les résultats obtenus avec les analyses factorielles des correspondances réalisées et présentées sur les figures 13.5, 13.6, 13.7. Chacune des populations mise en avant montre ainsi une forte dispersion de ses individus dans le nuage de point total, illustrant l’absence d’isolement génétique des populations. On peut cependant noter un léger regroupement des individus de la population de Saint-Vaast.



(a) Jachère (Ile d'Oléron)



(b) Bueu (Galice, Espagne)



(c) Estoril (Portugal)

FIGURE 13.7 – Analyse factorielle des correspondances. Chacun des points figure un individu, les points rouges représentent les individus d'un site donné.

Toutefois, les tests de déviation à l'équilibre d'Hardy-Weinberg réalisés sur nos loci microsatellites montrent que 6 sites sur les 9 étudiés présentent un écart significatifs au seuil $\alpha = 5\%$ (p -values comprises entre 0,002 et 0,04), à savoir les sites de Skye, Wembury, Saint-Vaast, Carteret, Saint-Gildas et Bueu. Pour comprendre cet écart, les indices F_{IS} par locus et par populations ont été calculés et sont exposés dans le tableau 13.3. Sur l'ensemble des populations, Skye, Carteret et Bueu

montrent des valeurs de F_{IS} positives et significatives, liées au déficit en hétérozygotes associé au loci nec10 et nec21 pour Skye, nec11, nec21 et nec41 pour Carteret et nec21 pour Bueu. Ces résultats supposent ainsi l'existence d'une structuration partielle des populations étudiées.

Tableau 13.3 – F_{IS} par locus et par populations

	nec03	nec10	nec11	nec20	nec21	nec33	nec37	nec41	nec42	nec48	total
SKY	0.009	0,252*	0,226	0.130	0,364*	0.075	0.041	0,076	0.063	0.166	0,151*
WEM	0.091	0.138	-0,187	0.214	0,310*	0.008	-0.077	0.194	-0.440	0.228	0,072
SVA	-0.158	0,173	-0,066	0.015	0,340*	0.005	-0.198	0,185	0.167	0.022	0,070
CAR	0.102	-0,119	0,252*	0.063	0,220*	-0.135	-0.030	0,269*	-0.040	-0.068	0,076*
SGI	-0.333	-0,041	0,036	0.213	0,550*	-0.039	-0.307	0,165	0.079	-0.094	0,055
GRE	-0.273	-0,005	0,714	0.194	0,310*	-0.164	0.166	0,104	-0.260	0.000	0,111
JAC	-0.263	0.168	0,258	-0.127	0,331*	0.044	-0.344	0,104	0.056	-0.023	0,041
BUE	-0.307	-0,002	0,342	0.048	0,583*	0.153	-0.129	-0,080	-0.151	0.291	0,084*
EST	0.100	0,162	0,106	0.044	0,324*	-0.072	0.237	-0,134	-0.336	-0.075	0,066

Les schémas de structure populationnelle inférés avec le logiciel **Geneland** diffèrent également des précédentes conclusions. Deux classes distinctes ont ainsi été identifiées (figure 13.8), sans regroupement *a priori* des individus, suggérant l'existence de différenciation génétique au sein de notre zone. La carte des probabilités postérieures d'appartenance de chacune de nos populations aux deux classes définies par **Geneland** est présentée en figure 13.9. Les sites de Skye, Saint-Vaast, Carteret et Penmarc'h constituent la première classe tandis que la seconde est composée des sites de Wembury, Saint-Gildas, des deux sites des îles de Ré et Oléron, Bueu et Estoril.

Les analyses réalisées avec le logiciel **Tess**, confirment la structure observée avec **Geneland**. En effet, l'ensemble des données est également regroupé en deux classes et l'assignation des individus échantillonnés, présentée en figure 13.10 montre une répartition similaire des individus, les sites de Skye, Saint-Vaast, Carteret et Penmarc'h constituant un groupe et les sites de Wembury, Saint-Gildas, Les Grenettes, la Jachère, Bueu et Estoril, le second.

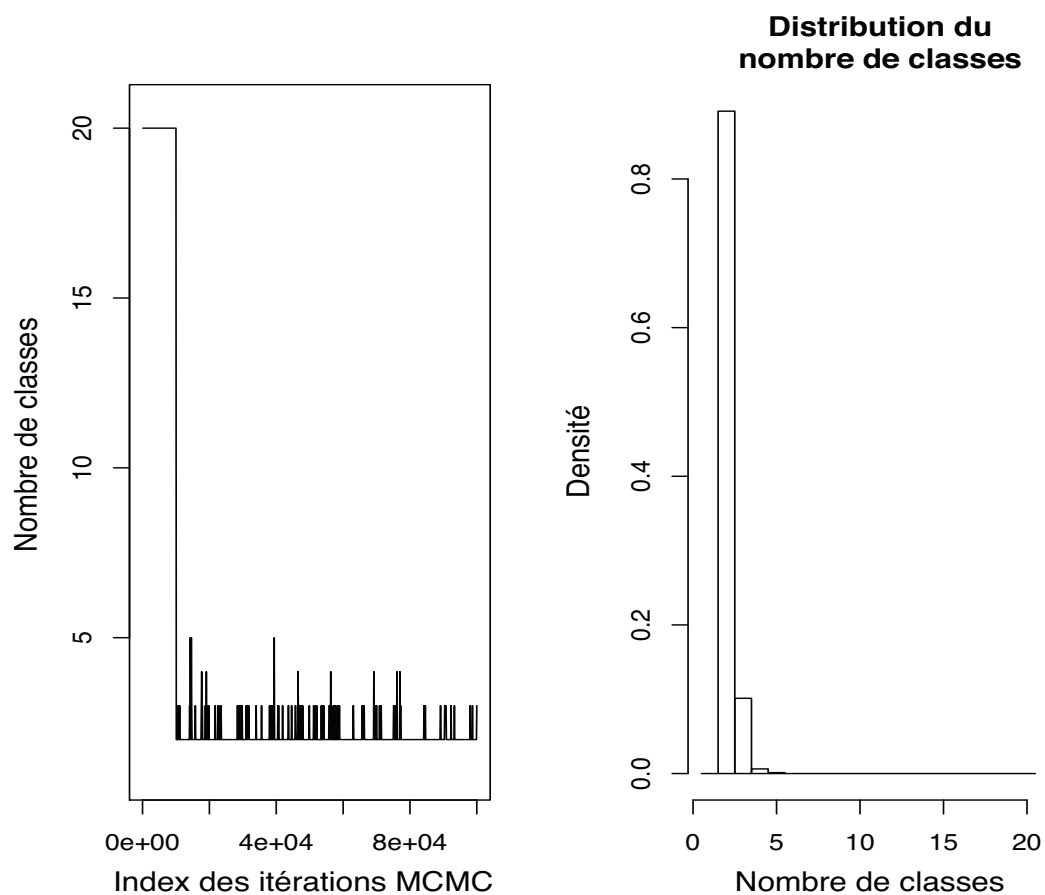


FIGURE 13.8 – Nombre de populations inférées avec le logiciel Geneland à partir des données microsatellites. La suite des valeurs du nombre de populations inférées à chaque étape de la chaîne MCMC est présentée à gauche, la distribution de ce nombre de populations à droite.

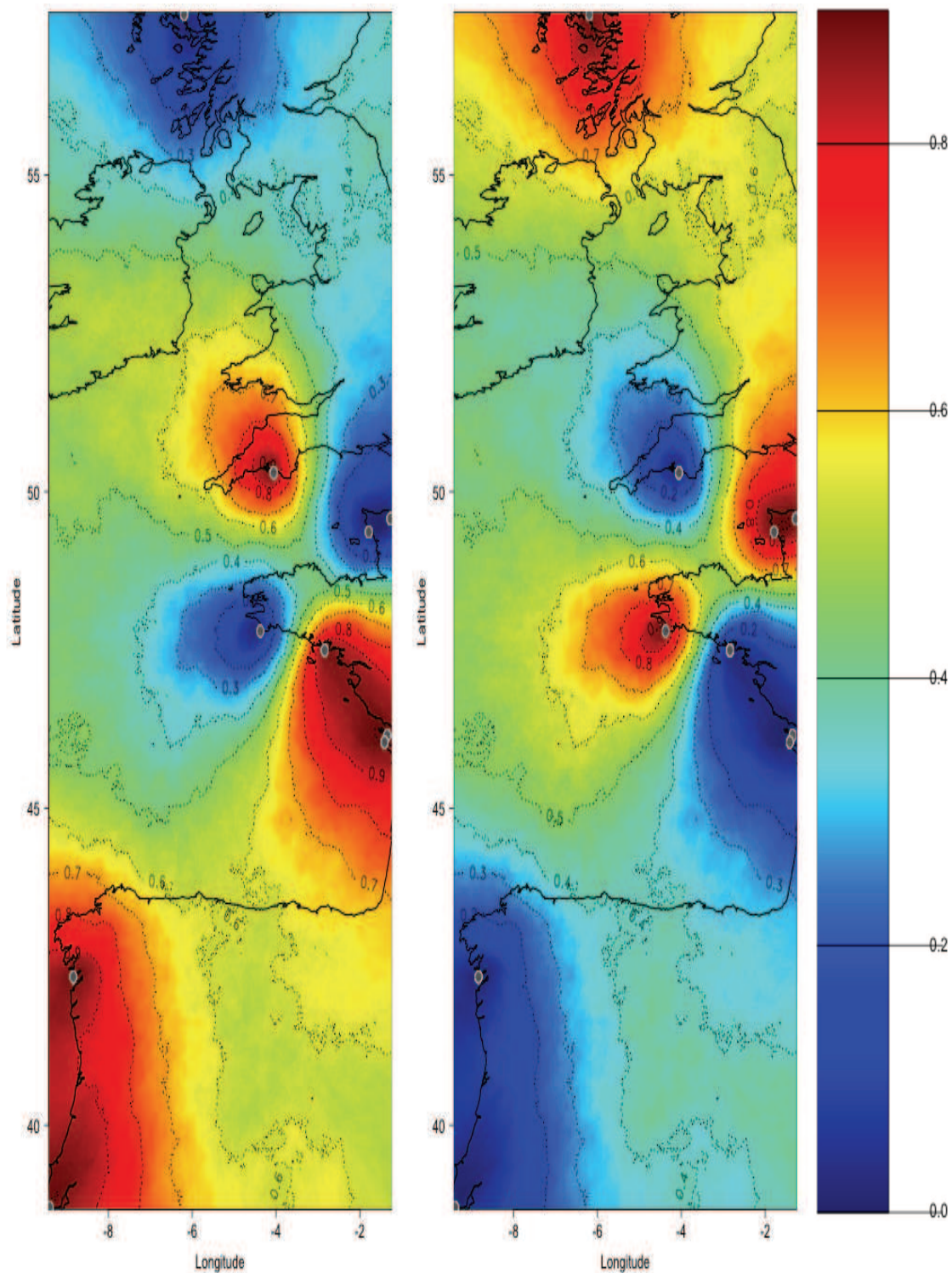


FIGURE 13.9 – Carte des probabilités postérieures d'appartenance aux deux groupes identifiés par Geneland pour les 10 populations étudiées.

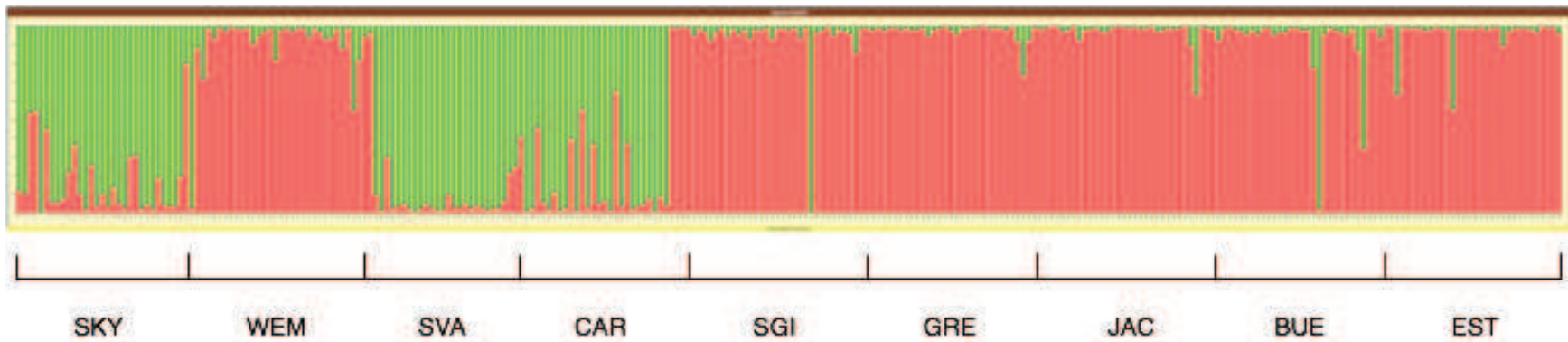


FIGURE 13.10 – Résultats obtenus avec le logiciel Tess représentant pour chaque individu de chacun de nos sites la probabilité d'appartenance à des clusters précédemment définis. Ici, deux clusters ont été considérés. Chaque barre verticale représente un individu pour lequel l'information génétique et géographique a été utilisée par le logiciel TESS. Pour chaque individu, ce graphique indique la probabilité d'appartenance à l'une des deux populations inférées par le logiciel TESS. Les individus sont regroupés selon leur site d'échantillonnage.

13.3 Migration et tests d'assignation

Les tests d'assignation d'individus aux différents sites d'études réalisés avec le logiciel **Geneclass2** ont donné les résultats présentés en figure 13.11. Pour la grande majorité des individus provenant d'un site donné, les tests renvoient une forte proportion d'auto-assignation, indiquant un recrutement proche du lieu d'émission. En outre, la proportion des individus présentant une signature caractéristique d'un autre site est faible, traduisant d'un mélange existant mais limité. La population de Saint-Vaast, en dépit de son isolement génétique, présente un profil d'assignation similaire à ceux des autres sites, avec une forte auto-assignation et une petite proportion d'un mélange d'individus d'autres populations. Par ailleurs, cette population fournit elle-même un certain nombre d'individus au reste de la zone. De manière générale, le résultat dominant de ces tests d'assignation est la forte part d'auto-assignation mise en évidence pour l'ensemble des sites, qui en dépit de l'attendu théorique d'une dispersion sur de larges distances, n'est en réalité pas rare pour les organismes à fort pouvoir dispersif.

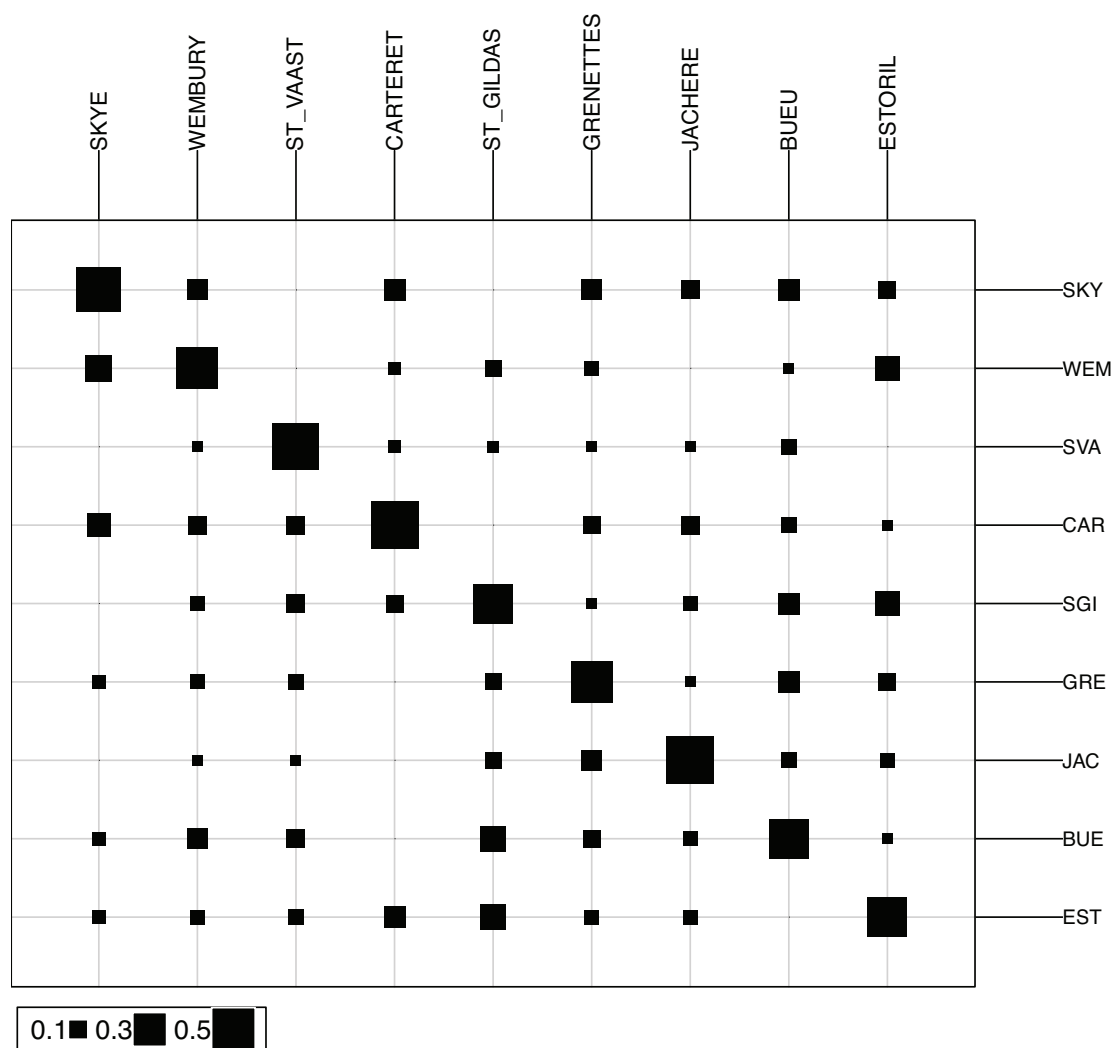


FIGURE 13.11 – Résultats des tests d'assignation d'individus aux différents sites d'étude réalisé avec le logiciel **Geneclass2**. Les individus issus d'un site, présentés en colonne, sont assignés aux autres sites potentiellement source, présentés en ligne.

Connectivité à l'échelle européenne, évidence d'une structuration récente

La bonne compréhension de la connectivité génétique entre populations d'une espèce à l'échelle de son aire de répartition est devenue un aspect majeur pour appréhender les menaces pesant sur la biodiversité marine, et constitue également une préoccupation d'importance croissante pour les problématiques de conservation (Jones et al. 2007). La détection d'une structuration des populations, une limitation des échanges génétiques, constitue, de fait, un enjeu particulier en raison de son implication potentielle dans les risques d'extinction, en particulier chez les espèces exploitées (Frankham 2006). En effet, les échanges entre populations peuvent notamment permettre de compenser des effets délétères en termes de démographie et de diversité génétique occasionnés par les activités de pêche (Avisé 1998). En milieu marin, les échanges génétiques sur de longues distances sont en grande majorité portés par la phase larvaire pélagique caractéristique de nombreuses espèces. Cependant, en dépit de l'apparente libre circulation océanique des individus ou particules, les barrières génétiques, vectrices de différenciation entre populations d'une même espèce, ne sont pas rares et les causes possibles d'une telle structure présentent de multiples origines difficiles à mettre en avant — géographie du milieu (Burton 1998), caractéristiques hydrodynamiques de la zone (Patarnello et al. 2007), comportements des espèces (Kingsford et al. 1991)... Evaluer la structure des stocks constitue, de ce fait, un prérequis essentiel à la mise en place des outils de gestion (Begg et al. 1999).

Les analyses de structure génétique réalisées à partir des données mitochondriales, révèlent une quasi homogénéité génétique à l'échelle de notre zone d'intérêt de la pointe de l'île de Skye, en Ecosse, jusqu'au sud du Portugal. Ainsi les valeurs de F_{ST} par paires de population calculées s'avèrent pour la plupart non significatives, traduisant l'existence de flux de gènes importants entre les populations. L'hypo-

thèse d'échanges libres entre les populations subtidales et intertidales et par ailleurs confirmée par l'absence de différenciation génétique entre ces deux zones. Seul le site "Golfe de Gascogne, BBI" présente une signature d'isolement génétique vis-à-vis d'une majorité de sites intertidaux, particularité probablement liée à la fois à l'échantillonnage sur une échelle spatiale large (la plus vaste de notre étude) ainsi qu'à la faible taille de l'échantillon collecté ($n=15$, l'une des plus faibles de notre échantillonnage). Certaines caractéristiques comportementales de l'espèce peuvent partiellement expliquer l'homogénéité génétique observée entre l'estran et la zone subtidale, les femelles migrant vers les profondeurs au moment de la ponte tandis que les juvéniles remontent vers la côte pour se nourrir (Wilhelm 1995). Cette liaison entre les deux zones nous invite, par conséquent, à considérer les stocks subtidaux et intertidaux comme une seule unité de gestion.

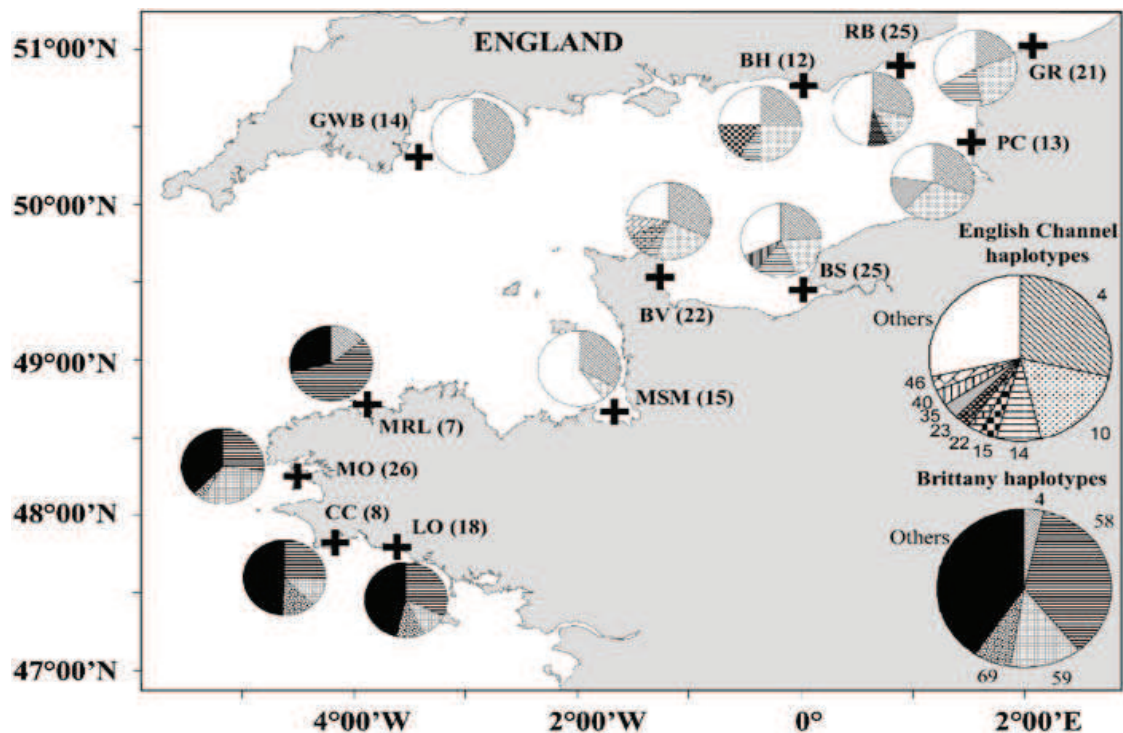


FIGURE 14.1 – Carte illustrant la distribution des haplotypes identifiés pour *Pectinaria koreni* montrant une rupture génétique au niveau de la Bretagne. Source : Jolly et al. (2004)

A l'échelle de la zone considérée, un grand nombre de barrières potentielles aux flux de gènes ont, par le passé, été identifiées pour une large gamme d'espèces marines et certaines régions de notre aire d'étude semblent ainsi à même d'abriter une rupture aux échanges génétiques pour *Necora puber*. L'une des barrières biogéographiques les plus couramment identifiée en Europe se trouve au niveau de la pointe

bretonne qui constitue une zone de transition entre les eaux tempérées des côtes Atlantiques françaises et les eaux plus froides au nord, et représente de fait une frontière potentielle de différenciation génétique (Jolly et al. 2004) (voir la figure 14.1). L'existence de cette barrière aux flux de gènes a ainsi été mise en évidence chez un certain nombre d'espèces marines (*Hydrobia spp.* (Wilke and Pfenninger 2002), *Macoma balthica* (Becquet et al. 2012)...). D'autre part, la région des Landes et ses habitats sableux peu propices à l'étrille semblent aussi constituer une zone de rupture potentielle aux flux de gènes pour l'espèce. Enfin, la Manche se caractérise par une délimitation forte en un certain nombre de provinces (Dauvin 2012), hypothétiquement structurantes pour les populations trouvées de part et d'autre. Les schémas de structure mis en évidence avec les marqueurs mitochondriaux révèlent pourtant une absence globale de différenciation génétique dans notre aire d'étude, résultats en accord avec l'attendu théorique pour une espèce possédant un potentiel de dispersion important (Palumbi 1994). Sur la base de ces données mitochondriales, seule la population de Saint-Vaast, population la plus à l'est de la zone, se distingue par un isolement génétique, porté par des F_{ST} par paires significatifs avec l'ensemble des autres sites étudiés. Cette observation suggère ainsi l'existence possible d'une barrière aux flux de gènes située au niveau de la pointe Cotentin dans le bassin de la Manche. Cette localité a notamment été identifiée comme étant la limite entre les bassins est et ouest, constituant une transition biogéographique entre les provinces lusitaniennes et boréales (Dauvin 2012)(figure 14.2). Par ailleurs, la courantologie de la zone peut également façonner les profils de structure populationnelle et la pointe du Cotentin présente sur sa façade ouest de nombreuses gyres (Salomon and Breton 1993) qui peuvent être impliquées dans la rétention des larves. En outre, d'autres espèces marines présentent une démarcation génétique au niveau de cette zone (Jolly et al. 2004).

Les F_{ST} calculés pour les marqueurs microsatellites corroborent la quasi-homogénéité génétique observée, de même que l'évidence de la barrière génétique isolant la population de Saint-Vaast. Toutefois, des résultats originaux ont été mis en évidence par les analyses de structure réalisées avec **Geneland** et **Tess**. En effet, une structuration faible mais significative de notre zone d'étude a été détectée, les sites de Skye, Saint-Vaast, Carteret et Penmarc'h formant un groupe présentant une signature de différenciation génétique avec le second constitué par les sites de Wembury, Saint-Gildas, Ré, Oléron, Bueu et Estoril. Cette structuration en 2 populations génétiquement distinctes n'est, en outre, pas détectée par le logiciel Structure, qui infère l'existence d'une seule et même population regroupant l'ensemble des sites étudiés. Cette contradiction des résultats peut notamment s'expliquer par une puissance

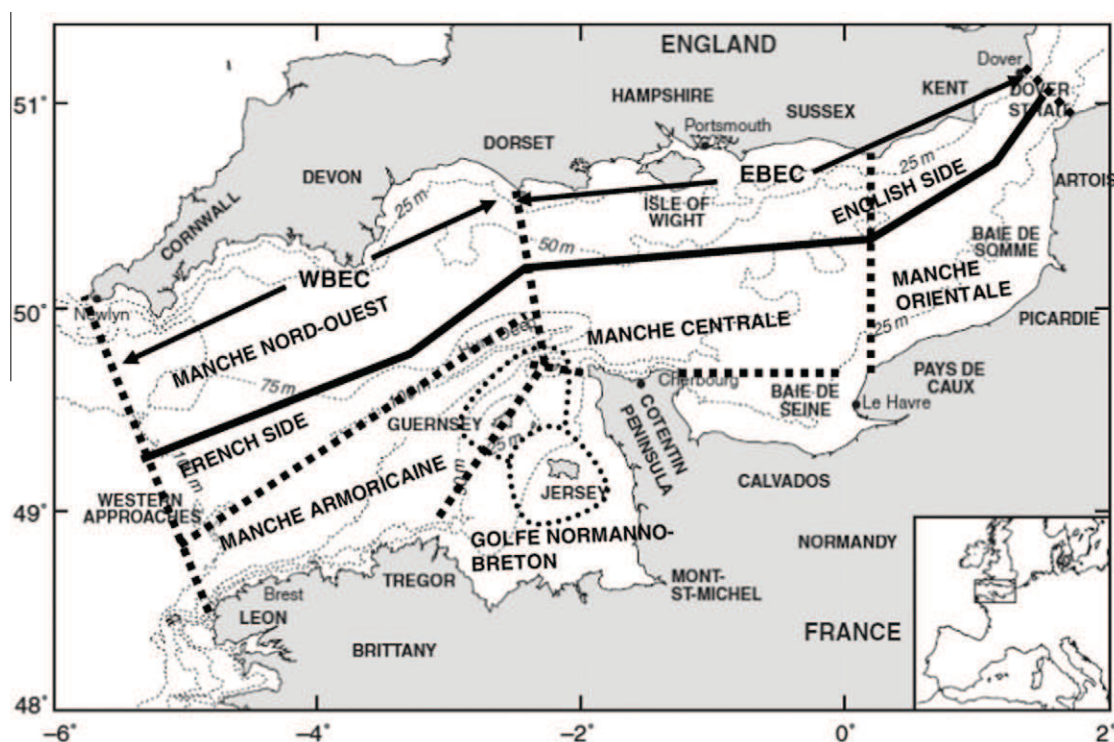


FIGURE 14.2 – Grandes provinces et délimitation des bassins de la Manche. Source : Dauvin (2012)

supérieure des approches de *Landscape Genetics* (Geneland et Tess) qui utilisent, en plus des données génétiques, les informations géographiques de la zone étudiée. D'autre part, la différenciation génétique mise en évidence au niveau de la pointe du Cotentin n'apparaît pas dans les résultats proposés par Geneland et Tess, le site de Saint Vaast se trouvant assigné à la même population que Skye, Carteret et Penmac'h. Ces signatures discordantes de structure génétique observée au niveau de cette zone peuvent s'expliquer par une remise en contact de deux stocks historiquement isolés au cours de la dernière période glaciaire au niveau de la pointe du Cotentin. Ainsi, l'ADN mitochondrial porte encore la trace de cette différenciation tandis que la signature microsatellite montre l'existence d'échanges contemporains.

Plusieurs hypothèses peuvent permettre d'expliquer la différence de structure génétique détectée avec les deux types de marqueurs. La première repose sur les modes d'hérédité distincts des marqueurs mitochondriaux et microsatellites qui peuvent ainsi témoigner de schémas d'échanges génétiques différentiels entre mâles et femelles, dont les migrations adultes et la dispersion larvaire sont les vecteurs.

Chez la plupart des crustacés décapodes, les profils de migration découverts ont démontré un potentiel de déplacement des adultes important (Herrnkind 1980; Campbell and Stasko 1986; Hines et al. 1995; Lovrich et al. 1995; Freire et al. 1999),

migrations rendues possibles par les différentes capacités natatoires des espèces et qui sont particulièrement fréquentes chez les espèces estuariennes (Allen 1966). Il convient, de ce fait, de ne pas sous-estimer le potentiel de dispersion porté par les individus adultes, malgré le peu de preuves qui étayent la supposition de migrations sur de longues distances pour l'étrille¹³. Chez les portunides, un exemple particulièrement édifiant fait notamment état de centaines de kilomètres parcourus par le crabe bleu, *Callinectes sapidus*, le long des côtes Américaines (Aguilar et al. 2005). L'absence de différenciation génétique détectée par nos analyses mitochondriales, qui nous renseignent sur les lignées femelles, corrobore ainsi l'idée d'une libre circulation des femelles à l'échelle de la zone. Par opposition, l'existence de différenciation génétique détectée avec les marqueurs microsatellites, qui nous renseignent sur les deux lignées, maternelle et paternelle, semble indiquer une limitation des échanges entre sites pour les mâles. Ces profils de flux migratoires déséquilibrés entre mâles et femelles sont relativement courant en milieu marin, même si la tendance est généralement inversée en particulier chez les grands mammifères marins. Ainsi chez l'éléphant de mer (*Mirounga leonina*) les longues migrations réalisées par les mâles, en association avec leur comportement de reproduction, se traduisent par une structure génétique plus marquée avec le mitochondrial (Fabiani et al. 2003). La non concordance des profils de structure inférés à partir des données microsatellites et mitochondriales peut également s'expliquer par un succès de recrutement des larves sur l'estran biaisé en faveur des femelles, ou un succès reproducteur amoindri des mâles issus d'autres sites.

Par ailleurs, les marqueurs mitochondriaux et microsatellites sont également discriminants de part leur taux d'évolution différents, les loci microsatellites présentant une accumulation de mutation plus rapide et permettant ainsi de rendre compte de processus évolutifs plus contemporains. Les données mitochondriales mettent ainsi en évidence une expansion historique liée à la recolonisation post-glaciaire depuis un refuge où les populations devaient présenter un niveau de polymorphisme faible, se traduisant par une signature d'homogénéité génétique à l'échelle de la zone. Les marqueurs microsatellites, quant à eux, révèlent des processus plus contemporains illustrant l'existence d'entraves aux flux de gènes dans la zone d'étude. La structure génétique récente détectée est assez atypique car discontinue soulevant la question des degrés de connectivité existant entre les différents sites, notamment en ce qui concerne le processus de dispersion larvaire. Les tests d'assignation réalisés, bien que fortement marqués par la dominance d'une auto-assignation, suggèrent l'existence de

13. principalement en raison des difficultés d'application des méthodes de marquage-recapture à l'espèce

processus migratoires quand même importants (un peu moins de 50% des individus proviennent d'autres populations sources) mais les facteurs influençant la dispersion larvaire en milieu marin sont nombreux, qu'il s'agisse de facteurs abiotiques (distance géographique séparant les sites, courantologie, conditions météorologiques...) ou biotiques (comportement des larves dans la colonne d'eau). De ce fait, une bonne appréhension de la connectivité entre les sites d'étude requiert de se pencher sur la question de la dispersion larvaire.

Cinquième partie

Etude de la dispersion larvaire comme vecteur de connectivité génétique

Dispersion larvaire en milieu marin

La phase larvaire, stade de vie précoce et pélagique caractéristique d'un grand nombre d'espèces marines, constitue un vecteur de dispersion puissant assurant l'essentiel de la connectivité entre les populations en milieu marin. Les flux de gènes qui lui sont associés participent à l'équilibre, décrit par Wright en 1931, établi entre la force d'homogénéisation dont ils sont les vecteurs et les forces évolutives diversifiantes que sont la sélection naturelle et la dérive génétique (Hedgewcock 1986). Cette phase de développement, processus clé quant à la bonne compréhension de la structure des populations marines, reste pourtant un mécanisme encore méconnu en raison de la petite taille des larves et de notre compréhension limitée de leur comportement et du milieu dans lequel elles évoluent.

Les résultats obtenus par le biais de nos analyses génétiques suggèrent une faible structuration des communautés d'étrilles au sein de notre zone d'étude. Au regard de ces informations, il semble légitime de s'interroger sur les processus qui sont à l'origine d'une telle observation. Au moyen d'une étude de modélisation, ce chapitre se propose ainsi d'obtenir un aperçu du potentiel de dispersion de l'espèce en relation avec sa structure génétique à l'échelle de notre zone d'étude. Les résultats et conclusions énoncés ci-après ne présentent pour le moment qu'un constat préliminaire des schémas de dispersion de l'espèce mis en relation avec les profils de structure génétique. Une analyse approfondie — prenant notamment en compte un plus grand nombre de variables liées au milieu ou à l'espèce — sera nécessaire et entreprise pour corroborer ces informations.

15.1 La dispersion larvaire, généralités

Dans le contexte actuel de surexploitation des ressources, d'eutrophisation des milieux ou de destruction des habitats, la bonne appréhension de la connectivité

entre populations et la connaissance des populations sources et puits à l'échelle de la zone d'exploitation d'une espèce constituent des enjeux d'importance capitale (Levin 2006). En milieu marin, la dispersion larvaire constitue le vecteur majoritaire voire exclusif de dispersion, assurant la cohésion génétique des espèces, limitant les croisements entre individus apparentés et permettant la colonisation de nouveaux habitats (Pechenik 1999). Elle constitue par ailleurs, un stade de développement commun à un grand nombre d'espèces marines, 70% des invertébrés marins présentant, par exemple, un cycle de vie benthopélagique (Thorson 1950). La volonté de comprendre la dynamique spatiale des populations marines a ainsi mené au développement d'un nouveau champ de recherche, vers la fin des années 70, visant à expliquer les mouvements des oeufs et des larves entre leur lieu d'émission et leur point de recrutement. Ce domaine d'étude connaît alors une impulsion importante, témoignant de la volonté d'explication des schémas de dispersion des espèces marines, dont l'essor est encore ininterrompu de nos jours, comme l'illustre la figure 15.1.

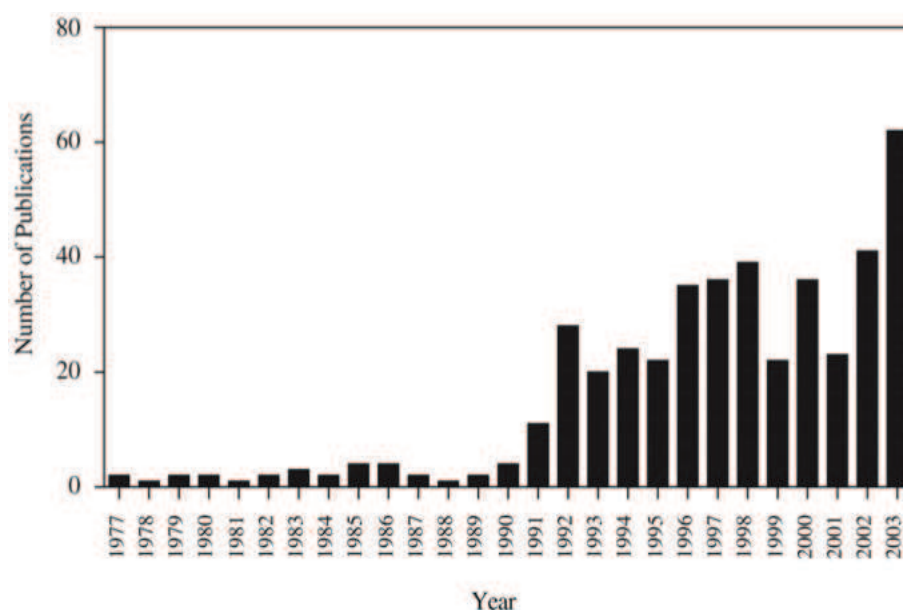


FIGURE 15.1 – Nombre de publications contenant le mot dispersion larvaire recensées au cours de ces dernières années. Source : Levin (2006)

Une majorité des travaux menés sur la phase de vie larvaire des espèces marines se sont focalisés, au cours de ces 25 dernières années, sur les mécanismes de transport, les taux de mortalité, les comportements de recrutement, les flux de gènes associés au transport et bien d'autres, avec pour motivation première d'établir le lien entre la dynamique des populations d'adultes et les apports réguliers de larves à un pool d'individus (Levin 2006). Plusieurs concepts, légèrement nuancés, ont ainsi vu le jour pour rendre compte des déplacements effectués au cours des stades de vie précoces

que représente la phase larvaire, à savoir les concepts de transport, de dispersion larvaire et de connectivité, qui font l'objet des travaux de Pineda et al. (2007). Un grand nombre de facteurs sont à prendre en compte pour décrire les mouvements des larves libérées dans le milieu, les plus importants étant les forces physiques locales (marées, courants, vent...) et le comportement des larves (nage, activité dans la colonne d'eau...). Différents niveaux d'intégration spatiaux et temporels permettent ainsi de définir les trois grands concepts précédemment cités (voir figure 15.2). Le transport larvaire désigne la translocation horizontale du nuage de larves d'un point A à un point B et prend en compte le transport physique lié aux masses d'eau et le comportement larvaire. La dispersion larvaire, quant à elle, décrit un transport larvaire associé aux capacités de survie, de frai et de recrutement des larves. Enfin, la connectivité implique la connaissance de la survie post-recrutement des larves et de leur futur accès à la reproduction et rend compte des échanges d'individus entre populations subdivisées (Pineda et al. 2007). Comprendre la dispersion larvaire d'une espèce en milieu marin requiert ainsi principalement une bonne appréhension des courants et autres forces physiques génératrices de mouvements dans la colonne d'eau, vecteurs principaux d'entrainements des larves planctoniques dont la capacité de nage reste limitée. Cependant, leur comportement constitue également un facteur capital dans la mesure où une grande majorité des larves, notamment les larves de décapodes, sont capables de réguler leur profondeur en fonction de divers paramètres et subissent ainsi l'influence de différents courants.

15.2 *Necora puber*, un potentiel de dispersion important

Notre étude de la dispersion larvaire a pour objectif principal d'expliquer les schémas de structuration génétique de *Necora puber* à l'échelle européenne. Même si les capacités de dispersion à l'âge adulte sont relativement peu documentées chez les portunides, certaines espèces sont connues pour envoyer des migrants sur de très grandes distances (*Callinectes sapidus* peut notamment parcourir des centaines de kilomètres (Aguilar et al. 2005)). Cependant, en dépit de la cinquième paire de pattes aplatie permettant un comportement de nage chez l'espèce, il semble peu probable que les échanges mis en évidence soient imputables aux individus adultes qui, quoique mobiles, restent plutôt, à priori, inféodés à une localité précise¹⁴.

En ce sens nous nous sommes intéressés au potentiel de dispersion larvaire de

14. les données de Combes (2002) obtenues par une expérience de marquage-recapture, font état d'individus adultes retrouvés à moins de 200m de leur lieu de première capture.

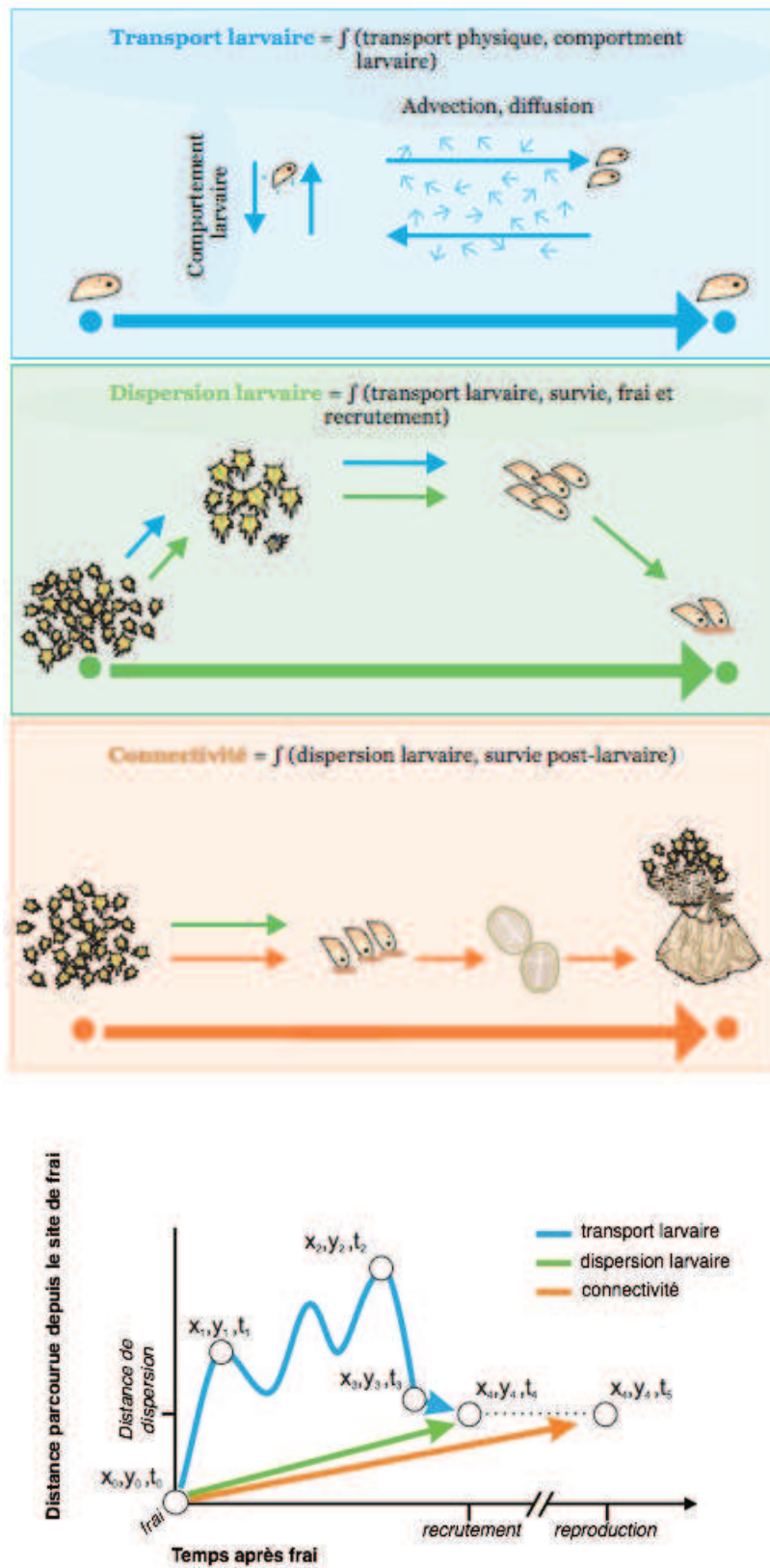


FIGURE 15.2 – Représentation schématique des concepts de transport larvaire, de dispersion larvaire et de connectivité. Traduit de Pineda et al. (2007)

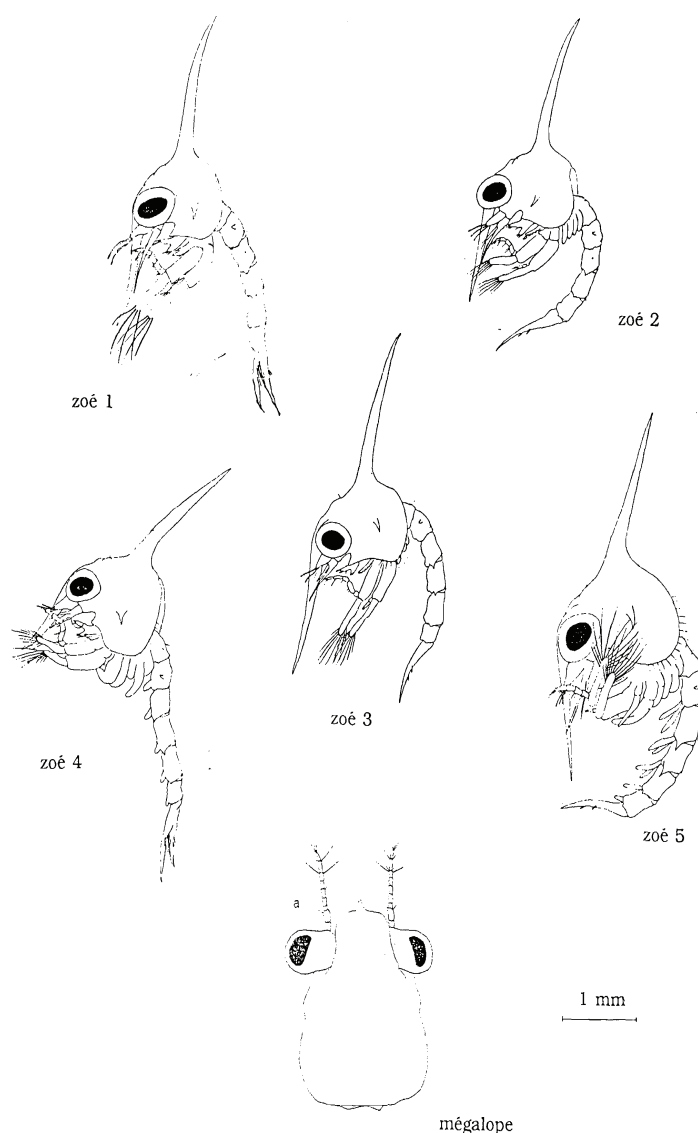


FIGURE 15.3 – Morphologie des différents stades larvaires de *Necora puber*. Source : Wilhelm (1995)

l'espèce. L'étrille se classe, en effet, dans la catégorie des organismes à fort potentiel dispersif en raison de sa phase de vie larvaire longue (elle peut durer jusqu'à 6 semaines) et pélagique (larves planctonotrophes). Cette phase larvaire se décompose en 5 stades zoés et un stade mégalope (la morphologie détaillée est présentée en figure 15.3), chacun d'entre eux présentant une durée plus ou moins longue en rapport avec les conditions de température et de salinité du milieu (le temps de développement est par exemple de 7 jours entre la 1^{re} et la 2^e zoé pour une température de 15 ° C et peut être réduit à 4 jours pour une température de 25 ° C). D'un point de vue comportemental, les connaissances portant sur ces larves sont limitées

à la description des différents stades larvaires (Wilhelm 1995), à quelques estimations des effets abiotiques sur leur temps de développement (Mene et al. 1991; Lee et al. 2006), ou encore au comportement de recrutement des mégaloques en fonction des cycles de marées et de leur position dans la colonne d'eau (Lee et al. 2004) (les conditions de recrutement sont décrites dans la figure 15.4). En ce qui concerne leur capacité de déplacement, il apparaît que les larves, en dépit de leur capacité active de nage, ne sont généralement pas capables de maintenir une vitesse de nage supérieure à celle des courants, soulignant l'importance des procédés physiques de circulation océanique pour le transport larvaire. Toutefois, même si ce comportement n'a pour le moment pas été étudié chez l'étrille, les larves de décapodes présentent communément un comportement de migrations verticales dépendantes de la période de la journée, les migrations nycthémérales. Ce mécanisme se traduit par des variations de profondeurs "volontaires" du nuage de larves vers les eaux profondes pendant le jour pour se protéger des prédateurs et vers la surface la nuit pour se nourrir. Ces modifications de profondeur régies par le comportement des larves impliquent ainsi la rencontre au cours des changements de profondeur de différentes directions et vitesses de courant, influençant ainsi les distances de dispersion et les lieux de recrutement.

Il est de fait, particulièrement difficile d'appréhender les mouvements de ces particules actives dans les masses d'eau et de prédire avec précision leur lieu d'émission, les trajets effectués ou leur lieu de recrutement. Nous nous sommes ici intéressés à leur composante de dispersion passive dans le milieu, afin d'obtenir une estimation des distances maximales potentiellement parcourues et des éventuelles particularités de recrutement en relation avec les schémas de structure populationnelle précédemment mis en évidence.

15.3 La solution de la modélisation

En raison de l'importance écologique de cette phase de développement, de nombreux efforts ont été entrepris pour mesurer la dispersion larvaire des organismes marins en termes d'amplitude, de capacités de déplacement ou encore de recrutement. Une étude poussée des aptitudes de dispersion d'une espèce requiert une intégration spatiale et temporelle, et appréhender les déplacements des larves de leur point d'émission jusqu'à leur lieu de recrutement n'est pas chose aisée. Plusieurs méthodes sont néanmoins disponibles pour détecter la présence des larves de *Necora* dans un prélèvement. L'une d'entre elles implique, par exemple, un échantillonnage et une identification morphologique minutieuse à la loupe binoculaire.

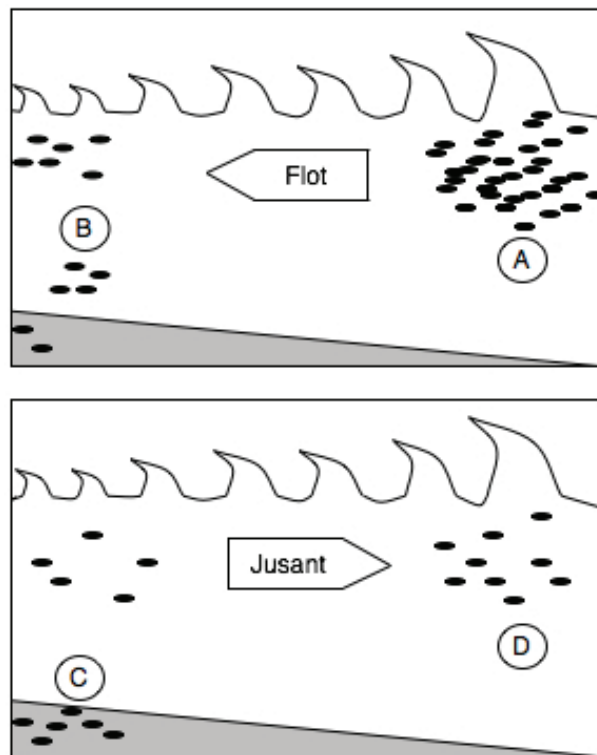


FIGURE 15.4 – Comportement, abondance et position dans la colonne d’eau des larves mégalopes en fonction de la marée et de l’exposition. En période de flot, dans les zones exposées, les caractéristiques physiques du large sont prédominantes et les larves sont maintenues à la surface (cas A). En zone abritée, l’influence de la zone intertidale est à l’origine d’une migration des larves vers le fond de l’eau afin de trouver un substrat adapté (cas B). Lorsque l’on rentre en période de jusant, les conditions deviennent propices au recrutement des larves qui ont migré vers le fond tandis que celles restées en surface s’éparpillent (cas C). En zone exposée les larves sont également dispersées par les courants (cas D). Traduit de (Lee et al. 2004)

Toutefois, leur petite taille et leur dissolution dans le plancton océanique rendent leur détection particulièrement difficile nécessitant de longues heures de tri minutieux à la loupe binoculaire. La reconnaissance des larves de cette espèce particulière de décapode est par ailleurs basée, selon le stade de développement atteint, sur des caractéristiques morphologiques fines, telles que le compte des soies terminales des exopodites (Wilhelm 1995) (voir le tableau 15.1), qui mesurent à peine quelques micromètres, le mouvement des yeux¹⁵, ou la présence de pléopodes¹⁶.

Pour s’affranchir de ces manipulations laborieuses, certaines méthodes moléculaires ont été développées pour une détection spécifique des larves, notamment celles

15. Les yeux deviennent mobiles entre le 1^{er} et le 2^e stade de développement

16. Les pléopodes se développent entre le 3^e et le 4^e stade de développement et sont bien visibles au cours du 5^e stade

Stades Zoés	Nombre de soies
I	4 soies
II	6 soies
III	8 soies
IV	10 soies
V	12 soies

Tableau 15.1 – Nombre de soies terminales des exopodites des larves zoés de *Necora puber* en fonction du stade de développement.

de *Necora puber*, qui impliquent le recours à l’hybridation moléculaire par le biais de primers spécialisés (Pan et al. 2008). Ces méthodes, bien qu’efficaces, réclament un coût relativement élevé et la mise au point des amorces spécifiques peut s’avérer complexe. La méthode que nous avons alors choisie pour obtenir un aperçu le plus conforme possible, repose sur la modélisation en 2 dimensions de la dispersion du nuage de larve avec les masses d’eau. Les méthodes de simulations numériques associées à un modèle physique de circulation océanique sont actuellement particulièrement développées permettant de définir les trajectoires d’un grand nombre de particules planctoniques parmi lesquelles se trouvent les oeufs et les larves d’un grand nombre d’espèces marines.

Les simulations réalisées ont ainsi plusieurs objectifs :

- Il s’agit dans un premier temps de comprendre l’absence de structure générale mise en évidence avec les marqueurs mitochondriaux en s’intéressant aux capacités de dispersion de l’espèce qui devraient mettre en évidence, au moins partiellement à l’échelle de notre zone, le potentiel de dispersion important prêté à l’espèce.
- Il s’agit également d’expliquer la fragmentation génétique récente observée avec les marqueurs microsatellites, qui témoigne peut être d’un potentiel de dispersion plus limité que l’attendu ou encore de la mise en place de barrières océaniques qui empêchent le passage des larves.
- Enfin, l’étude de la dispersion larvaire au niveau de la Manche peut nous permettre de comprendre la barrière aux flux de gènes mise en évidence par les deux types de marqueurs.

Modélisation bi-dimensionnelle avec le logiciel MOTHY

16.1 Présentation de MOTHY

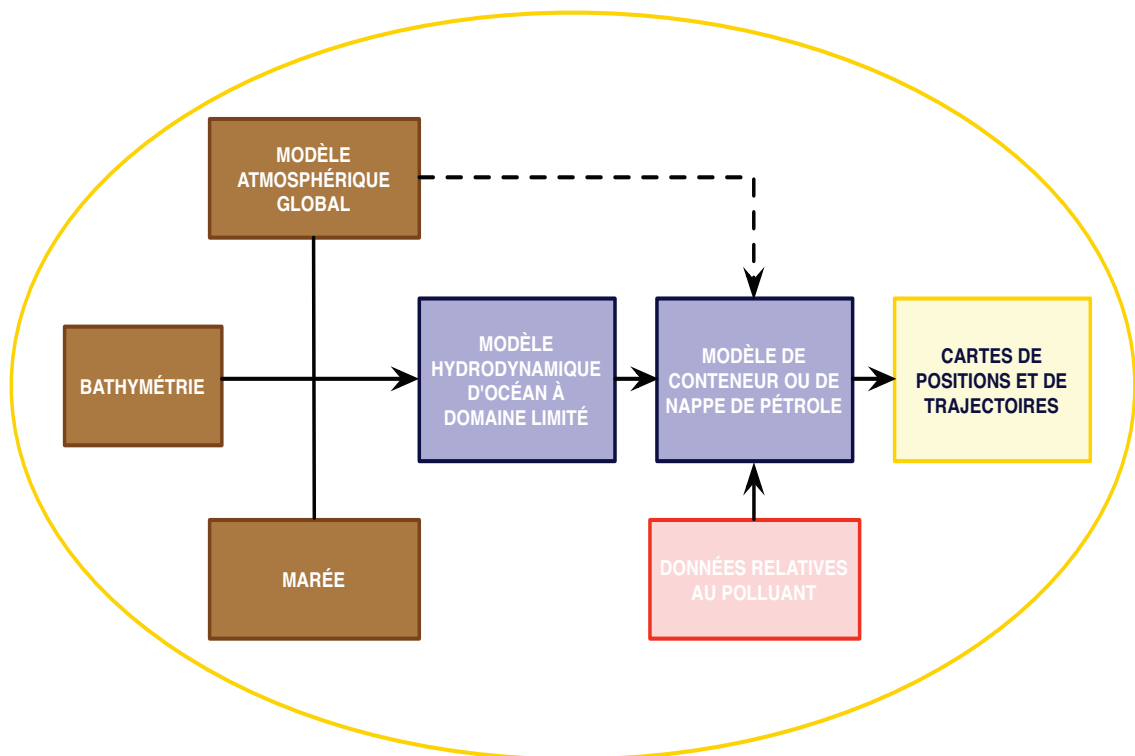


FIGURE 16.1 – Description générale du système de fonctionnement de MOTHY.
Source : Daniel (2004).

Le modèle de prédiction de dérive océanique MOTHY — **M**odèle **O**céanique de **T**ransport d'**HY**drocarbures — a été développé par Météo France (Daniel et al.

2002) avec pour objectif général la prédiction de la dérive des nappes de pétrole ou d'objets solides tels que les containers (figure 16.2). Son fonctionnement repose sur la prédiction des trajectoires empruntées par des objets flottants en se basant sur le calcul des profils verticaux de courantologie et sur l'action appliquée par le vent sur la partie émergée de l'objet (voir figure 16.1). Ce modèle a par la suite été adapté par Hélène Peltier au cours de sa thèse pour pouvoir être appliqué à la dérive de carcasses de cétacés et permettre de prévoir les lieux d'échouages ou au contraire remonter jusqu'à leur lieu de décès (Peltier 2011) (figure 16.3).

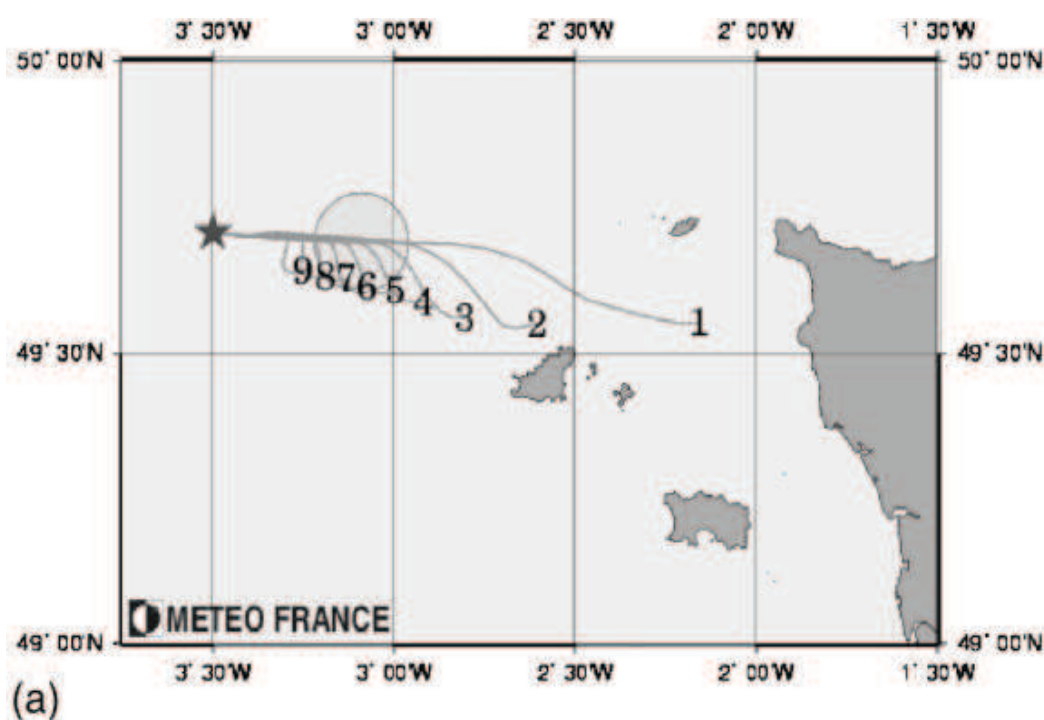


FIGURE 16.2 – Exemple d'application du logiciel MOTHY à la dérive de containers. Source : Daniel et al. (2002)

MOTHY considère un ensemble de particules indépendantes les unes des autres et dont le mouvement est régi par trois grands processus : les courants marins¹⁷, la diffusion turbulente¹⁸ et la flottabilité¹⁹. Chacune des particules va alors observer un mouvement horizontal généré par les courants et la diffusion turbulente et un mouvement vertical sous l'effet de la flottabilité et de la diffusion turbulente qui agit dans toutes les dimensions. Le modèle 2D utilisé pour l'étude du transport de nos larves d'étrilles est forcé par le vent, la pression atmosphérique ainsi que les cycles

17. Les courants marins se définissent comme un déplacement d'eau de mer caractérisé par sa vitesse, sa direction et son débit.

18. Phénomène de transport aléatoire tri-dimensionnel.

19. Poussée verticale dirigée de bas en haut qu'un fluide exerce sur un volume immergé.

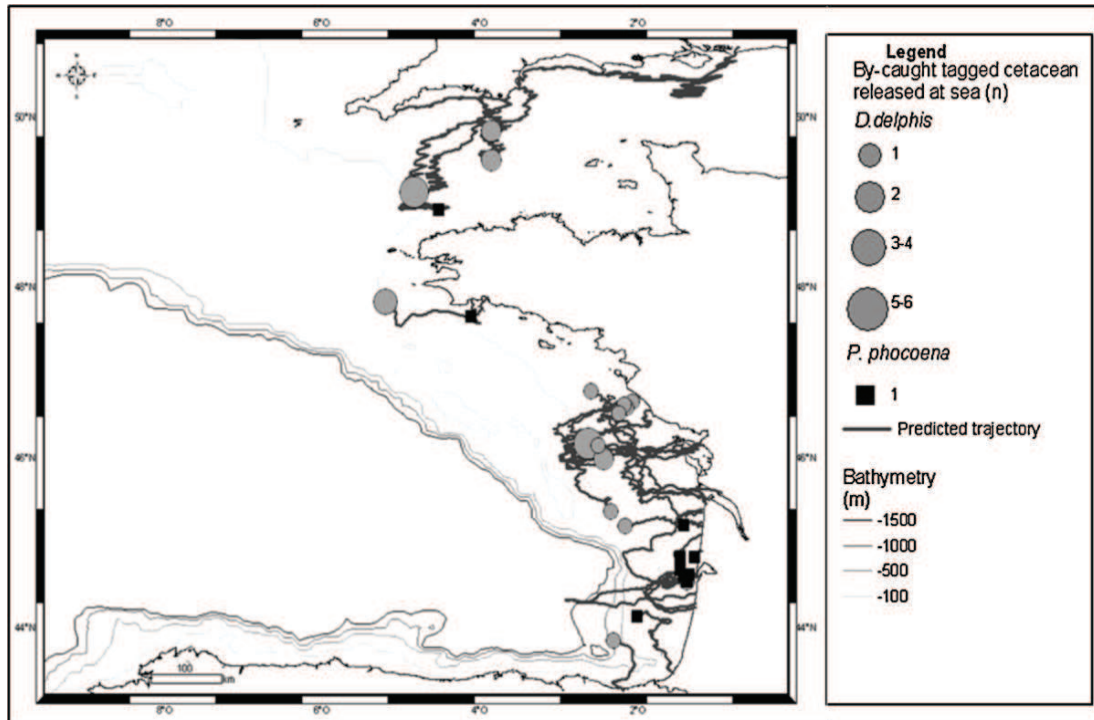


FIGURE 16.3 – Exemple d’application du logiciel MOTHY à la dérive de carcasses de cétacés. Source : Peltier et al. (2012)

de marées permettant ainsi de modéliser la dispersion des particules dans la couche supérieure de la colonne d’eau.

16.2 Données simulées et format

Un total de 14 sites ont été choisis en tant que points de départ des simulations de dispersion, ces sites correspondant à certains de nos sites d’échantillonnage en zone intertidale. L’aire d’étude couverte par le modèle MOTHY englobe l’ensemble de la côte Atlantique Européenne du sud du Royaume-Uni (sud du Pays de Galles) jusqu’au nord de l’Espagne. Les coordonnées GPS des 14 sites de départ sont présentées dans le tableau 16.1. Par ailleurs, afin d’obtenir des trajectoires variables et un "espace" de solutions pour les points d’arrivées potentiels, 4 points de départ supplémentaires ont été ajoutés dans un rayon de 20km autour de chacun des sites choisis.

Un exemple de fichier type utilisé dans MOTHY est présenté dans la figure 16.4. La latitude et la longitude des points de départs à considérer sont tout d’abord fournies en degrés décimaux. Ces informations sont suivies de la date de début de simulation. Deux périodes ont ici été considérées, une période de dispersion prin-

Tableau 16.1 – Coordonnées GPS des sites de départ pour les simulations de dispersion larvaire réalisées avec MOTHY.

	Latitude	Longitude
Worm's head	51,56	-4,32
Portreath	50,24	-5,39
Wembury	50,30	-4,10
Saint-Vaast	49,57	-1,27
Carteret	49,36	-1,79
Landrellec	48,81	-3,55
Brignogan	48,67	-4,31
Penmarc'h	47,80	-4,37
Moelan	47,77	-3,64
Saint-Gildas	47,49	-2,84
Noirmoutier	47,03	-2,25
Ré	46,25	-1,56
Oléron	46,02	-1,41
Santander	43,5	-3,79

```

51.61 -4.32
51.56 -4.32
51.53 -4.21
51.56 -4.10
51.57 -3.97
50.39 -5.16
50.30 -5.30
50.24 -5.39
50.21 -5.53
50.17 -5.67
...
43.32 -8.60
43.30 -8.72
43.33 -8.81
43.27 -8.99
43.24 -9.01
01 12 2008 00
0
0
720
Ddelphis
0.25
OBJET
am
CEP
BR

```

Coordonnées GPS des points de départ

Début de la simulation

Durée de la simulation

Nom de la simulation

Taille des particules

FIGURE 16.4 – Exemple de fichier implémenté dans MOTHY.

tanière au cours des mois de mai et juin et une période hivernale de décembre à janvier. Pour chacune de ces périodes les simulations ont été lancées pour 3 dates et

pour 3 années consécutives 2009, 2010, 2011 afin de mettre en évidence de potentielles disparités de dispersion intra et inter-annuelles. L'autre paramètre primordial à indiquer dans le fichier est celui de la durée de simulation en heures. Afin de correspondre au mieux à la réalité biologique de l'espèce, une durée maximale de 6 semaines a été considérée. Cependant, en raison du grand nombre de points de départ, deux simulations successives de 25 jours ont été réalisées en utilisant les points d'arrivée de la première simulation comme points de départ pour la seconde. Enfin, la taille des particules doit également être précisée en millimètres pour la prise en compte de la flottabilité (on considérera ici une particule de $250\mu m$)

16.3 Résultats

Les simulations effectuées pour les mois de janvier, mai et décembre des années 2009 et 2010 sont présentées pour les sites de Worm's Head, Saint-Vaast, de Carteret, de Penmarc'h, d'Oléron et de Santander dans les figures 16.5, 16.6, 16.7, 16.8, 16.9 et 16.10 (L'ensemble des simulations effectuées pour 14 sites intertidaux et pour 3 années consécutives, 2009, 2010 et 2011, sont présentés en annexe 23).

De manière générale, il n'apparaît pas de fortes différences entre les profils de migration observés d'une année sur l'autre. Les phénomènes cycliques de marées semblent être le forçage dominant près des côtes et les trajectoires de migration qui rendent compte d'un auto-recrutement ne sont pas rares. Par ailleurs, nos résultats mettent en évidence un déplacement général majoritairement orienté vers le sud pour les larves qui s'éloignent de la côte illustrant l'action d'un forçage (vent dominant de nord-ouest, courantologie...). Un exemple spécialement édifiant de ce phénomène est observé au niveau de la population de Santander en Espagne, pour lequel les larves émises sont automatiquement ramenées vers le site au bout de quelques jours de dérive et ce, quelle que soit la simulation considérée, phénomène témoignant d'un fort auto-recrutement au niveau de la population de Santander

Les distances entre le lieu d'émission et le point final de simulation ont été calculées afin d'obtenir une idée des capacités de dispersion du nuage de larve. Les résultats présentés dans le tableau 16.2 montrent des valeurs contrastées. Elles confirment d'une part le potentiel de dispersion important précédemment supposé pour l'espèce, les simulations partant des sites de Portreath, Wembury, Brignogan, Penmarc'h Saint Gildas et Ré faisant toutes état d'un transport à une ou plusieurs centaines de kilomètres du point de départ. La distance parcourue la plus importante est ainsi de presque 500km illustrant l'existence possible de flux de gènes entre pays à l'échelle Européenne. D'un autre côté certains sites montrent une dispersion moindre, recru-

tant à seulement une dizaine de kilomètres de leur point de départ, ces déplacements limités pouvant partiellement expliquer la rupture de connectivité récente mise en évidence avec les marqueurs microsatellites. Cependant, il n'existe pas de corrélation entre la structure observée et les sites pour lesquels la dispersion est faible, les profils de dispersion larvaire ne nous permettant pas d'établir un lien certain entre dispersion et structure observée à l'échelle de la zone. Par ailleurs, les composantes verticales du transport larvaire ont ici été ignorées. Or, les vitesses et directions de courant ne sont pas homogènes dans la colonne d'eau initiant des déplacements passifs différentiels en fonction de la profondeur à laquelle les larves vont se trouver.

Tableau 16.2 – Estimation des distances maximales parcourues par les larves simulées sur une durée de 6 semaines à partir du 1^{er} Juin 2011.

Point de départ	Distances parcourues en kilomètres
Worm's Head	55,6
Portreath	475,8
Wembury	363,1
Saint Vaast	46,3
Carteret	18,5
Landrellec	8km
Brignogan	126,2
Penmarc'h	222,9
Moelan sur mer	37,76
Saint Gildas de Rhuys	123,6
Noimoutier	10,0
Ile de Ré	113,6
Ile d'Oléron	86,2
Santander	29,3

De manière générale, les profils de dispersion et de recrutement des décapodes restent peu connus en raison des difficultés d'accessibilité et de suivi des larves dans le plancton. Les simulations réalisées avec MOTHY nous permettent ainsi d'avoir un aperçu des profils de dispersion de *Necora puber* à l'échelle européenne. Les résultats obtenus, qui font état de fortes distances de migration pour certains sites, semblent donc en accord avec l'hypothèse du potentiel de dispersion important de l'espèce à l'origine d'une circulation libre à l'échelle de la zone, potentiel partagé avec un grand nombre d'espèces marines (Levin 2006). Par ailleurs, certains profils de dispersion se caractérisent par un recrutement proche du lieu d'émission, phénomène qui n'est pas rare chez les espèces marines présentant un fort pouvoir dispersif mais qui reste insuffisant pour expliquer les profils de structuration mis en évidence par les marqueurs microsatellites. L'observation d'un recrutement proche du lieu d'émission des

larves présente de nombreuses explications possibles, que cela soit lié à des processus physique hydrodynamiques ou à un comportement larvaire particulier. Une attention toute particulière a été portée sur les profils de dispersion observés au niveau de la Manche en raison des profils de différenciation génétique identifiés au niveau de cette zone. Pour l'ensemble des périodes considérées, les résultats montrent un passage quasi-systématique des larves dans le bassin est de la Manche, autorisant des flux de gènes ouest-est, mais montrent une rétention quasi-systématique des larves dans le bassin oriental. Ces simulations nous offrent ainsi une possible interprétation des profils de différenciation génétique mis en évidence avec les marqueurs génétiques. Le modèle de dispersion utilisé présente toutefois certaines limites, qui ne nous permettent pas de tirer de conclusions catégoriques quant aux schémas de dispersion de l'espèce. MOTHY est en effet originellement conçu pour modéliser la dispersion de containers, qui ne s'apparentent en rien aux particules qui nous intéressent. Par ailleurs, certaines réalités écologiques sont difficiles à inclure, le modèle ne permettant pas, par exemple, de simuler la dispersion d'un nuage de larves, une émission sur une période de temps continue ou encore sur une zone géographique étendue.

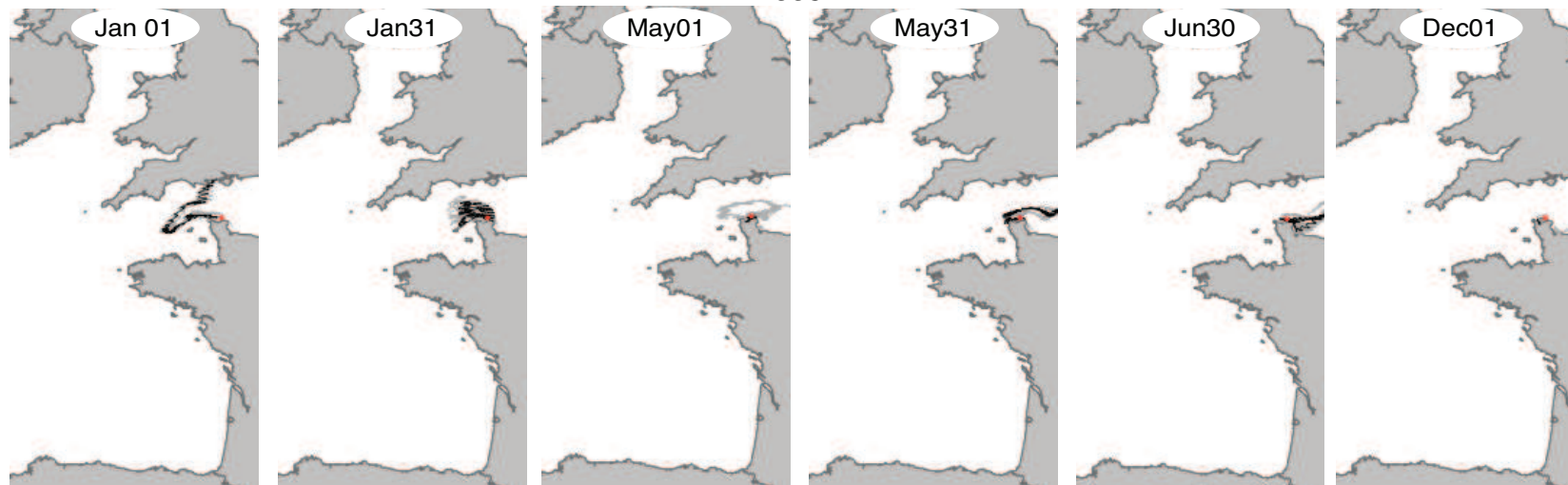
16.4 Conclusion

Les schémas de structure mis en évidence dans la partie connectivité de ce manuscrit, à savoir une homogénéité génétique historique à l'échelle de la zone, une différenciation génétique récente formant deux groupes distincts et l'existence d'une barrière au flux de gènes au niveau de la pointe Cotentin, trouvent, par le biais de l'étude de la dispersion larvaire, une certaine justification. En effet, le potentiel de dispersion important mis en évidence rend compte de l'absence de structure révélée par les résultats mitochondriaux. D'autre part, l'isolement génétique de la population de Saint-Vaast se trouve ici expliqué par l'absence de transferts est-ouest au niveau de la Manche. Enfin, une certaine limitation de la dispersion a aussi été observée pour certains sites de la zone d'étude, comme par exemple celui de Santander en Espagne où les larves sont rapidement rabattues vers la côte, mais reste toutefois insuffisante pour expliquer la structure génétique récente dévoilée par les marqueurs microsatellites. Toutefois, il reste à prendre en considération le comportement des larves dans la colonne d'eau, phénomène non pris en compte par ces simulations et qui, selon les positions verticales successives et les courants en présence, peut influencer la direction et la vitesse de déplacement.

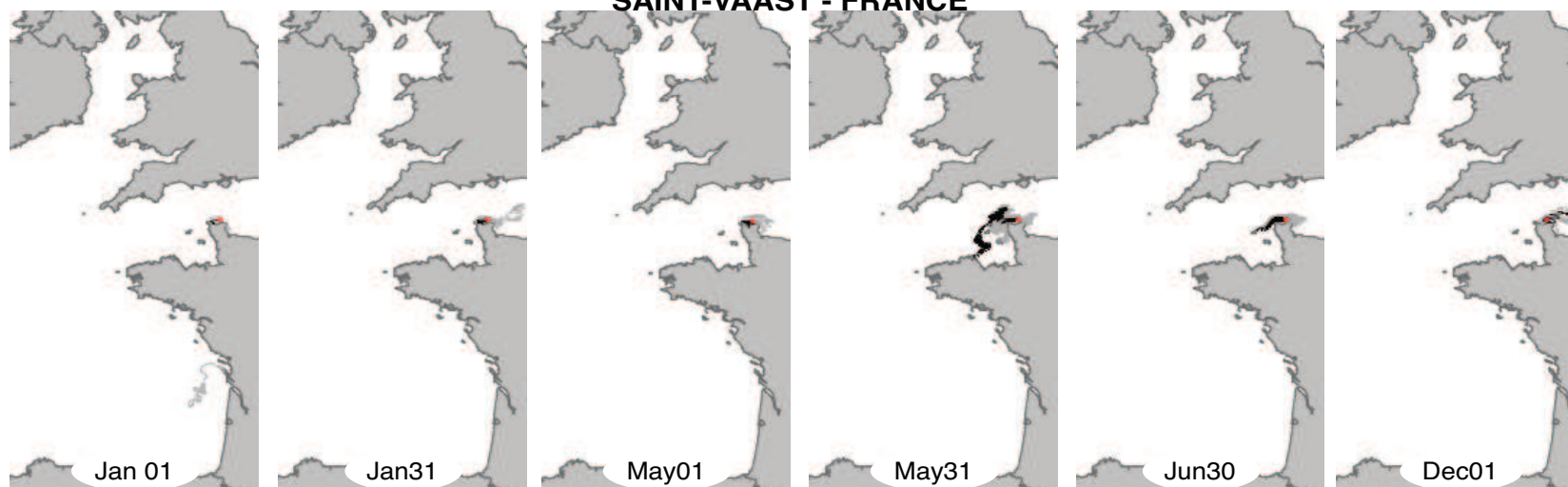


FIGURE 16.5 – Cartes illustrant les profils de dispersion observés à partir du site de Worm's Head au Royaume Uni pour 6 dates de départ (3 dates au cours des mois de frai majeurs, Décembre et Janvier et 3 dates choisies pendant la deuxième période de frai supposée, au cours des mois de Mai et Juin) des années 2009 et 2010.

2009



SAINT-VAAST - FRANCE



2010

FIGURE 16.6 – Cartes illustrant les profils de dispersion observés à partir du site de Saint-Vaast en France pour 6 dates de départ (3 dates au cours des mois de frai majeurs, Décembre et Janvier et 3 dates choisies pendant la deuxième période de frai supposée, au cours des mois de Mai et Juin) des années 2009 et 2010.

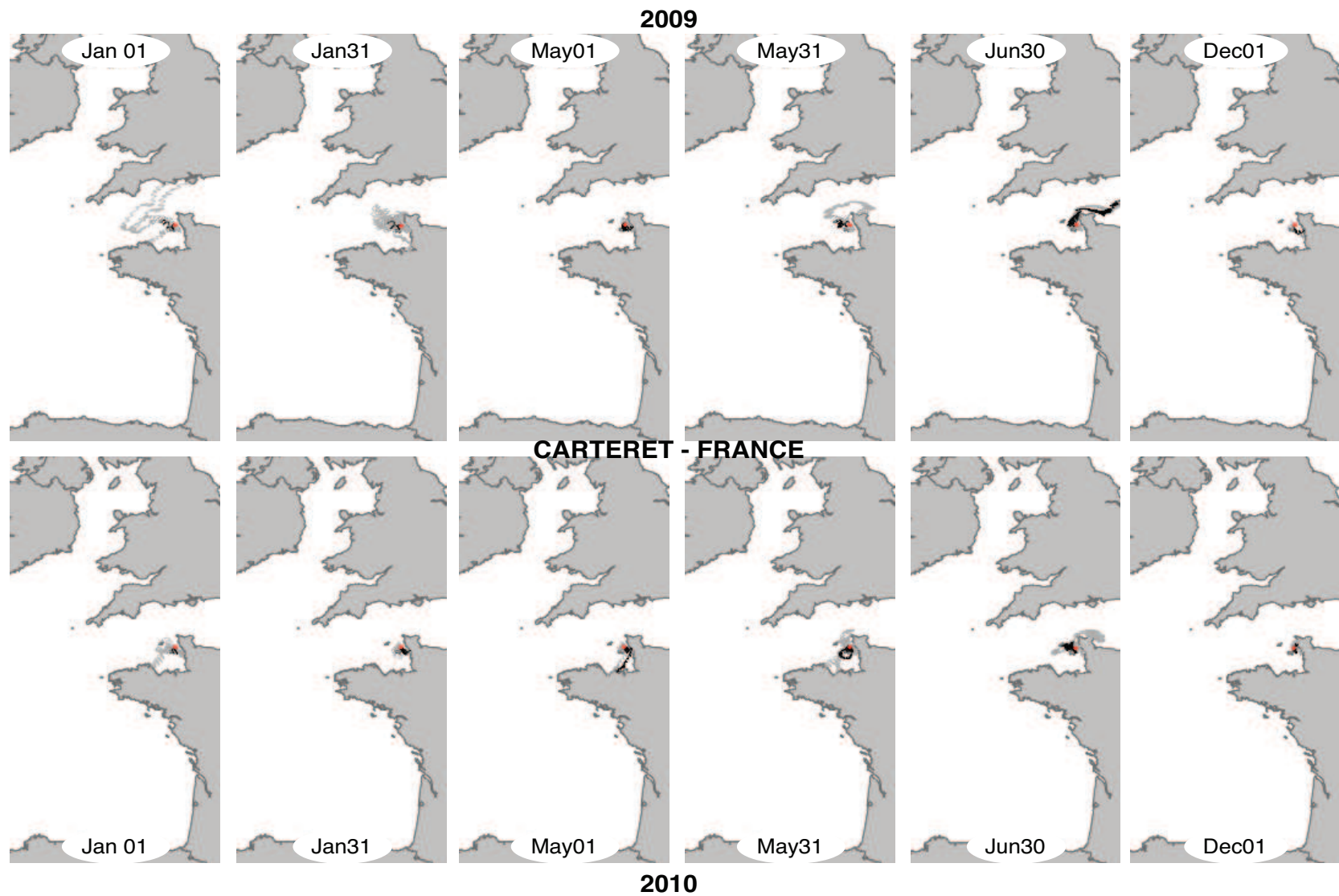
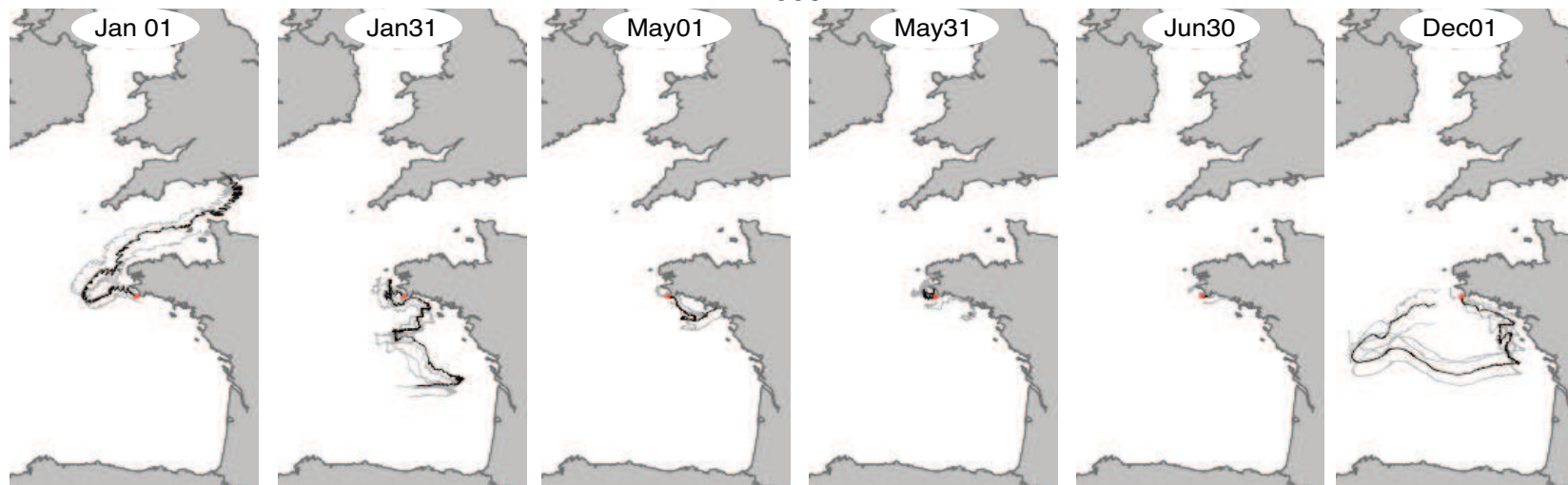


FIGURE 16.7 – Cartes illustrant les profils de dispersion observés à partir du site de Carteret en France pour 6 dates de départ (3 dates au cours des mois de frai majeurs, Décembre et Janvier et 3 dates choisies pendant la deuxième période de frai supposée, au cours des mois de Mai et Juin) des années 2009 et 2010.

2009



PENMARC'H - FRANCE

2010

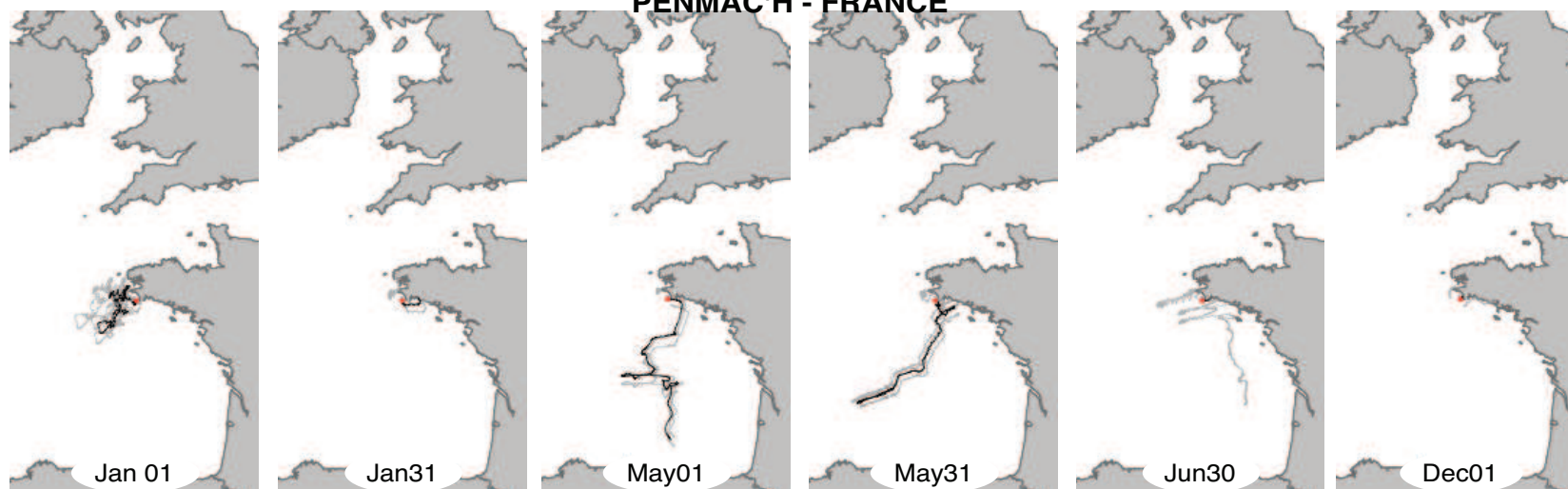
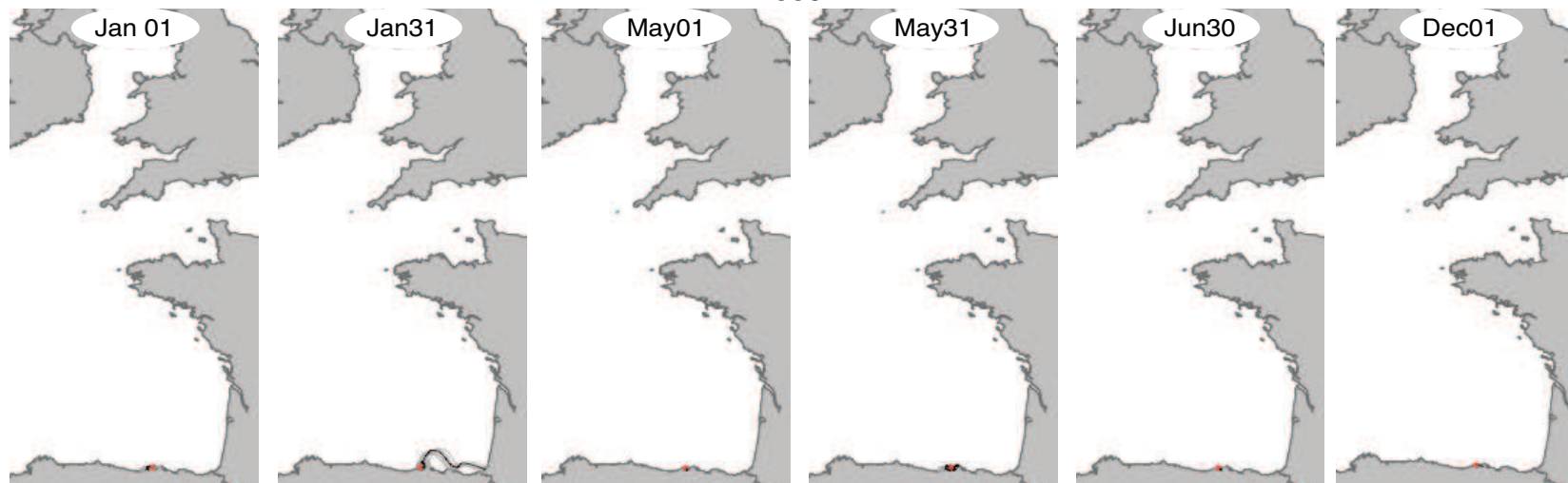


FIGURE 16.8 – Cartes illustrant les profils de dispersion observés à partir du site de Penmarc'h en France pour 6 dates de départ (3 dates au cours des mois de frai majeurs, Décembre et Janvier et 3 dates choisies pendant la deuxième période de frai supposée, au cours des mois de Mai et Juin) des années 2009 et 2010.

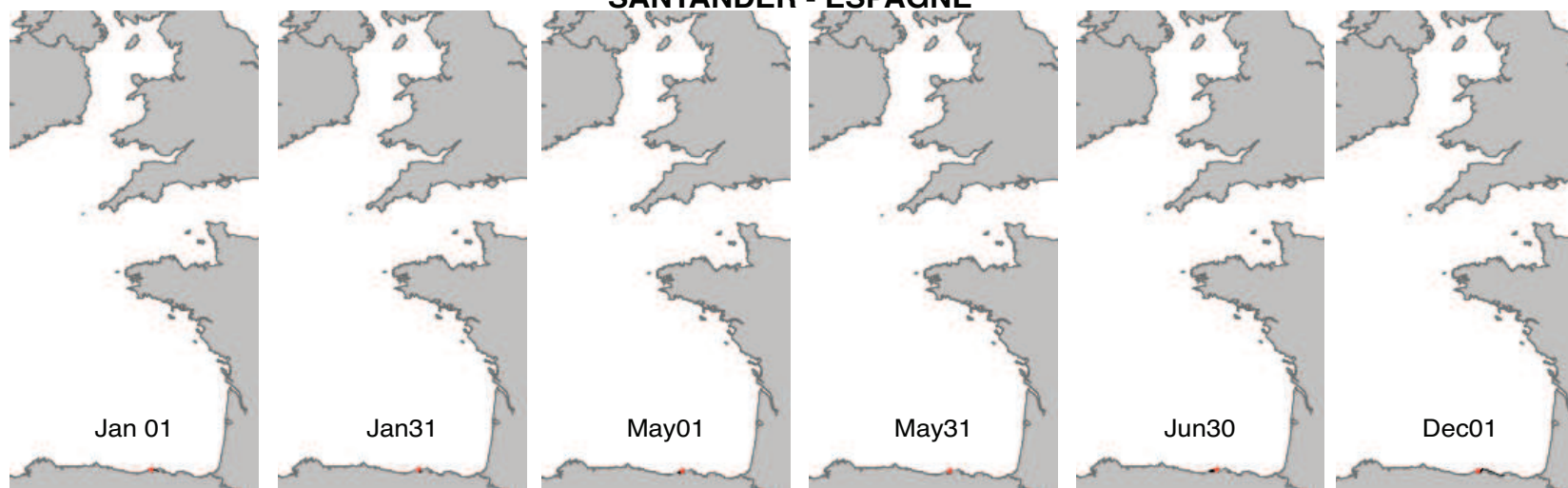


FIGURE 16.9 – Cartes illustrant les profils de dispersion observés à partir du site d’Oléron en France pour 6 dates de départ (3 dates au cours des mois de frai majeurs, Décembre et Janvier et 3 dates choisies pendant la deuxième période de frai supposée, au cours des mois de Mai et Juin) des années 2009 et 2010.

2009



SANTANDER - ESPAGNE



2010

FIGURE 16.10 – Cartes illustrant les profils de dispersion observés à partir du site de Santander en France pour 6 dates de départ (3 dates au cours des mois de frai majeurs, Décembre et Janvier et 3 dates choisies pendant la deuxième période de frai supposée, au cours des mois de Mai et Juin) des années 2009 et 2010.

Sixième partie

Discussion générale

Discussion générale

La gestion raisonnée des ressources marines repose majoritairement sur une compréhension la plus exhaustive possible des problématiques scientifiques et sociales liées à l'espèce impactée (Carvalho and Hauser 1994). En ce sens, l'un de ses enjeux primordial porte notamment sur l'identification et la discrimination des stocks concernés, connaissance se révélant indispensable à la gestion des pêches. Heincke (1898) et Hjort (1914) sont les premiers biologistes à avoir suggéré l'idée d'une gestion des espèces marines basée sur les populations localement autonomes, en opposition à la vision traditionaliste qui considérait l'espèce dans son ensemble comme une seule unité de gestion (Hauser and Carvalho 2008). Ces stocks sont alors, par la suite, généralement délimités par le biais d'observations globales des traits d'histoire de vie des espèces révélant, par exemple, un décalage de frai, des différences inter-annuelles en termes de recrutement, de taux de croissance ou de morphologie (Waldman 1999). Toutefois, malgré les risques d'estimations erronées de l'unité de gestion à prendre en considération, liés à l'utilisation de marqueurs phénotypiques sans appréhension de leur mode d'héritage (Booke 1999), l'intégration des outils moléculaires pour identifier les stocks a été un processus lent (Waples et al. 2008). De nos jours, le champ de recherche de la génétique de la conservation, en particulier des pêcheries, s'est considérablement développé (Ward 2000; Hauser and Carvalho 2008), mais, parmi le grand nombre d'études qui se focalisent sur les statuts génétiques des populations marines d'importance commerciale, rares sont celles qui offrent une intégration temporelle sur le long terme ou une comparaison entre les états antérieurs et postérieurs à l'effondrement de l'exploitation (Haye et al. 2002; Atarhouch et al. 2006).

Notre étude s'est focalisée sur une espèce clé des littoraux charentais, qui, à l'échelle de son aire de répartition, subit un cumul de pressions humaines important associé à des pratiques de pêches récréatives ou commerciales. En raison de sa

valeur locale et patrimoniale, cette espèce a constitué l'un des intérêts centraux du programme GIPREOL. Les objectifs associés à notre étude étaient ainsi de réaliser une cartographie génétique à l'échelle de l'aire de répartition de l'espèce afin d'appréhender des impacts évolutifs potentiels liés aux pressions de pêche dont elle est la cible. De fait, l'intégration de ces analyses, aux études géographiques, sociologiques et biologiques réalisées en parallèle au sein du programme GIPREOL, a pour finalité la proposition d'un plan de gestion adapté, fruit de considérations sociétales et environnementales globales.

17.1 Des signatures génétiques contrastées pour un bilan d'exploitation mitigé

Les changements climatiques fréquents rencontrés au cours de l'ère géologique du Pléistocène, ont conduit à l'image d'une origine récente des communautés des hautes latitudes qui se sont établies, à la suite d'une expansion des populations refuges du sud vers le nord, au cours de ces 20000 dernières années (Blaise et al. 1990; Hewitt 1999, 2000). A l'échelle européenne, les analyses démographiques réalisées pour notre espèce à partir du gène mitochondrial COI, portent la signature caractéristique d'une croissance démographique globale suivant ainsi cette période de dernier maximum glaciaire. L'observation d'une telle recolonisation post-glaciaire est un phénomène fréquent en milieu marin, en particulier pour les espèces présentant un potentiel de dispersion élevé (Marko 2004). En termes de variations démographiques, l'attendu théorique d'une exploitation trop intensive sur les populations se traduit généralement par une réduction parfois importante de la taille des populations qui peut s'observer au niveau moléculaire par l'empreinte d'un goulot d'étranglement. Ses principales conséquences sont alors une diminution importante de la diversité génétique du stock considéré associée à une réduction du potentiel d'adaptation en cas de changements environnementaux majeurs. Par ailleurs, la disponibilité limitée des individus reproducteurs tend à augmenter la consanguinité (Frankham et al. 2002). A long terme une exploitation trop intensive constitue ainsi une force homogénéisante pour les populations impactées. Dans le cas de l'étrille, la croissance démographique observée et l'absence de consanguinité (F_{IS} globalement NS) semble présager d'un impact limité de la pêche sur cette espèce au niveau des côtes Atlantiques Européennes, résultat confirmé par les profils de diversité observés. Comme évoqué précédemment, établir un lien de cause à effet entre les exploitations commerciales et les profils de diversité génétique pour l'espèce n'est pas chose aisée (Hauser et al. 2002) dans la mesure où cela requiert une vision temporelle et spa-

tiale large. Les niveaux de diversité génétique mis en évidence à l'échelle de la zone d'étude sont relativement faibles vis à vis de la variabilité observée pour un certain nombre d'espèces de portunides exploitées ou non, mais les profils de variation observés restent en accord avec l'hypothèse de recolonisation avancée. Le constat d'une diversité génétique restreinte peut en effet traduire l'existence d'un ancien goulot d'étranglement populationnel lié à une période de glaciation, limitant le niveau de base de variabilité à partir duquel, la diversification, récente, s'établit. Par ailleurs, la faible variabilité inter-populationnelle, mise en évidence par la comparaison des sites présentant des gradients d'intensité d'exploitation et de pratiques de pêche, renforce le postulat des conséquences limitées des actions de l'homme, qu'elles soient récréatives ou commerciales, sur les stocks d'étrille européens.

L'un des prérequis essentiel à une gestion durable des ressources marines repose sur la correspondance entre les réalités biologiques mises en évidence et les actions et unités de gestion considérées (Reiss et al. 2009). Le concept de "stock" est ainsi un concept particulièrement populaire car il permet de concentrer les efforts en termes d'exploitation et de conservation sur une unité définie (Waples 1998), théorie qui a conduit à l'étude de la connectivité entre nos populations. L'évaluation de la structure génétique ancienne et actuelle, information permettant une projection évolutive d'importance non négligeable vis à vis des politiques de gestion, a tout d'abord été possible par l'étude de deux marqueurs moléculaires, mitochondriaux et microsatellites, présentant des taux d'évolution différents. En outre les profils de structure génétique reflètent en général tant l'histoire démographique passée de l'espèce que les échanges contemporains entre les populations. Leur vecteur majoritaire est, dans notre cas, la dispersion larvaire (Janson 1987; Hellberg 1996; Hoskin 1997), dont la direction et l'amplitude ont été modélisées à l'échelle de la zone. Ces analyses mettent en évidence deux résultats surprenants. Tout d'abord, une seule population, celle de Saint-Vaast, se démarque de l'ensemble des analyses de structure réalisées, suggérant la présence d'une barrière aux flux de gènes au niveau de la pointe du Cotentin, résultats appuyés par la modélisation des transports larvaires révélant une incapacité des larves à franchir cette limite lorsqu'elles se trouvent dans le bassin est. D'autre part, les signatures de différenciation génétique exposées avec les deux types de marqueurs présentent une dissemblance intéressante. En effet, si les marqueurs mitochondriaux rendent compte d'une homogénéité génétique globale — à l'exception de la population de Saint-Vaast — traduisant la libre circulation historique entre populations, une fragmentation récente à l'échelle européenne a été mise en évidence par les résultats obtenus grâce aux marqueurs microsatellites, indiquant une possible rupture des échanges. Toutefois, il n'existe pas, *a priori*, de lien

entre le type ou l'intensité d'exploitation et les différenciations génétiques observées. Par ailleurs, les profils de dispersion larvaire sont hétérogènes, les distances parcourues allant de quelques kilomètres à une centaine et ne rendant donc pas compte des séparations observées. Les implications de la connectivité génétique en termes de gestion et dans le contexte actuel de modifications environnementales profondes sont nombreuses. La structure génétique récente identifiée rend ainsi compte d'un isolement des populations de la zone d'étude, indice de vulnérabilité accrue des populations. En outre, ces informations permettent une meilleure appréhension des unités des gestion à prendre en compte.

Nos résultats suggèrent une relative "bonne santé" des populations d'étrilles à l'échelle de son aire de répartition Européenne, observation entérinée par l'expansion démographique en cours et des profils de variabilité génétique uniformes et indépendants du degré d'exploitation. Par ailleurs, une libre circulation des individus a été mise en évidence par l'utilisation des marqueurs mitochondriaux, traduisant une absence d'isolement historique des populations. Cependant, la différenciation génétique récente mise en évidence constitue une préoccupation nouvelle dans la mesure où elle témoigne d'un possible accroissement de la vulnérabilité aux pressions humaines pour l'espèce.

17.2 La génétique comme outil de gestion, quelle stratégie adopter pour l'étrille ?

En 1992, la convention sur la diversité biologique a établi un cadre de travail international pour répondre aux objectifs de conservation et de gestion des ressources marines. Il implique une préservation générale de toutes les échelles de biodiversité génétique, spécifique et écosystémique et souligne l'importance de la définition en amont de toute forme d'action d'un cadre conceptuel intégrateur (Kenchington et al. 2003). Le programme ANR GIPREOL, mis en place en 2009, repose sur une collaboration étroite entre les connaissances de plusieurs disciplines académiques et associatives et se veut en ce sens fédérateur. Différentes échelles d'études y sont ainsi intégrées, sur le plan sociétal et biologique, au sein desquelles s'insère cette étude. Maintenir la biodiversité génétique présente des enjeux particuliers pour la biologie de la conservation. Il s'agit ainsi de maintenir l'adaptabilité des populations naturelles, les services écosystémiques pour les générations futures ou encore de contrôler les changements de traits d'histoire de vie et des comportements qui influencent la dynamique de des populations, les flux d'énergie ou le rendement de l'écosystème (Kenchington et al. 2003), autant de justifications scientifiques qui demandent une

étude approfondie des paramètres génétiques des espèces exploitées.

De manière générale, il est communément admis que la grande taille des populations marines les protège de la perte de diversité liée à une exploitation intense mais cette idée est actuellement fortement remise en question (Hauser et al. 2002). L'effondrement des stocks de morues de Terre-Neuve, précédemment évoqué, constitue un bon exemple des conséquences de la surpêche sur la variabilité génétique des populations, d'autant plus que cet appauvrissement empêche toujours, 20 ans après la fin de l'exploitation, le renouvellement des stocks (Hilborn et al. 2003). En dépit de leur résilience supposément plus élevée (Jamieson 1993) et de la rareté des cas d'extinction recensés (Carlton 1993), les invertébrés marins ne sont pour autant pas épargnés par les activités humaines (Carlton 1993; Leiva and Castilla 2001; Kirby 2004). Il existe en outre une controverse quant au rôle des facteurs génétiques dans les menaces d'extinction pesant sur les espèces exploitées. Même si la plupart des auteurs considèrent qu'ils ne sont en rien déterminants dans le déclenchement du processus, Spielman et al. (2004) leur donnent au contraire une place centrale, soulignant l'importance d'une surveillance accrue de ces paramètres.

A l'heure actuelle, il n'existe aucune forme de réglementation régissant la capture de *Necora puber* en Europe. L'approche comparative menée avec les deux types de marqueurs a ici illustré tout son intérêt pour appréhender les stocks et les unités de gestion à définir (Waldman 1999) et rend compte de l'importance d'utiliser les outils génétiques pour une gestion efficace (Begg et al. 1999). A la lumière des résultats obtenus, quant à la croissance démographique et aux profils de diversité uniformes et indépendants du degré d'exploitation observé, nous avons pu conclure à une relative "bonne santé" de l'espèce à l'échelle de son aire de répartition, résultat qui atténue la nécessité de développement d'un plan de gestion à court terme. Cependant, l'étude de la connectivité entre populations et de la dispersion larvaire a révélé une fragmentation récente des populations et des capacités de dispersion sur de longues distances plus limitées que l'attendu, témoignant d'une possible fragilisation des stocks. En général, les recommandations de gestion issues des études de génétique des populations restent relativement vagues, préconisant la limitation de la consanguinité et le maintien de niveaux élevés de diversité génétique (Hedrick and Miller 1992). Toutefois, les outils de génétique des populations offrent une vision évolutive et temporelle que les autres outils diagnostiques et statistiques ne peuvent appréhender et la mise en place d'un monitoring génétique semble donc être une alternative particulièrement adaptée en tant que compromis de gestion pour les populations d'étrilles. Le suivi génétique constitue en effet, une opportunité de suivi populationnel au cours du temps permettant la détection de l'atteinte d'un seuil

critique nécessitant des actions (Schwartz et al. 2007) (voir la figure 17.2). Les résultats obtenus au cours de cette étude, révélateurs d'une influence encore limitée des impacts d'exploitation, laissent ainsi présager de la possibilité d'une action en amont.

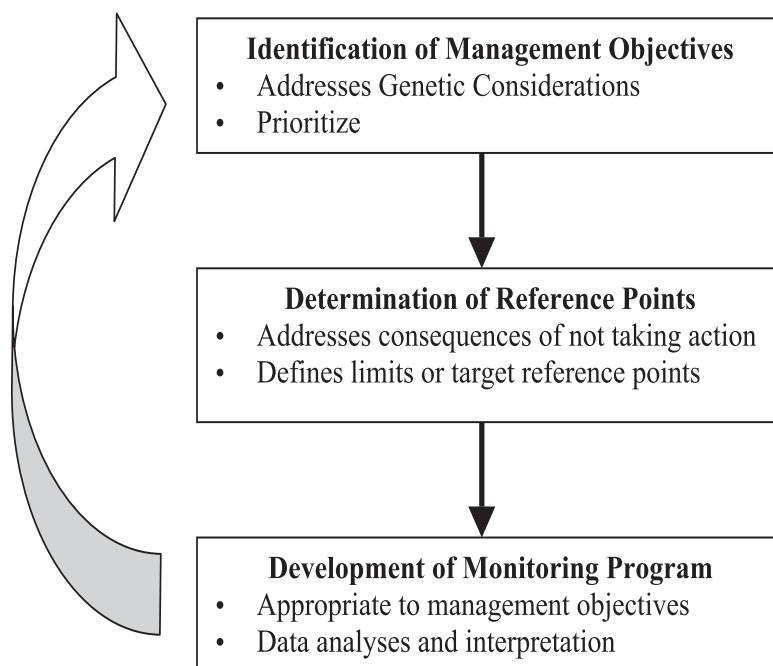


FIGURE 17.1 – Plan de gestion en trois phase recommandé par Kenchington et al. (2003).

Kenchington et al. (2003) proposent ainsi un plan de gestion de la diversité génétique en trois phases, processus continu et facilement intégrable dans les projets de GIZC, et qui repose sur l'identification des objectifs de gestion à remplir, sur la définition des risques acceptables ou de points de référence et sur le développement d'un programme de monitoring (figure 17.1). La définition des objectifs de gestion passe par une considération la plus exhaustive possible des paramètres de structure et de diversité génétique intra et inter-populationnels, facteurs qui sont les objets de notre étude. Il apparaît en effet primordial de maintenir les populations ainsi que leurs aires de répartition géographique naturelles au sein desquelles des processus d'adaptation locale ont pu se mettre en place et où les forces évolutives sont toujours en action (Thorpe et al. 1995). Les points de référence évoqués constituent une gamme de repères disponibles, facilement mesurables, qui permettent de hiérarchiser les types d'action à mettre en place. Enfin, le monitoring génétique représente un outil diagnostique sur le long terme autorisant un suivi des populations et des impacts d'exploitation.

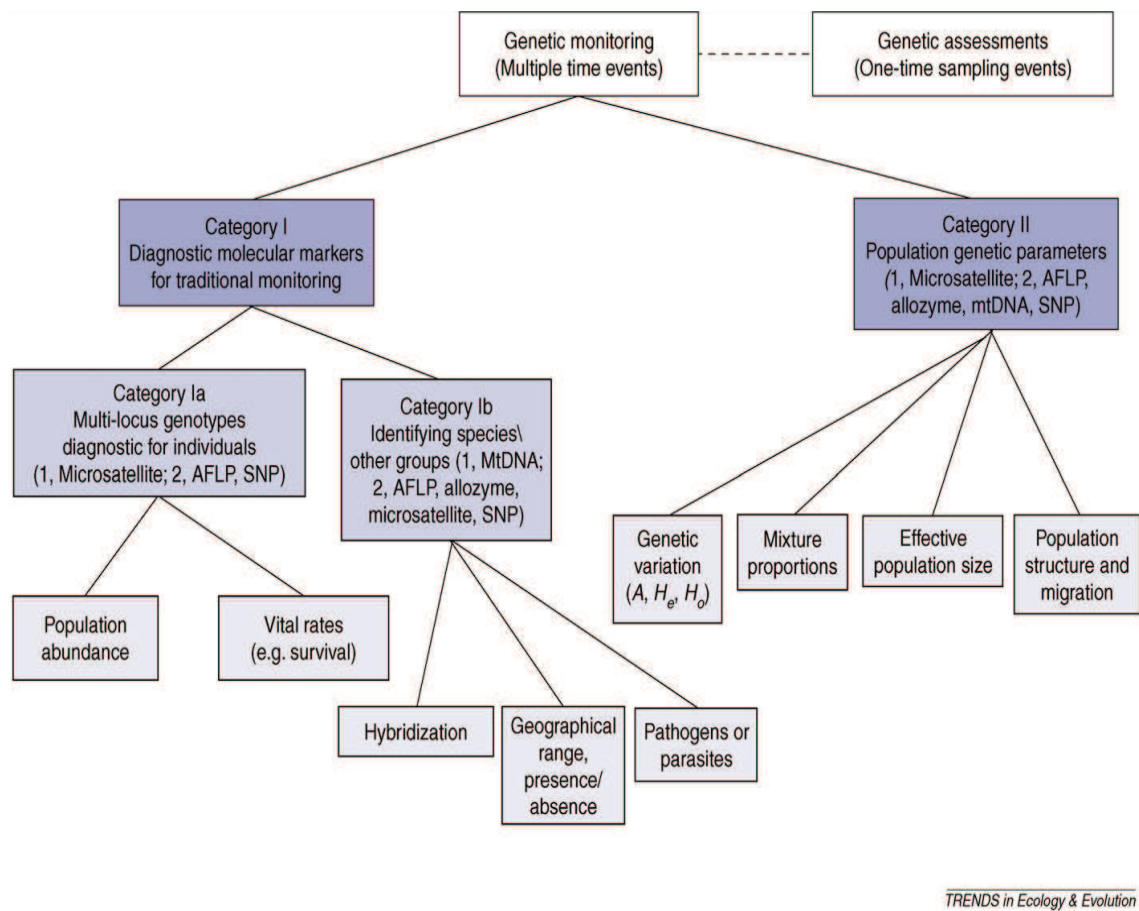


FIGURE 17.2 – Présentation du cadre conceptuel des catégories de monitoring génétique. La catégorie I décrit l'utilisation de marqueurs moléculaires diagnostiques d'identification tandis que la catégorie II permet le suivi des paramètres génétiques au cours du temps. Source : Schwartz et al. (2007)

Schwartz et al. (2007) recommandent ainsi différents indices de "surveillance" populationnelle permettant de dresser un "état des lieux" des paramètres de diversité (H_{exp} , R_{all} , N_e) et de connectivité (F_{ST} pour évaluer les flux de gènes) pour les espèces exploitées. L'utilisation de marqueurs génétiques permet donc d'apporter des informations pertinentes en termes de temps écologique et évolutif et constituent de fait, un outil de choix pour les programmes de gestion en zones côtières.

Perspectives

Nos conclusions quant à l’avenir des populations d’étrilles européennes restent encourageantes, comme en témoignent l’expansion démographique en cours et les potentiels de dispersion larvaire élevés mis en évidence. La structure génétique récente observée, possible indice de vulnérabilité accrue, nuance toutefois ces résultats, et nous invite à considérer la solution d’une surveillance fine des paramètres génétiques de l’espèce. Par ailleurs, certains questionnements nouveaux ont émergé de ces résultats avec pour objectifs de comprendre au mieux les profils de structure historique et contemporaine ainsi que les niveaux de variabilité observés.

18.1 Compléter la cartographie génétique de l’espèce à l’échelle de l’aire de répartition totale

L’étude menée sur les populations d’étrilles des côtes britanniques, françaises et ibériques prend en considération une fraction importante de l’aire de répartition de cette espèce. Cependant, une vision plus exhaustive de la cartographie génétique entreprise pourrait être obtenue en considérant certaines populations ici négligées :

- Les populations de Manche orientale et de mer du Nord, pourraient permettre de comprendre le profil génétique observé à Saint-Vaast. En effet, l’identification d’haplotypes trouvés à Saint-Vaast, plus à l’Est de la zone serait un indice fort de la remise en contact au niveau de la pointe du Cotentin de plusieurs stocks historiquement séparés.
- Les populations méditerranéennes présentent également un intérêt particulier pour les analyses de connectivité. En effet, le statut semi-fermé de la Méditerranée — la communication avec l’Atlantique ne s’effectuant qu’au niveau du détroit de Gibraltar — soulève la question d’une potentielle rupture des

échanges génétiques entre l’océan Atlantique et le bassin méditerranéen pour *Necora puber*. En outre, l’existence de différenciation génétique entre populations Atlantiques et Méditerranéennes a été mise en évidence pour un grand nombre d’espèces (Patarnello et al. 2007).

- Les populations irlandaises sont, quant à elles, intéressantes pour enrichir notre analyse de vulnérabilité de l’espèce aux pressions humaines. La source de préoccupation majeure tient, cette fois ci, à la quantité importante de prises accidentelles, fortement associées à la pêche au tourteau (Fahy et al. 2008).

18.2 Comprendre les structures génétiques observées grâce à la modélisation de la dispersion larvaire

L’étude de la dispersion larvaire en tant que vecteur de connectivité entre populations a permis une explication partielle des schémas de structure génétique contemporaine observés. Les résultats obtenus grâce à la première approche de modélisation en deux dimensions avec MOTHY nous invitent dans un premier temps à considérer une étude plus approfondie des forçages physiques responsables des profils de dispersion observés. En effet, de nombreuses forces physiques, tels que les courants, les forces de marées ou le vent, peuvent agir sur les capacités de dispersion des espèces que ce soit en termes de vitesse de transport ou de direction. Afin d’obtenir les profils de dispersion les plus proches possible de la réalité, il est ainsi nécessaire que les paramètres de simulations soient les plus cohérents possible avec les réalités écologiques. Il serait donc intéressant de pouvoir simuler les dispersions d’un nuage de larve émis sur une période de temps donné et à partir d’une zone étendue. D’autre part, il serait intéressant d’intégrer à nos modèles les profils de migrations verticales qui conditionnent la profondeur des larves au cours de la journée. En effet, les vitesses et directions des courants océaniques ne sont pas homogènes dans la colonne d’eau et, même s’il est peu probable que la direction générale du transport soit modifiée, il est possible que les points d’arrivées divergent. Enfin, l’échantillonnage de la partie est du bassin de la Manche, uniquement représenté par la population de Saint-Vaast doit ainsi être complété afin d’identifier avec précision la barrière génétique caractéristique de la zone. Par ailleurs les hypothèses évoquées quant à l’origine de cette rupture (séparation est-ouest du bassin, Dauvin (2012) et/ou rétention des larves au niveau des gyres à l’est de la pointe, Salomon and Breton (1993)) doivent être examinées, notamment grâce aux outils de modélisation de la dispersion larvaire.

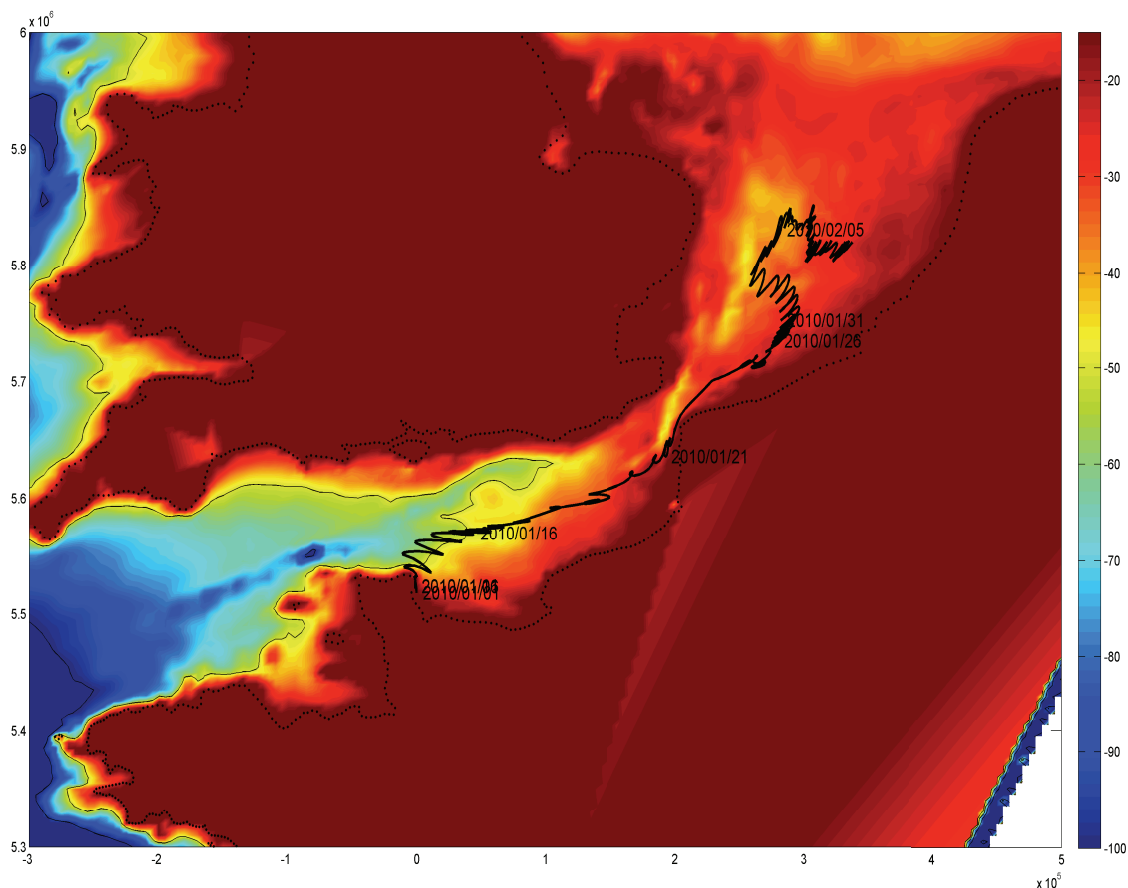


FIGURE 18.1 – Modélisation de la trajectoire des larves avec SELFE. Le point de départ considéré est celui de Saint-Vaast et la dispersion a été simulée sur une durée de 6 semaines. Les couleurs représentent la bathymétrie, les pointillés le trait de côte.

Des travaux complémentaires de modélisation avec SELFE sont actuellement en cours de réalisation en collaboration avec Xavier Bertin (laboratoire LIENSs) et nous ont déjà permis de simuler la dispersion d'un nuage de larves partant du site de Saint Vaast (figure 18.1)

18.3 Réalisation d'un cartogramme représentatif de la connectivité entre sites

En milieu marin, en raison de courants fortement hétérogènes, les distances géographiques ne sont pas une bonne mesure de la facilité avec laquelle 2 sites peuvent échanger des migrants. L'utilisation de cartogrammes (i.e. cartes pour lesquelles les surfaces, donc les distances, sont modifiées par une variable quantitative, voir fi-

gure 18.2) pourrait permettre d'avoir une meilleure représentation de la réalité des dispersions marines. L'utilisation de l'intensité des courants marins pour représenter un tel cartogramme pourrait permettre de préciser et de donner plus de sens aux contours des populations que nous avons mises en évidence ici avec les données microsatellites. Il devrait également être possible d'utiliser ces cartogrammes en lieu et place des cartes classiques pour les simulations de landscape genetics ce qui pourrait avoir un impact fort sur les structures inférées dans la mesure où les a priori de ces méthodes reposent fortement sur la distance qui séparent les individus.

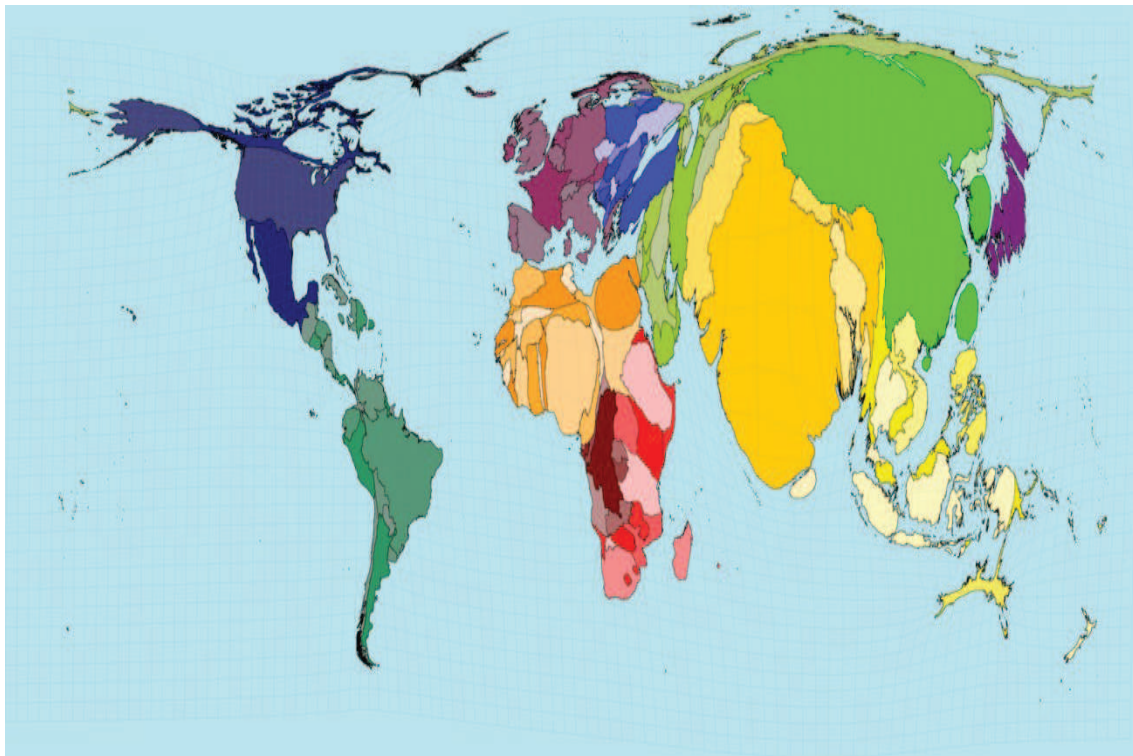


FIGURE 18.2 – Cartogramme représentant les densités de populations mondiales.
Source : Hennig (2011)

Bibliographie

Bibliographie

- Aboelela SW, Larson E, Bakken S, Carrasquillo O, Formicola A, Glied SA, Haas J, Gebbie KM (2007) Defining interdisciplinary research : Conclusions from a critical review of the literature. *Health Services Research* 42 :329–346
- Addessi L (1994) Human disturbance and long-term changes on a rocky intertidal community. *Ecological Applications* 4(4) :786–797
- Aguilar R, Hines AH, Wolcott TG, Wolcott DL, Kramer MA, Lipcius RN (2005) The timing and route of movement and migration of post-copulatory female blue crabs, *Callinectes sapidus* Rathbun, from the upper Chesapeake Bay. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 319(1–2) :117–128
- Allen J (1966) The rhythms and population dynamics of decapod crustacea. *Annual Review of Oceanography and Marine Biology* 4 :247–265
- Alverson D (1998) Discarding Practices and Unobserved Fishing Mortality In Marine Fisheries : An Update. Seattle : Wash. Sea Grant Program
- Anderson SC, Mills Flemming J, Watson R, Lotze HK (2011) Rapid Global Expansion of Invertebrate Fisheries : Trends, Drivers, and Ecosystem Effects. *PLoS ONE* 6(3) :e14,735
- Armour J, Alegre S, Miles S, Williams L, Badge R (1999) Minisatellites and mutation processes in tandemly repetitive dna. In : Goldstein D, Schlotterer C (eds) *Microsatellites : Evolution and Applications*, Oxford University Press, Oxford, pp 24–33
- Atarhouch T, Rüber L, Gonzalez E, Albert E, Rami M, Dakkak A, Zardoya R (2006) Signature of an early genetic bottleneck in a population of moroccan sardines *Sardina pilchardus*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 39(2) :373 – 383
- Avise J (1998) Conservation genetics in the marine realm. *Journal of Heredity* 89(5) :377–382

- Avise J, Neigel J, Arnold J (1984) Demographic influences on mitochondrial DNA lineage survivorship in animal populations. *Journal of Molecular Evolution* 20(2) :99–105
- Avise J, Arnold J, Ball R, Bermingham E, Lamb T, Neigel J, Reeb C, Saunders N (1987) Intraspecific phylogeography : The mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15 :489–522
- Avise JC (2009) Phylogeography : retrospect and prospect. *Journal of Biogeography* 36(1) :3–15
- Avise JC, Helfman GS, Saunders NC, Hales LS (1986) Mitochondrial DNA differentiation in north atlantic eels : Population genetic consequences of an unusual life history pattern. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 83(12) :4350–4354
- Ballard JWO, Whitlock MC (2004) The incomplete natural history of mitochondria. *Molecular Ecology* 13(4) :729–744
- Ballón M, Wosnitza-Mendo C, Guevara-Carrasco R, Bertrand A (2008) The impact of overfishing and el niño on the condition factor and reproductive success of peruvian hake, *Merluccius gayi peruanus*. *Progress In Oceanography* 79(2–4) :300–307
- Bandelt HJ, Forster P, Röhl A (1999) Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution* 16(1) :37–48
- Barot S, Heino M, O'Brien L, Dieckmann U (2004) Long-term trend in the maturation reaction norm of two cod stocks. *Ecological Applications* 14(4) :1257–1271
- Barot S, Heino M, Morgan MJ, Dieckmann U (2005) Maturation of Newfoundland American plaice (*Hippoglossoides platessoides*) : long-term trends in maturation reaction norms despite low fishing mortality? *ICES Journal of Marine Science : Journal du Conseil* 62(1) :56–64
- Beckmann JS, Weber JL (1992) Survey of human and rat microsatellites. *Genomics* 12(4) :627–631
- Becquet V, Simon-Bouhet B, Pante E, Hummel H, Garcia P (2012) Glacial refugium versus range limit : Conservation genetics of *Macoma Balthica*, a key species in the Bay of Biscay (France). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 432–433(0) :73 – 82

-
- Begg G, Friedland K, Pearce J (1999) Stock identification and its role in stock assessment and fisheries management : An overview. *Fisheries Research* 43(1-3) :1–8
- Belkhir K, Borsa P, Chikhi L, Raufaste N, Bonhomme F (1996–2004) GENETIX 4.05, logiciel sous Windows TM pour la génétique des populations. Laboratoire Génome, Populations, Interactions, CNRS UMR 5000, Université de Montpellier II, Montpellier (France)
- Benzie JAH (2000) Population genetic structure in penaeid prawns. *Aquaculture Research* 31(1) :95–119
- Billé R (2008) Integrated coastal zone management : four entrenched illusions. *SAPIENS [Online]* 1.2
- Billote N, Lagoda P, Risterucci A, Baurens F (1999) Microsatellite-enriched libraries : applied methodology for the tech development of SSR markers in tropical crops. *Fruits* 54 :277–288
- Blaise B, Clague JJ, Mathewes RW (1990) Time of maximum late wisconsin glaciation, west coast of canada. *Quaternary Research* 34(3) :282–295
- Booke HE (1999) The stock concept revisited : perspectives on its history in fisheries. *Fisheries Research* 43(1–3) :9–11
- Brito P, Edwards S (2009) Multilocus phylogeography and phylogenetics using sequence-based markers. *Genetica* 135 :439–455
- Brothers E, Williams D, Sale P (1983) Length of larval life in twelve families of fishes at "one tree lagoon", great barrier reef, australia. *Marine Biology* 76 :319–324
- Brown WM, George M, Wilson AC (1979) Rapid evolution of animal mitochondrial DNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 76(4) :1967–1971
- Brown WM, Prager EM, Wang A, Wilson AC (1982) Mitochondrial DNA sequences of primates : Tempo and mode of evolution. *Journal of Molecular Evolution* 18(4) :225–239
- Burger J (2000) Landscapes, tourism, and conservation. *Science of The Total Environment* 249(1–3) :39–49
- Burton R (1998) Intraspecific phylogeography across the point conception biogeographic boundary. *Evolution* 52(3) :734–745

- Campbell A, Stasko A (1986) Movements of lobsters (*Homarus americanus*) tagged in the bay of fundy, canada. *Marine Biology* 92 :393–404
- Cardinale BJ, Duffy JE, Gonzalez A, Hooper DU, Perrings C, Venail P, Narwani A, Mace GM, Tilman D, Wardle DA, Kinzig A, Daily G, Loreau M, Grace J, Larigauderie A, Srivastava D, Naeem S (2012) Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486(7401) :59–67
- Carlton J (1993) Neoextinctions of marine invertebrates. *American Zoologist* 33(6) :499–509
- Carvalho GR, Hauser L (1994) Molecular genetics and the stock concept in fisheries. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 4(3) :326–350
- Cassista M, Hart M (2007) Spatial and temporal genetic homogeneity in the arctic surfclam *Mactromeris polynyma*. *Marine Biology* 152(3) :569–579
- Chia F, Buckland-Nicks S, Young C (1984) Locomotion of marine invertebrate larvae : a review. *Canadian Journal of Zoology* 62 :1205–1222
- Choy SC (1986) Natural diet and feeding habits of the crabs *Liocarcinus puber* and *L. holsatus* (Decapoda, Brachyura, Portunidae). *Marine Ecology Progress Series* 31 :87–99
- Cicin-Sain B, Knecht R (1998) Integrated coastal and ocean management : concepts and practices. Island Press, Washington D.C.
- Clark J (1992) Integrated management of coastal zones. Tech. rep., FAO Fisheries Technical Paper, Rome, FAO
- Cohen JE, Small C, Mellinger A, Gallup J, Sachs J (1997) Estimates of coastal populations. *Science* 278(5341) :1209–1213
- Colson I, Hughes RN (2004) Rapid recovery of genetic diversity of dogwhelk (*Nucella lapillus*) populations after local extinction and recolonization contradicts predictions from life-history characteristics. *Molecular Ecology* 13(8) :2223–2233
- Combes J (2002) Aspects of the biology and fisheries ecology of the velvet swimming crab, *Necora puber* (L.), and the squat lobsters *Munida rugosa* (Fabricius) and *M. sarsi* Huss (Crustacea : Decapoda) in Scottish waters. PhD thesis, University of London

-
- Costanza R, Daly H, Folke C, Hawken P, Holling C, McMichael A, Pimentel D, Rapport D (2000) Managing our environmental portfolio. *BioScience* 50(2) :149–155
- Crow J, Kimura M (1965) Evolution in sexual and asexual populations. *The American Naturalist* 99(909) :439–450
- Crutzen PJ, Steffen W (2003) How long have we been in the anthropocene era? *Climatic Change* 61(3) :251–257
- Daemen E, Volckart F, Hellemans B, Ollevier F (1996) The genetic differentiation of the european eel (*Anguilla anguilla* L.) on the european continental shelf. *Royal Belgium Academy of Sciences* 65(1) :39–42
- Daily G, Alexander S, Ehrlich P, Goulder L, Jane Lubchenco J, Matson P, Mooney H, Postel S, Schneider S, Tilman D, Woodwell G (1997) Ecosystem services : Benefits supplied to human societies by natural ecosystems. *Issues in Ecology* 2 :1–18
- Daniel P (2004) Mothy, modèle océanique de transport d’hydrocarbures. Tech. rep., Dprevi/Mar
- Daniel P, Jan G, Cabioch F, Landau Y, Loiseau E (2002) Drift modeling of cargo containers. *Spill Science & Technology Bulletin* 7(5–6) :279–288
- Darling JA, Bagley MJ, Roman J, Tepolt CK, Gellers JB (2008) Genetic patterns across multiple introductions of the globally invasive crab genus *Carcinus*. *Molecular Ecology* 17 :4992–5007
- Dauvin JC (2012) Are the eastern and western basins of the English Channel two separate ecosystems? *Marine Pollution Bulletin* 64(3) :463–471
- Davenport J, Davenport JL (2006) The impact of tourism and personal leisure transport on coastal environments : A review. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 67(1–2) :280–292
- Davis A (1987) Variations in recruitment of the subtidal colonial ascidian *Podocladia cylindrica* (Quoy & Gaimard) : the role of substratum choice and early survival. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 106 :57–71
- Dayton PK, Thrush SF, Agardy MT, Hofman RJ (1995) Environmental effects of marine fishing. *Aquatic Conservation : Marine and Freshwater Ecosystems* 5(3) :205–232

- De-Xing Z, Hewitt G (1996) Nuclear integrations : challenges for mitochondrial DNA markers. *Trends in Ecology and Evolution* 11(6) :247–251
- Deboudt P (2012) Testing integrated coastal zone management in france. *Ocean & Coastal Management* 57(0) :62–78
- Denis J, Henocque Y (2001) Des outils et des hommes pour une gestion intégrée des zones côtières. Tech. rep., Ifremer
- Durand E, Jay F, Gaggiotti O, François O (2009) Spatial inference of admixture proportions and secondary contact zones. *Molecular Biology and Evolution* 26 :1963–1973
- Eisen J (1999) Mechanistic basis for microsatellites instability. In : Goldstein D, Schlötterer C (eds) *Microsatellites : Evolution and Applications*, Oxford University Press, Oxford, pp 34–48
- Engelhard G, Heino M (2004) Maturity changes in norwegian spring-spawning herring before, during, and after a major population collapse. *Fisheries Research* 66
- van Etten J (2011) gdistance : distances and routes on geographical grids. URL <http://CRAN.R-project.org/package=gdistance>, r package version 1.1-2
- Evanno G, Regnaut S, Goudet J (2005) Detecting the number of clusters of individuals using the software structure : a simulation study. *Molecular Ecology* 14 :2611–2620
- Excoffier L, Laval L, Schneider S (2005) Arlequin (version 3.0) : An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics* 1 :47–50
- Fabiani A, Hoelzel A, Galimberti F, Muelbert M (2003) Long-range paternal gene flow in the southern elephant seal. *Science* 299
- Fahy E, Carroll J, Smith A, Murphy S, Clarke S (2008) Ireland’s velvet crab (*Necora puber*) pot fishery. *Biology & Environment : Proceedings of the Royal Irish Academy* 108(3) :157–175
- FAO (2009) The state of world fisheries and aquaculture 2008. Tech. rep., Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy
- Féral J (2002) How useful are the genetic markers in attempts to understand and manage marine biodiversity ? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 268(2) :121–145

-
- 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
- Forster P, Torroni A, Renfrew C, Röhl A (2001) Phylogenetic star contraction applied to asian and papuan mtDNA evolution. *Molecular Biology and Evolution* 18(10) :1864–1881
- Frankham R (1995) Conservation genetics. *Annual Review of Genetics* 29(1) :305–327
- Frankham R (2006) Genetics and landscape connectivity. In : Crooks KR, Sanjayan M (eds) *Connectivity Conservation*, Cambridge University Press
- Frankham R, Ballou JD, Briscoe DA, McInnes KH (2002) *Introduction to Conservation Genetics*. Cambridge University Press
- Fratini S, Vannini M (2002) Genetic differentiation in the mud crab *Scylla serrata* (Decapoda : Portunidae) within the Indian Ocean. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 272(1) :103–116
- Fratini S, Ragionieri L, Cannicci S (2010) Stock structure and demographic history of the Indo-West Pacific mud crab *Scylla serrata*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 86(1) :51–61
- Freire, J, González-Gurriarán, E (1995) Feeding ecology of the velvet swimming crab *Necora puber* in mussel raft areas of the Ría de Arousa (Galicia, NW Spain). *Marine Ecology Progress Series* 119 :139–154
- Freire J, González-Gurriarán D, Bernardez C (1999) Migratory patterns of the spider crab *Maja suidada* using telemetry and electronic tags. In : *Proceedings of 1999 ICES Annual Science Conference. Theme session AA : Micorprocessors and Things that swim in th Ocean, Smart tags in the Study of Marine Life.*, ICES CM 1999/AA, vol 14, pp 1–11
- Fu YX (1997) Statistical Tests of Neutrality of Mutations Against Population Growth, Hitchhiking and Background Selection. *Genetics* 147(2) :915–925
- Galtier N, Nabholz B, Glémin S, Hurst G (2009) Mitochondrial DNA as a marker of molecular diversity : a reappraisal. *Molecular Ecology* 18(22) :4541–4550
- Goldstein D, Pollock D (1997) Launching microsatellites : a review of mutation. processes and methods of phylogenetic inference. *Journal of Heredity* 88 :335–342

- González-Gurriarán E (1985) Crecimiento de la nécora *Macropipus puber* (L.)(Decapoda, Brachyura) en la Ría de Arousa (Galicia, NW España), y primeros datos sobre la dinámica de la población. Boletín del Instituto Español de Oceanografía 2 :33–51
- Goudet J (2001) Fstat, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices version 2.9.3. Tech. rep., Available from www.unil.ch/izea/software/fstat.html
- Greenstreet SP, Hall SJ (1996) Fishing and the Ground-Fish Assemblage Structure in the North-Western North Sea : An Analysis of Long-Term and Spatial Trends. Journal of Animal Ecology 65(5) :577–598
- Guillot G, Estoup A, Mortier F, Cosson J (2005a) A spatial statistical model for landscape genetics. Genetics 170 :1261–1280
- Guillot G, Mortier F, Estoup A (2005b) Geneland : A program for landscape genetics. Molecular Ecology Notes 5 :712–715
- Guo E, Liu Y, Cui Z, Li X, Cheng Y, Wu X (2012) Genetic variation and population structure of swimming crab (*Portunus trituberculatus*) inferred from mitochondrial control region. Molecular Biology reports 39(2) :1453–1463
- Haig SM (1998) Molecular contributions to conservation. Ecology 79(2) :413–425
- Hall H, Nawrocky L (1995) A rapid method for detecting mitochondrial DNA variation in the brown trout *Salmo trutta*. Journal of Fish Biology 46 :360–364
- Hall TA (1999) Bioedit : a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. Nucleic Acids Symposium Series 41 :95–98
- Haq B (1997) Regional and global oceanographic, climatic and geologic factors in coastal zone planning. In : Haq GSJH BU ; Kullenberg (ed) Coastal zone management imperative for maritime developing nations, Kluwer Academic Publishers, pp 55–74
- Harrison RG (1989) Animal mitochondrial dna as a genetic marker in population and evolutionary biology. Trends in Ecology & Evolution 4(1) :6–11
- Hartl D, Clark A (2007) Principles of population genetics, 4th edn. Sinauer

-
- Hauser L, Carvalho GR (2008) Paradigm shifts in marine fisheries genetics : ugly hypotheses slain by beautiful facts. *Fish and Fisheries* 9(4) :333–362
- Hauser L, Ward RD (1998) Population identification in pelagic fish : the limits of molecular markers. In : Carvalho GR (ed) *Advances in Molecular Ecology*, IOSPress, Amsterdam, pp 191–224
- Hauser L, Adcock GJ, Smith PJ, Bernal Ramírez JH, Carvalho GR (2002) Loss of microsatellite diversity and low effective population size in an overexploited population of New Zealand snapper (*Pagrus auratus*). *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99(18) :11,742–11,747
- Haye PA, Tam YK, Kornfield I (2002) Molecular phylogenetics of mole crabs (hippidae : Emerita). *Journal of Crustacean Biology* 22(4) :903–915
- He L, Zhang A, Weese D, Zhu C, Jiang C, Qiao Z (2010) Late pleistocene population expansion of *Scylla paramamosain* along the coast of china : A population dynamic response to the Last interglacial sea level highstand. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 385(1–2) :20–28
- Hearn A (2001) The biology and fishery of the velvet swimming crab, *Necora puber* (l.) (Brachyura, Portunidae) in the orkney island, uk. PhD thesis, Heriot-Watt University
- Hector A, Bagchi R (2007) Biodiversity and ecosystem multifunctionality. *Nature* 448 :188–190
- Hedgecock D (1986) Is gene flow from pelagic larval dispersal important in the adaptation and evolution of marine invertebrates? *Bulletin of Marine Science* 39(2) :550–564
- Hedrick PW (2001) Conservation genetics : where are we now ? *Trends in Ecology & Evolution* 16(11) :629–636
- Hedrick PW, Miller PS (1992) Conservation genetics : Techniques and fundamentals. *Ecological Applications* 2(1) :30–46
- Heincke F (1898) *Naturgeschichte des Herings von Prof. Dr. Friedrich Heincke*. O. Salle
- Heino M, Dieckmann U, Godo O (2002) Reaction norm analysis of fisheries-induced adaptive change and the case of the northeast arctic cod. *ICES CM*

- Hellberg M (1996) Dependence of gene flow on geographic distance in two solitary corals with different larval dispersal capabilities. *Evolution* 50(3) :1167–1175
- Hennig B (2011) Rediscovering the world : Gridded cartograms of human and physical space. PhD thesis, University of Sheffield
- Herrnkind W (1980) Spiny lobsters : patterns of movement. In : Cobb J, Phillips B (eds) *The biology and Management of Lobsters, Physiology and Behavior*, Academic Press, New York, vol 1, pp 349–407
- Hewitt G (1999) Post-glacial re-colonization of european biota. *Biological Journal of the Linnean Society* 68(1-2) :87–112
- Hewitt G (2000) The genetic legacy of the quaternary ice ages. *Nature* 405 :907–913
- Hilbish T (1996) Population genetics of marine species : the interaction of natural selection and historically differentiated populations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 200(1-2) :67–83
- Hilborn R, Branch TA, Ernst B, Magnusson A, Minte-Vera CV, Scheuerell MD, Valero JL (2003) State of the world's fisheries. *Annual Review of Environment and Resources* 28(1) :359–399
- Hines A, Wolcott TG, González-Gurriarán E, González-Escalante J, Freire J (1995) Movement patterns and migrations in crabs : telemetry of juveniles and adult behaviour in *Callinectes sapidus* and *Maja squinado*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 75 :27–42
- Hjort J (1914) *Fluctuations in the Great Fisheries of Northern Europe, Viewed in the Light of Biological Research*. Andr. Fred. Høst & Fils
- Holthuis L (1987) *Necora*, a new genus of european swimming crabs (Crustacea Decapoda, Portunidae) and its type species, *Cancer puber* l., 1767. *Zoologische Mededelingen* 61(1) :1 – 14
- Hoskin MG (1997) Effects of contrasting modes of larval development on the genetic structures of populations of three species of prosobranch gastropods. *Marine Biology* 127 :647–656
- Hubisz M, Falush D, Pritchard J (2009) Inferring weak population structure with the assistance of sample group information. *Molecular Ecology Resources* 9 :1322–1332

-
- Hughes V (1983) Conjugative plasmids in bacteria of the pre-antibiotic era. *Nature* 302(5910) :725–726
- Hurlbert S (1971) The nonconcept of species diversity : A critique and alternative parameters. *Ecology* 52(577–586)
- Hutchings JA, Myers RA (1994) What Can Be Learned from the Collapse of a Renewable Resource ? atlantic Cod, *Gadus morhua*, of Newfoundland and Labrador. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51(9) :2126–2146
- Hutchinson WF, Oosterhout Cv, Rogers SI, Carvalho GR (2003) Temporal analysis of archived samples indicates marked genetic changes in declining North Sea cod (*Gadus morhua*). *Proceedings of the Royal Society of London Series B : Biological Sciences* 270(1529) :2125–2132
- Imbert G, Kretz C, Johnson K, Mandel J (1993) Origin of the expansion mutation in myotonic dystrophy. *Nature Genetics* 4 :72–76
- IUCN (2009) Iucn red list. Tech. rep., International Union for the Conservation Of Nature
- Jamieson GS (1993) Marine invertebrate conservation : Evaluation of fisheries over-exploitation concerns. *American Zoologist* 33(6) :551–567
- Janson K (1987) Allozyme and shell variation in two marine snails (littorina, prosobranchia) with different dispersal abilities. *Biological Journal of the Linnean Society* 30(3) :245–256
- Jennings S, Kaiser M, Blaxter J, Southward A, Tyler P (1998) The effects of fishing on marine ecosystems. *Advances in Marine Biology* Volume 34 :201–352
- Jickells TD (1998) Nutrient biogeochemistry of the coastal zone. *Science* 281(5374) :217–222
- Jolly MT, Jollivet D, Gentil F, Thiebaut E, Viard F (2004) Sharp genetic break between atlantic and english channel populations of the polychaete *pectinaria koreni*, along the north coast of france. *Heredity* 94(1) :23–32
- Jones G, Srinivasan M, Almany G (2007) Population connectivity and conservation of marine biodiversity. *Oceanography* 20(3) :100–111
- Jones JB (1992) Environmental impact of trawling on the seabed : A review. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 26(1) :59–67

- Jones MW, McParland TL, Hutchings JA, Danzmann RG (2001) Low genetic variability in lake populations of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) : A consequence of exploitation ? Conservation Genetics 2 :245–256
- Jørgensen C, Enberg K, Dunlop ES, Arlinghaus R, Boukal DS, Brander K, Ernande B, Gårdmark AG, Johnston F, Matsumura S, Pardoe H, Raab K, Silva A, Vainikka A, Dieckmann U, Heino M, Rijnsdorp AD (2007) Ecology : Managing evolving fish stocks. Science 318(5854) :1247–1248
- Jørgensen C, Ernande B, Fiksen Ø (2009) Original article : Size-selective fishing gear and life history evolution in the northeast arctic cod. Evolutionary Applications 2(3) :356–370
- Kaiser MJ, Edwards DB, Armstrong PJ, Radford K, Lough NEL, Flatt RP, Jones HD (1998) Changes in megafaunal benthic communities in different habitats after trawling disturbance. ICES Journal of Marine Science : Journal du Conseil 55(3) :353–361
- Kates RW, Parris TM (2003) Long-term trends and a sustainability transition. Proceedings of the National Academy of Sciences 100(14) :8062–8067
- Kenchington E, Heino M, Nielsen EE (2003) Managing marine genetic diversity : time for action ? ICES Journal of Marine Science : Journal du Conseil 60(6) :1172–1176
- Kimmel M, Chakraborty R, King JP, Bamshad M, Watkins WS, Jorde L (1998) Signatures of population expansion in microsatellite repeat data. Genetics 148(4) :1921–1930
- Kimura M (2000) Paleogeography of the ryukyu islands. Tropics 10(1) :5–24
- Kingsford M, Underwood A, Kennelly S (1991) Human as predators on rocky reefs in new south wales, australia. Marine Ecology Progress Series 72(1-2) :2–14
- Kirby MX (2004) Fishing down the coast : Historical expansion and collapse of oyster fisheries along continental margins. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 101(35) :13,096–13,099
- Knowlton N, Keller BD (1986) Larvae which fall far short of their potential : highly localized recruitment in an alpheid shrimp with extended larval development. Bulletin of Marine Science 39(2) :213–223

-
- Koslow J, Gowlett-Holmes K, Lowry J, O'Hara G Tand Poore, Williams A (2001) Seamount benthic macrofauna off southern tasmania : community structure and impacts of trawling. *Marine Ecology Progress Series* 213 :111–125
- Lai JC, Ng P, Davie P (2010) A revision of the *Portunus pelagicus* (Linneaus, 1758) species complex (Crustacea : Brachyura : Portunidae), with the recognition of four species. *The Raffles Bulletin of Zoology* 58(2) :199–237
- Landers Jr D, Keser M, Saila S (2001) Changes in female lobster *Homarus americanus* size at maturity and implications for the lobster resource in long island sound, connecticut. *Marine and Freshwater Research* 52(8) :1283–1290
- Leakey R, Lewin R (1996) *The Sixth Extinction : Biodiversity and Its Survival*. Phoenix
- Lee J, Coleman R, Jones M (2006) Population dynamics and growth of juveniles of the velvet swimming crab *Necora puber* ; (Decapoda : Portunidae). *Marine Biology* 148 :609–619
- Lee JT, Widdows J, Jones MB, Coleman RA (2004) Settlement of megalopae and early juveniles of the velvet swimming crab *Necora puber* (Decapoda : Portunidae) in flow conditions. *Marine Ecology Progress Series* 272 :191–202
- Leiva GE, Castilla JC (2001) A review of the world marine gastropod fishery : evolution of catches, management and the Chilean experience. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 11(4) :283–300
- Lenormand T (2002) Gene flow and the limits to natural selection. *Trends in Ecology & Evolution* 17(4) :183–189
- Levin L (2006) Recent progress in understanding larval dispersal : new directions and digressions. *Integrative and Comparative Biology* 46(3) :282–297
- Lewison RL, Crowder LB, Read AJ, Freeman SA (2004) Understanding impacts of fisheries bycatch on marine megafauna. *Trends in Ecology & Evolution* 19(11) :598–604
- Lewontin R (1974) *The genetic basis of evolutionnary change*. Comumbia biological series, 25, Columbia University Press
- Liu Y, Liu R, Ye L, Liang J, Xuan F, Xu Q (2009) Genetic differentiation between populations of swimming crab *Portunus trituberculatus* ; along the coastal waters of the East China Sea. *Hydrobiologia* 618 :125–137

- Loreau M, Naeem S, Inchausti P, Bengtsson J, Grime JP, Hector A, Hooper DU, Huston MA, Raffaelli D, Schmid B, Tilman D, Wardle DA (2001) Biodiversity and ecosystem functioning : Current knowledge and future challenges. *Science* 294(5543) :804–808
- Lovrich G, Sainte-Marie B, Smith B (1995) Depth distribution and seasonal movements of *Chionoecetes opilio* (Brachyura :Majidae) in Baie Sainte-Marguerite, Gulf of Saint Lawrence. *Canadian Journal of Zoology* 73 :1712–1726
- Malakoff D (1997) Extinction on the high seas. *Science* 277(5325) :486–488
- Mariani S, Hutchinson WF, Hatfield EMC, Ruzzante DE, Simmonds EJ, Dahlgren TG, André C, Brigham J, Torstensen E, Carvalho GR (2005) North sea herring population structure revealed by microsatellite analysis. *Marine Ecology-Progress Series* 303 :245–257
- Marino IAM, Pujolar JM, Zane L (2011) Reconciling deep calibration and demographic history : Bayesian inference of post glacial colonization patterns in *Carcinus aestuarii* (nardo, 1847) and *C. maenas*(linnaeus, 1758). *PLoS ONE* 6(12) :e28,567
- Marko PB (2004) ‘what’s larvae got to do with it ?’ disparate patterns of post-glacial population structure in two benthic marine gastropods with identical dispersal potential. *Molecular Ecology* 13(3) :597–611
- McManus J, Oppo D, Cullen J (1999) A 0.5-million-year record of millennial-scale climate variability in the north atlantic. *Science* 283 :971–975
- McNaughton S (1977) Diversity and stability of ecological communities : A comment on the role of empiricism in ecology. *The American Naturalist* 111(979) :515–525
- Melville-Smith R, de Lestang S (2006) Spatial and temporal variation in the size at maturity of the western rock lobster *Panulirus cygnus* george. *Marine Biology* 150(2) :183–195
- Mene L, Alvarez-Ossorio MT, González-Gurriarán E, Valdés L (1991) Effects of temperature and salinity on larval development of *Necora puber* (Brachyura : Portunidae). *Marine Biology* 108 :73–81
- Messerli B, Grosjean M, Hofer T, Núñez L, Pfister C (2000) From nature-dominated to human-dominated environmental changes. *Quaternary Science Reviews* 19(1–5) :459–479

-
- Meur-Ferec C (2007) La gize à l'épreuve du terrain : premiers enseignements d'une expérience française. Développement durable et territoires [En ligne]
- Mitton J (1997) Selection in natural populations. Oxford University Press, New York
- Moritz C, Dowling T, Brown W (1987) Evolution of animal mitochondrial DNA – relevance for population biology and systematics. Annual Review of Ecology and Systematics 18 :269–292
- Mullis K, Faloona F, Scharf S, Saiki R, Horn G, Erlich H (1986) Specific amplification of DNA in vitro : the polymerase chain reaction. In : Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, vol 51, pp 263–273
- Mullon C, Fréon P, Cury P (2005) The dynamics of collapse in world fisheries. Fish and Fisheries 6(2) :111–120
- Myers N, Mittermeier R, Mittermeier C, da Fonseca G, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. Nature 403(6772) :853–858
- Myers RA, Hutchings JA, Barrowman NJ (1997) Why do fish stocks collapse? the example of cod in Atlantic Canada. Ecological Applications 7(1) :91–106
- Nei M (1987) Molecular Evolutionary Genetics. Columbia University Press, New York, NY, USA
- Nei M, Maruyama T, Chakraborty R (1975) The bottleneck effect and genetic variability in populations. Evolution 29(1) :1–10
- Nevo E (1978) Genetic variation in natural populations : Patterns and theory. Theoretical Population Biology 13(1) :121–177
- Nixon SW (1995) Coastal marine eutrophication : A definition, social causes, and future concerns. Ophelia 41(1) :199–219
- Norman CP (1989) Ecology of the velvet swimming crab *Liocarcinus puber* (Brachyura : Portunidae). PhD thesis, University of Plymouth
- Norman CP, Jones MB (1992) Influence of depth, season and moult stage on the diet of the velvet swimming crab *Necora puber* (Brachyura, Portunidae). Estuarine, Coastal and Shelf Science 34(1) :71–83
- Norman CP, Jones MB (1993) Reproductive ecology of the velvet swimming crab, *Necora puber* (Brachyura : Portunidae), at Plymouth. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 73(02) :379–389

- O'Brien S (1994) A role for molecular genetics in biological conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 91 :5748–5755
- Okumus I, Ciftci Y (2003) Fish population genetics and molecular markers : II - molecular markers and their applications in fisheries and aquaculture. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 3 :51–79
- Oliveira E, Padua J, Zucchi M, Vencovsky R, Vieira M (2006) Origin, evolution and genome distribution of microsatellites. *Genetics and Molecular Biology* 29 :294 – 307
- Palumbi S (1994) Genetic divergence, reproductive isolation, and marine speciation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25(1) :547–572
- Palumbi S, Wilson A (1990) Mitochondrial dna diversity in the sea urchins *Strongylocentrotus purpuratus* and *S. droebachiensis*. *Evolution* 44(2) :403–415
- Palumbi S, Sandifer P, Allan J, Beck M, Fautin D, Fogarty M, Halpern B, Incze L, Leong J, Norse E, Stachowicz J, Wall D (2008) Managing for ocean biodiversity to sustain marine ecosystem services. *Frontiers in Ecology and the Environment* 7(4) :204–211
- Palumbi SR (2001) Humans as the world's greatest evolutionary force. *Science* 293(5536) :1786–1790
- Pan M, McBeath A, Hay S, Pierce G, Cunningham C (2008) Real-time pcr assay for detection and relative quantification of *Liocarcinus depurator* larvae from plankton samples. *Marine Biology* 153 :859–870
- Patarnello T, Volckaert F, Castilho R (2007) Pillars of hercules : is the Atlantic–Mediterranean transition a phylogeographical break ? *Molecular Ecology* 16(21) :4426–4444
- Pauly D, Palomares M (2005) Fishing down marine food web : It is far more pervasive than we thought. *Bulletin of Marine Science* 76(2) :197–212
- Pauly D, Christensen V, Dalsgaard J, Froese R, Torres F (1998) Fishing Down Marine Food Webs. *Science* 279(5352) :860–863
- Pauly D, Palomares M, Froes eR, Sa-a P, Vakily M, Preikshot D, Wallace S (2001) Fishing down canadian aquatic food webs. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58(1) :51–62

-
- Pechenik JA (1999) On the advantages and disadvantages of larval stages in benthic marine invertebrate life cycles. *Marine Ecology Progress Series* 177 :269–297
- Peltier H (2011) Cétacés et changements environnementaux : Développement et tests d'indicateurs d'état de conservation en vue d'établissement de stratégies de surveillance. PhD thesis, Université de la Rochelle
- Peltier H, Dabin W, Daniel P, Van Canneyt O, Dorémus G, Huon M, Ridoux V (2012) The significance of stranding data as indicators of cetacean populations at sea : Modelling the drift of cetacean carcasses. *Ecological Indicators* 18(0) :278–290
- Petit J, Jouzel J, Rayanaud D, Barkov N, Barnola J, Basile I, Bender M, Chappellaz J, Davis M, delaygue G, Delmotte M, Kotlyakov V, Legrand M, Lipenkov V, Lorius C, Pépin L, Ritz C, Saltzmani E, Stievenard M (1999) Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostok ice core, Antarctica. *Nature* 399 :429–436
- Petit R, El Mousadik A, Pons O (1998) Identifying populations for conservation on the basis of genetic markers. *Conservation Biology* 12(4) :844–855
- Phillips B, Mc Williams P (1986) The pelagic phase of spiny lobster development. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 43 :2153–2163
- Pimm SL, Raven P (2000) Biodiversity : Extinction by numbers. *Nature* 403(6772) :843–845
- Pineda J, Hare J, Sponaugle S (2007) Larval transport and dispersal in the coastal ocean and consequences for population connectivity. *Oceanography* 20(3)
- Piry S, Alapetite A, Cornuet JM, Paetkau D, Baudouin L, Estoup A (2004) Gene-class2 : A software for genetic assignment and first-generation migrant detection. *Journal of Heredity* 95(6) :536–539
- Posada D, Crandall K (2001) Intraspecific gene genealogies : trees grafting into networks. *Trends in Ecology & Evolution* 16 :37–45
- Post J, Lundin C (1996) Guidelines for integrated coastal zone management. World bank (Washington, D.C.)
- Pritchard J, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155 :945–959

- R Development Core Team (2011) R : A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, URL <http://www.R-project.org/>, ISBN 3-900051-07-0
- Ramos-Onsins SE, Rozas J (2002) Statistical Properties of New Neutrality Tests Against Population Growth. *Molecular Biology and Evolution* 19(12) :2092–2100
- Rapoport EH (1994) Remarks on marine and continental biogeography : An areographical viewpoint. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B : Biological Sciences* 343(1303) :71–78
- Read A, Drinker P, Northridge S (2006) Bycatch of marine mammals in u.s. and global fisheries. *Conservation Biology* 20(1) :163–169
- Reeb CA, Avise JC (1990) A Genetic Discontinuity in a Continuously Distributed Species : Mitochondrial DNA in the American Oyster, *Crassostrea virginica*. *Genetics* 124(2) :397–406
- Reeves R, Smith B, Crespo E, Notarbartolo di Sciara G, the Cetacean Specialist Group (2003) Dolphins, whales, and porpoises : 2003–2010 conservation action plan for the world’s cetaceans. IUCN Species Survival Commission Gland, Switzerland
- Reiss H, Hoarau G, Dickey-Collas M, Wolff WJ (2009) Genetic population structure of marine fish : mismatch between biological and fisheries management units. *Fish and Fisheries* 10(4) :361–395
- Ricker W (1981) Changes in the average size and average age of pacific salmon. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 38(12) :1636–1656
- Rochette J, Billé R (2012) Iczm protocols to regional seas conventions : What ? why ? how ? *Marine Policy* 36(5) :977–984
- Roessli D, Excoffier L (1990) Origine et évolution de l’adn mitochondrial humain : le paradigme perdu. *Bulletins et Mémoires de la Société d’anthropologie de Paris* 2(1) :25–41
- Rogers AR, Harpending H (1992) Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences. *Molecular Biology and Evolution* 9(3) :552–569
- Roughgarden J, Smith F (1996) Why fisheries collapse and what to do about it. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 93(10) :5078–5083

-
- Rozas J, Sánchez-DelBarrio JC, Messeguer X, Rozas R (2003) DnaSP, DNA polymorphism analyses by the coalescent and other methods. *Bioinformatics* 19(18) :2496–2497
- Sala E, Knowlton N (2006) Global marine biodiversity trends. *Annual Review of Environment and Resources* 31(1) :93–122
- Salomon J, Breton A (1993) An atlas of long-term currents in the channel. *Oceanologica acta* 16 :439–448
- Scheltema R (1986) On dispersal and planktonic larvae of benthic invertebrates : an eclectic overview and summary of problems. *Bulletin of Marine Science* 39 :290–322
- Schlötterer C (1998) Microsatellites. In : Hoelzel A (ed) *Molecular Genetic Analysis of Populations : a Practical Approach*, Oxford University Press, Oxford, pp 237–261
- Schlötterer C (2004) The evolution of molecular markers – just a matter of fashion ? *Nature Reviews Genetics* 5(1) :63–69
- Schubart C, Neigel J, Felder D (2000) Use of the mitochondrial 16s rRNA gene for phylogenetic and population studies of crustacea. *Crustacean Issues* 12 :817–830
- Schwartz MK, Luikart G, Waples RS (2007) Genetic monitoring as a promising tool for conservation and management. *Trends in Ecology and Evolution* 22(1) :25 – 33
- Selkoe K, Toonen R (2006) Microsatellites for ecologists : a practical guide to using and evaluating microsatellite markers. *Ecology Letters* 9 :615–629
- Siegel DA, Mitarai S, Costello CJ, Gaines SD, Kendall BE, Warner RR, Winters KB (2008) The stochastic nature of larval connectivity among nearshore marine populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105(26) :8974–8979
- Simon-Bouhet B, Garcia-Meunier P, Viard F (2006) Multiple introductions promote range expansion of the mollusc cyclope neritea (nassariidae) in france : evidence from mitochondrial sequence data. *Molecular Ecology* 15(6) :1699–1711
- Small C, Nicholls R (2003) A global analysis of settlement in coastal zone. *Journal of Coastal Research* 19(3) :584–599

- Smith PJ, Francis RICC, McVeagh M (1991) Loss of genetic diversity due to fishing pressure. *Fisheries Research* 10(3–4) :309–316
- Sorensen J (1993) The international proliferation of integrated coastal zone management efforts. *Ocean & Coastal Management* 21(1–3) :45–80
- Sotelo G (2009) Phylogeography of the galician crabs *Necora puber* and *Maja brachydactyla* in the NE Atlantic. PhD thesis, Université de Vigo
- Sotelo G, Posada D, Morán P (2009) Low-mitochondrial diversity and lack of structure in the velvet swimming crab *Necora puber* along the galician coast. *Marine Biology* 156(5) :1039–1048
- Spielman D, Brook BW, Frankham R (2004) Most species are not driven to extinction before genetic factors impact them. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101(42) :15,261–15,264
- Swain D, Sinclair A, Mark Hanson J (2007) Evolutionary response to size-selective mortality in an exploited fish population. *Proceedings Biological sciences / The Royal Society* 274(1613)
- Tajima F (1983) Evolutionary relationship of DNA sequences in finite population. *Genetics* 105(2) :437–460
- Tajima F (1989) Statistical Method for Testing the Neutral Mutation Hypothesis by DNA Polymorphism. *Genetics* 123(3) :585–595
- Tallack S (2002) The biology and exploitation of three crabs species in the Shetland island, Scotland : *Cancer pagurus*, *Necora puber* and *Carcinus maenas*. PhD thesis, Open University (United Kingdom)
- Tessier N, Bernatchez L (1999) Stability of population structure and genetic diversity across generations assessed by microsatellites among sympatric populations of landlocked atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Molecular Ecology* 8(2) :169–179
- Thoenig J (1998) L’usage analytique du concept de régulation. In : Commaille J, Jobert B (eds) *Les métamorphoses de la régulation politique*, LGDJ, Droit et Société, MSH
- Thompson JD, Higgins DG, Gibson TJ (1994) Clustal W : improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Research* 22(22) :4673–4680

-
- Thorpe J, Gall G, Lannan J, Nash C (1995) Conservation of Fish and Shellfish Resources. Elsevier ltd
- Thorpe JP, Solé-Cava AM, Watts PC (2000) Exploited marine invertebrates : genetics and fisheries. *Hydrobiologia* 420 :165–184
- Thorson G (1950) Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biological Reviews* 25(1) :1–45
- Underwood A, Kennelly S (1990) Pilot studies for designs of surveys of human disturbance of intertidal habitats in nsw. *Marine and Freshwater Research* 41(1) :165–173
- Underwood AJ (1993) Exploitation of species on the rocky coast of new south wales (australia) and options for its management. *Ocean & Coastal Management* 20(1) :41–62
- Vitousek P, Mooney H, Lubchenco J, Melillo J (1997a) Human domination on earth ecosystems. *Science* 277(5325) :494–499
- Vitousek PM, Aber JD, Howarth RW, Likens GE, Matson PA, Schindler DW, Schlesinger WH, Tilman DG (1997b) Human alteration of the global nitrogen cycle : Sources and consequences. *Ecological Applications* 7(3) :737–750
- Waldman JR (1999) The importance of comparative studies in stock analysis. *Fisheries Research* 43(1–3) :237–246
- Waples R (1998) Separating the wheat from the chaff : patterns of genetic differentiation in high gene flow species. *Journal of Heredity* 89(5) :438–450
- Waples RS, Punt AE, Cope JM (2008) Integrating genetic data into management of marine resources : how can we do it better ? *Fish and Fisheries* 9(4) :423–449
- Ward RD (2000) Genetics in fisheries management. *Hydrobiologia* 420(1) :191–201
- Ward RD, Woodward M, Skibinski DOF (1994) A comparison of genetic diversity levels in marine, freshwater, and anadromous fishes. *Journal of Fish Biology* 44(2) :213–232
- Wilhelm G (1995) Contribution à l'étude de l'étrille *Necora puber* (Crustacea, Brachyura) dans le Mor-Braz (Bretagne sud) : Données halieutiques, biologiques et pathologiques. PhD thesis, Université de Rennes 1

- Wilke T, Pfenninger M (2002) Separating historic events from recurrent processes in cryptic species : phylogeography of mud snails (*Hydrobia spp.*). *Molecular Ecology* 11(8) :1439–1451
- Worm B, Barbier E, Beaumont N, Duffy J, Folke C, Halpern B, Jackson J, Lotze H, Micheli F, Palumbi S, Sala E, Selkoe K, Stachowicz J, Watson R (2006) Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science* 314(5800) :787–790
- Worm B, Hilborn R, Baum JK, Branch TA, Collie JS, Costello C, Fogarty MJ, Fulton EA, Hutchings JA, Jennings S, Jensen OP, Lotze HK, Mace PM, McClanahan TR, Minto C, Palumbi SR, Parma AM, Ricard D, Rosenberg AA, Watson R, Zeller D (2009) Rebuilding global fisheries. *Science* 325(5940) :578–585
- Wosnitza-Mendo C, Guevara-Carrasco R (2000) Adaptative response of peruvian hake to overfishing. *Naga, the ICLARM Quaterly* 23(1) :24–28
- Wright P (2005) Temporal and spatial variation in reproductive investment of haddock in the north sea. *ICES CM*
- Yoneda M, Wright P (2004) Temporal and spatial variation in reproductive investment of Atlantic cod *Gadus morhua* in the northern north sea and scottish west coast. *Marine Ecology Progress Series* 276 :237–248
- Young C (1995) Behavior and locomotion during the dispersal phase of larval life. in *L.Mc Edward, ed. Ecology of marine invertebrate larvae*, CRC Press, Boca Raton, Florida, pp 249–278
- Zhang D, Hewitt G (2003) Nuclear DNA analyses in genetic studies of populations : practice, problems and prospects. *Molecular Ecology* 12(3) :563–584

Septième partie

Annexes

Compléments méthodologiques

Protocole détaillé de réalisation d'une banque micro-satellite enrichie

1. **Digestion par l'enzyme Taq I (site de restriction T|CGA)**
 - 30 μ l d'ADN (120ng/ μ l)
 - 30U de TaqI (3 μ l d'enzyme à 10U/ μ l)
 - 10 μ l de tampon 10X
 - H₂O qsp 100 μ l

Digestion pendant 7h à 37 ° C
2. **Purification sur colonne Macherey Nagel®**
 Elution dans un volume final de 50 μ l
3. **Phosphorylation des adaptateurs, condition préliminaire à leur ligation**

TaqI 20-F : CTCCTTGCTTACTCGTGGACT
 TaqI 22-R : CGAGTCCACGAGTAAGCAAGAG

 - 10 à 50pmol d'oligo
 - 2 μ l de Buffer A 10X
 - 2 μ l d'ATP (10mM)
 - 1 μ l de T4 Polynucleotide kinase
 - H₂O qsp 20 μ l
4. **Ligation des adaptateurs phosphorylés**
 - 10 μ l de TaqI 20-F
 - 10 μ l de TaqI 22-R
 - 20 μ l d'ADN digéré

- 3 μ l de T4 Ligase (3U/ μ l)
 - 10 μ l de tampon 10X
 - H₂O qsp 100 μ l
- Ligation toute la nuit à 18 ° C

5. PCR post ligation

- 7 μ l d'ADN purifié
- 5 μ l de tampon 10X
- 6 μ l de MgCl₂ 25mM
- 4,7 μ l de TaqI 20-F
- 1 μ l de dNTP à 10mM
- 1 μ l de Taq à 5U/ μ l
- H₂O qsp 50 μ l

Le programme PCR utilisé est le suivant :

Une étape de dénaturation initiale de :

- 4min à 95 ° C

puis 20 cycles de :

- 30s à 94 ° C
- 1min à 60 ° C
- 1min30s à 72 ° C

et une étape d'élongation finale de :

- 5min à 72 ° C

6. Purification sur colonne Macherey Nagel®

Elution dans un volume final de 50 μ l

7. **Enrichissement** Pour récupérer nos séquences d'intérêt, on dispose d'amorces biotynilées, complémentaires des motifs microsatellites de notre ADN. L'utilisation de billes de Streptavidine, pour laquelle la biotine présente une affinité, va permettre la récupération spécifique des séquences ciblées.

Protocole :

- Dilution de l'ADN purifié (50 μ l dans 400 μ l d'H₂O)
- Dénaturation de 10min à 95 ° C
- Ajout de 150pmoles (1,5 μ l d'une solution à 100 μ M) de l'oligo et de 13 μ l de tampon SSC 20X
- incubation pendant 20min à température ambiante

Préparation des billes de Streptavidine :

- 3 lavages successifs avec 300 μ l de tampon SSC 0,5X
- Reprise des billes dans 100 μ l de tampon SSC 0,5X

Enrichissement :

-
- Mélange de 100 μ l de billes avec l'ADN et l'oligo biotynilé
 - Incubation 10min à température ambiante sous légère agitation
 - 4 lavages successifs avec 300 μ l de tampon SSC 0,1X
 - Resuspension dans 100 μ l puis 150 μ l d' H_2O

8. Purification sur colonne Macherey Nagel®

Elution dans un volume final de 100 μ l

9. PCR post enrichissement

- 10 μ l d'ADN purifié
- 10 μ l de tampon 10X
- 12 μ l de $MgCl_2$ (25mM)
- 8,7 μ l de Taq 20-F (10 μ M)
- 2 μ l de dNTP (10mM)
- 2 μ l de Taq (5U/ μ l)
- H_2O qsp 100 μ l

Le programme PCR utilisé est le suivant :

Une étape de dénaturation initiale de :

- 1min à 95 ° C
- puis 20 cycles de :
- 40s à 94 ° C
- 1min à 60 ° C
- 2min à 72 ° C
- et une étape d'élongation finale de :
- 5min à 72 ° C

10. Purification sur colonne Macherey Nagel®

Elution dans un volume final de 100 μ l

11. Ligation au plasmide pGEM-Teasy

Les fragments d'ADN contenant nos motifs microsatellites, qui ont été récupérés spécifiquement par l'étape d'enrichissement, sont transférés dans des plasmides destinés à la transformation des bactéries compétentes *DH5* – α

Ligation :

- 1 μ l de plasmide pGEM-Teasy (50ng/ μ l)
- 5 μ l de tampon 2X
- 3 μ l d'ADN
- 1 μ l de ligase (3U/ μ l)

Ligation toute la nuit à 4 ° C.

12. Transformation de bactéries compétentes

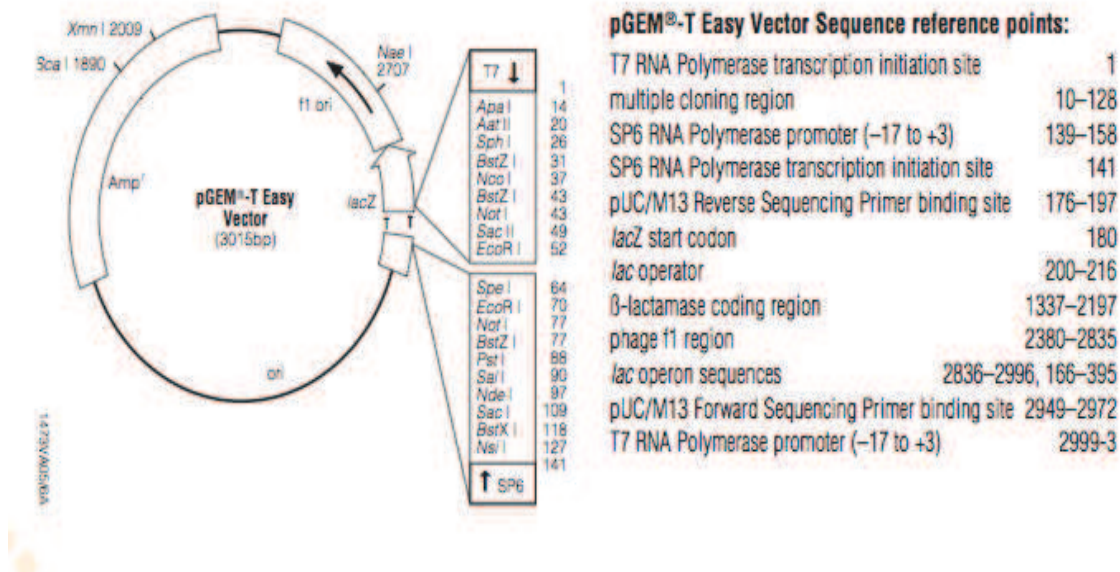


FIGURE 19.1 – pGEM-Teasy - La présence du gène de résistance à l’ampicilline va permettre de sélectionner les bactéries ayant insérées le plasmide, qui seront les seules à pousser sur un milieu LB agar + ampicilline. De la même façon, le gène lacZ dont l’expression dépend de l’insertion de l’insert d’intérêt permettra la sélection des colonies qui présente le motif microsatellite. En présence d’Xgal, la β Galactosidase, produit de l’expression de LacZ forme un composé bleu. Les colonies d’intérêts, qui présentent l’insert et n’expriment ainsi pas LacZ seront donc les colonies blanches.

- Décongélation d’ un tube de bactéries compétentes *DH5* – α
- Ajout de $2\mu\text{l}$ de plasmide et agiter en douceur en tapotant le tube
- Incubation pendant 30min minimum à 0°
- Choc thermique d’1min à 42°C
- Ajout de $600\mu\text{l}$ de LB
- Incubation 30 à 40min à 37°C
- Etalement de $200\mu\text{l}$ sur des boîtes LB agar contenant de l’ampicilline de l’IPTG et du X-Gal (sélection des bactéries transformées avec le plasmide)
- Incubation toute la nuit à 37°C

13. PCR post transformation - vérification de la présence de l’insert

Les colonies blanches (résistance à l’ampicilline liée à la présence du plasmide et couleur blanche due à la non-expression de LacZ coupé par la présence de l’insert) sont prélevées stérilement et placées dans $20\mu\text{l}$ d’ H_2O . Une étape de dénaturation de 5min à 95°C est ensuite nécessaire pour faire éclater la membrane des cellules. Protocole PCR :

- ADN matrice , 1 colonie
- $2,5\mu\text{l}$ de tampon 1X

-
- 1,5 μ l de $MgCl_2$ (25mM)
 - 0,1 μ l de dNTP (25mM)
 - 0,5 μ l de PU/PR (amorces plasmidiques) (10 μ M)
 - 0,5 μ l d’amorce microsatellite (10 μ M)
 - 0,5 μ l de Taq (5U/ μ l)

Programme PCR :

- 2min30s à 94 ° C
 puis 30 cycles de :
 - 30s à 94 ° C
 - 30s à 50 ° C
 - 45s à 72 ° C
- et une étape d’élongation finale de :
 - 2min à 72 ° C

14. Extraction plasmidique

- Récupération de 1 à 5mL de la culture
- Centrifugation à 11000g pendant 30s
- Ajout de 250 μ l de buffer A1
- Ajout de 250 μ l de buffer A2. Remuer doucement en inversant le tube et laisser incuber à température ambiante pendant 5min ou jusqu’à ce que le lysat soit clair.
- Ajout de 300 μ l de buffer A3
- Centrifugation à 11000g pendant 5min
- Chargement de 750 μ l dans les colonnes
- Centrifugation à 11000g pendant 1min
- Ajout de 600 μ l de buffer A4
- Centrifugation à 11000g pendant 1min
- Centrifugation à 11000g pendant 2min
- Elution dans 50 μ l de buffer d’élution
- Centrifugation à 11000g pendant 1min

15. Séquençage

20

Publication scientifique

Publication scientifique soumise à Conservation Genetics

Conservation Genetics manuscript No.
(will be inserted by the editor)

Population expansion in an extensively-harvested crab The example of *Necora puber* along the European Atlantic coasts

Joana Do Nascimento · Pascale Garcia · Richard Coz · Gilles Radenac ·
Thierry Guyot · Vanessa Becquet · Thibault Androuin · Benoît Simon-Bouhet

Received: date / Accepted: date

Abstract Nowadays, fisheries development and the resulting over-exploitation of marine species are heavily impacting marine resources. Besides over-exploitation is leading to a genetic diversity tumble undermining species adaptive abilities. Evaluating and regulating the effects of anthropogenic pressure requires an overall understanding of species life history traits and especially their genetic diversity and structure patterns. Here, we studied *Necora puber*, a decapod crustacean highly targeted by both professional fisheries, mainly developed in the United Kingdom, and recreational fisheries, traditionally established in France. In order to assess *N. puber* patterns of genetic structure and diversity, we analyzed a 636 bp fragment of the COI mitochondrial gene for 1032 individuals from 29 European sites with contrasted degrees of anthropogenic pressures. Our results depicted an overall low polymorphism, associated with the absence of genetic structure as revealed by the mostly non-significant pairwise F_{ST} at the scale of western Europe. Moreover, there was no evidence for genetic isolation by geographic distances across the 1,200+ km sampling span. A single potential barrier to gene flow was discovered near the tip of Cotentin (France) separating the eastern French population from all other sites. We also highlighted a clear signature of recent demographic expansion - supported by a star-like haplotype network, tests for neutral evolution and mismatch distributions fitting a sudden population expansion model - likely followed by ongoing gene flows enhanced by *N. puber*'s important larval stage.

Keywords *Necora puber*, COI mitochondrial gene, phylogeography, population structure, demographic expansion

1 Introduction

For the past few decades, marine resources have been increasingly targeted by fisheries, raising questions about the consequences of human exploitation on ecosystems. Today, 75% of fishes and 34% of invertebrates are considered as over-exploited around the world (FAO 2009; Anderson et al. 2011). In this context, regulating the effects of human pressures on the marine environment has become one of the main issue to improve species preservation. Although invertebrate species are sometimes considered as more resilient to fisheries than vertebrate species (Jamieson 1993), over-exploitation may lead to steep population decline of both vertebrate (Hilborn et al. 2003; Hutchings and Myers 1994; Myers et al. 1997) and invertebrate species (Leiva and Castilla 2001; Kirby 2004). Fisheries may also be responsible for the alteration of population structure (Hilborn et al. 2003) and species life cycle (e.g. reduction of the size of individuals, Greenstreet and Hall 1996, maturation at an earlier age, Barot et al. 2004, 2005), the perturbation of whole ecosystems and the structure of trophic webs (Pauly et al. 1998), and habitat destruction (Dayton et al. 1995; Jennings et al. 1998).

Over-fishing is also often related to a strong genetic diversity tumble potentially leading to a loss of adaptive abilities, especially in the context of global change (Jones et al. 2001; Hauser et al. 2002; Hutchinson et al. 2003). Such a genetic impoverishment might even prevent stocks from being renewed after the closure of fisheries (e.g. the Newfoundland cod fisheries, Hilborn et al. 2003). Therefore, the characterization of genetic population structure is essential for species under strong human pressure. Indeed, species whose populations are divided into isolated stocks, and with little adaptation potential, are all the more sensitive to fisheries-induced loss of global genetic diversity (Thorpe et al. 1981). Most of the time, high dispersal potential is associated with a lack of genetic differentiation over large distances (Palumbi 1994; Colson and Hughes 2004). However, many studies revealed high levels of genetic structure at small geographical scales, even for potential long-range dispersers (Knowlton and Keller 1986; Palumbi 1994; Colson and Hughes 2004). In marine species, such counter-intuitive genetic structure was indeed observed for a variety of organisms, from mollusks (e.g. Virginia oysters *Crassostrea virginica*, Reeb and Avise 1990) to crustaceans (e.g. mud crabs *Scylla serrata*, Fratini and Vannini 2002) and even marine mammals (e.g. spinner dolphins *Stenella longirostris longirostris*, Oremus et al. 2007 and Indo-Pacific bottlenose dolphins *Tursiops aduncus*, Särnblad et al. 2010). In the context of species conservation, it is thus critical to assess the genetic structure of populations, even those of long range dispersers.

In this study, we focused on the velvet swimming crab, *Necora puber* (Linnaeus, 1767), a portunid decapod crustacean inhabiting rocky shores from the lower littoral zone to a depth of 70 m (Hearn 2004). *N. puber* is commonly found in the western Mediterranean Sea and along the eastern European Atlantic coasts, its repartition area ranging from the South of Norway to Morocco (Clark 1986). Since the early seventies,

Joana Do Nascimento
Laboratoire LIENSs
UMR 7266 CNRS - University of La Rochelle
2 rue Olympe de Gouges
17000 La Rochelle
Tel.: +33 616496713
E-mail: joana.donascimento@univ-lr.fr

N. puber has been commercially exploited in Galicia (Spain). Less than ten years after the beginning of its exploitation, a significant decline of the stock was observed offshore Galicia (González-Gurriarán 1985). This decrease marked the beginning of the velvet swimming crab fisheries in the United Kingdom to supply the Spanish market. During the eighties, crab harvests increased dramatically, *N. puber* becoming the second most caught crab after *Cancer pagurus* among the UK fisheries (Lee et al. 2006; ICES 2011). Because of the Galician stock decline, most studies about *N. puber* describe its life history traits, focusing mainly on its reproductive (Norman and Jones 1993; González-Gurriarán and Freire 1994), growth (Lee et al. 2004, 2006) and feeding (Choy 1986; Norman and Jones 1992) patterns. The velvet swimming crab is a dominant epi-benthic predator on rocky shores feeding on a great variety of preys (e.g. algae, sea urchins, other crustaceans... Freire et al. 1995). Its reproductive cycle begins with the coupling of a calcified male and a moulting female, each mature individual being able to mate 2 to 3 times a year. The coupling can take place all year long but a peak is often observed during summer months. A female can produce up to 200,000 eggs that are incubated beneath the abdomen. Finally thousands of larvae are released in the environment, drifting with oceanic currents (Wilhelm 1995). *N. puber*'s larval stages can last up to two months, the duration of each of the five zoe stages and the single megalope one being highly dependent on temperature and salinity conditions (Mene et al. 1991).

N. puber thus qualifies as a long-range disperser under strong human pressure and whose population structure remains unknown at the scale of its natural range. Sotelo et al. (2009) addressed the question of the genetic structure and diversity of *N. puber* populations, analyzing COI and 16S mitochondrial markers, but in a local perspective only, mostly focusing on Galician populations. Here, we present a phylogeographic study of the velvet swimming crab at the scale of the European Atlantic and English Channel coasts, with a sampling ranging from the North of Scotland to the South of Portugal. Furthermore, we propose to evaluate the degree of connectivity between the intertidal and subtidal stocks. Indeed, populations along the Atlantic coasts are exploited by both professional and recreational fisheries. The subtidal stock is mainly targeted by professional fisheries in Spain, Portugal and in the UK. On the other hand, these commercial subtidal fisheries are uncommon in France where *N. puber* is mostly targeted by recreational shellfish gatherer on rocky shores. We therefore examine the COI mitochondrial gene, a broadly-used marker known to provide useful informations for population phylogeographic studies (Avice 2004).

2 Material and Methods

2.1 Sampling

A total of 1032 tissue samples were collected between March 2010 and March 2011, at 23 locations, 18 intertidal (923 individuals) and 5 subtidal (109 individuals) sites along *N. puber*'s repartition area (Fig. 1, Table 1). Intertidal sampling sites are spread from the North of Scotland to the South of Portugal (5 sites in the United Kingdom, 8 in France and 4 in Spain and Portugal). The 5 subtidal zones are located in France and Spain (Fig. 1). Intertidal individuals were collected manually by shellfish gatherers and subtidal individuals were collected by scuba divers, trawls or crab pots. Depending on the size of the crab, we collected either a single leg or the whole animal, and preserved it in absolute ethanol for further laboratory analysis.

2.2 Mitochondrial DNA sequencing

Genomic DNA was extracted from either excised leg muscle or gill tissues using the Nucleospin Tissue kit protocol (Macherey Nagel®). We amplified 700 bp of the COI mitochondrial gene using Folmer's LCO1490 (5'-GGTCAACAAATCATAAAGATATGG-3') and HCO2198 (5'-TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA-3') primers (Folmer et al. 1994). PCR reactions were carried out in a final volume of 50 μ l containing 1X PCR Buffer [200mM(NH₄)₂SO₄, 0.1% Tween® 20], 1.5 mM MgCl₂, 0.25 mM dNTP, 0.125 μ M of each primers, 5 units of Taq DNA polymerase (Thermo scientific) and 50 ng of genomic DNA. PCR conditions were as followed: an initial denaturation step of 3 min at 94°C followed by 40 cycles of 30s denaturation at 94°C, 30s annealing at 43°C and 30s extension at 72°C, and finally 5 min at 72°C. PCR products were then run in 2% agarose gel containing ethidium bromide for verification of a good amplification (1 fragment, ca. 700bp). PCR products were cycle sequenced in both directions by Genoscreen (Genoscreen – 1 rue du Professeur Calmette 59000 Lille Cedex – France). Sequencing reactions were performed using BIGDYE 3.1 and run in a 3730XL 96 capillary sequencer (Applied Biosystems).

2.3 Data analysis

The mitochondrial DNA sequences were aligned using the ClustalW algorithm (Thompson et al. 1994) and checked manually in BioEdit v 7.0.5.3 (Hall 1999).

Genetic diversity and demographic variation In order to assess genetic heterogeneity within our dataset, common diversity indexes (i.e. number of haplotypes H , number of segregating sites S , haplotype diversity $H_{E_{mt}}$ and nucleotide diversity π) were computed for each site in Arlequin v3.11 (Excoffier et al. 2005). For each index, values averaged over the 23 locations as well as overall values were computed. Demographic variation was investigated by calculating Tajima's D (Tajima 1989) — relying on the frequency of segregating sites — Fu's FS (Fu 1997) — relying on the haplotype distribution — and Ramos-Onsins and Rozas R_2 (Ramos-Onsins and Rozas 2002) — based on the difference between the number of singletons mutation and the average number of nucleotide differences. These indices were calculated using DNAsp v 5.10.01 (Rozas et al. 2003). The 95% confidence intervals were obtained using 1,000 coalescent simulations. A mismatch analysis of the number of pairwise differences between haplotypes was also performed to test for a deviation from a constant-sized population model. Finally, a median-joining haplotype network (Bandelt et al. 1999), with a post-processing step of Maximum Parsimony calculation (Forster et al. 2001) was constructed in Network v 4.6.0.0 (fluxus-engineering.com) to assess phylogenetic relationships among haplotypes.

Population genetic structure The genetic structure within the study area was examined by calculating the pairwise F_{ST} between all pairs of sampling sites. Their significance was assessed by performing 1000 permutations of haplotypes between populations. Lastly, we tested for an isolation by distance pattern. A Mantel test of positive correlation between genetic and geographic distances was thus performed in R 2.14.1 (R Development Core Team 2011). The genetic distances between pairs of sampling sites was expressed as $\frac{F_{ST}}{1-F_{ST}}$ (Rousset 1997). Geographic distances were computed between all pairs of localities using the least-cost algorithm as implemented in the package gdistance (van Etten 2011). The least-cost path was defined as the shortest path possible between two localities with an infinite cost set up for crossing land areas. As a result, the least cost routes were a mixture of shortest path around land masses and great circle distances over marine areas.

3 Results

3.1 Genetic diversity

Our final data set contains 1,032 sequences (923 intertidal, 109 subtidal) of 636 bp of the COI mitochondrial gene. Overall, 63 unique mt DNA haplotypes are identified and submitted to Genbank (Accession number JX087365-JX087427). Genetic diversity within the study zone — estimated by the number of haplotypes N_H , the number of segregating sites S , the haplotype diversity $\hat{H}_{E,mt}$ and the nucleotide diversity π — is reviewed in table 2. The 63 haplotypes are defined by 56 variable sites. At the level of sampling sites, the number of haplotypes N_H ranges from 2 to 9 with a mean value of 5.424 haplotypes, while the number of segregating sites S ranges from 1 to 8 with an average value of 4.788. Our results also display a moderate haplotype diversity ($\hat{H}_{E,mt} = 0.360$) and a low nucleotide diversity ($\pi \cdot 10^2 = 0.074$), consistent with the lack of divergence between haplotypes (less than 0.1% variation between haplotypes). Besides, no trend or diversity gradient could be observed among our study area (Fig 2). For each sampling site, little deviation from the average values is observed, with haplotype and nucleotide diversities ranging respectively from 0.119 to 0.562 and from 0.020 to 0.110 (Fig 2).

3.2 Haplotype frequencies

Of the 63 haplotypes, 18 are shared between 2 or more sampling sites, the most common (HAP1) being represented in 22 out of the 23 sampling sites. The remaining 45 haplotypes are private (i.e. found within a specific site) and generally in a single copy. Most localities are characterized by a similar haplotype distribution, namely a large majority of HAP1 — this haplotype being found in more than 80% of the individuals — several shared haplotypes and finally, a small amount of private ones representing less than 3% of the total number of sequences. However, the easternmost sampling site (St Vaast, Fig 1) is characterized by a mix of exclusively private haplotypes. This distinctive observation is due to the systematic mutation of the 619th thymine (found in more than 95 % of individuals) in an adenine.

3.3 Demographic variations

Mismatch analysis conducted for the intertidal and subtidal sites reveals a distribution of pairwise differences between individuals consistent with a sudden population expansion. Mitochondrial sequences of both intertidal and subtidal individuals show very little divergence, being separated by a maximum of two mutations (Fig 3).

Tests for neutral evolution (Tajima's D , Fu's FS and Ramos-Onzins and Rozas' R_2) were also performed to highlight evidence of either demographic changes or selective effects (Table 3). Tajima's D is significantly negative for most sampling sites (average value = -1.635) and for the whole study area (-2.506^{**}), an observation in agreement with the hypothesis of population expansion. Similarly, Fu's FS is also significantly negative for most sites (average value = -3.839 , overall value = -145.57). The R_2 index shows a lower level of significance within each site but remains highly significant (0.005^{**}) when all sampling sites are considered. Eventually, the haplotype network exhibits a star-like structure (Fig 4), illustrating the very low level of divergence among the haplotypes (maximum percentage of divergence between 2 haplotypes = 0.8%). This peculiar distribution is characteristic of a sudden demographic expansion where a large number of haplotypes is observed due to the accumulation of mutations, those haplotypes remaining closely linked to the most common, central one.

3.4 Genetic structure

Only a few pairwise F_{ST} values are significant within our dataset (Fig 5), the major trend being a complete lack of genetic differentiation between sampling sites, even between very remote sites (for example, no genetic differentiation is observed between Skye and San Martin, two sites separated by more than 2000km). Indeed, of the 253 pairwise F_{ST} values only 18% are found to be significantly different from 0 (see black squares in Figure 5). Half of the significant values involve individuals from St Vaast, the easternmost sampling site of our study. The isolation by distance analysis reveals no correlation between genetic distances and geographic distances (Mantel test, $Z = 30473$, $p = 0.697$, Fig 6). Subtidal and intertidal sites show no significant genetic differentiation or isolation by distance (Fig 6). They also display similar levels of haplotype and nucleotide diversity (Fig 2), equivalent match-mismatch distributions (Fig 5) and similar signatures of population expansion (Table 3) prompting us to consider the 2 stocks as a single unit.

4 Discussion

Few previous studies aimed at describing genetic patterns in *Necora puber*. Among them, Sotelo et al. focused on Galician populations, observing genetic homogeneity within the studied zone and the signature of a demographic expansion. The novelty of our study initially relies

on the widened sampling effort. Twenty three sites spread over the repartition area were therefore investigated in order to realize the most accurate genetic mapping of the species. Moreover, genetic tools can also be efficient to assess potential impacts of human pressures — in our case fisheries — on species. Thus, the overall sampling of *N. puber*'s Atlantic ocean repartition area could allow us to highlight a potential overexploitation of the species. In this case, overly important catches should be leading to a population bottleneck resulting in population size decrease and loss of genetic variability (Nei et al. 1975).

Across Europe *N. puber*'s populations are nowadays targeted by two kinds of fisheries activities: commercial fisheries targeting the subtidal stock, particularly well developed in the UK, and recreational fisheries targeting intertidal individuals. In spite of this differential fishing pressure, our study demonstrated that the subtidal sites were genetically undifferentiated from the intertidal ones. This lack of genetic structure was indeed supported by the non-significant pairwise F_{ST} (Fig 5) and the amount of shared and little divergent haplotypes between the 2 zones (Fig 4). A single exception was observed for the Bay of Biscay population, which displayed genetic differentiation with several intertidal sites but none with the other subtidal populations. Further investigation would be necessary to explain this unexpected differentiation, but a first explanation could be found in the extent of the geographic area of this sampling site. Indeed, individuals labelled as "Bay of Biscay individuals" were sampled over a much larger area (and spanning a wider depth range) than other subtidal sites. Even so, the distinction between the 2 zones seems irrelevant from both a genetics and an ecologic perspective, individuals being able to travel from shores to higher depths. Those movements are most likely related to species behavior since females migrate in subtidal area to spawn, while juveniles migrate toward the coast (Wilhelm 1995). Similarly, the lack of structure associated with matching diversity indexes between the two zones (Table 2) suggested that the potential impact of professional and recreational fisheries should be quite comparable.

At the scale of the whole data set as well as for every sampling site from Northern Scotland to Southern Portugal, the analysis of the COI mtDNA sequences revealed a rather average haplotype diversity ($\hat{H}_{E.mt} = 0.360$) and a low nucleotide diversity ($\pi = 0.074 \cdot 10^{-2}$) coherent with a low level of genetic divergence between haplotypes (less than 0.1%, Table 2, Fig 4). Those levels of genetic diversity are low in comparison with data obtained for other crustaceans with high larval dispersal potential. Indeed, high haplotype diversity was observed for two other portunids species, *Portunus trituberculatus* ($\hat{H}_{E.mt} = 0.790$, Liu et al. 2009) and *Scylla serrata* ($\hat{H}_{E.mt} = 0.787$, Fratini and Vannini 2002), in the China sea and the Indo-Pacific region. Likewise, patterns of high genetic diversity were also observed for other crustaceans in the north-east Atlantic, as reported for *Carcinus maenas* (Roman and Palumbi 2004; Darling et al. 2008). As for *N. puber*, a previous genetic study (Sotelo et al. 2009), realized along the Galician coast (north west Spain), already revealed a lower genetic diversity - though the obtained values of haplotype diversity were not as low as the one we obtained for our study ($\hat{H}_{E.mt} = 0.480$, *s.e.* = 0.044 vs $\hat{H}_{E.mt} = 0.360$, *s.e.* = 0.024).

This combination of moderate to high haplotype diversity and low nucleotide diversity, which has been observed for many marine species with high dispersal potential, is often attributed to demographic expansion. Here, these levels of genetic diversity are associated to a peculiar haplotype distribution: a few widespread haplotypes (one of which was represented in more than 80% of the individuals) and a large number (71% of the identified haplotypes) of closely related low-frequency haplotypes, specific of a distinctive sampling site. This distribution, revealing a genetic diversity increase due to the accumulation of mutations but without high divergence between haplotypes, tends to indicate rapid population growth from an ancestral population, a phenomenon known to enhance mutations retention (Avice et al. 1984). This result is consistent with our demographic analysis, which also suggests that the velvet swimming crab populations truly experienced a recent event of demographic expansion over the entire study area. This was indeed confirmed by both the distribution of pairwise differences between pairs of individuals (Fig 5) and the star-like haplotype network (Fig 4).

Lastly, the tests for neutral evolution we performed (Table 3) namely Fu's FS (Fu 1997), Tajima's D (Tajima 1989) and Ramos-Onsins and Rosas R_2 (Ramos-Onsins and Rozas 2002) also established the same outline ($FS = -145.57^{**}$; $D = -2.506^{**}$; $R_2 = 0.005^{**}$). These three indicators are not equally powerful to detect population growth. Fu's FS , relying on haplotype distribution information, is known to be the most efficient especially with large sample sizes (Ramos-Onsins and Rozas 2002). For most sites, Fu's FS was indeed found significant. All the results described above (haplotype distribution, haplotype network, mismatch distribution and demographic statistical tests) concurred with the hypothesis of a demographic expansion for *N. puber*. Low values of nucleotide diversity tends to indicate that this expansion was a rather recent event (Excoffier 2004). Most likely, it followed the last Pleistocene glacial maximum which was the last major event known to have significantly shaped population structure of marine species (Kimura 2000; Guo et al. 2012). Accordingly Sotelo et al. (2009) dated the population growth around 19,000 years ago. Ongoing demographic expansion has been observed for many organisms including several portunids species as *Scylla serrata* (Fratini et al. 2010), *Scylla paramamosin* (He et al. 2010), *Portunus trituberculatus* (Guo et al. 2012) and *Carcinus maenas* (Marino et al. 2011). For *N. puber*, this expansion was likely enhanced by the lack of strong barriers to gene flow.

Oceans are often considered as free from barriers to gene flow, which is mostly consistent with the lack of intraspecific structure for species capable of dispersing over large distances. However, many reasons have been given to explain the appearance of differentiation for such species: existence of physical barriers (Burton 1998), particular hydrodynamics conditions (Patarnello et al. 2007) or even species behaviour (recruitment, control over dispersion... Kingsford et al. 2002). In this study we highlighted the almost complete lack of genetic differentiation among our targeted populations as revealed by the calculated pairwise F_{ST} which were, for the most part, non significant (Fig 5). In addition, no correlation between the pairwise matrix of F_{ST} and the geographical distances was detected (figure 6). These results are particularly relevant of the free propagation of individuals (adults or larvae) within our study area, allowing unrestricted gene flow and unfolding the lack of biogeographic barriers for *N. puber* along the European Atlantic coasts.

None of the commonly expected genetic breaks (e.g. along the tip of Brittany or the potentially inhospitable sandy coasts of the Landes region), were observed. Thereby, *N. puber* genetic homogeneity was in agreement with the lack of differentiation expected for species with continuous distribution, large population size and high levels of adults or/and larval dispersal (Palumbi 1992). Even though, adult's migration seems to be negligible in comparison with the large distances that can be travelled by larvae, their possible high magnitude have to be taken into account. Swimming crabs are indeed, capable of active dispersal over large distances, as for *Callinectes sapidus*, which can cover hundreds of kilometer (Aguilar et al. 2005). Few studies focused on adult migration and the most important distance recorded did not exceed

200 m (Combes 2002). On the other hand, larvae and their extended dispersal abilities (6 weeks of planctonic larval stage) could explain the observed genetic homogeneity. Yet, individuals from one specific sampling site exhibited significant levels of genetic structuring with all other populations. The St Vaast population was indeed genetically isolated from all the other sites. This population is characterized by its eastern position being separated from the other sites by the Cotentin tip (Normandy). This result suggests the existence of a barrier to gene flow located around this peculiar tip affecting the dispersal of *N. puber*. The Cotentin tip has been previously identified as the limit separating the western and eastern English Channel basins and was thus described as a biogeographical transition between Lusitanian and Boreal provinces (Dauvin 2012). Moreover, current trajectories are known to shape patterns of genetic differentiation. Barriers to gene flow have already been described for other species in the region (Jolly et al. 2004) and the current circulation suggests that some gyres, located on the east of the tips (Salomon and Breton 1993) could be responsible for larval retention.

The COI mitochondrial DNA analysis of *N. puber* demonstrated that the velvet swimming crab population were genetically homogenous over the study zone, indicating the mostly free circulation of larvae in the zone. In the same way, we highlighted a lack of barrier to gene flow between subtidal and intertidal sites, with migrations mostly carried out by adult individuals. However, we pointed out the existence of an unexpected potential biogeographic barrier, preventing gene flow, located around the Cotentin tip (France) and isolating the St Vaast population (eastern Normandy) from the others. A more comprehensive study of the eastern population of the velvet swimming crab (eastern French, North sea, south of Norway populations) is now necessary to confirm the hypothesis of a genetic break. The other strong outcome of our study was the proof of a post-glacial range expansion undergone by *N. puber* populations. This result was unanimously supported by all the demographic analysis we performed (haplotype network, mismatch distribution, haplotype distribution). As for fisheries management, no diminution of population size or genetic variability, reflecting a population bottleneck, was observed. Thus, the ongoing demographic expansion and the apparent free circulation along the European Atlantic coasts, tends to indicate a limited effect of catches on *N. puber*'s populations. Yet, in spite of the apparent lack of human pressure effects, numerous studies have expressed concern about the crab decreasing stocks (González-Gurriarán 1985; Lee et al. 2006). These results have to be confronted with results from other markers such as microsatellites makers, currently in development. Indeed, highly polymorphic nuclear markers are expected to be more powerful than mitochondrial markers to detect recent and accurate population structure, even at local scale. For now, *N. puber* seems to be the ideal candidate for an early management plan to monitor precocious effects of the species over-exploitation.

References

- Aguilar R, Hines AH, Wolcott TG, Wolcott DL, Kramer MA, Lipcius RN (2005) The timing and route of movement and migration of post-copulatory female blue crabs, *Callinectes sapidus* Rathbun, from the upper Chesapeake Bay. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 319(1–2):117–128
- Anderson SC, Mills Flemming J, Watson R, Lotze HK (2011) Rapid Global Expansion of Invertebrate Fisheries: Trends, Drivers, and Ecosystem Effects. *PLoS ONE* 6(3):e14735, DOI 10.1371/journal.pone.0014735
- Avise J, Neigel J, Arnold J (1984) Demographic influences on mitochondrial DNA lineage survivorship in animal populations. *Journal of Molecular Evolution* 20(2):99–105
- Avise JC (2004) Molecular markers, natural history and evolution, 2nd edn. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts
- Bandelt HJ, Forster P, Röhl A (1999) Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution* 16(1):37–48
- Barot S, Heino M, O'Brien L, Dieckmann U (2004) Long-term trend in the maturation reaction norm of two cod stocks. *Ecological Applications* 14(4):1257–1271
- Barot S, Heino M, Morgan MJ, Dieckmann U (2005) Maturation of Newfoundland American plaice (*Hippoglossoides platessoides*): long-term trends in maturation reaction norms despite low fishing mortality? *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 62(1):56–64
- Burton R (1998) Intraspecific phylogeography across the point conception biogeographic boundary. *Evolution* 52(3):734–745
- Choy SC (1986) Natural diet and feeding habits of the crabs *Liocarcinus puber* and *L. holsatus* (Decapoda, Brachyura, Portunidae). *Marine Ecology Progress Series* 31:87–99
- Clark PF (1986) North-east atlantic crabs. An atlas of distribution. Ross-on-Wye : Marine conservation society
- Colson I, Hughes RN (2004) Rapid recovery of genetic diversity of dogwhelk (*Nucella lapillus*) populations after local extinction and recolonization contradicts predictions from life-history characteristics. *Molecular Ecology* 13(8):2223–2233, DOI 10.1111/j.1365-294X.2004.02245.x
- Combes J (2002) Aspects of the biology and fisheries ecology of the velvet swimming crab, *Necora puber* (L.), and the squat lobsters *Munida rugosa* (Fabricius) and *M. sarsi* Huss (Crustacea: Decapoda) in Scottish waters. Master's thesis, University of London
- Darling JA, Bagley MJ, Roman J, Tepolt CK, Gellers JB (2008) Genetic patterns across multiple introductions of the globally invasive crab genus *Carcinus*. *Molecular Ecology* 17:4992–5007
- Dauvin JC (2012) Are the eastern and western basins of the English Channel two separate ecosystems? *Marine Pollution Bulletin* 64(3):463–471
- Dayton PK, Thrush SF, Agardy MT, Hofman RJ (1995) Environmental effects of marine fishing. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 5(3):205–232, DOI 10.1002/aqc.3270050305
- van Etten J (2011) gdistance: distances and routes on geographical grids. URL <http://CRAN.R-project.org/package=gdistance>, r package version 1.1-2
- Excoffier L (2004) Patterns of dna sequence diversity and genetic structure after a range expansion: lessons from the infinite-island model. *Molecular Ecology* 13(4):853–864, DOI 10.1046/j.1365-294X.2003.02004.x, URL <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-294X.2003.02004.x>
- Excoffier L, Laval L, Schneider S (2005) Arlequin (version 3.0): An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics* 1:47–50
- FAO (2009) The state of world fisheries and aquaculture 2008. Tech. rep., Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy
- 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
- Forster P, Torroni A, Renfrew C, Röhl A (2001) Phylogenetic star contraction applied to asian and papuan mtDNA evolution. *Molecular Biology and Evolution* 18(10):1864–1881
- Fratini S, Vannini M (2002) Genetic differentiation in the mud crab *Scylla serrata* (Decapoda: Portunidae) within the Indian Ocean. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 272(1):103–116
- Fratini S, Ragionieri L, Cannicci S (2010) Stock structure and demographic history of the Indo-West Pacific mud crab *Scylla serrata*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 86(1):51–61
- Freire J, González-Gurriarán, E (1995) Feeding ecology of the velvet swimming crab *Necora puber* in mussel raft areas of the Ría de Arousa (Galicia, NW Spain). *Marine Ecology Progress Series* 119:139–154
- Fu YX (1997) Statistical Tests of Neutrality of Mutations Against Population Growth, Hitchhiking and Background Selection. *Genetics* 147(2):915–925
- González-Gurriarán E (1985) Crecimiento de la nécora *Macropipus puber* (L.) (Decapoda, Brachyura) en la Ría de Arousa (Galicia, NW España), y primeros datos sobre la dinámica de la población. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía* 2:33–51
- González-Gurriarán E, Freire J (1994) Sexual maturity in the velvet swimming crab *Necora puber* (Brachyura, Portunidae): morphometric and reproductive analyses. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 51(2):133–145

- Greenstreet SP, Hall SJ (1996) Fishing and the Ground-Fish Assemblage Structure in the North-Western North Sea: An Analysis of Long-Term and Spatial Trends. *Journal of Animal Ecology* 65(5):577–598
- Guo E, Liu Y, Cui Z, Li X, Cheng Y, Wu X (2012) Genetic variation and population structure of swimming crab (*Portunus trituberculatus*) inferred from mitochondrial control region. *Molecular Biology reports* 39(2):1453–1463
- Hall TA (1999) Bioedit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series* 41:95–98
- Hauser L, Adcock GJ, Smith PJ, Bernal Ramírez JH, Carvalho GR (2002) Loss of microsatellite diversity and low effective population size in an overexploited population of New Zealand snapper (*Pagrus auratus*). *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99(18):11,742–11,747
- He L, Zhang A, Weese D, Zhu C, Jiang C, Qiao Z (2010) Late pleistocene population expansion of *Scylla paramamosain* along the coast of china: A population dynamic response to the Last interglacial sea level highstand. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 385(1–2):20–28
- Hearn A (2004) Reproductive biology of the velvet swimming crab, *Necora puber* (Brachyura: Portunidae), in the Orkney Islands, UK. *Sarsia* 89(5):318–325, DOI 10.1080/00364820410002578
- Hilborn R, Branch TA, Ernst B, Magnusson A, Mente-Vera CV, Scheuerell MD, Valero JL (2003) State of the world's fisheries. *Annual Review of Environment and Resources* 28(1):359–399, DOI 10.1146/annurev.energy.28.050302.105509
- Hutchings JA, Myers RA (1994) What Can Be Learned from the Collapse of a Renewable Resource? atlantic Cod, *Gadus morhua*, of Newfoundland and Labrador. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51(9):2126–2146, DOI 10.1139/f94-214
- Hutchinson WF, Oosterhout Cv, Rogers SI, Carvalho GR (2003) Temporal analysis of archived samples indicates marked genetic changes in declining North Sea cod (*Gadus morhua*). *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 270(1529):2125–2132
- ICES (2011) Ices data 1950-2010. URL ICES data <http://www.ices.dk/indexfla.asp>
- Jamieson GS (1993) Marine invertebrate conservation: Evaluation of fisheries over-exploitation concerns. *American Zoologist* 33(6):551–567
- Jennings S, Kaiser MJ, J H S Blaxter AJS, Tyler PA (1998) The effects of fishing on marine ecosystems. *Advances in Marine Biology* Volume 34:201–352
- Jolly MT, Jollivet D, Gentil F, Thiebaut E, Viard F (2004) Sharp genetic break between atlantic and english channel populations of the polychaete *pectinaria koreni*, along the north coast of france. *Heredity* 94(1):23–32
- Jones MW, McParland TL, Hutchings JA, Danzmann RG (2001) Low genetic variability in lake populations of brook trout (*Salvelinus fontinalis*): A consequence of exploitation? *Conservation Genetics* 2:245–256, 10.1023/A:1012215826057
- Kimura M (2000) Paleogeography of the ryukyu islands. *Tropics* 10(1):5–24
- Kingsford MJ, Leis JM, Shanks A, Lindeman KC, Morgan SG, Pineda J (2002) Sensory environments, larval abilities and local self-recruitment. *Bulletin of Marine Science* 70(1):309–340
- Kirby MX (2004) Fishing down the coast: Historical expansion and collapse of oyster fisheries along continental margins. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101(35):13,096–13,099
- Knowlton N, Keller BD (1986) Larvae which fall far short of their potential: highly localized recruitment in an alpheid shrimp with extended larval development. *Bulletin of Marine Science* 39(2):213–223
- Lee J, Coleman R, Jones M (2006) Population dynamics and growth of juveniles of the velvet swimming crab *Necora puber*; (Decapoda: Portunidae). *Marine Biology* 148:609–619, 10.1007/s00227-005-0107-1
- Lee JT, Widdows J, Jones MB, Coleman RA (2004) Settlement of megalopae and early juveniles of the velvet swimming crab *Necora puber* (Decapoda: Portunidae) in flow conditions. *Marine Ecology Progress Series* 272:191–202
- Leiva GE, Castilla JC (2001) A review of the world marine gastropod fishery: evolution of catches, management and the Chilean experience. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 11(4):283–300
- Liu Y, Liu R, Ye L, Liang J, Xuan F, Xu Q (2009) Genetic differentiation between populations of swimming crab *Portunus trituberculatus*; along the coastal waters of the East China Sea. *Hydrobiologia* 618:125–137, 10.1007/s10750-008-9570-2
- Marino IAM, Pujolar JM, Zane L (2011) Reconciling deep calibration and demographic history: Bayesian inference of post glacial colonization patterns in *Carcinus aestuarii* (nardo, 1847) and *C. maenas* (linnaeus, 1758). *PLoS ONE* 6(12):e28,567, DOI 10.1371/journal.pone.0028567
- Mene L, Alvarez-Ossorio MT, González-Gurriarán E, Valdés L (1991) Effects of temperature and salinity on larval development of *Necora puber* (Brachyura: Portunidae). *Marine Biology* 108:73–81, 10.1007/BF01313473
- Myers RA, Hutchings JA, Barrowman NJ (1997) Why do fish stocks collapse? the example of cod in Atlantic Canada. *Ecological Applications* 7(1):91–106
- Nei M, Maruyama T, Chakraborty R (1975) The bottleneck effect and genetic variability in populations. *Evolution* 29(1):1–10
- Norman CP, Jones MB (1992) Influence of depth, season and moult stage on the diet of the velvet swimming crab *Necora puber* (Brachyura, Portunidae). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 34(1):71–83
- Norman CP, Jones MB (1993) Reproductive ecology of the velvet swimming crab, *Necora puber* (Brachyura: Portunidae), at Plymouth. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 73(02):379–389, DOI 10.1017/S0025315400032938
- Oremus M, Poole M, Steel D, Baker C (2007) Isolation and interchange among insular spinner dolphin communities in the South Pacific revealed by individual identification and genetic diversity. *Marine Ecology Progress Series* 336:275–289
- Palumbi S (1992) Marine speciation on a small planet. *Trends in Ecology & Evolution* 7(4):114–118
- Palumbi S (1994) Genetic Divergence, Reproductive Isolation, and Marine Speciation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25
- Patarnello T, Volckaert FAMJ, Castilho R (2007) Pillars of Hercules: is the Atlantic–Mediterranean transition a phylogeographical break? *Molecular Ecology* 16(21):4426–4444, DOI 10.1111/j.1365-294X.2007.03477.x
- Pauly D, Christensen V, Dalsgaard J, Froese R, Torres F (1998) Fishing Down Marine Food Webs. *Science* 279(5352):860–863
- R Development Core Team (2011) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, URL <http://www.R-project.org/>, ISBN 3-900051-07-0
- Ramos-Onsins SE, Rozas J (2002) Statistical Properties of New Neutrality Tests Against Population Growth. *Molecular Biology and Evolution* 19(12):2092–2100
- Reeb CA, Avise JC (1990) A Genetic Discontinuity in a Continuously Distributed Species: Mitochondrial DNA in the American Oyster, *Crassostrea virginica*. *Genetics* 124(2):397–406
- Roman J, Palumbi S (2004) A global invader at home: population structure of the green crab, *Carcinus maenas*, in Europe. *MOLECULAR ECOLOGY* 13(10):2891–2898, DOI 10.1111/j.1365-294X.2004.02255.x
- Rousset F (1997) Genetic differentiation and estimation of gene flow from f-statistics under isolation by distance. *Genetics* 145(4):1219–1228, URL <http://www.genetics.org/content/145/4/1219.short>
- Rozas J, Sánchez-DelBarrio JC, Messeguer X, Rozas R (2003) DnaSP, DNA polymorphism analyses by the coalescent and other methods. *Bioinformatics* 19(18):2496–2497
- Salomon J, Breton A (1993) An atlas of long-term currents in the channel. *Oceanologica acta* 16:439–448
- Särnblad A, Danbolt M, Dalén L, Amir OA, Berggren P (2010) Phylogenetic placement and population structure of Indo-Pacific bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*) off Zanzibar, Tanzania, based on mtDNA sequences. *Marine Mammal Science*
- Sotelo G, Posada D, Morán P (2009) Low-mitochondrial diversity and lack of structure in the velvet swimming crab *Necora puber* along the galician coast. *Marine Biology* 156(5):1039–1048
- Tajima F (1989) Statistical Method for Testing the Neutral Mutation Hypothesis by DNA Polymorphism. *Genetics* 123(3):585–595
- Thompson JD, Higgins DG, Gibson TJ (1994) Clustal w: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Research* 22(22):4673–4680, URL <http://nar.oxfordjournals.org/content/22/22/4673.abstract>
- Thorpe J, Koonce J, Borgeson D, Henderson B, Lamsa A, Maitland P, Ross M, Simon R, Walters C (1981) Assessing and managing man's impact on fish genetic resources. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 38(12):1899–1907
- Wilhelm G (1995) Contribution à l'étude de l'étrille *Necora puber* (crustacea, brachyura) dans le Mor-Braz (Bretagne sud): Données halieutiques, biologiques et pathologiques. PhD thesis, Université de Rennes I

Table 1 Location, GPS coordinates and number of individuals of the sampling sites

	Sites	Location	<i>N</i>	latitude	longitude
UNITED KINGDOM					
1-SKY	Skye	Scotland, UK	37	57.63	-6.20
2-DUN	Dunure	Scotland, UK	36	55.41	-4.76
3-WH	Worm's Head	Wales, UK	39	51.56	-4.32
4-POR	Portreath	England, UK	30	50.26	-5.29
5-WEM	Wembury	England, UK	40	50.30	-4.06
FRANCE					
6-SVA	Saint Vaast	Normandy, FR	36	49.57	-1.27
7-CAR	Carteret	Normandy, FR	25	49.36	-1.79
8-LAN	Landrellec	Brittany, FR	40	48.81	-3.55
9-BRI	Brignogan	Brittany, FR	19	48.67	-4.31
10-PEN	Penmac'h	Brittany, FR	8	47.80	-4.38
11-MOE	Moëlan-sur-Mer	Brittany, FR	37	47.77	-3.64
12-SGI	Saint Gildas de Rhuys	Brittany, FR	40	47.50	-2.84
13-NOI	Noirmoutier	Loire, FR	38	47.03	-2.25
14-OR	Oléron and Ré islands	Poitou-Charentes, FR	374	46.23	-1.43
SPAIN AND PORTUGAL					
15-SANI	Santander I	Cantabria, ES	16	43.47	-3.80
16-BUE	Bueu	Galicia, ES	40	42.34	-8.84
17-SMA	San Martin	Norte, PT	34	40.19	-8.90
18-EST	Estoril	Lisboa, PT	33	38.70	-9.40
SUBTIDAL					
19-CHS	Chausey	Normandy, FR	35	48.88	-1.83
20-LOR	Lorient	Brittany, FR	26	47.70	-3.38
21-OLE	Oléron island	Poitou-Charentes, FR	9	46.06	-1.43
22-BBI	Bay of Biscay	Poitou-Charentes, FR	15	45.42	-1.35
23-SANS	Santander S	Cantabria, ES	24	43.48	-3.77

Table 2 Genetic variability. N_H : number of haplotypes, S : number of segregating sites, $\hat{H}_{E,mt}$: haplotype diversity, π : nucleotide diversity.

Populations	N_H	S	$\hat{H}_{E,mt}$	$\pi \cdot 10^2$
1-SKY	8	7	0.389	0.068
2-DUN	8	8	0.356	0.071
3-WH	6	6	0.328	0.072
4-POR	4	3	0.251	0.042
5-WEM	5	5	0.236	0.047
6-SVA	5	5	0.354	0.069
7-CAR	4	3	0.360	0.061
8-LAN	9	8	0.439	0.100
9-BRI	5	4	0.386	0.082
10-PEN	3	2	0.464	0.080
11-MOE	6	5	0.255	0.051
12-SGI	7	6	0.362	0.070
13-NOI	5	4	0.248	0.041
14-OR	28	27	0.293	0.058
15-SANI	2	1	0.125	0.020
16-BUE	4	3	0.191	0.039
17-SMA	8	8	0.462	0.110
18-EST	3	2	0.119	0.019
19-CHS†	8	8	0.491	0.098
20-LOR†	4	3	0.403	0.069
21-OLE†	2	1	0.222	0.035
22-BBI†	5	4	0.562	0.136
23-SANS†	5	4	0.312	0.065
Mean	5,424	4,788	0.318	0.063
S.D.	1,985	2,247	0.115	0.027
TOTAL	63	56	0.360	0.074

Acknowledgements This work was supported by the French Ministry of Research, the University of la Rochelle and the GIPREOL ANR grants. We'd like to thank Jacques Pigeot, Thipaine Chauvelon, Paula Mendez and Ian Turgis for their precious help sampling over Europe, and Eric Pante for his precious advice and reviews.

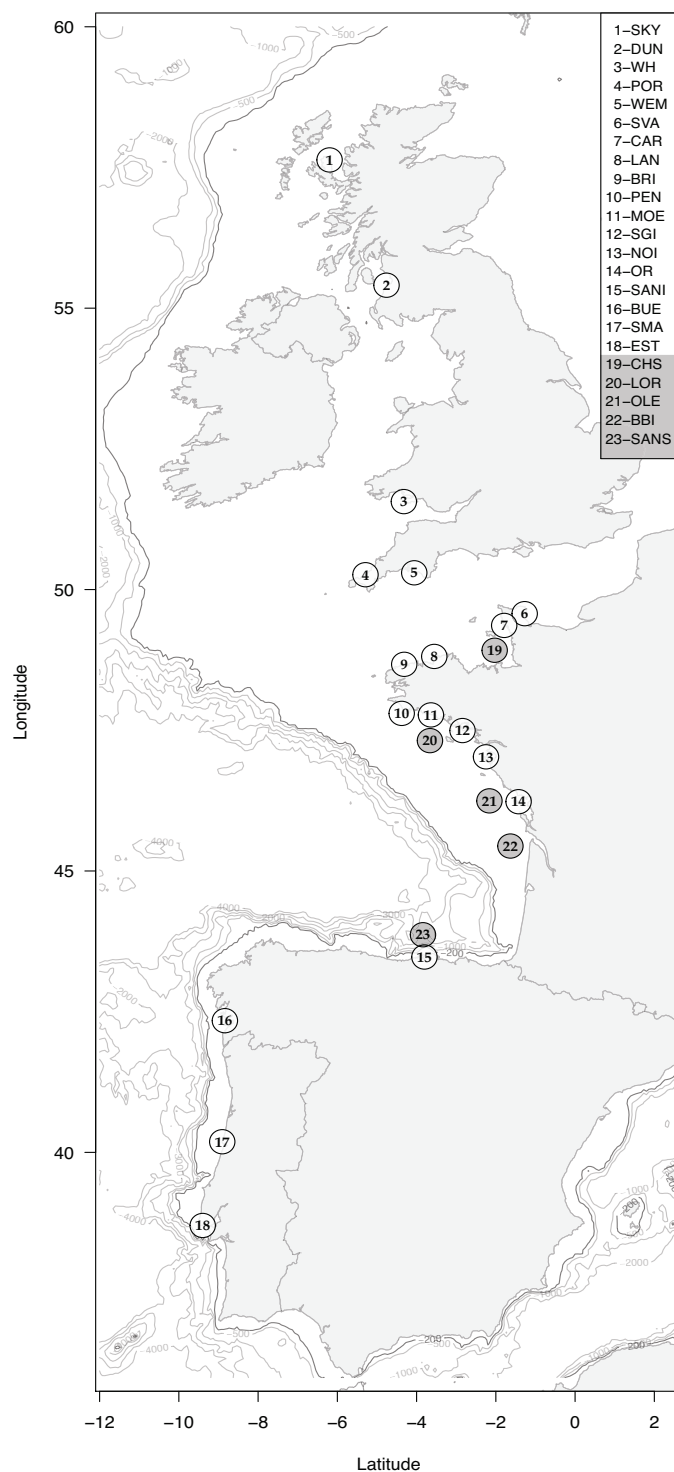


Fig. 1 Location map of the 23 sampling sites from north Scotland to south Portugal along the European Atlantic coasts. Intertidal sampling sites are figured with white symbols while subtidal sampling sites are figured in grey.

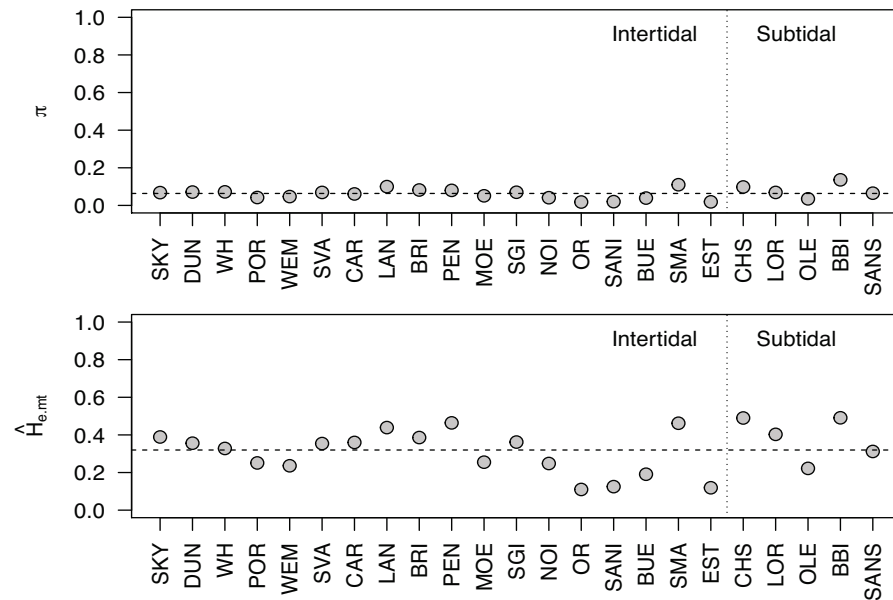


Fig. 2 Mitochondrial diversity indexes: nucleotide (π) and haplotype ($\hat{H}_{E,mt}$) diversities for intertidal and subtidal sites. The horizontal dashed lines represent average values calculated over the 23 sampling sites.

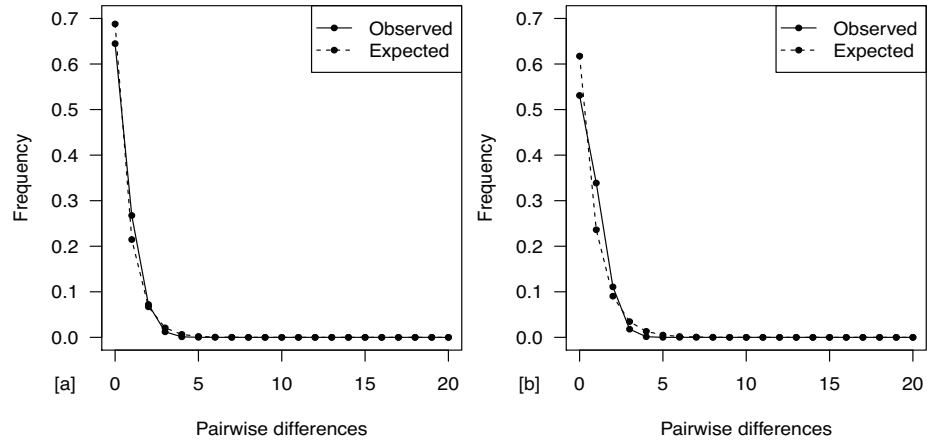


Fig. 3 Distribution of pairwise differences between haplotypes in intertidal (a) and subtidal (b) sites. The dotted line pictures the expected distribution under a model of population growth.

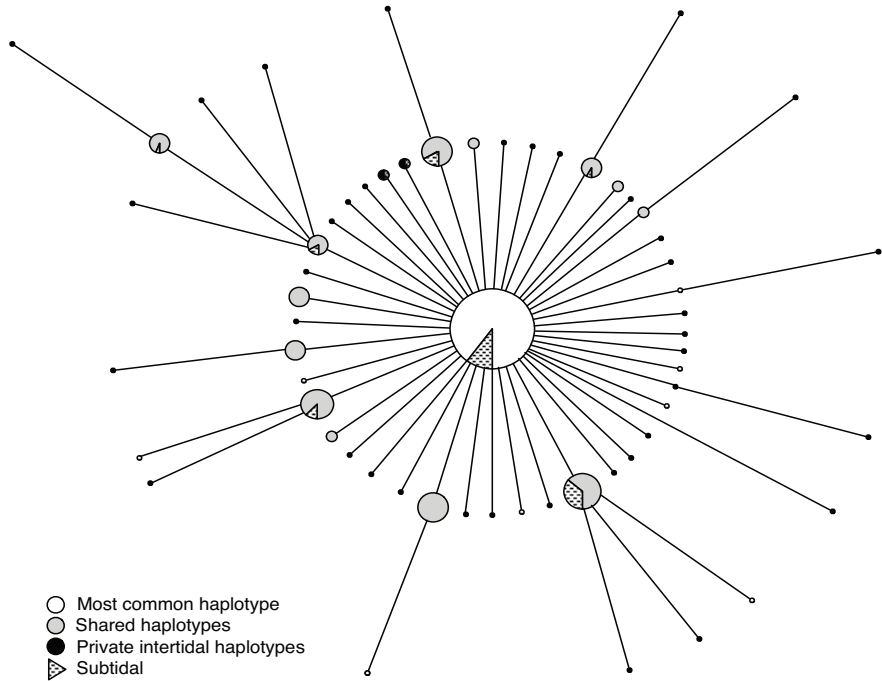


Fig. 4 Haplotype network based on partial mtDNA COI sequences (636 bp) of *Necora puber*. Circles represent haplotypes and each solid line corresponds to a single mutation. The central circle represents the haplotype 1 (HAP1) the most frequent haplotype within our sites.

Table 3 Demographic indexes. Tajima's *D*, Fu's *FS* and *R*₂, for each sampling sites. Significant values are labeled with one (*p* ≤ 0.05) or two (*p* ≤ 0.01) asterisks.

Populations	Tajima's <i>D</i>	Fu's <i>FS</i>	<i>R</i> ₂
1-SKY	-2.095**	-7.739**	0.053*
2-DUN	-2.244**	-7.611**	0.060*
3-WH	-1.826*	-3.923**	0.051*
4-POR	-1.539*	-2.716**	0.077
5-WEM	-1.901**	-3.748**	0.076
6-SVA	-1.667*	-2.709**	0.073
7-CAR	-1.275	-1.950*	0.083
8-LAN	-1.901**	-7.211**	0.049*
9-BRI	-1.616*	-2.978**	0.095**
10-PEN	-1.310	-0.999	0.217
11-MOE	-1.896**	-5.311**	0.063*
12-SGI	-1.832**	-5.593**	0.050*
13-NOI	-1.756**	-4.224**	0.062
14-OR	-1.869*	-4.479**	0.075**
15-SANI	-1.162	-0.700	0.146
16-BUE	-1.431*	-2.684*	0.062*
17-SMA	-1.914**	-5.441**	0.061*
18-EST	-1.502*	-2.477**	0.119
19-CHS†	-1.872*	-7.631**	0.050**
20-LOR†	-1.090	-1.636*	0.088
21-OLE†	-1.088	-0.263	0.314
22-BBI†	-0.972	-1.922*	0.113*
23-SANS†	-1.831*	-4.343**	0.076**
Mean	-1.635	-3.839	0.092
S.D.	0.349	2.267	0.062
TOTAL	-2.506**	-145.57**	0.005**

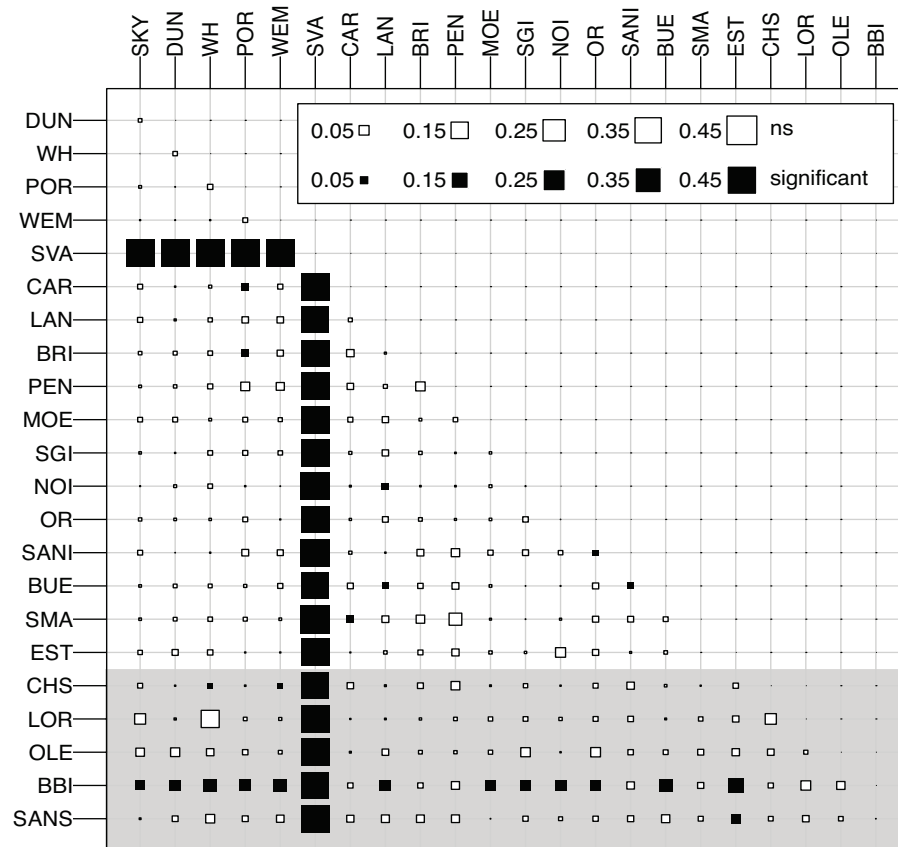


Fig. 5 Pairwise F_{ST} values among the 23 intertidal and subtidal sites. The size of squares is proportional to F_{ST} values while the color pictures the significance of the F_{ST} values (white: non significant, black: significant). The area in grey highlights pairwise F_{ST} values involving at least one subtidal site.

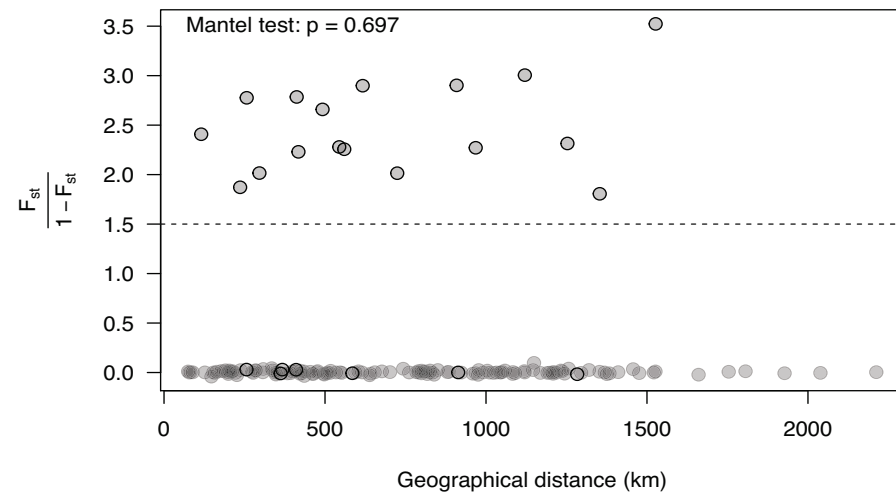


Fig. 6 Genetic isolation by geographic distance among *Necora puber*'s populations. Significant genetic distances are pictured with a black border.

21

Données mitochondriales

Séquences de l'haplotype majoritaire H1

5 AAAGATATTG	15 GTACATTATA	25 TTTTATCTTT	35 GGAGCTTGAG	45 CAGGAATAGT	55 AGGTACTTCC
65 CTAAGTTTAA	75 TTATTCGTGC	85 TGAATTAGGC	95 CAACCAGGAA	105 CATTGATTGG	115 AAATGATCAA
125 ATTTATAACG	135 TAGTTGTTAC	145 CGCCCATGCT	155 TTTGTAATAA	165 TCTTCTTCAT	175 GGTTATACCA
185 ATTATAATTG	195 GTGGATTG	205 TAATTGACTA	215 GTACCCTTGA	225 TACTAGGTGC	235 TCCAGATATG
245 GCTTTTCCCC	255 GTATAAAATAA	265 TATAAGATTT	275 TGACTTCTTC	285 CTCCCTCGCT	295 CACTCTATTA
305 CTAATAAGTG	315 GGTTAGTTGA	325 AAGAGGTGTT	335 GGTACTGGTT	345 GAACTGTTTA	355 CCCTCCCTTA
365 TCTGCAGCTA	375 TTGCCCACGC	385 GGGTGCTTCA	395 GTTGATTTAG	405 GTATTTTTTC	415 GCTTCACTTA
425 GCAGGAGTTT	435 CTTCTATTTT	445 AGGTGCTGTA	455 AACTTCATAA	465 CTACAGTTAT	475 TAATATACGT
485 TCATTTGGTA	495 TAATAATGGA	505 TCAAATACCT	515 TTATTCGTGT	525 GAGCTGTTTT	535 TATTACCGCT
545 ATCCTATTGC	555 TACTATCTCT	565 ACCAGTTTTA	575 GCAGGTGCTA	585 TTACTATACT	595 TCTTACTGAT
605 CGAAATTTGA	615 ATACTTCATT	625 CTTTGACCCA	635 GCTGGG		

Tableau des fréquences haplotypiques

	H1	H2	H3	H4	H5	H6	H7	H8	H9	H10	H11	H12	H13	H14	H15	H16	H17
1- SKY	29	1	1	1	2	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2- DUN	29	-	-	-	1	1	-	-	1	1	1	1	1	-	-	-	-
3- WH	32	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	2	-	1	1	1	-
4- POR	26	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	1
5- WEM	35	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-
6- SVA	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
7- CAR	20	-	2	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
8- LAN	30	-	-	1	1	1	-	-	-	-	-	3	-	-	-	-	-
9- BRI	15	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
10- PEN	6	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
11- MOE	32	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1	-	1	-	1	-	-
12- SGI	32	-	1	-	1	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
13- NOI	33	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1
14- LOI	34	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
15- BAL	34	-	1	-	-	1	-	-	-	-	-	1	-	-	1	-	-
16- ARS	34	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-
17- GRE	30	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	1
18- JAC	28	-	-	-	2	2	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	2
19- 3PI	23	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-
20- CHA	34	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-
21- MEN	25	-	-	-	3	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
22- REM	29	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-
23- SAB	17	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-
24- LBR	27	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
25- SANI	15	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
26- BUE	36	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
27- SMA	25	-	1	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
28- EST	31	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-
29- CHS	26	-	3	-	1	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-
30- LOR	20	-	3	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
31- BBA	10	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
32- OLE	8	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
33- SANS	20	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
TOTAL	825	1	25	2	25	16	1	1	1	1	3	12	3	1	10	3	6
Intertidal	741	1	16	2	22	15	1	1	1	1	3	11	3	1	10	3	6
Subtidal	84	0	9	0	3	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0

	H17	H18	H19	H20	H21	H22	H23	H24	H25	H26	H27	H28	H29	H30	H31	H32
1- SKY	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2- DUN	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
3- WH	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
4- POR	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
5- WEM	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
6- SVA	-	-	-	-	29	2	2	2	1	-	-	-	-	-	-	-
7- CAR	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
8- LAN	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1	1	1	-	-	-	-
9- BRI	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-
10- PEN	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-
11- MOE	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
12- SGI	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
13- NOI	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
14- LOI	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
15- BAL	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
16- ARS	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
17- GRE	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
18- JAC	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
19- 3PI	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
20- CHA	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
21- MEN	-	2	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
22- REM	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
23- SAB	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
24- LBR	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
25- SANI	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
26- BUE	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-
27- SMA	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
28- EST	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
29- CHS	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
30- LOR	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
31- BBA	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
32- OLE	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
33- SANS	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
TOTAL	6	5	1	6	29	2	2	2	1	4	3	1	1	1	1	1
Intertidal	6	5	1	5	29	2	2	2	1	3	3	1	1	1	1	1
Subtidal	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0

	H33	H34	H35	H36	H37	H38	H39	H40	H41	H42	H43	H44	H45	H46	H47	H48
1- SKY	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2- DUN	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
3- WH	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
4- POR	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
5- WEM	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
6- SVA	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
7- CAR	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
8- LAN	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
9- BRI	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
10- PEN	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
11- MOE	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
12- SGI	2	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
13- NOI	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
14- LOI	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
15- BAL	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
16- ARS	-	-	-	-	-	1	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-
17- GRE	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	-	-	-	-
18- JAC	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-
19- 3PI	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
20- CHA	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
21- MEN	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
22- REM	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
23- SAB	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
24- LBR	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
25- SANI	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
26- BUE	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
27- SMA	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
28- EST	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
29- CHS	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
30- LOR	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
31- BBA	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
32- OLE	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
33- SANS	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
TOTAL	4	1	2	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Intertidal	4	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Subtidal	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

	H49	H50	H51	H52	H53	H54	H55	H56	H57	H58	H59	H60	H61	H62	H63
1- SKY	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2- DUN	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
3- WH	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
4- POR	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
5- WEM	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
6- SVA	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
7- CAR	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
8- LAN	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
9- BRI	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
10- PEN	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
11- MOE	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
12- SGI	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
13- NOI	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
14- LOI	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
15- BAL	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
16- ARS	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
17- GRE	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
18- JAC	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
19- 3PI	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
20- CHA	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
21- MEN	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
22- REM	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
23- SAB	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
24- LBR	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
25- SANI	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
26- BUE	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
27- SMA	-	-	-	-	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-
28- EST	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
29- CHS	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	-	-	-
30- LOR	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
31- BBA	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-
32- OLE	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
33- SANS	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-
TOTAL	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Intertidal	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Subtidal	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1

Tableau 21.1 – Fréquences des 63 Hlotypes identifiés à l'échelle des sites intertidaux (1–28) et subtidaux (29–33)

22

Données microsatellites

Fréquences alléliques

Tableau 22.1 – Fréquences alléliques du locus *nec03* pour l'ensemble des populations étudiées.

	SKY	WEM	SVA	CAR	SGI	GRE	JAC	BUE	EST	Moyenne
171	0.17	0.29	0.00	0.12	0.14	0.12	0.14	0.00	0.25	0.14
174	0.17	0.36	0.09	0.12	0.43	0.25	0.29	0.30	0.38	0.26
190	0.39	0.21	0.44	0.45	0.43	0.50	0.50	0.53	0.25	0.41
193	0.22	0.14	0.41	0.31	0.00	0.12	0.07	0.17	0.00	0.16
196	0.06	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.12	0.03

Tableau 22.2 – Fréquences alléliques du locus *nec10* pour l'ensemble des populations étudiées.

	SKY	WEM	SVA	CAR	SGI	GRE	JAC	BUE	EST	Moyenne
126	0.14	0.08	0.06	0.08	0.07	0.13	0.25	0.10	0.05	0.11
129	0.02	0.00	0.04	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02
132	0.03	0.00	0.04	0.02	0.09	0.02	0.00	0.02	0.02	0.03
135	0.05	0.02	0.06	0.04	0.04	0.06	0.00	0.00	0.00	0.03
138	0.08	0.04	0.06	0.04	0.02	0.11	0.03	0.02	0.02	0.05
141	0.40	0.60	0.31	0.54	0.57	0.46	0.48	0.48	0.60	0.49
144	0.21	0.20	0.29	0.16	0.14	0.17	0.18	0.30	0.22	0.21
147	0.03	0.02	0.12	0.04	0.04	0.04	0.03	0.06	0.07	0.05
150	0.02	0.04	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.01
153	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00

Tableau 22.3 – Fréquences alléliques du locus *nec11* pour l'ensemble des populations étudiées.

	SKY	WEM	SVA	CAR	SGI	GRE	JAC	BUE	EST	Moyenne
94	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
100	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
103	0.00	0.00	0.00	0.04	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01
106	0.11	0.02	0.02	0.02	0.02	0.10	0.00	0.09	0.00	0.04
115	0.50	0.62	0.52	0.50	0.48	0.50	0.54	0.50	0.60	0.53
118	0.07	0.05	0.02	0.07	0.04	0.00	0.15	0.14	0.02	0.06
121	0.28	0.31	0.44	0.35	0.43	0.40	0.31	0.27	0.38	0.35
124	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
133	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00

Tableau 22.4 – Fréquences alléliques du locus *nec20* pour l'ensemble des populations étudiées.

	SKY	WEM	SVA	CAR	SGI	GRE	JAC	BUE	EST	Moyenne
98	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
113	0.00	0.00	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
116	0.55	0.50	0.62	0.60	0.53	0.59	0.44	0.48	0.60	0.55
119	0.43	0.46	0.38	0.35	0.47	0.39	0.56	0.50	0.40	0.44
122	0.02	0.04	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.02	0.00	0.01

Tableau 22.5 – Fréquences alléliques du locus *nec21* pour l'ensemble des populations étudiées.

	SKY	WEM	SVA	CAR	SGI	GRE	JAC	BUE	EST	Moyenne
92	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00
100	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.04	0.01
102	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.04	0.01
104	0.03	0.02	0.06	0.04	0.02	0.07	0.06	0.00	0.02	0.03
106	0.14	0.15	0.04	0.02	0.04	0.07	0.02	0.14	0.09	0.08
108	0.11	0.15	0.16	0.17	0.10	0.08	0.07	0.12	0.09	0.12
110	0.41	0.31	0.40	0.44	0.36	0.37	0.37	0.31	0.44	0.38
112	0.16	0.31	0.04	0.21	0.26	0.15	0.28	0.21	0.17	0.20
114	0.03	0.02	0.18	0.04	0.10	0.05	0.09	0.03	0.00	0.06
116	0.08	0.04	0.08	0.06	0.04	0.08	0.11	0.14	0.07	0.08
118	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
120	0.03	0.00	0.04	0.00	0.06	0.12	0.00	0.05	0.02	0.04
122	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00

Tableau 22.6 – Fréquences alléliques du locus *nec33* pour l'ensemble des populations étudiées.

	SKY	WEM	SVA	CAR	SGI	GRE	JAC	BUE	EST	Moyenne
110	0.03	0.03	0.06	0.04	0.00	0.03	0.02	0.05	0.02	0.03
112	0.11	0.10	0.10	0.04	0.05	0.13	0.23	0.07	0.07	0.10
114	0.82	0.85	0.83	0.81	0.94	0.79	0.74	0.85	0.89	0.84
116	0.03	0.02	0.02	0.11	0.02	0.05	0.02	0.03	0.02	0.04

Tableau 22.7 – Fréquences alléliques du locus *nec37* pour l'ensemble des populations étudiées.

	SKY	WEM	SVA	CAR	SGI	GRE	JAC	BUE	EST	Moyenne
110	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
116	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00
125	0.02	0.02	0.00	0.07	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.01
128	0.38	0.48	0.52	0.46	0.45	0.52	0.42	0.39	0.59	0.47
131	0.58	0.48	0.48	0.48	0.52	0.44	0.55	0.55	0.41	0.50
134	0.00	0.02	0.00	0.00	0.03	0.02	0.03	0.05	0.00	0.02

Tableau 22.8 – Fréquences alléliques du locus *nec41* pour l'ensemble des populations étudiées.

	SKY	WEM	SVA	CAR	SGI	GRE	JAC	BUE	EST	Moyenne
170	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
173	0.00	0.14	0.00	0.00	0.06	0.00	0.00	0.03	0.02	0.03
179	0.18	0.25	0.08	0.15	0.12	0.07	0.17	0.15	0.17	0.15
182	0.08	0.02	0.10	0.13	0.06	0.21	0.04	0.12	0.07	0.09
185	0.02	0.00	0.00	0.04	0.02	0.07	0.02	0.06	0.04	0.03
188	0.34	0.15	0.21	0.26	0.23	0.36	0.35	0.15	0.30	0.26
191	0.35	0.39	0.58	0.37	0.44	0.29	0.33	0.44	0.37	0.40
194	0.03	0.04	0.00	0.02	0.04	0.00	0.08	0.03	0.02	0.03
197	0.00	0.00	0.02	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.01
200	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.03	0.00	0.01

Tableau 22.9 – Fréquences alléliques du locus *nec42* pour l'ensemble des populations étudiées.

	SKY	WEM	SVA	CAR	SGI	GRE	JAC	BUE	EST	Moyenne
170	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
173	0.00	0.14	0.00	0.00	0.06	0.00	0.00	0.03	0.02	0.03
179	0.18	0.25	0.08	0.15	0.12	0.07	0.17	0.15	0.17	0.15
182	0.08	0.02	0.10	0.13	0.06	0.21	0.04	0.12	0.07	0.09
185	0.02	0.00	0.00	0.04	0.02	0.07	0.02	0.06	0.04	0.03
188	0.34	0.15	0.21	0.26	0.23	0.36	0.35	0.15	0.30	0.26
191	0.35	0.39	0.58	0.37	0.44	0.29	0.33	0.44	0.37	0.40
194	0.03	0.04	0.00	0.02	0.04	0.00	0.08	0.03	0.02	0.03
197	0.00	0.00	0.02	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.01
200	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.03	0.00	0.01

Tableau 22.10 – Fréquences alléliques du locus *nec48* pour l'ensemble des populations étudiées.

	SKY	WEM	SVA	CAR	SGI	GRE	JAC	BUE	EST	Moyenne
197	0.05	0.03	0.02	0.02	0.08	0.02	0.03	0.03	0.06	0.04
199	0.77	0.79	0.85	0.79	0.86	0.98	0.95	0.90	0.89	0.86
201	0.05	0.03	0.02	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01
203	0.13	0.14	0.12	0.15	0.06	0.00	0.02	0.07	0.06	0.08
205	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00

23

Dispersion larvaire

Résultats des simulations de dispersion larvaire réalisées sous MOTHY



FIGURE 23.1 – Trajectoire simulée de la dispersion des larves d'étrilles, à partir de 14 sites étalés du sud du Royaume-Uni jusqu'au nord de l'Espagne. La durée de la dispersion est fixée à 50 jours, la date de départ au 1^{er} Janvier 2009



FIGURE 23.2 – Trajectoire simulée de la dispersion des larves d'étrilles, à partir de 14 sites étalés du sud du Royaume-Uni jusqu'au nord de l'Espagne. La durée de la dispersion est fixée à 50 jours, la date de départ au 31 Janvier 2009



FIGURE 23.3 – Trajectoire simulée de la dispersion des larves d'étrilles, à partir de 14 sites étalés du sud du Royaume-Uni jusqu'au nord de l'Espagne. La durée de la dispersion est fixée à 50 jours, la date de départ au 1^{er} Mai 2009



FIGURE 23.4 – Trajectoire simulée de la dispersion des larves d'étrilles, à partir de 14 sites étalés du sud du Royaume-Uni jusqu'au nord de l'Espagne. La durée de la dispersion est fixée à 50 jours, la date de départ au 1^{er} Juin 2009



FIGURE 23.5 – Trajectoire simulée de la dispersion des larves d'étrilles, à partir de 14 sites étalés du sud du Royaume-Uni jusqu'au nord de l'Espagne. La durée de la dispersion est fixée à 50 jours, la date de départ au 31 Juin 2009



FIGURE 23.6 – Trajectoire simulée de la dispersion des larves d'étrilles, à partir de 14 sites étalés du sud du Royaume-Uni jusqu'au nord de l'Espagne. La durée de la dispersion est fixée à 50 jours, la date de départ au 1^{er} Décembre 2009



FIGURE 23.7 – Trajectoire simulée de la dispersion des larves d'étrilles, à partir de 14 sites étalés du sud du Royaume-Uni jusqu'au nord de l'Espagne. La durée de la dispersion est fixée à 50 jours, la date de départ au 1^{er} Janvier 2010



FIGURE 23.8 – Trajectoire simulée de la dispersion des larves d'étrilles, à partir de 14 sites étalés du sud du Royaume-Uni jusqu'au nord de l'Espagne. La durée de la dispersion est fixée à 50 jours, la date de départ au 31 Janvier 2010



FIGURE 23.9 – Trajectoire simulée de la dispersion des larves d'étrilles, à partir de 14 sites étalés du sud du Royaume-Uni jusqu'au nord de l'Espagne. La durée de la dispersion est fixée à 50 jours, la date de départ au 1^{er} Mai 2010



FIGURE 23.10 – Trajectoire simulée de la dispersion des larves d'étrilles, à partir de 14 sites étalés du sud du Royaume-Uni jusqu'au nord de l'Espagne. La durée de la dispersion est fixée à 50 jours, la date de départ au 1^{er} Juin 2010



FIGURE 23.11 – Trajectoire simulée de la dispersion des larves d'étrilles, à partir de 14 sites étalés du sud du Royaume-Uni jusqu'au nord de l'Espagne. La durée de la dispersion est fixée à 50 jours, la date de départ au 31 Juin 2010



FIGURE 23.12 – Trajectoire simulée de la dispersion des larves d'étrilles, à partir de 14 sites étalés du sud du Royaume-Uni jusqu'au nord de l'Espagne. La durée de la dispersion est fixée à 50 jours, la date de départ au 1^{er} Décembre 2010



FIGURE 23.13 – Trajectoire simulée de la dispersion des larves d'étrilles, à partir de 14 sites étalés du sud du Royaume-Uni jusqu'au nord de l'Espagne. La durée de la dispersion est fixée à 50 jours, la date de départ au 1^{er} Janvier 2011



FIGURE 23.14 – Trajectoire simulée de la dispersion des larves d'étrilles, à partir de 14 sites étalés du sud du Royaume-Uni jusqu'au nord de l'Espagne. La durée de la dispersion est fixée à 50 jours, la date de départ au 31 Janvier 2011



FIGURE 23.15 – Trajectoire simulée de la dispersion des larves d'étrilles, à partir de 14 sites étalés du sud du Royaume-Uni jusqu'au nord de l'Espagne. La durée de la dispersion est fixée à 50 jours, la date de départ au 1^{er}Mai 2011



FIGURE 23.16 – Trajectoire simulée de la dispersion des larves d'étrilles, à partir de 14 sites étalés du sud du Royaume-Uni jusqu'au nord de l'Espagne. La durée de la dispersion est fixée à 50 jours, la date de départ au 1^{er} Juin 2011



FIGURE 23.17 – Trajectoire simulée de la dispersion des larves d'étrilles, à partir de 14 sites étalés du sud du Royaume-Uni jusqu'au nord de l'Espagne. La durée de la dispersion est fixée à 50 jours, la date de départ au 31 Juin 2011



FIGURE 23.18 – Trajectoire simulée de la dispersion des larves d'étrilles, à partir de 14 sites étalés du sud du Royaume-Uni jusqu'au nord de l'Espagne. La durée de la dispersion est fixée à 50 jours, la date de départ au 1^{er}Décembre 2011

Huitième partie

Liste des abréviations

AFLP	A mplified F ragment L ength P olymorphism
AGILE	A pproches G éographiques : I les, L ittoraux, E nvironnement
AMARE	Réponse des A nimaux MAR ins à la variabilité E nvironnementale
ANR	Agence N ationale de la R echerche
CEJLR	C entre d' E tudes J uridique de L a R ochelle
DIACT	D élégation I nterministérielle à l' A ménagement et à la C ompétitivité des T erritoires
DYFEA	DY namique F onctionnelle des E cosystèmes A nthropisés
FAO	F ood and A griculture O rganization
GIPREOL	G estion I ntégrée des P ratiques R écréatives sur les E strans
GIZC	G estion I ntégrée des Z ones C otières
IODDE	I le d' O léron D éveloppement D urable E nvironnement
LIENSs	L ittoral E nvironnement et S ociétés
MOTHY	M odèle O céanique de T ransport d' HY drocarbures
PCR	P olymerase C hain R eaction
PMO	P ays de M arennes d' O léron
RAPD	R andomly A mplified P olymorphic D N
REVE	RE conquête et V alorisation des E strans
RFLP	R estriction F ragment L ength P olymorphism
scnDNA	single copy n uclear D N
SG Mer	S ecrétariat G énéral à la M er
SNPs	S ingle N ucleotide P olymorphism

Résumé

Dans le contexte actuel de changements environnementaux globaux, la croissance populationnelle et les besoins grandissants en termes de services écosystémiques en zone côtière occupent une place de plus en plus importante dans les problématiques de conservation. Le développement des pêcheries et la surexploitation qui en découle souvent, sont ainsi à l'origine d'un grand nombre d'effets délétères sur le plan écologique mais peuvent également conduire à une perte de diversité génétique associée à une diminution des capacités d'adaptation pour les espèces exploitées. Le programme transdisciplinaire GIPREOL présente ainsi pour vocation première de mesurer les conséquences de cette littoralisation et de proposer un plan de gestion adapté, sur le territoire de Marennes-Oléron, en mettant à contribution un panel de disciplines variées.

Cette étude se focalise sur l'étrille (*Necora puber*), un crustacé décapode, particulièrement abondant sur les côtes oléronnaises, qui est la cible de pressions de prélèvement, récréatives et commerciales, importantes. Afin d'évaluer les conséquences de ces deux types de pêches sur les populations d'étrilles à l'échelle Européenne, une analyse du polymorphisme génétique d'un locus mitochondrial, le COI, et de 10 marqueurs microsatellites a été réalisée pour 29 sites présentant des niveaux d'exploitation différents. Une signature d'expansion démographique datant de la fin du dernier maximum glaciaire du Pléistocène a été mise en évidence, associée à une diversité génétique limitée en accord avec une diversification actuelle des populations. L'étude de la structure génétique observée entre nos sites d'étude a par ailleurs démontré une différenciation génétique contemporaine, détectée grâce aux loci microsatellites, révélatrice d'une possible rupture progressive aux flux de gènes entre populations et soulevant ainsi un questionnement légitime quant à l'avenir des étrilles européennes. L'étude de la dispersion larvaire, par une approche de modélisation a, quant à elle, démontré un potentiel de dispersion important.

Abstract

Nowadays, population expansion and human growing needs in term of services provided by ecosystems biodiversity has become one of the major issues of conservation biology. Fisheries development and the resulting over-exploitation of marine species are heavily impacting marine resources and can furthermore lead to a genetic diversity tumble undermining species adaptive abilities. The GIPREOL transdisciplinary program, conducted by the University of La Rochelle and IODDE partnership, intends on measuring the consequences of coastal development and providing an accordingly suitable and sustainable management plan for the Marennes d'Oléron territory.

Our study focuses on the velvet swimming crab (*Necora puber*), a decapod crustacean highly targeted by both professional and recreational fisheries. In order to assess the impacts of such exploitation on *Necora puber* populations along the eastern coasts of Europe, we analyse the genetic polymorphism of the COI mitochondrial gene and 10 microsatellites loci from 29 European sites with contrasted degrees of anthropogenic pressures. Our results depicted a clear signature of recent demographic expansion from the last glacial maximum of the Pleistocene era combined with an overall low polymorphism. As for the genetic structure within the zone, microsatellites markers revealed a recent differentiation of populations, raising issues concerning the velvet swimming crab European populations future. Lastly, the dispersal abilities of the species were investigated and showed a significant dispersal potential over large distances.