



HAL
open science

Rôle de la connectivité et de l'adaptation locale dans la structure et le fonctionnement des populations de coquilles Saint-Jacques (*Pecten maximus*) en Manche, Mer d'Iroise et Rade de Brest

William Handal

► **To cite this version:**

William Handal. Rôle de la connectivité et de l'adaptation locale dans la structure et le fonctionnement des populations de coquilles Saint-Jacques (*Pecten maximus*) en Manche, Mer d'Iroise et Rade de Brest. Génétique animale. Université de Bretagne occidentale - Brest, 2019. Français. NNT : 2019BRES0065 . tel-03018584

HAL Id: tel-03018584

<https://theses.hal.science/tel-03018584>

Submitted on 23 Nov 2020

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.

THESE DE DOCTORAT DE

L'UNIVERSITE
DE BRETAGNE OCCIDENTALE
COMUE UNIVERSITE BRETAGNE LOIRE

ECOLE DOCTORALE N° 598

Sciences de la Mer et du littoral

Spécialité : *Ecologie Marine*

Par

William HANDAL

Rôle de la connectivité et de l'adaptation locale dans la structure et le fonctionnement des populations de coquilles Saint-Jacques (*Pecten maximus*) en Manche, Mer d'Iroise et Rade de Brest.

Thèse présentée et soutenue à Plouzané, le 22 novembre 2019

Unité de recherche : Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin

Rapporteurs avant soutenance :

Frédérique VIARD Directrice de recherche, CNRS
Sylvie LAPEGUE Cadre de recherche 3, IFREMER

Composition du Jury :

Rapporteur
Frédérique VIARD Directrice de Recherche, CNRS
Rapporteur
Sylvie LAPEGUE Cadre de recherche 3, IFREMER
Président du Jury
Vianney PICHEREAU Professeur, Université de Bretagne Occidentale
Examineur
François BONHOMME Directeur de recherche, CNRS
Directeur de thèse
Pierre BOUDRY Responsable d'unité de recherche, IFREMER
Co-encadrant de thèse
Grégory CHARRIER Maître de conférence, Université de Bretagne Occidentale

Invités :

Eric FOUCHER Cadre de Recherche, IFREMER
Eric THIEBAUT Professeur, Sorbonne Université

Thèse de Biologie Marine

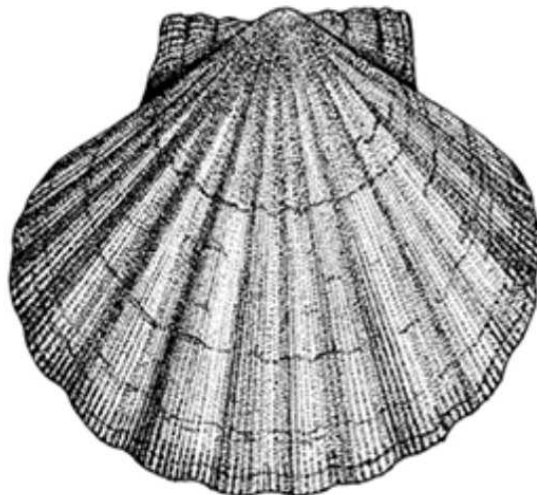
réalisée à l'Université de Bretagne Occidentale

Spécialité Ecologie - Génétique des populations

Soutenue à Plouzané, par
William HANDAL

Rôle de la connectivité et de l'adaptation locale dans
la structure et le fonctionnement des populations de
coquilles Saint-Jacques (*Pecten maximus*) en
Manche, Mer d'Iroise et Rade de Brest.

2019



«[...] il n'est pas de soldats plus vaillants que ces deux-là, la patience et le temps ; ce sont eux qui viendront à bout de tout [...] »

Guerre et Paix

Léon Tolstoï

Remerciements

J'adresse mes remerciements à la région Bretagne et l'Université de Bretagne Occidentale d'avoir financé cette thèse à hauteur de 100 %. Merci à l'équipe PANORAMA, à l'Euromarine Group, à la Direction Europe Internationale, au Fedex, à l'Isblue et l'EDSML pour leur soutien financier me permettant de me former et d'interagir avec la communauté scientifique internationale.

Merci à Luis Tito de Morais de m'avoir accueilli pendant près de 5 ans au sein de ce formidable laboratoire du LEMAR. Je ne peux bien évidemment pas remercier tous les membres qui font que le LEMAR forme une équipe heureuse, joyeuse et dynamique.

Je tiens à remercier tout particulièrement et à témoigner ma reconnaissance profonde à Grégory Charrier pour sa patience, son savoir, sa logique, sa bienveillance et les centaines de kilomètres parcourus pour récupérer les fameuses coquilles ! Il m'a appris la science, la génétique des populations et la sérénité. Merci à Pierre pour son encadrement et ses conseils avisés ! Merci à vous deux de m'avoir permis de vivre cette expérience.

Merci au membres du Jury ; Frédérique Viard, Sylvie Lapègue et François Bonhomme d'avoir accepté promptement d'évaluer mes travaux de thèse. Merci à Vianney Pichereau qui a tout moment s'est rendu disponible pour m'aider à explorer de nouvelles pistes scientifiques! Je remercie aussi Eric Foucher et Eric Thiébaud, membres invités et membres du comité, qui ont joué un rôle capital dans la conception de ce projet de thèse et qui ont fait évoluer ma réflexion par leur critiques constructives. Merci aussi à Thomas Broquet, qui a pleinement rempli son rôle de membre de comité en étant présent même à l'autre bout du monde et qui m'a éclairé sur les points en lien avec la génétique des populations. Je tiens à remercier Amandine Nicolle qui a pris le temps d'apporter son regard de modélisatrice sur mes travaux!

Merci à Ewan Harney, pour sa gentillesse et son investissement dans la recherche d'échantillons Anglais mais aussi pour les discussions en lien avec ma thèse. Un grand merci à Marco Andrello pour sa patience face à mes questions concernant son modèle.

Merci à François Le Loc'h qui m'a mis le pied à l'étriller et m'a ouvert la porte du LEMAR ! Je n'oublierai pas non plus sa fameuse règle des trois A « Autonomie, Au-

tonomie et Autonomie ». Merci à Laurent Chauvaud qui m'a donné l'opportunité d'employer mes compétences en génétique des populations sur d'autres espèces de bivalves.

Je remercie Joe Hoffman de m'avoir accueilli au sein de son équipe scientifique à l'Université de Bielefeld. Un grand merci à David Vendrami qui a pris le temps de me former à la bio-informatique. Sans lui, jamais je n'aurais été capable de mener à bien un projet de cette envergure!

Merci aux comités régionaux des pêches et élevages marins de Bretagne et Normandie d'avoir répondu à mes demandes d'échantillonnages et de projet avec une grande coopération. Merci à Ghislaine Hervieu, et au SMEL au travers de Laurence Hégron-Macé pour leur collaboration enrichissante. Merci à Dominique Thomas de l'OP COBRENORD, Olivier Gallet du parc marin d'Iroise, Kevin Webber de Fallfish, Natalie Hold, Claire Szostek et Nicolas Caroff de m'avoir aidé dans l'échantillonnage de coquilles. Merci à tous les pêcheurs que j'ai contacté et qui m'ont aidé et dont la liste serait trop longue à évoquer.

Je remercie également Adeline Bidault et Morgan Perennou, pour leur patience, leur disponibilité et leur gentillesse dans l'encadrement des manipulations et sans qui le laboratoire de biologie moléculaire ne fonctionnerait pas.

Merci à mes collègues de bureau, Aurélien, Elodie, Margaux et Justine qui m'ont accompagné dans cette thèse et m'ont fait tellement rire et dédramatiser les situations ! Merci à tous mes acolytes de promotion!

Merci à ma famille, Ivan et Joséphine qui ont été un soutien énorme par leur écoute dans toutes ces épreuves qui ont jalonné ces trois années de thèses, et à qui je dois absolument tout !

Et enfin merci à tout ceux que j'ai oubliés par manque de neurones dans cette dernière ligne droite de la thèse !

Sommaire

pages

1	Introduction
2	I. Diversité phénotypique et connectivité des populations de coquille Saint-Jacques
2	I.1 Variation phénotypique de la croissance coquillière
2	I.1.a. Diversité de croissance le long du gradient latitudinal européen
4	I.1.b. Diversité de croissance en Manche et Mer d'Iroise
5	I.1.c. Mécanismes sous-jacents aux variations de croissance
5	I.1.c.1 Causes de la variabilité temporelle?
7	I.1.c.2 plasticité et déterminisme génétique de la croissance
8	I.2 Cycle de reproduction et variabilité phénotypique de la reproduction et du développement larvaire
8	I.2.a. Cycle de reproduction
9	I.2.b. Diversité des traits reproducteurs et du développement larvaire
10	I.3 Potentiel dispersif au cours du cycle de vie
13	I.4 Lacunes restant à combler pour une meilleure compréhension du fonctionnement des populations de <i>P. maximus</i>
14	II. Gestion des stocks de coquille Saint-Jacques aux niveaux européen, national et local
14	II.1 Pêcheries de coquille Saint-Jacques en Europe
16	II.2 Etat des pêcheries de la coquille Saint-Jacques en Manche et Mer d'Iroise, et mesures de gestion aux niveaux national et local
16	II.2.a. France
18	II.2.b. Royaume-Uni
19	II.3 Bilan des pêcheries en Manche
20	II.4 Limites des connaissances scientifiques pour évoluer vers une gestion durable
22	III. La génétique des populations : importance de l'outil pour comprendre le fonctionnement des populations
23	III.1 Forces évolutives et diversité génétique intra-populationnelle
25	III.2 Outils moléculaires employés au cours de cette thèse
25	III.2.a. ADN mitochondrial
26	III.2.b. microsatellites
27	III.2.c. SNP : « Single Nucleotide Polymorphism »
29	III.3 Structure et connectivité des populations
29	III.3.a. Structure génétique neutre des populations
30	III.3.b. Estimation de la structure génétique des populations
33	III.4 Processus adaptatifs
35	III.4.a. Identification de loci potentiellement sous sélection
36	III.4.b. Processus adaptatifs et flux de gènes

37		III.5 Influence de l'histoire phylogéographique sur la structure génétique des populations marines européennes
38		III.5.a Influence des oscillations climatiques du Pléistocène sur le milieu marin en Europe du Nord
39		III.5.b Histoire phylogéographique des populations marines nord-européennes
42	————	IV Génétique des populations de <i>Pecten maximus</i>
42		IV.1 Différenciation génétique des populations le long du gradient latitudinal européen
45		IV.2 Structure des populations à l'échelle de la Manche et de la Mer d'Iroise
47	————	V Objectifs de cette thèse
51	————	Chapitre I Exploration de la structure génétique des populations de coquille Saint-Jacques (<i>Pecten maximus</i>) au sein de la Manche par couplage entre des données microsatellites et de modélisation de flux de gènes.
52	————	Résumé
55	————	Abstract
56	————	Introduction
59	————	Material and Methods
59		Sampling
59		Microsatellite genotyping
61		Data analysis
61		Within population diversity and marker quality
62		Population genetic structure
62		Demo-genetic simulations
64	————	Results
64		Within population diversity and marker quality
64		Empirical population genetic structure
66		Demo-genetic simulations
68	————	Discussion
68		Population genetic structure
71		Temporal genetic variation
71		Implications for fisheries management
73		Conclusions and perspectives
74	————	Acknowledgements
74	————	References
79	————	Supplementary material
85	————	Chapitre II Influence de la connectivité et de pressions de sélections présumées sur la diversité génétique d'une population marineensemencée ayant subi une réduction démographique drastique: le cas de la population de coquille Saint-Jacques de Rade de Brest.
86	————	Résumé
87	————	Abstract
88	————	Introduction
90	————	Material and Methods
90		Sampling
91		DNA extraction and sequencing

91	Data analysis
91	SNP (“Single Nucleotide Polymorphism”) identification
92	Within population genetic diversity
93	Outlier identification and gene ontology
93	Population genetic structure
94	Environmental factors and gene ontology
94	Hydrodynamic simulation of scallop larval dispersal
95	Results
95	Within population genetic diversity and relatedness
96	Outlier identification and population genetic structure
97	Environmental factors and gene ontology
99	Simulation of larval dispersal
101	Discussion
102	Barrier to gene flow between the Ushant Sea and the Western English Channel
103	Gene flow as a source of genetic diversity in the Bay of Brest
104	Possible contrasted selective pressures of <i>P. maximus</i> in the Bay of Brest
106	Conclusions and future directions
106	Acknowledgements
107	References
112	Supplementary material

117 — Chapitre III

Signaux forts d'adaptation locale à fines échelles spatiales le long des côtes bretonnes entre gisements de *Pecten maximus* différenciés phénotypiquement.

118	Résumé
119	Abstract
120	Introduction
122	Material and Methods
122	Sampling
123	DNA extraction and sequencing
123	Data Analysis
123	SNP (“Single Nucleotide Polymorphism”) identification
124	Outlier identification
124	Gene-protein associations
125	Within population genetic diversity and population genetic structure
125	Temporal genetic variability
126	Results
126	Outlier identification and within population genetic diversity
126	Neutral and presumably selective population genetic structure
127	Temporal genetic variability within the Normano-Breton Gulf
130	Discussion
130	Evidence for adaptative divergence
132	Recruitment variability in the Normano-Breton Gulf
133	Conclusions and perspectives for the management of <i>P. maximus</i> fisheries
133	Acknowledgements
135	References
139	Supplementary material

144 — I. Apport de la génétique des populations à la gestion des stocks

- 144 I.1. Identification des populations marines
145 I.2. L'étude de la coquille Saint-Jacques

145 — II. Connectivité des populations et identification des stocks en Manche et Mer d'Iroise

- 145 II.1. Une structure génétique faible entre les principaux gisements
147 II.2. Compréhension de la connectivité génétique à travers la modélisation génétique
149 II.3. Utilité de la génomique des populations pour étudier la structure génétique à fine échelle
152 II.4. L'absence d'équilibre migration-dérive peut-elle expliquer la faible structure génétique des populations *P. maximus* ?
152 II.5. Variabilité génétique temporelle associée au mécanismes gouvernant le recrutement

**153 — III. Forces évolutives gouvernant la diversité génétique d'un stock fortement ensemen-
cé, la Rade de Brest**

- 153 III.1. Maintien de la diversité génétique en Rade
155 III.2. Simulations démo-génétique dans un contexte d'ensemencement

**157 — IV. Rôle de l'adaptation locale dans la différenciation des gisements de *P. maxi-
mus***

- 157 IV.1. Signatures génomique de pressions de sélection contrastées entre gisements
158 IV.2. Liens entre flux de gènes et processus adaptatifs
159 IV.3. Implications de l'adaptation locale pour l'ensemencement des gisements exploités

160 — V. Conclusion et perspectives**165 — Annexes**

- 166 Annexe 1: RAD sequencing sheds new light on the genetic structure and local adaptation of European scallops and resolves their demographic histories
180 Annexe 2: Influence of tidal coastal trapped waves associated to rapid thermal oscillations on genetic structure of two subtidal bivalves having contrasted longevity
207 Annexe 3: Compréhension de l'effet de l'ensemencement sur la diversité génétique neutre sur une période de 40 ans

212 — Bibliographie

Liste des figures

- 1 — Introduction
- 2 **Figure 1** : Valve gauche de *Pecten maximus*
- 3 **Figure 2** : Photographie à la loupe binoculaire grossissement x30 d'une valve gauche de *P. maximus* avec observations d'une strie annuelle et de stries journalières
- 3 **Figure 3** : Courbes de croissance de Von Bertalanffy, extraites de Chauvaud *et al.* (2012). Les deux patrons de croissance sont associés à deux zones géographiques distinctes : en rouge, le sud des côtes européennes et en bleu, le nord des côtes européennes
- 5 **Figure 4** : A) ACP des tailles aux hivers. H1 (premier hiver), H2 (deuxième hiver) et H3 (troisième hiver) pour chaque échantillon. PEB : Port en Bessin, CAM : Camaret, ROS:Roscanvel, SAL : Salcombe, DP : Dieppe, GW : Greenwich, GRD : Granville, WLB : West Lyme Bay, ARM : Armen, SB : Saint-Brieuc, MOX : Morlaix et NC : Nord Cotentin. B) Carte de l'échantillonnage des stages de G. Lefèbvre (Master 1, UBO) et M. Boumaza (Master 2, UBO)
- 7 **Figure 5** : Tailles prédites de la coquille (cm) pour *P. maximus*, après 7 ans (2000-2006) de simulation basée sur un modèle DEB (ECO-MARS 3D) forcé par la température et la chlorophylle-a (extrait de Le Goff *et al.*, 2017)
- 9 **Figure 6** : Cycle de vie de *P. maximus* (adaptée de Le Pennec, 2003). PI et PII respectivement prodissoconche I et II
- 14 **Figure 7** : A) Distribution des gisements de coquille Saint-Jacques en Atlantique Nord-Est (Brand, 2006). B) Divisions définies par le CIEM en Atlantique Nord Est
- 15 **Figure 8** : Evolution temporelle des débarquements de coquille Saint-Jacques au sein des différentes divisions du CIEM (Duncan *et al.*, 2016)
- 16 **Figure 9** : A) Maillage des organisations de pêches et B) des zones de gestion de la coquille Saint-Jacques (Lesur-Irichabeau *et al.*, 2014)
- 19 **Figure 10** : (a) IFCA Sussex (b) Aire marine protégée de Lyme Bay (c) The Inshore Potting Agreement (Kaiser *et al.*, 2007)

- 27 **Figure 11** : Protocole extrait de Andrews *et al.*, 2016 représentant la préparation des séquences lors de la méthode de Genotype By Sequencing (GBS)
- 31 **Figure 12** : A) Au sein du modèle en île, le F_{st} dépend des paramètres démographiques N_e et m . B) Lorsque l'équilibre migration dérive est atteint (Encart 3) un faible F_{st} peut résulter à la fois d'un N_e faible et d'un m élevé et inversement. Figure extraite de Gagnaire *et al.* (2015)
- 38 **Figure 13** : Représentation de la calotte glaciaire eurasiennne lors du dernier maximum glaciaire 20 000 ans avant notre ère (Svendsen *et al.*, 2004)
- 41 **Figure 14** : A) Distribution des haplotypes du COI pour *Cerastoderma edule* (Krakau *et al.*, 2012) B) Distribution des haplotypes du COI pour *Carcinus maenas* (Roman et Palumbi, 2004). C) Arbre phylogénétique de *Pectinaria koreni* basé sur le COI (Jolly *et al.*, 2006)
- 44 **Figure 15** : A) Distribution des échantillons employés dans l'étude de Vendrami *et al.* (2019). La couleur de l'eau représente la température de surface. La couleur de chaque échantillon correspond au code couleur employée dans la partie D de cette même figure. B) Niveau de la mer après le dernier maximum glaciaire (d'après le National Geographic Vol. 222 No 6 December 2012). C,D) Arbre phylogénétique construit respectivement à partir des loci neutres (C) et des loci corrélés aux variables environnementales (D) (Vendrami *et al.*, 2019). Le sommet des branches représente les individus, les points noirs représentent les nœuds supportés à 90 % et les couleurs se réfèrent à l'appartenance géographique (cf partie A de la figure 15)
- 46 **Figure 16** : A) PCoA réalisée sur des données microsatellites (Szostek, 2015). (NC) North Cornwall, (WF) West Falmouth, (FAL) Falmouth, (MF) Mid Falmouth, (WL) West Lyme, (EL) East Lyme, (SI) Sussex Inshore, (EC) Eastern Channel, (BS) Baie de Seine. B) Représentation des simulations des taux de rétention locale et de la connectivité larvaire pour les différentes entités méta-populationnelles identifiées en Manche (Nicolle *et al.*, 2016). 1 : Sud-Ouest Angleterre 2 : Golfe Normano-Breton 3 : Manche Est 4 : Rade de Brest

51 ——— Chapitre I

- 58 **Figure 1** : Sampling map, 1 (FAL), 2 (PLY), 3 (SAL), 4 (WLB), 5 (BOB-2015), 6 (BOB-2004), 7 (CAM), 8 (MOR), 9 (BSB-2016), 10 (BSB-2012), 11 (BSB-2004), 12 (GRA), 13 (NCP), 14 (BOS-2015), 15 (BOS-2012), 16 (BOS-2004), 17 (DIE), 18 (BAS-2016), 19 (BAS-2017), 20 (ECH). Scallop symbols represent each sampling site included in the population genetics modeling, and their size is proportional to the population size assumed in the simulations (cf supplementary material table 2). Shade of grey corresponds to local retention rate and links between nodes correspond to larval dispersal (Nicolle *et al.*, 2016). Letters correspond to metapopulation groups defined by Nicolle *et al.* (2016): A (south western coast of England: samples 1 to 4), B (eastern English Channel: samples 13 to 20), C (Normano-Breton Gulf : samples 9 to 12) and D (the Bay of Brest: samples 5 to 7)

- 65** **Figure 2** : Above the diagonal: estimated pairwise FST, with significance tested using 10,000 permutations (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$ before FDR correction). Under the diagonal: p -values * $p < 0.05$ after FDR correction. Negatives values are set to 0
- 66** **Figure 3** : (a) Plot of the db-RDA on FST matrix using geographic regions (EEC: eastern English Channel, WEC: western English Channel, BOB: Bay of Brest, SWE: south western England) as explanatory variable and using Cailliez's method (** $p = 0.009$), global adjust $R^2 = 0.064$. (b) Scores of samples on the axis 1 of the RDA ($p = 0.005$) constrained by the spatial coordinates of the populations (latitude and longitude) response variables are allele abundances with Hellinger transformation. Global adjust $R^2 = 0.046$
- 67** **Figure 4** : Pairwise FST simulated with MetaPopGen for each population used in genetic modeling (the Bay of Brest exhibited values ranging from 0.003 to 0.005, with a mean of 0.004. These high values were therefore not represented to facilitate readability). Black sample are shared between empirical and simulated sampling, grey samples are only present in simulated sampling. SWE: south western English coast. WEC: western English Channel. EEC: eastern English Channel. In the bottom-right corner: Evolution across time of global mean FST. Black-solid-line: all samples, Grey-dashed-line: all SWE samples and Grey-solid-line: all samples (SWE and Bay of Brest samples excluded)

85 ————— Chapitre II

- 90** **Figure 1** : a) Population genetics sampling map with August sea surface temperature in the background. ARM:Armen, DNZ: Douarnenez, CAM:Camaret, ROS: Roscanvel, AUB:Auberlac'h, RDN: Rade North, MOX:Morlaix. b) Grid representing localities used in particles dispersal simulations
- 96** **Figure 2** : Individual inbreeding coefficient per population represented as boxplot
- 97** **Figure 3** : (a) Above the diagonal estimated pairwise Fst for neutral loci. q -values (* $q < 0.05$, ** $q < 0.01$, *** $q < 0.001$ after FDR correction using 1,000 permutations).(b) Above the diagonal estimated pairwise Fst for outliers loci. q -values (* $q < 0.05$ after FDR correction using 1,000 permutations)
- 99** **Figure 4** : (a) PCA computed with environmental variables for each site. Only the five environmental variable with highest contribution were showed (grey). (b) PCA using outliers allele frequencies per population
- 100** **Figure 5** : RDA using allele frequencies at aouliter loci per population as response variables and minium dissolved phosphat as environmental variables as explanatory variables (Radjust=0.48, p -val=0.003)
- 101** **Figure 6** : Mean particle dispersal matrix simulated between May and September from year 2013 to year 2018. Time of dispersal was set to 30 days. Values represented the average percentage of particles received by sink localities from source sites. Simulated grey sites match sampling sites: 1 (DNZ) 6 (ARM) 13 (CAM) 14 (ROS) 15 (AUB) 16 (ELO). MOX was out of the model at the east of 27 simulated units

117 — Chapitre III

- 122** **Figure 1** : Sampling map, 1/Camaret (CAM, 31 ind.), 2/ Roscanvel (ROS, 25 ind.), 3/ Auberlac'h (AUB, 24 ind.), 4/ Elorn (ELO, 25 ind.), 5/ Morlaix (MOX, 24 ind.), 6/ Bay of Saint-Brieuc 2015 brood-year, (BSB15, 23 ind.), 7/ Bay of Saint-Brieuc 2016 brood-year, (BSB16, 24 ind.), 8/ Bay of Granville 2015 brood-year (GRA15, 23 ind.), 9/ Bay of Granville 2016 brood-year (GRA16, 22 ind.)
- 127** **Figure 2** : A) Pairwise F_{st} estimated with all neutral loci (NL). B) Estimated pairwise F_{st} estimated with outlier loci (OL). Significance after FDR correction: *(q-value<0.05), **(q-value<0.01), and ***(q-value<0.001). All negative pairwise F_{st} were set to 0
- 128** **Figure 3** : Distribution of temporal F_{st} estimated within the bays of Saint-Brieuc (BSB) and Granville (GRA), for the different subsets of loci: OL (outlier loci), NL (neutral loci), NCL (neutral coding loci)
- 129** **Figure 4** : Mono-locus temporal F_{st} estimates within the Bay of Saint-Brieuc (black line) and the Bay of Granville (grey line) for all annotated loci (for which associated protein were identified by eggno3) sorted by COG (Cluster of Orthologous Groups). All numbers refers to the list of loci in table S1. Letters refers to COG. i: Information storage and processing (A: RNA processing and modification, B: Chromatin structure and dynamics, J, Translation, ribosomal structure and biogenesis, K: transcription, L: replication, recombination and repair) ii: Metabolism (C: Energy production and conservation, E; Amino acid transport and metabolism, F: Nucleotide transport and metabolism, G: Carbohydrate transport and metabolism, H: Coenzyme transport and metabolism, I: Lipid transport and metabolism, P: Inorganic ion transport and metabolism, Q: Secondary metabolites biosynthesis, transport and catabolism) iii: Cellular processes and signaling (D:Cell cycle control, cell division, chromosome partitioning, M: Cell wall, membrane envelope biogenesis, O; Post-translational modification, protein turnover, and chaperones, T: Signal transduction mechanisms, U: intracellular trafficking, secretion, and vesicular transport, V: defense mechanisms, W: extracellular structures, Y: Nuclear structure, Z: Cytoskeleton) iv: Poorly characterized and no gene-protein association identified (S: Function unknown, NA : uncharacterized protein)

143 — Chapitre IV

- 162** **Figure 1** : Bilan de l'état des connaissances concernant les interactions entre les principaux gisements de Manche, Mer d'Iroise et Rade de Brest en termes de dispersion larvaire (Nicolle *et al.*, 2016) et de génétique des populations.

Liste des tableaux

51 ——— Chapitre I

60 **Table 1** : List of the population samples analysed in the present study with sampling number reference on figure 1, sampling name, sampling code and geographic regions precised as following SWE: south western English coast, BOB: Bay of Brest, WEC: western English Channel, EEC: eastern English Channel. Year refers to the sampling year and Analysed ind refers to the number of analysed individual per population. Diversity index presented are computed among 13 loci retained after quality control. Ar: Allelic richness based on minimum sample size of 8 individuals (PmNH23 being discarded from the dataset for Ar). Ho: observed heterozygosities. Fis estimates (Bold values = significance tested with 10,000 permutations: * p-value < 0.05, ** p-value <0.01, *** p-value<0.001 after multiple testing correction).

85 ——— Chapitre II

91 **Table 1** : List of sample name, sample code, number of individuals per sampling sites, and (Hobs) observed heterozygosity per sampling sites.

100 **Table 2** : List of the annotaed proteins with their corresponding biological processes and catalyticivity

117 ——— Chapitre III

Table 1 : List of outliers identified by OutFlank and FLK for which gene-protein association was determined. Percentage of identity and E-value resulting from the alignment to the transcriptome. Accession number, E-value and protein name relative to the Blast search on GenBank. EggNog protein name and categories : Cellular processes and signaling (T : Signal transduction mechanisms, W : Extracellular structures, Z : Cytoskeleton). Information Storage and Processing (A : RNA processing and modification)

Introduction

I. Diversité phénotypique et connectivité des populations de coquille Saint-Jacques

La coquille Saint-Jacques (*Pecten maximus*, Linnaeus, 1758) est un bivalve appartenant à l'ordre des *Pectinida* et à la famille des *Pectinidae* (Figure 1). Cette espèce côtière est présente du Maroc jusqu'au nord de la Norvège, sur des fonds de sable et de graviers, et à des profondeurs allant de 15 à 75 m (Pawson, 1995). *P. maximus* ne possède pas une distribution continue et homogène sur son aire géographique, mais se concentre en des gisements plus ou moins isolés les uns des autres.



Figure 1 : Valve gauche de *Pecten maximus*

I.1. Variation phénotypique de la croissance coquillière

I.1.a. Diversité de croissance le long du gradient latitudinal européen

La coquille Saint-Jacques présente des stries de croissance annuelles (Mason, 1957) et journalières (Chauvaud *et al.*, 1998) (Figure 2). Les stries de croissance annuelles sont dues aux arrêts de croissance hivernaux. Des différences de croissance coquillière ont été observées entre les populations de *P. maximus* du nord et du sud des côtes de l'Europe (Chauvaud *et al.*, 2012) (Figure 3). Ainsi, les individus de Norvège et du nord des Îles Britanniques présentent une croissance plus lente et atteignent une taille asymptotique plus élevée par rapport aux populations septentrionales distribuées de la Mer d'Irlande à la Péninsule Ibérique. Par ailleurs, cette variabilité spatiale constatée pour la croissance coquillière est accompagnée par des différences observées dans la composition protéique du manteau entre les populations de Bergen et de la Rade de Brest (Artigaud *et al.*, 2014a).

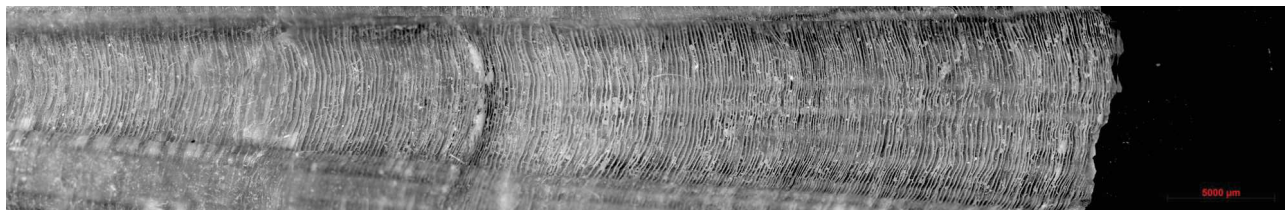


Figure 2: Photographie à la loupe binoculaire grossissement x30 d'une valve gauche de *P. maximus* avec observations d'une strie annuelle et de stries journalières.

Ces différences phénotypiques (croissance coquillière et protéome) concordent globalement avec la différenciation génétique des populations de *P. maximus* le long des côtes européennes. En effet, une structure génétique significative a été identifiée entre les populations de Norvège et celles distribuées le long des côtes atlantiques s'étendant des Îles Britanniques jusqu'à la Péninsule Ibérique (Morvezen *et al.*, 2016a ; Vendrami *et al.*, 2019 ; cf partie III de l'Introduction). En particulier, l'analyse de marqueurs génétiques potentiellement sous sélection a montré une divergence génétique entre i/ les populations de Norvège et des Îles Britanniques, et ii/ les populations réparties entre la Mer d'Irlande et le sud de l'Europe (Vendrami *et al.*, 2019 ; cf partie III de l'Introduction) conformément aux résultats de sclérochronologie obtenus par Chauvaud *et al.* (2012). Les résultats de génétiques seront détaillés ultérieurement (cf partie III de l'Introduction).

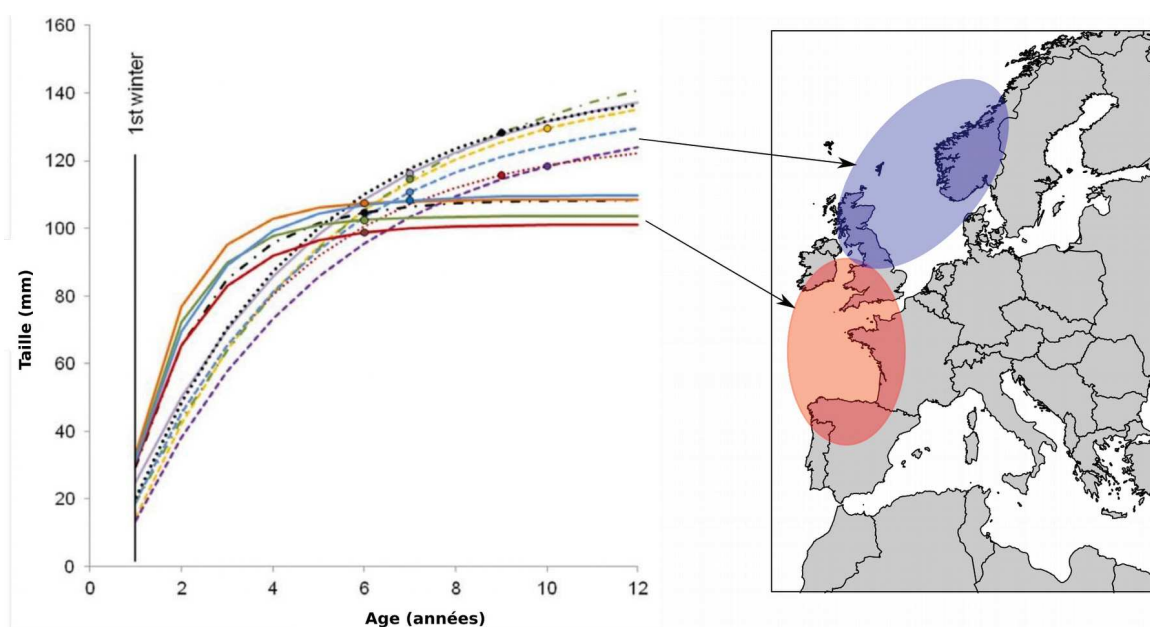


Figure 3 : Courbes de croissance de Von Bertalanffy, extraites de Chauvaud *et al.* (2012). Les deux patrons de croissance sont associés à deux zones géographiques distinctes : en rouge, le sud des côtes européennes et en bleu, le nord des côtes européennes.

I.1.b. Diversité de croissance en Manche et Mer d'Iroise

A plus petite échelle, des différences de performances de croissance ont également été constatées entre les gisements distribués le long des côtes françaises. Ainsi, les coquilles Saint-Jacques de Baie de Seine grandissent plus rapidement que celles situées de la Manche Ouest à l'île de Ré (Chauvaud *et al.*, 2012). De façon similaire, les résultats de Antoine *et al.* (1976) indiquent une taille des individus à leur deuxième hiver deux fois plus importante en Manche Est (gisement de Vergoyer) qu'en Manche Ouest (Cornouailles) et Mer d'Iroise (Armen).

Afin de caractériser la croissance journalière et annuelle de *P. maximus* en Manche et Mer d'Iroise, un travail de sclérochronologie a été entrepris de façon annexe à cette thèse présenté ici (à travers le co-encadrement de deux stages de Master 1 et 2). Les résultats de sclérochronologie présentés dans ce paragraphe restent exploratoires et nécessitent un approfondissement en termes d'échantillonnage et d'analyses mais sont exposés dans ce manuscrit afin d'appréhender la variabilité de croissance en Manche. Une analyse en composante principale (ACP) des données de croissance annuelle aux trois premiers hivers montre une absence de variation spatiale claire des patrons de croissance de la coquille Saint-Jacques dans la zone étudiée (Figure 4.a et 4.b). Selon la dimension 1 (89,1 % de la variance), le Nord Cotentin constitue le gisement qui se démarque le plus des autres échantillons (Figure 4. a). Il s'avère que les individus issus du Nord Cotentin présentent une croissance plus faible aux hivers 1, 2 et 3 sur l'ensemble des échantillons analysés. La dimension 1 de l'ACP montre également une distinction légère entre i/ les échantillons de Manche Ouest (sauf Salcombe et Granville) et de Mer d'Iroise et ii/ ceux de Rade de Brest (incluant Camaret) et de Manche Est. Plus précisément, les échantillons du Sud-Ouest de l'Angleterre, de Rade de Brest, de Mer d'Iroise et de Manche Est présentent pour le premier hiver des tailles plus importantes en comparaison du Golfe Normano-Breton et du Nord Cotentin (i.e MOX, BSB, GRD, NC). Par ailleurs, les échantillons de Rade de Brest et de Manche Est présentent des tailles aux hivers 2 et 3 plus importantes que celles observées en Mer d'Iroise et Manche Ouest (BSB, MOX, WLB et SAL) en accord avec des études précédentes (Antoine *et al.*, 1976, Chauvaud *et al.*, 2012).

La croissance journalière (résultats non présentés) montre quant à elle deux patrons principaux. Le premier représente une courbe de croissance classique avec un taux de croissance journalier au maximum de la saison de croissance diminuant avec l'âge (MOX, PEB, ROS, CAM GW, GRD). Le second patron correspond à des taux de croissance journaliers au maximum de la saison de croissance identiques entre la première et la deuxième année (SB, ARM, SAL, WLB, DP).

Il est à noter que l'échantillon de Nord Cotentin présente pour la deuxième année des taux de croissance journaliers au maximum de la saison de croissance plus élevés que pour la première année. Ces différences de croissance journalière sont probablement la conséquence de fenêtres de croissances variables entre sites pouvant résulter d'une allocation d'énergie différente entre les différentes régions, ayant une origine environnementale et/ou dépendant de facteurs endogènes. Ainsi, la variabilité de croissances annuelle et journalière soulève les questions de l'influence de l'environnement, de la génétique et de leur éventuelles interactions.

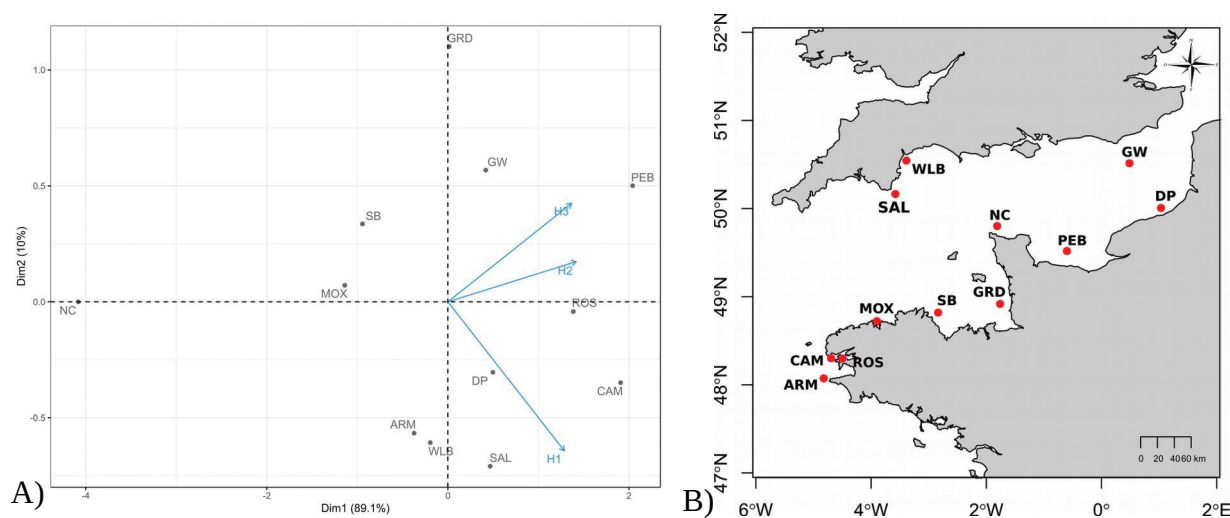


Figure 4 : A) ACP des tailles aux hivers. H1 (premier hiver), H2 (deuxième hiver) et H3 (troisième hiver) pour chaque échantillon. PEB : Port en Bessin, CAM : Camaret, ROS:Roscanvel, SAL : Salcombe, DP : Dieppe, GW : Greenwich, GRD : Granville, WLB : West Lyme Bay, ARM : Armen, SB : Saint-Brieuc, MOX : Morlaix et NC : Nord Cotentin. B) Carte de l'échantillonnage des stages de G. Lefèvre (Master 1, UBO) et M. Boumaza (Master 2, UBO).

I.1.c. Mécanismes sous-jacents aux variations de croissance

I.1.c.1. Causes de la variabilité temporelle ?

La taille infinie (L_{∞}) calculée par le modèle de Von Bertalanffy est systématiquement légèrement inférieure pour les nouvelles données présentées ici vis à vis de celles obtenues par Antoine *et al.* (1976) pour les gisements de Greenwich (différence de L_{∞} = 6,53 mm), Saint-Brieuc (différence de L_{∞} = 12,6 mm), Port en Bessin (différence de L_{∞} = 29,29 mm), Dieppe (différence de L_{∞} = 2,25 mm) et Armen (différence de L_{∞} = 3.26 mm). A noter que la Rade de Brest présente un L_{∞} plus fort que dans l'étude d'Antoine *et al.* (1976) (différence de L_{∞} = 2.94 mm).

L'estimation de L_{∞} pour Port en Bessin est également plus faible (différence = 1,54 mm) par rapport aux données de Chauvaud *et al.* (2012). De même, les tailles moyennes par classe d'âge observées en 2017 en Baie de Seine sont inférieures à celles des années précédentes (1990-2016) (Foucher et Quinquis, 2017), traduisant une possible diminution de la croissance de *P. maximus* en Manche lors des dernières décennies.

L'influence de la pression de pêche pourrait être responsable d'une telle réduction de la taille des individus (e.g. Heino *et al.*, 2013). Il est néanmoins plus probable que ces différences résultent de différences méthodologiques. Notamment, le travail de sclérochronologie réalisé au cours de cette thèse présentée ici, portait sur un nombre réduit d'individus (Nombre moyen = 13 individus) par rapport à l'étude d'Antoine *et al.* (1976) (Nombre moyen = 1495 individus), limité par l'aspect chronophage de l'analyse de la croissance journalière. A noter cependant que Antoine *et al.* (1976) n'avaient étudié que la croissance annuelle. Par ailleurs, il est possible que la différence notable de L_{∞} pour Port en Bessin soit la conséquence de l'analyse de deux cohortes, dans les nouvelles données présentées ici, sous-estimant ainsi probablement le L_{∞} .

Les variations de taille observées entre les différentes études peuvent aussi s'expliquer par une variabilité spatio-temporelle des patrons de croissance en réponse à une hétérogénéité des conditions environnementales. Par exemple, les suivis des gisements de la Baie de Saint-Brieuc ont révélé une variabilité inter-annuelle importante des tailles pour les classes d'âge 1, et de moindre importance pour les classes d'âges 2 et 3 (Fifas et Caroff, 2016). En Baie de Seine, les secteurs côtiers semblent présenter une variabilité inter-individuelle des performances de croissance plus importante que les secteurs du large (Antoine *et al.*, 1976). Dans l'espace côtier, les variations de conditions du milieu, les différentes dates de naissances entre cohortes étudiées, ou la pression liée à l'exploitation sont autant d'hypothèses envisageables pour expliquer les variations temporelles de croissance observées (Antoine *et al.*, 1976).

I.1.c.2. plasticité et déterminisme génétique de la croissance

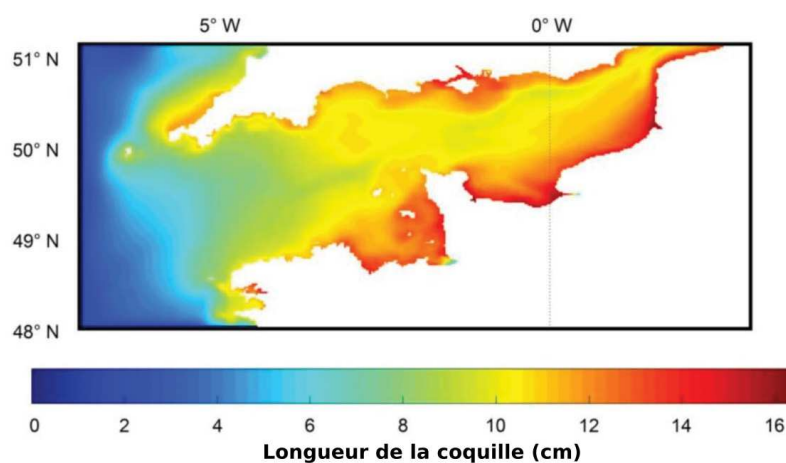


Figure 5 : Tailles prédites de la coquille (cm) pour *P. maximus*, après 7 ans (2000-2006) de simulation basée sur un modèle DEB (ECO-MARS 3D) forcé par la température et la chlorophylle-a (extrait de Le Goff *et al.*, 2017).

La croissance de *P. maximus* est fortement soumise à l'influence de paramètres environnementaux tels que la température et la quantité en nourriture, comme cela a notamment été démontré en Norvège (Jolivet *et al.*, 2015). Ainsi, selon des résultats de modélisation énergétique (approche DEB), la croissance plus importante observée en milieu côtier, en Manche Est et en Baie de Seine, est très probablement liée aux quantités de nourriture plus élevées dans ces zones (Figure 5 ; Le Goff *et al.*, 2017). Ceci expliquerait ainsi la croissance plus forte observée à Port en Bessin à partir des nouvelles données présentées ici tout comme dans Chauvaud *et al.* (2012). Selon les indices de performances de croissances (Pauly et Munro, 1984), la population d'Armen présente une performance de croissance relativement faible par rapport aux autres échantillons, reflétant une croissance plus faible des coquilles Saint-Jacques distribuées en profondeur, comme suggéré par Antoine *et al.* (1976), résultant probablement d'une productivité primaire et d'une saisonnalité plus faible en profondeur (Lorrain, 2002). Enfin, les coquilles de Nord Cotentin montrent elles aussi une performance de croissance faible au regard des autres échantillons. Le schéma de croissance annuel des coquilles Saint-Jacques du Nord Cotentin pourrait être influencé par un hydrodynamisme plus fort dans cette région perturbant les capacités de filtration (Wildish *et al.*, 1987, Jegou et Salomon, 1991, Ménesguen et Gohin, 2006).

A partir des données de sclérochronologie acquises parallèlement à la thèse présentée ici, une analyse de redondance (RDA) a été effectuée pour tester l'influence de différentes variables environnementales sur les variations de croissance coquillière (température, oxygène dissout,

salinité et production de diatomées). Parmi toutes les variables testées, seul le maximum d'oxygène dissous au printemps présentait une influence significative, en expliquant 37,7% (p-value=0,021, 1000 permutations) de la variabilité phénotypique (i.e. tailles aux trois premiers hivers).

Par ailleurs, des travaux de translocation de populations ont souligné un certain degré de plasticité phénotypique de la croissance coquillière. En effet, des coquilles Saint-Jacques prélevées à Saint-Brieuc, en Irlande et en Écosse et transplantées en Rade de Brest présentaient des performances de croissance et des tailles asymptotiques se rapprochant de celles de la population locale de Brest (Buestel *et al.*, 1987). Néanmoins, l'hypothèse d'un déterminisme génétique de la croissance de *P. maximus* est soutenue par des résultats expérimentaux en conditions contrôlées qui ont suggéré une héritabilité significative ($h^2 = [0,06-0,29]$) pour les différentes mesures de croissance coquillière (Morvezen, 2016). De plus, la forte concordance constatée le long du gradient latitudinal entre la différenciation phénotypique (Chauvaud *et al.*, 2012) et la structure génétique détectée à l'aide de marqueurs potentiellement sous sélection (Vendrami *et al.*, 2019) suggère l'implication possible de processus adaptatifs dans les variations de croissance observées entre les populations naturelles de *P. maximus* (cf partie III de l'Introduction).

1.2. Cycle de reproduction et variabilité phénotypique de la reproduction et du développement larvaire

1.2.a. Cycle de reproduction

La coquille Saint-Jacques possède un cycle de vie benthopélagique (Figure 6). Les adultes atteignent la maturité sexuelle au cours de leur deuxième ou troisième année, possèdent une maturation synchrone et sont hermaphrodites séquentiels (un même individu libère successivement lors de la reproduction des gamètes mâles et femelles), évitant ainsi les risques d'autofécondation. Après l'émission des gamètes, la fécondation se fait dans la colonne d'eau et aboutit à une phase embryonnaire courte et lécitotrophique. La phase larvaire pélagique dure 18 à 42 jours en milieu naturel (Le Penneec, 2003), et englobe les stades prodissochonche I (larve D) et II (véligère) jusqu'au stade pédivéligère. Suite à la métamorphose, les post-larves adoptent une vie benthique en s'installant sur le sédiment.

I.2.b. Diversité des traits reproducteurs et du développement larvaire

Les gisements naturels de *P. maximus* diffèrent fortement au niveau de leurs traits de vie de reproduction au sein de l'aire de distribution de l'espèce, à la fois le long du gradient latitudinal et localement à des échelles spatiales fines de l'ordre de la dizaine de kilomètres (résumé par Duncan *et al.*, 2016). Deux patrons de reproduction ont été observés entre les coquilles Saint-Jacques de la Baie de Saint-Brieuc et celles de Rade de Brest et Baie de Seine (Paulet *et al.*, 1988). En effet, les individus de la Baie de Saint-Brieuc présentent une seule période de ponte synchronisée en été lorsque la température de l'eau dépasse 15,5-16°C, alors que les individus en Rade de Brest et Baie de Seine émettent leurs gamètes via des pontes successives sur une période beaucoup plus large s'étalant entre le printemps et l'automne (Paulet *et al.*, 1988, Lubet *et al.*, 1991).

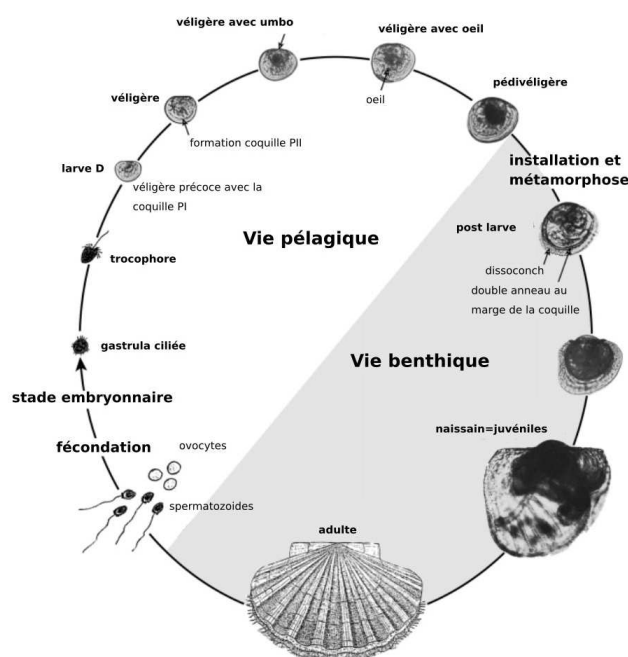


Figure 6 : Cycle de vie de *P. maximus* (adaptée de Le Penneç, 2003). PI et PII respectivement prodissoconche I et II.

Les estimations de fécondité varient de 15×10^6 ovocytes/femelle en Baie de Saint-Brieuc à 21×10^6 ovocytes/femelle en Rade de Brest (Le Penneç, 2003). Par ailleurs, la taille des ovocytes varie également entre les populations. Ainsi, les ovocytes émis en Baie de Saint-Brieuc sont plus gros que ceux de Rade de Brest (Paulet *et al.*, 1988).

Cette variabilité phénotypique existant au niveau de la reproduction semble résulter de l'interaction complexe entre déterminisme génétique et influence de l'environnement (Mackie et Ansell, 1993 ; Hold *et al.*, 2013a). D'une part, des expériences de jardin commun ont mis en

évidence que le cycle de reproduction était, au moins en partie, contrôlé génétiquement (Cochard et Devauchelle, 1993 ; Mackie et Ansell, 1993 ; Lubet *et al.*, 1995). D'autre part, le cycle d'accumulation des réserves apparaît gouverné majoritairement par des facteurs environnementaux (Mackie et Ansell, 1993). En effet, la maturation des gonades semble être modulée par la température (Paulet *et al.*, 1997 ; Le Pennec, 2003). Ainsi, en Baie de Saint-Brieuc, l'indice gonadique apparaît être sous l'influence de la température au printemps et la croissance des ovocytes dépend quant à elle de la photopériode (Paulet et Boucher, 1991). En outre, des simulations de Dynamic Energy Budget (DEB) ont suggéré des fécondités plus importantes en Manche Est qu'en Manche Ouest en réponse à une différence de productivité biologique entre ces deux régions (Le Goff *et al.*, 2017).

Les gisements de coquilles Saint-Jacques diffèrent également en ce qui concerne le développement larvaire. Notamment, des différences de taille des larves pédivéligères ont été mises en évidence à travers des expérimentations réalisées à partir de géniteurs originaires de différents gisements (Paulet *et al.*, 1988, Cochard et Devauchelle, 1993). Ainsi, les larves provenant de Mer d'Iroise présentent des tailles plus importantes que les larves de Rade de Brest et d'Ecosse (Cochard et Devauchelle, 1993). De plus, la durée de vie larvaire est plus courte et la longueur de coquille au moment de la métamorphose plus petite en Baie de Saint-Brieuc qu'en Rade de Brest (Paulet *et al.*, 1988). Selon ces mêmes travaux, les stades lecitotrophique et mixotrophique durent plus longtemps et le stade planctotrophique moins longtemps en Baie de Saint-Brieuc qu'en Rade de Brest, rendant théoriquement la larve moins dépendante des conditions environnementales.

Les différences phénotypiques observées interrogent sur les bases génétiques, et possiblement adaptatives, et sur les mécanismes plastiques régissant la reproduction et le développement larvaire. Ce point est essentiel pour la compréhension du fonctionnement des populations de coquille Saint-Jacques, mais aussi pour la mise en place de mesures de gestion et de conservation permettant le maintien de la diversité génétique fonctionnelle. Les mêmes questions se posent pour la variabilité de croissance coquillère constatée le long du gradient latitudinal mais aussi entre les gisements de Manche, Mer d'Iroise et Rade de Brest.

1.3. Potentiel dispersif au cours du cycle de vie

La phase larvaire pélagique se caractérise par un fort potentiel dispersif, qui dépend de l'interaction étroite entre le comportement larvaire, l'hydrodynamisme et l'environnement abiotique

(Le Penneec, 2003). Les premiers mouvements de nage sont observés dès le stade embryonnaire, lorsque la gastrula (8-12h après fécondation) développe un vélum cilié. Au stade trochophore (20-25h après fécondation), des mouvements en spirale sont observés, suivis par des déplacements hélicoïdaux et verticaux de plus grande amplitude au stade véligère (2 jours après fécondation) (Le Penneec, 2003). Alors que les larves trochophores s'accumulent dans la couche de surface, les larves véligères suivent des déplacements au sein de la colonne d'eau (Cragg, 1980). Les déplacements des larves sont constitués d'une alternance de phases de nage active et de plongée passive, soulignant une réponse potentielle au changement de pression hydrostatique (Cragg, 1980 ; Le Penneec, 2003). De plus, la position des larves dans la colonne d'eau, conditionnée par la lumière, montre des mouvements de nuit vers la surface (Kaartveldt *et al.*, 1987). L'influence possible d'autres facteurs comme des fronts thermiques, salins et des gradients de densité sur le déplacement larvaire chez *P. maximus* reste encore inconnue à ce jour.

L'advection des larves est soumise à l'influence couplée de différents paramètres abiotiques tels que les courants de marées, les vents ou encore la température (Thouzeau et Leahy, 1988). Les faibles températures peuvent ralentir ou arrêter la croissance des larves véligères et donc influencer la durée de la phase planctonique (PLD : Planktonic Larval Duration) (Beaumont et Barnes, 1992 ; Shanks *et al.*, 2003), favorisant ainsi le potentiel de dispersion ou la rétention locale des larves. L'évaluation en milieu naturel des déplacements larvaires est une entreprise difficile, car elle nécessite un effort d'échantillonnage particulièrement lourd, la capacité de suivre dans le temps un panache larvaire, la présence d'une ponte brève ainsi qu'une distribution insulaire des géniteurs (Lagadeuc, 1992). Dans ce contexte, les modèles bio-physiques constituent une approche pertinente pour l'évaluation des mouvements larvaires. Des études de modélisation ont ainsi été conduites en Manche, et plus précisément en Baie de Saint-Brieuc et Baie de Seine, pour mieux comprendre la dispersion larvaire chez *P. maximus* (Thouzeau et Leahy, 1988; Nicolle *et al.*, 2013, 2016).

En Baie de Saint-Brieuc, la modélisation de dispersion larvaire a montré une influence prépondérante des courants de marées sur l'advection des larves (Nicolle *et al.*, 2013). Un flux larvaire d'Est en Ouest a ainsi été constaté (Thouzeau et Leahy, 1988), alimenté par les gisements situés au Nord-Est de la baie (Nicolle *et al.*, 2013). Par ailleurs, les taux de rétention larvaire sont supérieurs à l'Est de la Baie de Saint-Brieuc (>75%), en comparaison de ceux observés au Nord-Ouest de cette baie (<36%). En Baie de Seine, la variabilité temporelle de la dispersion larvaire est plus importante qu'en Baie de Saint-Brieuc en raison des vents et de l'hydrodynamisme. Bien que des taux de rétention supérieurs à 50 % soient observés en Baie de Seine, des flux larvaires sont

constatés depuis les gisements situés à l'Est de la Baie de Seine vers ceux situés au centre de la Manche-Est (Nicolle *et al.*, 2013). Sur l'ensemble de la Manche, les gisements principaux de coquilles Saint-Jacques sont regroupés en trois métapopulations : la Manche Est, le Golfe Normano-Breton et le Sud-Ouest de l'Angleterre faiblement interconnectées entre elles par des flux larvaires (Nicolle *et al.*, 2016 ; cf carte Partie III Introduction). Selon ces mêmes résultats, la Rade de Brest apparaît isolée des gisements de Manche, observation soutenue par une étude de génétique des populations à large échelle (Morvezen *et al.*, 2016a).

Les patrons de dispersion larvaire identifiés en Manche et au niveau de la pointe bretonne posent la question du degré de connectivité des gisements de *P. maximus*. Cette question, abordée dans le cadre de cette thèse, demeure l'une des grandes inconnues concernant la biologie des populations de coquille Saint-Jacques en Manche, et constitue un aspect crucial de la gestion des ressources comme évoqué par la suite.

Après métamorphose et installation des post-larves sur le fond, des déplacements secondaires de juvéniles ($250\mu\text{m} < \text{taille} < 530\mu\text{m}$) par dérive induit par le byssus ont été émis comme hypothèses lors d'expérimentations (Beaumont et Barnes, 1992). Les mouvements de post-recrutement chez les juvéniles de bivalves (Cummings *et al.*, 1993 ; Norkko *et al.*, 2001 ; Lundquist *et al.*, 2004) peuvent contribuer à la dispersion d'individus sur de larges échelles spatiales et temporelles (Pilditch *et al.*, 2015). A l'état adulte, bien que peu mobile, la coquille Saint-Jacques présente des mouvements de fuite pour échapper aux prédateurs (Baird, 1958). Ainsi, une étude de capture-marquage-recapture a mis en lumière un potentiel de déplacement relativement conséquent chez les individus adultes, pouvant aller jusqu'à 4 km en 7 mois en Rade de Brest, ces mouvements étant orientés préférentiellement vers l'île Longue et la presqu'île de Roscanvel (Faure, 1956). Enfin il est suggéré que le mouvement d'un individu puisse entraîner le mouvement d'autres individus à proximité, provoquant des dispersions de groupe sur de courtes distances (Minchin et Mathers, 1982 ; Duncan *et al.*, 2016). En résumé, en l'état des connaissances actuelles les interactions entre gisements semblent être davantage soutenues lors de la phase larvaire présentant un fort pouvoir dispersif en comparaison des déplacements aux stades post-larvaire, juvénile ou adulte.

1.4. Lacunes restant à combler pour une meilleure compréhension du fonctionnement des populations de *P. maximus*

Le manque de connaissances empiriques concernant la dispersion larvaire, la structure génétique entre les gisements de Manche, et le déterminisme génétique possible de la différenciation phénotypique observée entre les principaux gisement exploités (e.g. traits reproducteurs, croissance coquillière) sont autant de raisons appuyant le besoin de faire avancer le champ des connaissances concernant le fonctionnement des populations de coquille Saint-Jacques.

La compréhension des processus régissant la variabilité phénotypique et génétique de *P. maximus* est essentielle étant donnée l'importance de cette espèce dans les pêcheries européennes, et les difficultés posées par la gestion de son exploitation. La partie suivante s'attelle ainsi à présenter la complexité du système de gestion des pêcheries de coquille Saint-Jacques à l'échelle nationale et locale.

II. Gestion des stocks de coquille Saint-Jacques aux niveaux européen, national et local

La coquille Saint-Jacques est une espèce d'intérêt commercial exploitée en Manche par les pays membres de l'Union Européenne. La gestion de cette espèce s'organise à l'échelle européenne sous les avis scientifiques du CIEM (Conseil International pour l'Exploitation de la Mer) et est gérée au niveau national et local par le biais des CRPMEM (comités régionaux des pêches maritimes et des élevages marins) pour la France ou de l'IFCA (Inshore Fisheries and Conservation Authority) et du CEFAS (Centre for Environment, Fisheries et Aquaculture Science) pour le Royaume-Uni.

II.1. Pêcheries de coquille Saint-Jacques en Europe

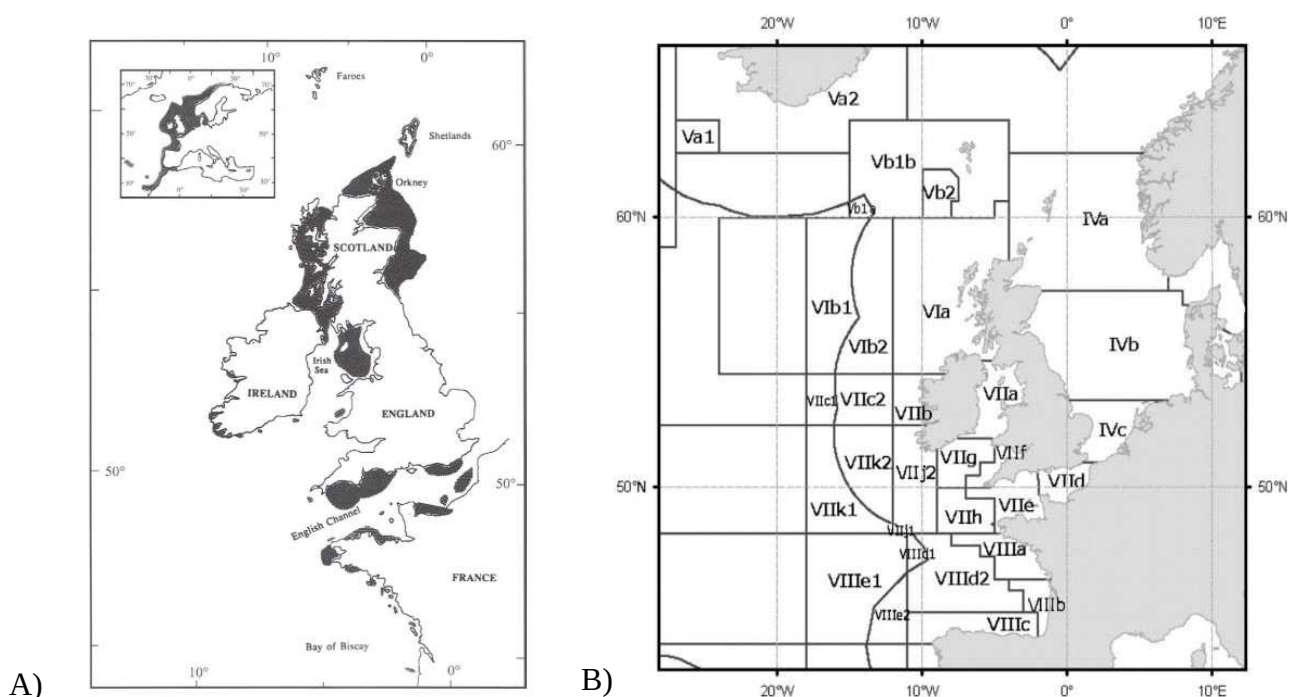


Figure 7 : A) Distribution des gisements de coquille Saint-Jacques en Atlantique Nord-Est (Brand, 2006). B) Divisions définies par le CIEM en Atlantique Nord Est.

En Europe, les gisements les plus importants se situent sur les côtes est et ouest de l'Écosse, en Mer d'Irlande et en Manche Est et Ouest (Brand, 2006), dans les zones IIa (Frøya, Trøndelag), IVa et b, VIa, VIIa, d, e, g et h, et VIII définies par le CIEM (ICES/WGS, 2013) (Figure 7). Les pays possédant des flottilles destinées à la pêche à la coquille sont la France, le Royaume-Uni, la

République d'Irlande, l'Espagne et la Norvège. Depuis les années 1990, les débarquements de *P. maximus* ont suivi une croissance régulière, passant d'environ 11 000 T en 1990 à plus de 80 000 T en 2013 (Figure 8 ; Duncan *et al.*, 2016). Plus de la moitié de ces débarquements proviennent de l'exploitation des gisements de Manche Est et Ouest par les pêcheurs français et britanniques.

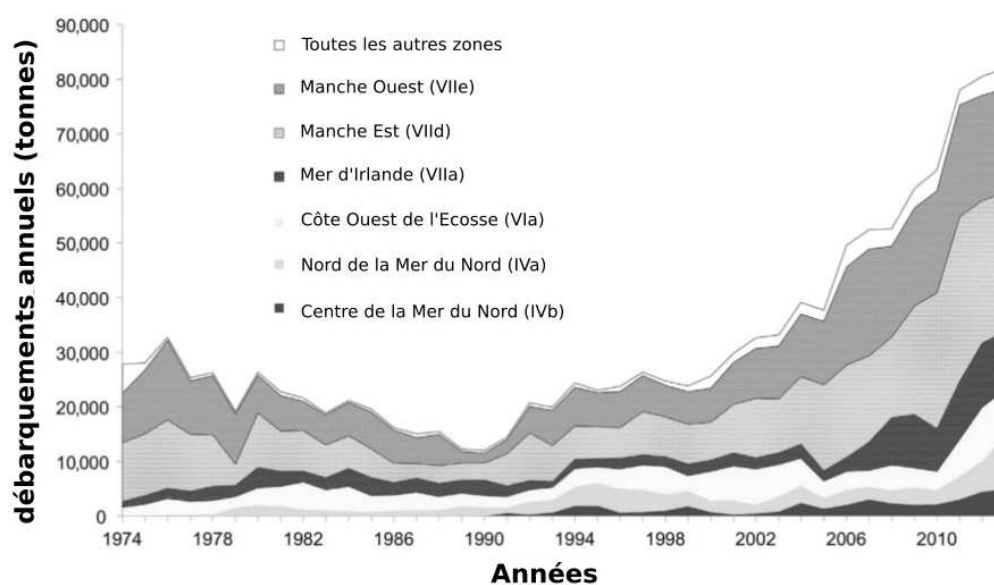


Figure 8 : Evolution temporelle des débarquements de coquille Saint-Jacques au sein des différentes divisions du CIEM (Duncan *et al.*, 2016).

Les pêcheries de coquille Saint-Jacques sont considérées comme fragiles, du fait de la variabilité inter-annuelle du recrutement mais aussi de l'effort de pêche important exercé sur cette ressource (Duncan *et al.*, 2016). Au niveau européen, la coquille Saint-Jacques n'est pas une espèce soumise à quotas. Seules sont imposées des réglementations concernant la taille minimale de capture établie à 110 mm (division VIId) ou 100 mm (division VIIe). A l'échelle nationale et locale, différents niveaux de régulation sont mis en place, comme décrit ci-dessous.

II.2. Etat des pêcheries de la coquille Saint-Jacques en Manche et Mer d'Iroise, et mesures de gestion aux niveaux national et local

II.2.a. France

Jusqu'à la fin des années 1950, la Rade de Brest, ayant bénéficié de l'essor des conserveries, constituait la pêcherie de *P. maximus* la plus importante en France (Normand, 1952). Néanmoins, d'autres pêcheries à Cherbourg et Dieppe concurrençaient la production de la Rade de Brest grâce à des rendements plus élevés (Normand, 1952). Cependant, à partir des années 1960, les pêcheries se sont développées en Manche, qui représente désormais plus de 95 % des débarquements français de coquille Saint-Jacques (Duncan *et al.*, 2016). Plus précisément le Golfe Normano-Breton et la Baie de Seine fournissent désormais la majeure partie des prises françaises (Encarts 1 et 2) (Duncan *et al.*, 2016). Actuellement, les tonnages varient entre 5 000 et 15 000 tonnes/an en Baie de Seine et Manche Est, et entre 3000 et 7000 tonnes/an en Baie de Saint-Brieuc (Foucher et Fifas, 2015), représentant respectivement 28 et 37 % des débarquements en Manche (Lesur-Irichabeau *et al.*, 2016). En 2017, la coquille Saint-Jacques était la 4ème espèce commerciale pêchée française en matière de valeur marchande (*Les filières pêche et aquaculture Bilan 217*, 2018), avec un volume total en halle de marée représentant 16738 tonnes. L'existence d'ensemencement régulier de coquilles de Rade de Brest produites en éclosérie au sein des gisements de Rade de Brest (Fleury *et al.*, 2003, Alban et Boncoeur, 2008) et au sein du Golfe Normano-Breton particulièrement en Baie de Granville, constitue une particularité des pêcheries françaises (Encart 1.)

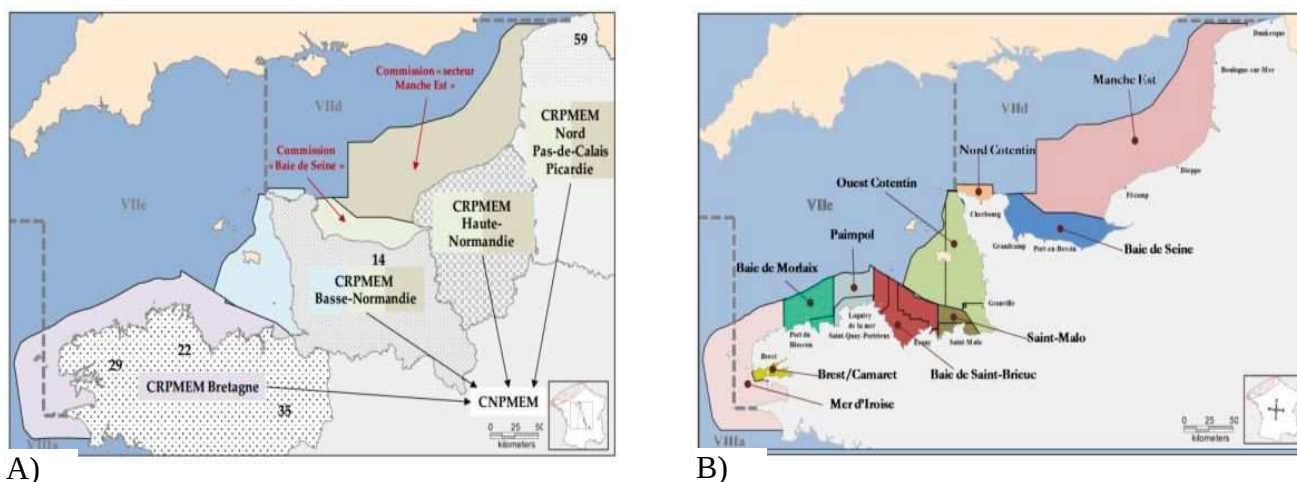


Figure 9 : Maillage des A) organisations de pêches et B) des zones de gestion de la coquille Saint-Jacques (Lesur-Irichabeau *et al.*, 2014).

Les pêcheries majeures en France sont subdivisées en 10 zones de gestion le long des côtes françaises, qui sont réparties du sud de la Mer d'Iroise au Déroit de Douvres (Figure 9) (Lesur-Irichabeau *et al.*, 2014). Ces zones de pêches sont gérées à l'échelle locale par les CRPMEM de Bretagne, Basse Normandie, Haute Normandie et Nord Pas de Calais Picardie (Figure 9). A l'échelle nationale, le maillage des dragues est établi à 92 mm, et les périodes de pêche sont définies d'octobre à mai. Toutefois, les politiques de réglementation d'accès à la ressource, de régulation des engins de pêche, de taille minimale de capture, ainsi que des quantités débarquées présentent une certaine variabilité en fonction des zones de pêche (Encart 2) (Lesur-Irichabeau *et al.*, 2014). Par exemple, les tailles minimales de capture varient selon les zones de pêche. Ainsi, la Manche Est affiche une taille minimale de capture de 110 mm, contre 102 mm en Manche Ouest et Mer d'Iroise, et 105 mm en Rade de Brest.

Les suivis démographiques COSB (Campagne Océanographique du stock de coquille Saint-Jacques en Baie de Saint Brieuc) menés par l'Ifremer (Fifas et Caroff, 2016) et COMOR (Campagne Océanographique du stock de coquille Saint-Jacques en Baie de Seine) (Joël *et al.*, 2001 ; Foucher et Quinquis, 2017) contribuent à la compréhension de la dynamique des stocks et donc à une meilleure maîtrise de l'effort de pêche.

Encart 1: Le gisement de la Rade de Brest

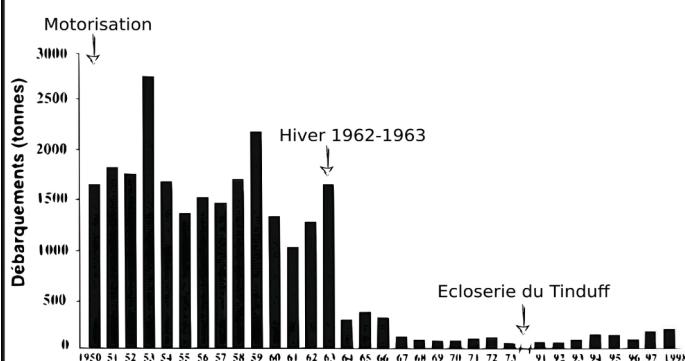


Figure 1: Evolution des débarquements de coquilles Saint-Jacques entre 1950 et 1998 extrait de Thouzeau *et al.* (2000).

La motorisation des engins de pêche au milieu du XX^{ème} siècle et l'hiver rigoureux de 1962-1963 ont entraîné une chute brutale de la population de *P. maximus* en Rade de Brest. Par la suite, les efflorescences de *Gymnodinium cf. nagasakiense* ainsi que la compétition spécifique avec *Crepidula fornicata* ont probablement maintenu une abondance faible de cette population (Thouzeau *et al.*, 2000). Ainsi, les biomasses débarquées sont passées de 1500-2600 tonnes/an en 1950 à 100-300 tonnes/an à partir de 1964 (Figure 1, Thouzeau *et al.*, 2000, Duncan *et al.*, 2016).

Dans les années 1970, le Centre National pour l'Exploration des Océans a commencé à étudier l'écologie de *P. maximus*, offrant les premières connaissances sur l'aquaculture de la coquille Saint-Jacques (Buestel *et al.*, 1979)

Reportage: Histoire de coquilles INA 1965:
<http://www.ina.fr/video/RYC9711247865>.

En 1983 a débuté la production de coquille à l'écloserie du Tinduff. Les naissains sont produits en écloserie par des géniteurs prélevés dans le milieu naturel en Rade de Brest, pour être mis en culture dans un second temps en cage en Baie de Saint-Brieuc ou de Morlaix. L'ensemencement est réalisé à partir de juvéniles de 1 an, les coquilles étant pêchées vers 2-3 ans.

Le programme, financé exclusivement par les cotisations de pêcheurs depuis 1996, a permis une augmentation de la production (Figure 2, Fleury *et al.*, 2003). Morvezen *et al.* (2016a) ont révélé (1) une altération des fréquences alléliques des cohortes produites en écloserie vis à vis des cohortes recrutées naturellement, et (2) une contribution significative des individus d'écloserie dans la population de *P. maximus* de la Rade de Brest. Toutefois, l'effet des semis d'écloserie sur la population naturelle reste à préciser au travers d'une étude à long terme.

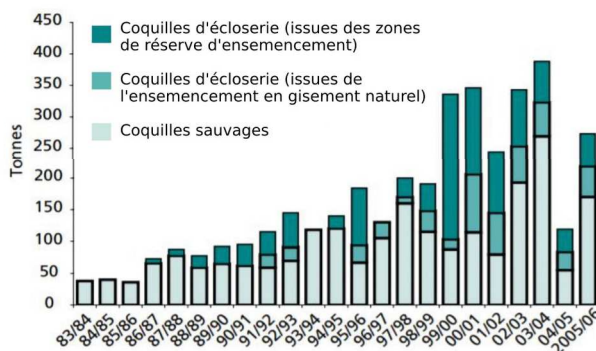


Figure 2: Evolution de la production de *P. maximus* en Rade de Brest (Alban et Boncoeur, 2008) de 1983 à 2006.

II.2.b Royaume-Uni

La coquille Saint-Jacques est la seconde espèce d'intérêt commercial au Royaume-Uni (RU), et a rapporté 25 millions de livres sterling en 2017 (Elliott & Holden, 2017). Environ 30% des navires d'une longueur supérieure à 10m possèdent une licence pour pêcher cette espèce, ce qui représente 52 % de l'effort de pêche du RU (Howarth et Stewart, 2014). La majeure partie des débarquements de *P. maximus* d'Angleterre et du Pays de Galles proviennent de la Manche (Duncan *et al.*, 2016). Bien que la coquille Saint-Jacques soit soumise à une pression de pêche importante, aucun suivi des stocks ni aucun total admissible de capture ne sont mis en place à l'échelle du RU. Les seules réglementations nationales en vigueur consistent en un contrôle de la taille minimale de capture (réglementation imposée par l'Union Européenne indiquant une taille minimale de capture de 110 mm en Manche Est au sein de la division VIIe, et 100 mm au sein de la division VIId), des dragues employées, de la période d'ouverture des pêcheries et de l'effort de pêche des navires d'une taille supérieure à 15m (Howarth et Stewart, 2014). De plus, les réglementations imposées diffèrent selon l'éloignement à la côte. Ainsi, les eaux s'étendant jusqu'à 6 miles sont réservées à des bateaux de 8-15m pêchant sur une base journalière avec peu de dragues, alors que celles situées au-delà des 12 miles sont exploitées par des navires de plus de 15 m effectuant des marées de plusieurs jours et déployant un grand nombre de dragues (Duncan *et al.*, 2016).

A l'échelle locale, différentes zones de restriction ont été mises en place dans les zones côtières britanniques de la Manche, gérées par une institution datant de 2011, l'IFCA. Dans le Sussex (Figure 10, a), l'IFCA interdit la pêche au sein de la bande des 3 miles et impose des zones de fermeture. La Baie de Lyme (Figure 10, b) abrite une aire marine protégée. De plus, en raison de conflits d'accès à la ressource, des mesures de réglementation des différentes activités de pêche ont été mises en place dans les années 70, sous la forme du South Devon Inshore Potting Agreement (IPA) (Figure 10, c). L'IPA a été décidée collectivement par les pêcheurs et les autorités de régulations (Howarth et Stewart, 2014), et a eu pour effet une augmentation des abondances de coquille Saint-Jacques dans les zones interdites aux engins traînants.

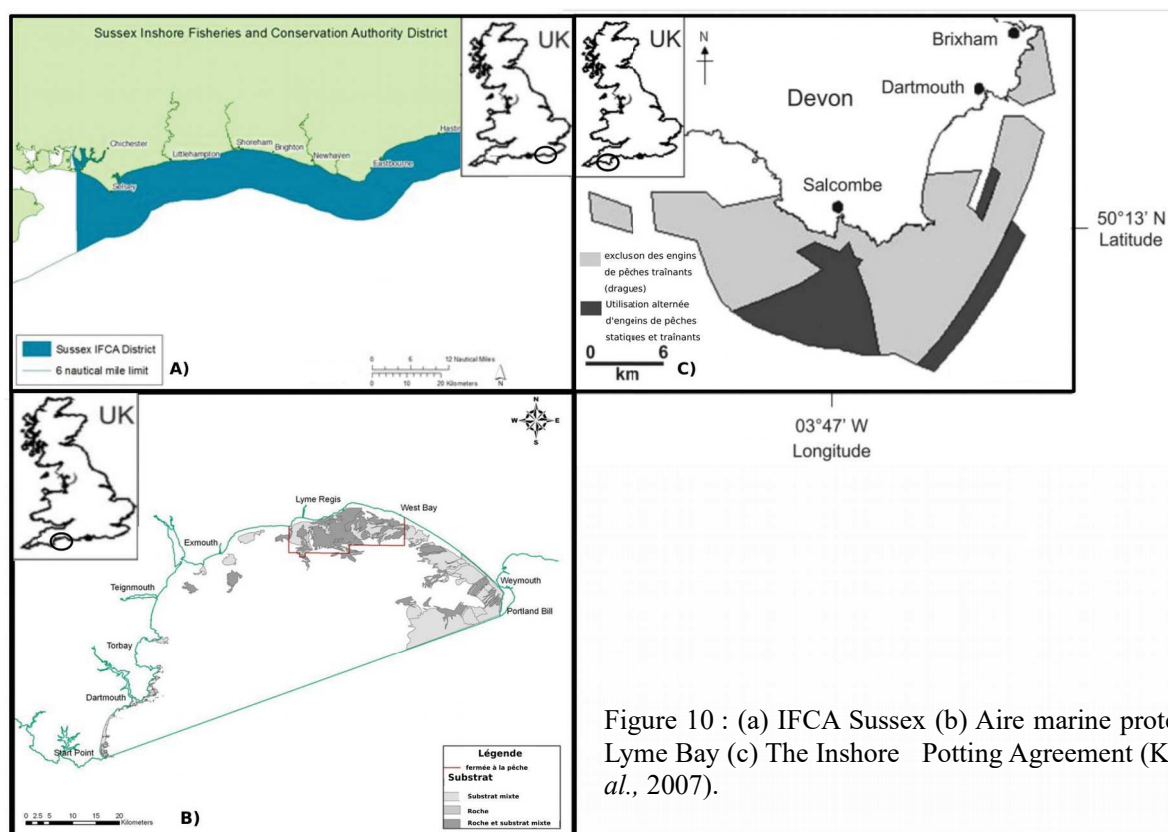


Figure 10 : (a) IFCA Sussex (b) Aire marine protégée de Lyme Bay (c) The Inshore Potting Agreement (Kaiser *et al.*, 2007).

Globalement, ces zones de restriction de la pêche dans les eaux côtières ont eu des effets favorables non seulement sur les abondances de *P. maximus* mais aussi sur l'ensemble de la faune benthique (Howarth et Stewart, 2014). L'objectif à moyen terme est désormais de mettre en place des méthodes d'évaluation des stocks de coquille Saint-Jacques à l'échelle du RU, à l'image de ce qui est fait en France, qui seront menées par le CEFAS (Centre for Environment Fisheries et Aquaculture Science) en partenariat avec les scientifiques, le gouvernement et les industriels (ICES/WGS, 2017).

II.3. Bilan des pêcheries en Manche

Pêcheurs britanniques et français sont en concurrence pour l'accès à la ressource dans les eaux de la Manche, donnant lieu à des conflits largement relatés par la presse. Au cours des dix dernières années, les pêcheurs britanniques et irlandais ont multiplié leurs efforts de pêche par cinq pour *P. maximus* (E. Foucher, *comm. pers*). Actuellement, les pêcheurs britanniques prélèvent jusqu'à 400 tonnes/navire/mois de coquille Saint-Jacques, alors que les débarquements français se

limitent en moyenne à 24 tonnes/navire/mois. Les systèmes de gestion des deux pays opposent des pratiques de pêche et des modes de gestion différents, ce qui est une source de tensions entre pêcheurs. C'est notamment le cas dans la poche extérieure de la Baie de Seine, où le maillage des dragues (85 mm pour les Britanniques contre 92 mm pour les Français) et les périodes de pêche diffèrent entre pêcheurs des deux pays. Afin de préserver les stocks exploités de coquille Saint-Jacques, qui connaissent une forte variabilité du recrutement et subissent une forte pression de pêche en Manche, des collaborations voient progressivement le jour en incluant pêcheurs, gestionnaires et scientifiques des deux pays afin d'évoluer vers des plans de gestion à long terme qui garantiraient la durabilité des pêcheries (Kellow *et al.*, 2015 ; Duncan *et al.*, 2016).

II.4. Limites des connaissances scientifiques pour évoluer vers une gestion durable

La gestion des ressources de coquille Saint-Jacques résulte d'un maillage administratif fin, échelle à laquelle le fonctionnement des populations est encore très mal connu. A l'heure actuelle, il n'existe que très peu de connaissances empiriques concernant les interactions entre stocks, l'indépendance démographique et génétique des différentes unités de gestion, le déterminisme génétique des traits de vie ou encore les différents processus d'adaptation locale. Or, de telles données sont nécessaires pour gérer la ressource de manière durable. ***En l'état actuel, le manque de connaissance liée à la biologie populationnelle ne permet ni de définir les différentes unités populationnelles, ni d'évaluer les effets de l'ensemencement sur la diversité génétique locale en Baie de Granville par des coquilles provenant de Rade de Brest.*** Dans la partie suivante, nous verrons dans quelle mesure la génétique des populations est un outil pertinent pour répondre à ces questions en évoquant les points théoriques supportant ce champ disciplinaire.

Encart 2: Baie de Saint-Brieuc et Baie de Seine

Baie de Saint-Brieuc une pêcherie historique

1962

Développement rapide des pêcheries de coquilles Saint-Jacques

Début des premières réglementations

1972

Il y a eu le début de l'évaluation des stocks

1973

Mise en place du système de licence

1978

Taille minimale de capture et passage obligé en criée

1996

Augmentation de la taille des mailles de 85 à 92mm

Biologie

Tailles aux différentes classes d'âges inférieures à celles observées en baie de Seine

Forte synchronisation de la reproduction

Gestion

250 licences délivrées

Taille des bateaux ≤ 13m Puissance maximale engin: 185 KW

Dragues ≤ 2m 20 dents espacées de 90mm

Quotas préconisés

Taille minimale de capture 102 mm

Ouverture de la pêcherie : Novembre à avril, 2 jours/semaine

Déclaration: Obligatoire

Débarquement: Points de débarquement fixés

Commercialisation: Obligation de passage en hall de marée

Stock

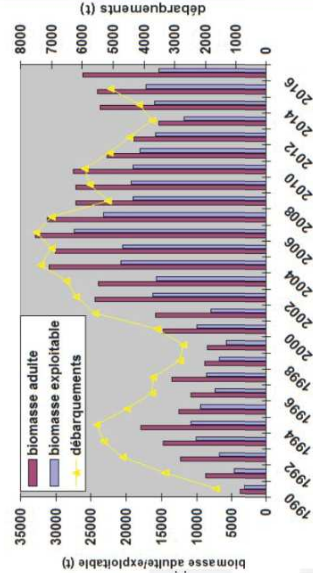


Figure 1: Evolution de la biomasse adulte exploitable et des débarquements de 1990 à 2017 (extrait de Fifas et Caroff, 2016).

De 2006 à 2013 : réduction de l'abondance importante (Figure 1)

Biomasse exploitable en 2016: 15300t

Biologie

Contribution des gisements de baie de Seine au recrutement des gisements de Manche Est.

Plusieurs événements de reproduction

Gestion

220 licences délivrées

Taille des bateaux < 16m Puissance maximale engin: 330 KW

Dragues ≤ 2m 20 dents espacées de 90mm

Quotas préconisés non mis en place

Taille minimale de capture 110 mm

Ouverture de la pêcherie : Diffère selon la poche extérieure et intérieure, 4 jours/semaine

Débarquement: Difficultés de contrôle

Stock

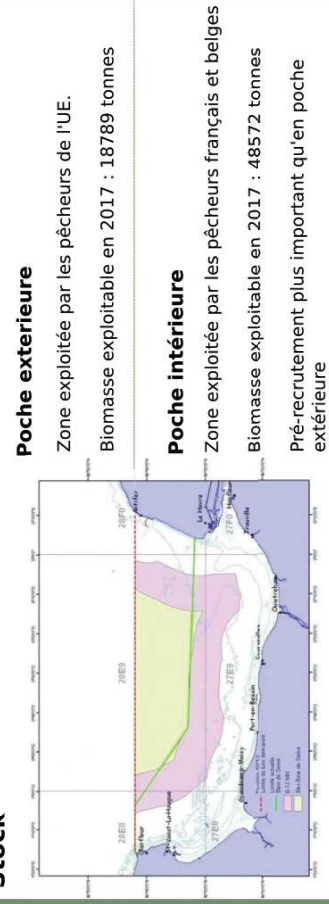


Figure 2: Carte des zones de pêche à la coquille Saint-Jacques en Baie de Seine (extrait de Foucher and Quinquais, 2017).

Fluctuations importantes liées à la variabilité du recrutement.
Pêcheries de recrutement (i.e constituées de de cohorte 1, 2 et 3)

Caractéristiques identifiées au sein des autres gisements

Baie de Seine un gisement complexe

III. La génétique des populations : importance de l'outil pour comprendre le fonctionnement des populations

La connaissance du cycle de vie, de la reproduction et de la croissance sont des paramètres essentiels pour une bonne gestion des pêcheries. Toutefois, la génétique des populations peut également s'avérer un outil très utile pour répondre aux problématiques de gestion des pêches. En particulier, les approches de génétique et de génomique des populations permettent l'exploration (1) des processus démographiques et de la connectivité entre stocks (à travers la dispersion larvaire chez *P. maximus*), et (2) de l'évolution adaptative des populations exploitées face aux pressions environnementales.

Encart 3 : Qu'est ce que l'évolution?

Le concept admis de l'espèce en biologie est le suivant :

Un ensemble d'individus capables de se reproduire entre eux et donner une descendance viable. Comprendre la spéciation, c'est comprendre les processus qui entraînent un isolement reproducteur entre espèces.

La notion d'évolution :

La diversité inter- et intra-spécifique est l'essence même du vivant, et est observable tant au niveau morpho-anatomique que moléculaire (i.e protéomique et génétique). Charles Darwin (1809-1882) dans son ouvrage *L'Origine Des Espèces* (1859) et Alfred Russel Wallace (1823-1913) ont posé les bases d'une origine commune des espèces sans pour autant parler d'évolution et connaître le support biologique de l'information génétique. Les mécanismes de l'hérédité ont été explorés par Gregor Johann Mendel (1822-1884) et le support moléculaire de cette hérédité, l'ADN (Acide Désoxyribonucléique), a été découvert par, entre autres, Thomas Hunt Morgan (1866-1945). L'ADN, est une macromolécule contenue dans le noyau des cellules chez les eucaryotes, et se présente sous la forme d'une hélice doubles brins composée d'acides nucléiques (adénine, thymine, guanine et cytosine) associés par paire ; on parle alors de paire de bases. Un chromosome correspond à la condensation d'une molécule d'ADN, le caryotype étant la résultante de l'association des chromosomes parentaux. Un gène ou locus (i.e séquences nucléotidiques) se décline en allèles (i.e différents variants d'un même gène), qui définissent le socle de la diversité génétique (Figure 1). Ces variants sont héréditaires (i.e ils sont transmis des parents aux descendants). Au cours des générations, la fréquence de chaque allèle va subir des variations, constituant ainsi la base de ce qui est appelé **l'évolution**. Les fréquences alléliques évoluent sous l'influence de forces évolutives qui seront détaillées par la suite (mutation, dérive génétique, migration, sélection).

A quelle échelle s'opère l'évolution ?

L'espèce correspond à une entité conçue par l'esprit humain pour des raisons pratiques de classification. L'espèce est une entité non immuable. La spéciation est le processus de divergence se produisant au sein d'une espèce entre deux groupes d'individus, nommés populations. Ainsi, ce ne sont pas les espèces qui évoluent, ni même les individus. **L'entité évolutive se résume à la population**. La population se définit comme un ensemble d'individus appartenant à une même espèce, ces individus étant capables d'interagir entre eux au moment de la reproduction.

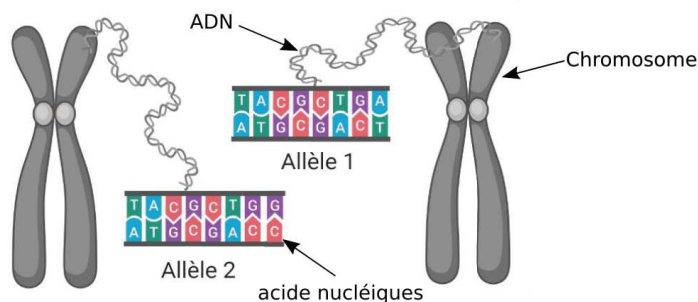


Figure 1: Représentation schématique du support de l'information génétique formé d'un chromosome, constitué d'ADN lui-même composé d'acides nucléiques

III.1. Forces évolutives et diversité génétique intra-populationnelle

La génétique des populations est une discipline qui étudie les processus évolutifs à travers l'évolution des fréquences alléliques au sein des populations au cours des générations (Encart 3). Ce domaine est associé à la fois à la science des structures, s'attachant à décrire la structure génétique intra et inter-populationnelle, mais aussi à la science des processus, permettant de comprendre quels facteurs ou forces évolutives (mutation, sélection, flux de gènes et dérive génétique) structurent la diversité génétique observée.

La mutation : Les mutations peuvent être chromosomiques, correspondant à des remaniements au niveau des chromosomes (inversions chromosomiques, translocations, duplications), ou ponctuelles, correspondant à une modification d'un ou plusieurs acide(s) nucléique(s) au sein de la séquence. Les mutations ponctuelles qualifiées de silencieuses peuvent avoir lieu dans des régions non codantes ou codantes du génome sans modifier l'acide aminé codé. Ces mutations sont dites synonymes si l'acide aminé codé par le codon reste inchangé. Une mutation non synonyme dans une région codante entraîne un changement d'acide aminé et peut avoir des conséquences sur la structure de la fonction protéique et la régulation des mécanismes de transcription qui, *in fine*, peuvent modifier le phénotype. Les mutations de types addition ou délétion peuvent elles aussi avoir des conséquences importantes au sein de régions codantes car elles sont à l'origine de modifications du cadre de lecture.

La sélection: Sous l'effet d'une pression de sélection d'origine biotique ou abiotique peuvent être observées des différences de valeur sélective entre individus. La valeur sélective se mesure par la survie d'un individu, sa fécondité et la survie de ses descendants. En d'autres termes, il s'agit de la capacité d'un individu à transmettre à la génération suivante son patrimoine génétique, et de fait à transmettre les allèles d'un ou plusieurs gènes codant un trait phénotypique présentant un avantage vis à vis d'une pression de sélection donnée. Ainsi, la sélection naturelle est une force évolutive qui entraîne des changements de la diversité génétique au sein des populations au cours des générations, à travers l'augmentation de la fréquence des allèles offrant une meilleure valeur sélective aux individus qui les portent. Au sein d'un environnement hétérogène peuvent émerger des pressions de sélection locales entraînant des différences de valeur sélective (pour un même génotype) au sein de l'aire de distribution de l'espèce, ceci menant alors à des processus d'adaptation locale (Kawecki et Ebert, 2004). On distingue plusieurs types de sélection; la sélection directionnelle (favorisant un phénotype extrême), stabilisante (favorisant un phénotype moyen), disruptive (favorisant les

phénotypes extrêmes et défavorisant des phénotypes intermédiaires) et balancée (e.g. sélection fréquence-dépendante, sélection variant dans l'espace et le temps).

Les flux de gènes : La connectivité peut se définir de deux manières : connectivité démographique et connectivité génétique. La connectivité démographique correspond aux mouvements d'individus entre deux populations ayant une influence sur la dynamique populationnelle (e.g. modification de la structure d'âges, des effectifs, de la survie et/ou reproduction) (Lowe et Allendorf, 2010). Pour comprendre la contribution démographique de la migration, il est donc nécessaire d'avoir connaissance de la dynamique locale de recrutement et des effets de la migration. Cependant seuls les flux de gènes sont considérés comme force évolutive en tant que telle. En milieu marin, les flux de gènes (ou connectivité génétique) peuvent se produire lors des migrations actives des individus (e.g migrations des poissons vers les frayères) et/ou lors de la dispersion des stades embryonnaires et larvaires pélagiques dans la colonne d'eau associés à une contribution des migrants à la reproduction dans la population d'accueil (Slatkin, 1987). Ainsi de générations en générations, un variant génétique peut se propager entre différentes populations. La connectivité génétique n'est pas nécessairement synonyme de connectivité démographique, car seuls quelques individus apparaissent comme suffisants pour homogénéiser la diversité génétique entre les populations (Mills et Allendorf, 1996), point important en matière de gestion qui sera illustré tout au long du manuscrit.

La dérive génétique : La dérive génétique correspond au changement aléatoire des fréquences alléliques au sein d'une population, d'une génération à l'autre. La dérive est directement liée à la taille efficace (N_e) de la population, et non à sa taille démographique (N). La taille efficace (N_e) ne correspond pas à l'effectif total de la population mais au nombre total de reproducteurs contribuant effectivement à la génération suivante. La taille efficace est une notion théorique correspondant à la taille qu'aurait une population idéale suivant un modèle de Wright-Fisher pour un niveau de dérive génétique similaire à la population empirique étudiée. Une population de Wright-Fisher correspond à un modèle idéal pour lequel la taille est finie et constante, dans lequel les allèles évoluent selon un modèle neutre sans mutation, et où les générations sont non chevauchantes avec un seul événement de reproduction. Enfin, la taille efficace peut être influencée par le sex ratio, la structure méta-populationnelle ou encore la variance du succès reproducteur. Il faut noter que dans les populations marines d'invertébrés marins, qui sont généralement de grande taille, la taille efficace est le plus souvent inférieure de plusieurs ordres de grandeur à la taille démographique, avec des ratios N_e/N très faibles (Gaffney, 2006).

Pour des populations de grande taille efficace, la dérive sera faible, alors qu'elle sera plus forte dans des populations de petite taille. *In fine*, au cours du temps, une dérive génétique forte du fait d'une taille efficace faible a pour conséquence une diminution de la diversité génétique intrapopulationnelle (hétérozygotie¹ et diversité allélique²) et une augmentation de différenciation interpopulationnelle. Face à la dérive génétique, la perte d'hétérozygotie est moins rapide que la perte de diversité allélique (Nei *et al.*, 1975).

Deux catégories de forces évolutives se font face, celles dépendantes des processus démographiques (dérive génétique et flux de gènes), correspondant aux processus neutres et la sélection naturelle dépendante de pressions de sélections, correspondant aux processus non neutres. Ainsi, au sein d'un même individu les différentes régions du génome, selon leur degré de sélection ne répondront pas de la même manière aux différentes forces évolutives.

III.2. Outils moléculaires employés au cours de cette thèse

Différents outils moléculaires ont été élaborés au cours des dernières décennies afin d'explorer la diversité génétique, avec une évolution technique évoluant vers un accroissement du pouvoir informatif. Dans le cadre de ce projet visant à explorer la diversité génétique de *P. maximus* et d'émettre des hypothèses concernant les différentes forces évolutives en action, différents marqueurs génétiques ont été employés tels que le gène mitochondrial codant pour la cytochrome oxydase I (COI), des microsatellites et des marqueurs SNP (« Single Nucleotide Polymorphism »).

III.2.a. ADN mitochondrial

L'ADN mitochondrial (ADNmt), retrouvé au sein des mitochondries³, est un ADN circulaire d'origine maternelle, ne subissant pas de processus de recombinaison et il est soumis aux mêmes forces évolutives que l'ADN nucléaire (Ballard et Kreitman, 1995). L'ADN mitochondrial a longtemps été considéré, avant l'avènement des microsatellites dans les années 2000, comme marqueur de choix (et est encore employé) car il présente des taux de mutation relativement élevés par rapport à l'ADN nucléaire, il est retrouvé en grande quantité dans les cellules (plusieurs milliers

1:Hétérozygotie : proportion d'individus diploïdes portant deux variants différents d'un même gène. L'hétérozygotie peut être aussi perçu comme la probabilité de tirer au hasard deux fois le même allèle au sein d'une population.

2:Correspond au nombre d'allèles identifiés pour un locus donné.

3:La mitochondrie est un organe au sein des cellules eucaryotes, produisant l'énergie cellulaire.

de copies) et il bénéficie de l'existence de nombreuses amorces universelles (Wilson *et al.*, 1985). L'inconvénient de l'utilisation d'un seul marqueur, est qu'il ne reflète pas l'effet de forces évolutives sur l'ensemble du génome. Par ailleurs, la transmission uniquement maternelle de l'ADNmt exclut de fait la possibilité de tester des hypothèses telles que la migration biaisée selon le sexe, et conduit aussi à des estimations de taille efficace plus faibles que pour des marqueurs nucléaires.

III.2.b. Microsatellites

Les microsatellites, utilisés dans le cadre du chapitre I sont de courtes séquences (di, tri, tétra-nucléotidiques) répétées en tandem au sein de l'ADN nucléaire. Ils constituent des régions du génome hautement polymorphes et supposées neutres (Schlötterer, 2000). Cependant, dans certains cas, il faut noter que des microsatellites peuvent être indirectement soumis à sélection lorsqu'ils sont au voisinage physique de loci sous sélection, selon le phénomène « auto-stop » (« hitchhiking » ; Wiehe, 1998). Le taux de mutation généralement important des microsatellites permet de refléter des processus évolutifs récents à larges et fines échelles spatiales, et leur caractère neutre permet l'inférence de paramètres démographiques tels que la taille efficace ou encore les flux de gènes dans les populations naturelles (Haasl et Payseur, 2011; Putman et Carbone, 2014 ; Hodel *et al.*, 2016). De plus, le caractère hautement polymorphe des microsatellites est aussi utile pour les études d'apparentement et la reconstruction de familles (Estoup *et al.*, 1998). Les marqueurs microsatellites utilisés dans le cadre de cette thèse ont été développés chez la coquille Saint-Jacques par Watts *et al.* (2005), Charrier *et al.* (2012) et Morvezen *et al.* (2013, 2016a).

Bien que le coût de génotypage de marqueurs microsatellites soit modéré et l'analyse de données relativement facile à mettre en œuvre, l'acquisition des génotypes peut s'avérer néanmoins laborieuse. A cela s'ajoutent les risques d'allèles nuls du fait de mutations dans les régions flanquant les loci, et résultant en la non amplification de certains allèles. Il faut noter que les allèles nuls sont un problème très répandu chez les mollusques (McInerney *et al.*, 2011). De plus, les phénomènes d'homoplasie⁴ propres aux marqueurs hautement polymorphes comme les microsatellites, correspondant à une identité par état et non par descendance entre deux allèles suite à une mutation, peuvent entraîner des variations de fréquences alléliques non représentatives de phénomènes

4 L'homoplasie correspond à un phénomène d'identité par état entre deux allèles d'un même gène qui ne sont pas identiques par descendance.

évolutifs. Par ailleurs, Ruzzante *et al.* (1998) ont souligné des biais d'échantillonnage possibles pour des tailles d'échantillons inférieures à 50 individus, qui résultent encore une fois du caractère hautement polymorphe des microsatellites. Enfin, l'utilisation d'un nombre le plus souvent réduit de microsatellites (généralement 10 à 20 loci), constitue une limite à la représentativité de phénomènes démographiques affectant le génome dans sa globalité.

III.2.c. SNP : « Single Nucleotide Polymorphism »

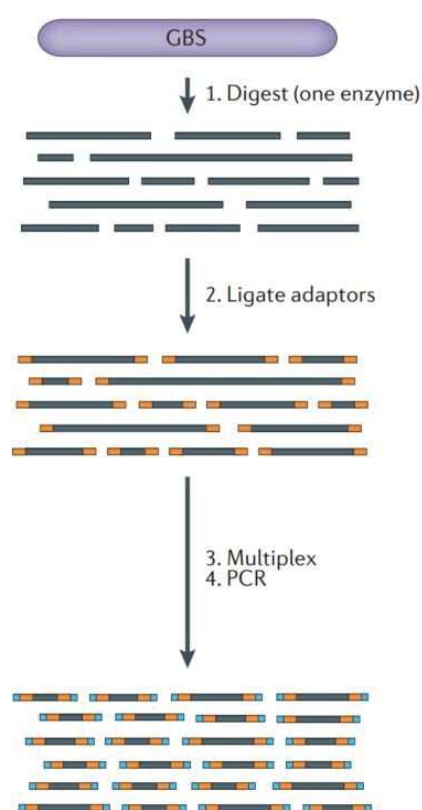


Figure 11 : Protocole extrait de Andrews *et al.*, 2016 représentant la préparation des séquences lors de la méthode de Genotype By Sequencing (GBS).

microsatellites.

Dans le cadre des chapitres 2 et 3 et de l'annexe 2, les marqueurs SNPs ont été obtenus par la méthode Genotype By Sequencing (GBS) (Elshire *et al.*, 2011) (Figure 11). Cette méthode consiste en l'utilisation d'une enzyme de restriction (ici *Msl*1) permettant de découper l'ADN en de nombreux fragments. De part et d'autre de ces fragments sont ajoutés des

Les chapitres II et III (et Annexes 1 et 2) sont quant à eux basés sur l'emploi de marqueurs SNP (« Single Nucleotide Polymorphism »). Les SNPs correspondent à des mutations ponctuelles de type substitution, et ne présentent généralement que deux allèles, contrairement aux microsatellites qui sont hautement polymorphes. De fait, à nombre de marqueurs égal, les SNPs sont moins informatifs que les microsatellites pour différencier génétiquement des populations (Kalinowski, 2002 ; Mariette *et al.*, 2002). Néanmoins, l'utilisation de plusieurs dizaines à centaines de milliers de SNPs dans des régions codantes et non codantes permet une meilleure représentation du génome, nécessaire à une estimation correcte de la structure génétique neutre (Morin *et al.*, 2004 ; Reitzel *et al.*, 2013). Par ailleurs, l'utilisation des SNPs permet aussi l'exploration de processus adaptatifs en identifiant au sein du génome les signatures de sélection, ce qui constitue un avantage considérable par rapport aux

adaptateurs Illumina® contenant un code bar associant la séquence à un individu, une région complémentaire des oligonucléotides présents sur les plaques de séquençage permettant l'hybridation, et enfin les séquences complémentaires des amorces nécessaires au séquençage du brin « forward » (pour du Single End, SE) ou des brins « forward » et « reverse » (pour du Paired End, PE) afin d'augmenter le chevauchement des séquences et améliorer la fiabilité du génotypage. La méthode GBS est identique à la méthode RADseq (Restriction Associated DNA sequencing) sans l'étape de « shearing » ou découpage aléatoire des fragments de restriction (Andrews *et al.*, 2016).

L'inconvénient majeur que nous avons rencontré avec l'utilisation des GBS en PE, est l'existence de deux sites de restrictions identiques de part et d'autre de la séquence, du fait de l'absence de l'étape de « shearing ». La conséquence directe est l'impossibilité d'analyser les données en PE, en l'absence de génome de référence, celles-ci devant alors être traitées comme des données SE. Ce changement de protocole (i.e de PE en SE) induit bien entendu l'identification artificielle de loci apparemment liés lorsque ceux-ci sont retrouvés sur le même contig⁵. Ce biais de méthode peut affecter l'inférence de la structure génétique. Afin de contourner le problème, un « pipeline », a été élaboré dans le but d'identifier les loci appartenant à un même contig.

Bien que les progrès technologiques dans le domaine des nouvelles générations de séquençage permettent une production rapide de grandes quantités de données et une diminution progressive des coûts, de tels projets demeurent onéreux. A titre indicatif, il faut compter en moyenne 60 à 70 euros par individu pour des projets comportant à *minima* plusieurs centaines d'individus, ce qui peut représenter un frein notable dans un contexte de diminution des financements de la recherche française. A cela se rajoutent les contraintes d'analyses, qui nécessitent l'utilisation d'outils bio-informatiques complexes. Ce travail bio-informatique requiert d'une part des infrastructures informatiques dédiées (plateformes de calcul telles que Datarmor à l'Ifremer), et d'autre part des compétences pratiques qui ne sont pas encore suffisamment enseignées en écologie dans beaucoup d'universités. Enfin, dans le cadre d'analyses *de novo*⁶, en présence d'une faible profondeur de séquençage⁷, il existe des risques d'erreur d'identification des génotypes. Pour cela certaines approches novatrices ne se basent plus sur un génotype mais sur des probabilités de génotypes (Korneliussen *et al.*, 2014).

5: Contig : fragment de séquences nucléotidique résultant de l'assemblage du brin forward et reverse lors d'un séquençage PE

6: Une analyse *de novo* consiste en assemblage du génome (i.e sans génome de référence).

7: On parle de faible profondeur lorsqu'un locus donné est représenté par un nombre de séquences faibles.

III.3. Structure et connectivité des populations

La diversité génétique inter-populationnelle se définit par le degré d'hétérogénéité des fréquences alléliques entre populations. Les fréquences des variants entre populations peuvent être homogènes ou structurées spatialement et/ou temporellement. Deux facteurs évolutifs majeurs influencent la structuration génétique neutre : la *migration (flux de gènes)* et la *dérive génétique*. Comme évoqué plus haut, flux de gènes et dérive génétique relèvent de forces évolutives démographiques.

III.3.a. Structure génétique neutre des populations

D'une part, les flux de gènes vont tendre à homogénéiser les fréquences alléliques entre les populations, et donc réduire la structure génétique entre celles-ci. Ainsi, théoriquement deux populations connectées par des flux de gènes suffisants présenteront des fréquences alléliques homogènes. Une répartition homogène de la diversité génétique est dans ce contexte la résultante d'une interaction identique entre tous les individus d'une population au moment de la reproduction, définition même de la panmixie.

D'autre part, la structure génétique des populations est aussi gouvernée par la dérive génétique qui va tendre à augmenter la divergence entre les populations. Prenons le cas de deux populations de petite taille et isolées génétiquement, i.e. sans flux de gènes entre celles-ci. Au cours des générations, les fréquences alléliques vont diverger sous l'influence de la dérive génétique. Si maintenant des flux de gènes sont considérés, alors la divergence des fréquences alléliques sera plus lente car l'effet de la dérive sera contrebalancé par celui de la migration. En milieu marin, la taille souvent importante des populations associée à des temps de divergence récents, lié au dernier maximum glaciaire, peuvent entraîner une absence de structure génétique malgré l'absence de flux de gènes du fait du déséquilibre migration-dérive des populations (Encart 3) (Waples, 1998). Ainsi, l'absence de structure génétique n'atteste pas nécessairement d'une panmixie entre les populations étudiées, distinction essentielle entre les échelles de temps écologique et évolutive.

III.3.b. Estimation de la structure génétique des populations

La différenciation génétique se mesure au travers d'un indice, nommé F_{ST} (Wright, 1965). En l'absence de différenciation, le F_{ST} est égal à 0 et en présence d'une différenciation génétique complète des fréquences alléliques, le F_{ST} est égal à 1. Il existe plusieurs manières de définir la différenciation génétique inter populationnelle :

$$\text{- Wright (1965) : } F_{ST} = \frac{\sigma^2(p_i)}{\sigma_{\max}^2(p_i)}$$

avec : σ^2 = variance de la fréquence de l'allèle p dans une sous-population i et σ_{\max}^2 = variance maximale observée. Le F_{ST} de Wright (1965) est pensé sous le modèle en île de Wright avec une taille d'échantillon finie et un nombre d'île infinies.

$$\text{- Nei (1973) : } G_{ST} = \frac{H_T - H_e}{H_T}$$

avec : H_T = hétérozygotie totale attendue dans l'ensemble des populations et H_e = Hétérozygotie moyenne attendue dans chaque population, chaque échantillon possédant le même poids.

En milieu naturel, l'échantillonnage consiste à collecter un nombre limité d'individus, en nombre plus ou moins variable, dans chaque population. Par conséquent le G_{ST} doit être estimé comme proposé par Weir et Cockerham (1984). Cette estimation de G_{ST} , aussi nommé θ , repose sur la partition de la variance entre populations, entre individus de chaque population et au sein de chaque individu. Certaines critiques à l'égard des différents calculs de G_{ST} ont été émises, en évoquant l'influence du taux de mutation sur l'intensité de ces indices, et soulignant le fait que des marqueurs présentant des taux de mutations différents ne reflètent pas la même structure génétique (Hedrick, 2005 ; Jost, 2008). En effet, en présence d'une hétérozygotie élevée (comme c'est souvent le cas avec les microsatellites), le G_{ST} tend à diminuer. La compréhension de l'effet des mutations et des effets démographiques liés à la dérive et à la migration est essentielle pour appréhender correctement les indices employés (Ryman et Leimar, 2009).

Une meta-analyse (Heller et Siegismund, 2009) a montré des biais moins forts en présence d'hétérozygotie élevée pour d'autres indices de différenciation génétique, tels que le D (D

correspond davantage à une mesure de distance génétique ; Jost, 2008) et le $G'st$ (le $G'st$ correspond au Gst pondéré par sa valeur maximale ; Hedrick, 2005). Néanmoins, il s'avère que le D de Jost, (2008) est lui aussi soumis à l'influence du taux de mutation et atteint l'équilibre migration-dérive (lire Encart 3.b) beaucoup moins rapidement que le Gst (Ryman et Leimar, 2009). De plus le $G'st$ présente des valeurs différentes en fonction du taux de mutation de chaque marqueur dans les premiers temps de divergence par rapport au Gst . Enfin, les indices $G'st$ et D peuvent atteindre des valeurs de un, en présence de faible différenciation génétique et de flux de gènes élevés, ce qui rend ces indices non appropriés pour la compréhension des causes et conséquences des processus évolutifs (Whitlock, 2011). Pour toutes ces raisons, l'utilisation du Gst est plus appropriée lorsque les populations sont isolées depuis des temps de divergence récents (Ryman et Leimar, 2008). Le θ estimé selon Weir et Cockerham (1984) qui est communément utilisé dans la littérature sera employé dans le présent manuscrit.

L'interprétation du Gst permet d'émettre des hypothèses concernant les flux de gènes et la dérive génétique au travers de m et N_e , néanmoins une même valeur de Gst dépend de la combinaison de plusieurs valeurs de m et de N (Figure 12). De plus l'évaluation directe de Nem

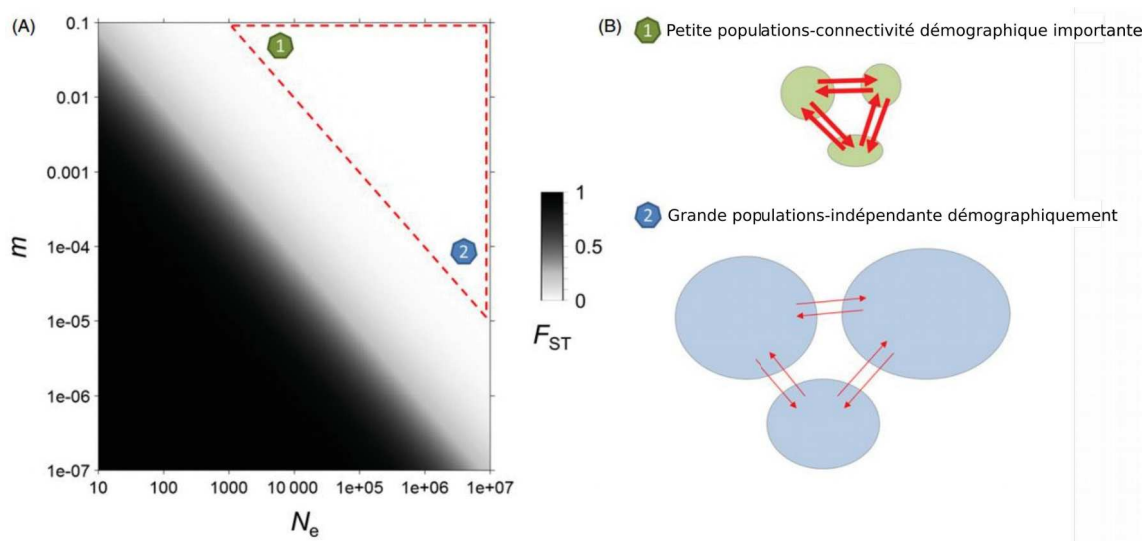


Figure 12 : A) Au sein du modèle en île, le F_{ST} dépend des paramètres démographiques N_e et m .

B) Lorsque l'équilibre migration dérive est atteint (Encart 3.b) un faible F_{ST} peut résulter à la fois d'un N_e faible et d'un m élevé et inversement. Figure extraite de Gagnaire *et al.* (2015).

n'est possible qu'à l'état d'équilibre (Whitlock et McCauley, 1999). La quantification des flux de gènes a longtemps été pensée au travers du F_{ST} . Cependant, du fait du non respect de l'équilibre migration-dérive (Encart 3.b), l'inférence de $N_e.m$ sur la base du F_{ST} a été délaissée au profit de

méthodes plus appropriées comme la coalescence. Abordée succinctement dans mon travail de thèse, il demeure néanmoins nécessaire d'expliquer brièvement cette dernière approche. La théorie de la coalescence a été formalisée par Kingman, (1982) et démocratisée par Hudson (1990). La coalescence permet de retracer la généalogie des lignées intraspécifiques appartenant à un échantillon donné sous la forme d'arbres de coalescence appelés aussi typologies. L'étude de la généalogie, au travers des données génétiques, permet alors d'expliquer les différents processus ayant affecté la généalogie. Ainsi la coalescence permet d'éclaircir l'histoire démographique des populations. Par des méthodes de simulations efficaces d'une partie des généalogies possibles et des méthodes d'inférence statistique, la coalescence permet l'estimation de paramètres démographiques (e.g. N_e , m).

Encart 3.b : Inférence des flux de gènes à l'équilibre migration-dérive

Constat : Une absence de structure génétique n'atteste pas nécessairement de flux de gènes élevés

Pourquoi ? Car l'équilibre migration-dérive n'est pas nécessairement atteint.

Mais qu'est ce que l'équilibre migration dérive ? C'est quand $Q_{(s(t+1))} = Q_s = Q$

Q_s : la probabilité d'identité par descendance de deux allèles pris dans deux individus au sein d'une même population à l'instant $t+1$ soit égale à celle à l'instant t .

Si $Q_{(s(t+1))} = [Q_s + (1 - \frac{1}{2N_e}) Q_{(s(t-1))}] (1-m)^2$, si $Q_{(s(t+1))} = Q_s = Q$ et si $m \ll 1$ et $Q_s = 1/2N_e$

$\Rightarrow Q = \frac{1}{4Nem + 1}$, sachant que $F_{st} = \frac{Q_1 - Q_2}{1 - Q_2}$, (Rousset, 2004)

$\Rightarrow F_{st} = \frac{1}{4Nem + 1}$
avec:

Q1 : Probabilité que deux allèles pris dans deux individus différents appartenant à une même populations soient identiques.

Q2 : Probabilité que deux allèles pris dans deux individus différents appartenant à deux populations différentes soient identiques.

m : Taux de migration

N_e : Taille efficace et $1/2N_e$: Probabilité d'une identité par descendance

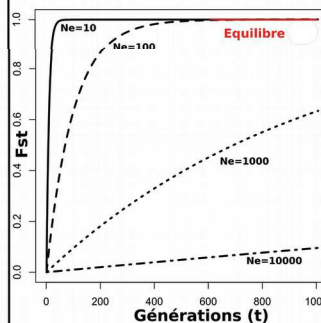
Q2: $\rightarrow 0$: sous le modèle en îles infinies

Pour inférer $4Nem$ il faut donc respecter:

- Un nombre infini de populations
- Taille de populations identique
- Panmixie en intra-population
- Générations discrètes
- m constant, faible et symétrique
- Absence de sélection

Cela explique pourquoi les flux de gènes ne peuvent être estimés par le F_{st} .

Quelle est l'évolution de cet équilibre?



Sans flux de gènes Nei et Chakravarti (1977), et pour $Q_{(s(t=0))} = 0$ ont montré que l'équilibre dépend de la taille de la population et du temps de divergence.

$$F_{st} = 1 - \left(1 - \frac{1}{2N_e}\right)^t$$

Pour des temps de divergence récents et des tailles efficaces élevées, **une absence de structure génétique n'atteste pas nécessairement des flux de gènes élevés.**

III.4. Processus adaptatifs

La variabilité phénotypique observée entre populations peut résulter de phénomènes de plasticité phénotypique et/ou d'un déterminisme génétique. Dans le cas où le déterminisme génétique d'un trait phénotypique est avéré, il est à noter que la variabilité phénotypique peut alors être façonnée non seulement par la sélection (et donc présenter une valeur adaptative) mais aussi par une divergence évolutive neutre induite par la dérive génétique (Mitchell-Olds *et al.*, 2007 ; DeFaveri et Merilä, 2013 ; Merilä et Hendry, 2014), ce dernier aspect étant trop souvent ignoré. En tant qu'écologue, il est important de retenir que toutes les variations phénotypiques ne sont pas nécessairement adaptatives quand elles sont d'origine génétique. Certaines méthodes, non employées dans le cadre de cette thèse (Encart 4), permettent l'exploration du déterminisme génétique et de la valeur adaptative d'un trait phénotypique en conditions expérimentales et en milieu naturel via l'utilisation d'indices tels que le Q_{st} ou le P_{st} (Merilä, 1997 ; Merilä et Crnokrak, 2001 ; Kawecki et Ebert, 2004).

Encart 4 : Déterminisme génétique et valeur adaptative des traits phénoypiques

1

Déterminisme génétique

Transplantation réciproque

Les transplantations réciproques correspondent au déplacement des individus entre localités aux conditions environnementales contrastées. Les contraintes légales et éthiques représentent un frein à ces expérimentations.

Les différents signaux de plasticité phénotypique et valeur sélective entre individus autochtones et allochtones permettent alors de tester (1) l'hypothèse de déterminisme génétique de la variabilité phénotypique et (2) d'évaluer dans certaines conditions la valeur adaptative de cette variabilité (Kawecki et Ebert 2004).

Jardin commun

L'étude en jardin commun, i.e des populations différentes maintenues dans un même environnement contrôlé, permet d'émettre des hypothèses sur le déterminisme génétique et le caractère adaptatif d'un trait phénotypique, lorsque l'étude est réalisée sur plusieurs générations.

Toutefois, les conditions de laboratoires peuvent ne pas être représentatives des conditions environnementales naturelles et des forces sélectives, biaisant alors les valeurs sélectives estimées pour les traits étudiés. Les études en jardin commun permettent de déterminer la proportion de la variance génétique inter-populationnelle et intra-populationnelle (additive)

2

Valeur adaptative

Qst

Le Qst (Spitze, 1993) permet de mesurer le degré de différenciation phénotypiques intra- et inter populationnel d'un trait quantitatif* pour lequel la proportion de variance additive a été déterminée en jardin commun. La détermination de la variabilité génétique additive nécessite la connaissance des relations de parenté, ajoutant ainsi une forte contrainte technique.

En théorie:

Qst > Fst : Différenciation phénotypique gouvernée par la sélection directionnelle

Qst = Fst : Différenciation phénotypique gouvernée par la dérive génétique

Qst < Fst : Différenciation phénotypique atténuée par la sélection stabilisante

Pst

Un analogue du Qst, nommé Pst (Merilä, 1997), est basé sur la mesure de la variabilité phénotypique entre et au sein des populations naturelles (e.g Leinonen *et al.*, 2006 ; Raeymaekers *et al.*, 2006 ; Mariani *et al.*, 2012). Cependant le Pst présente des limites car il considère la variance phénotypique comme résultante exclusive de la variance génétique additive (Pujol *et al.*, 2008). Il est ainsi conseillé d'envisager les Pst comme une première approche dans l'étude de la sélection (Pujol *et al.*, 2008). Si l'objectif de l'étude est d'émettre une hypothèse concernant un trait quantitatif soumis à sélection, alors il est préférable d'opter pour le Pst, en comparaison du Qst, car il nécessite un plan d'expérimentation moins contraignant (Whitlock, 2008). Enfin, non détaillés ici, l'emploi du Pst exige l'utilisation de garde fous évoqués par Brommer (2011).

* : Trait quantitatif : phénotype quantifiable

Dans la situation où l'adaptation n'est explorée qu'à partir de données génétiques, le but consiste à (1) identifier les portions du génome potentiellement soumises à sélection et (2) associer ces régions à des protéines, voies métaboliques et *in fine* à des phénotypes. Les études synchroniques (i.e employant un échantillonnage spatial et non temporel) sont de loin les méthodes les plus employées pour étudier les causes de la sélection au sein des populations naturelles, ceci pour des raisons pratiques.

III.4.a Identification de loci potentiellement sous sélection

Au sein des populations naturelles, les phénomènes adaptatifs peuvent être explorés via un scan génomique permettant d'identifier des loci potentiellement soumis à sélection directionnelle (appelés « outliers »). Un « outlier » est un marqueur présentant un degré de différenciation génétique plus élevé que les marqueurs neutres, signe de sélection directionnelle. Entre marqueurs neutres, les intensités de différenciations génétiques sont supposées équivalentes étant donné l'influence des forces évolutives démographiques agissant sur l'ensemble du génome. L'objectif d'une approche de détection d'« outliers » est donc de caractériser la distribution des F_{ST} neutres, afin d'identifier les loci présentant un F_{ST} fort, interprété comme un signal de sélection. Toute la difficulté d'une telle approche réside dans la détermination de la variance des F_{ST} attendue sous l'hypothèse d'une distribution neutre (Lotterhos et Whitlock, 2014).

Deux catégories de tests peuvent être employés (Lotterhos et Whitlock, 2014) : 1/ les tests possédant des hypothèses strictes concernant l'histoire démographique des populations étudiées et 2/ les méthodes prenant en compte la non-indépendance entre les échantillons. Certaines structures populationnelles peuvent entraîner un nombre important de faux positifs en augmentant la variance des F_{ST} neutres, et par conséquent, différents niveaux de structuration génétique entre populations doivent être envisagés pour prendre en compte la non indépendance des échantillons (Bierne *et al.*, 2013, Lotterhos et Whitlock, 2014).

Dans le cadre de cette thèse, au sein des chapitres II, III et l'Annexe 2, deux méthodes prenant en compte la non indépendance entre les échantillons ont été employées : FLK (Bonhomme *et al.*, 2010) et Outflank (Whitlock et Lotterhos, 2015). De plus, une troisième méthode s'affranchissant de l'information populationnelle a été utilisée : Pcadapt (Luu *et al.*, 2017). La méthode FLK permet l'identification d'« outliers » via le calcul d'une statistique (T_{F_LK}) déterminée sur la base de l'apparentement « coancestry » calculée à partir d'un arbre phylogénétique réalisé sur

les échantillons. Cette statistique suit une distribution connue ($\chi^2_{(n-1)}$) sous l'hypothèse nulle d'absence de sélection pour un modèle de dérive sans migration (Bonhomme *et al.*, 2010). L'approche adoptée par OutFlank repose quant à elle sur l'identification des « outliers » via une distribution du χ^2 dont les paramètres sont estimés à partir de la distribution centrale des F_{ST} (Whitlock et Lotterhos, 2015). Les deux méthodes FLK et Outflank intègrent la non-indépendance des populations permettant de fait une réduction du nombre de faux positifs comme évoqué plus haut (Lotterhos et Whitlock, 2014, Whitlock et Lotterhos, 2015). La troisième méthode, Pcadapt, repose sur une analyse multivariée n'émettant aucune hypothèse *a priori* concernant l'appartenance à une population et possède les taux de faux positifs les plus bas parmi les méthodes de détection d'« outliers » testés par les auteurs (Luu *et al.*, 2017).

III.4.b Processus adaptatifs et flux de gènes

En théorie, si la sélection n'est pas suffisamment forte, les allèles adaptés localement peuvent fortement diminuer en fréquence, en présence de flux de gènes importants du fait de l'homogénéisation génétique (Lenormand, 2002). L'hypothèse longtemps admise, de populations marines démographiquement ouvertes, au sein desquelles les pressions de sélections seraient contrebalancées par des flux de gènes est maintenant largement nuancée par la littérature (Conover *et al.*, 2006, Sanford et Kelly, 2011). En effet, des signaux de sélection en l'absence de structure génétique neutre marquée ont été identifiés à des échelles spatiales fines (<100km) pour des espèces de poissons et d'invertébrés marins possédant des phases larvaires dispersives (e.g. Hemmer-Hansen *et al.*, 2007 ; Sandford et Kelly, 2011, Limborg *et al.*, 2012), posant ainsi la question du maintien de processus adaptatifs en présence de flux de gènes.

L'architecture génétique des traits phénotypiques soumis à sélection est un aspect important permettant le maintien de l'adaptation locale des populations en présence de flux de gènes (Tigano et Friesen, 2016). Notamment, une architecture génétique reposant sur quelques loci étroitement liés possédant un large effet sur le phénotype, ou des loci faiblement liés pour lesquels la sélection est forte, permet le maintien de l'adaptation dans un contexte de flux de gènes. Certains mécanismes moléculaires limitent la recombinaison au niveau de ces groupes de gènes, comme par exemple pour les inversions chromosomiques. Les inversions chromosomiques ont lieu quand deux cassures apparaissent sur le chromosome et que le segment se réinsère dans le sens inverse (Kirkpatrick, 2010). L'accumulation d'exemples dans la littérature révèle des inversions d'environ 8,4 megabases

en moyenne, étant le plus souvent relativement anciennes et ayant des conséquences écologiques et évolutives fortes (Wellenreuther et Bernatchez, 2018). A titre d'exemple, la différenciation entre les écotypes migrateurs et sédentaires chez la morue atlantique (*Gadus morhua*) provient d'îlots de divergence résultant d'inversions chromosomiques jouant probablement un rôle dans des processus d'adaptation locale (Karlsen *et al.*, 2013 ; Sinclair-Waters *et al.*, 2018). Ainsi, les inversions chromosomiques intégrant des gènes sélectionnés peuvent expliquer le maintien d'adaptation en présence de flux de gènes (Kirubakaran *et al.*, 2016).

Il est à noter que l'influence des flux de gènes n'est pas uniformément répartie au sein du génome, et parmi les régions neutres du génome, certaines présentent une différenciation génétique plus forte que d'autres. Les flux de gènes dans ces régions neutres du génome dépendent en effet du taux de recombinaison aux abords des gènes soumis à des pressions de sélection (Gagnaire *et al.*, 2015). D'une façon plus extrême, l'effet potentiel de processus adaptatifs forts, peut conduire à un isolement par l'adaptation (IBA) lié à un isolement par l'environnement (Orsini *et al.*, 2013). En d'autres termes, des forces sélectives fortes dues à des pressions environnementales contrastées, peuvent réduire les flux de gènes aboutissant à une structure génétique neutre sur l'ensemble du génome (Feder *et al.*, 2012).

Les forces évolutives régissant la structure génétique des populations modernes résultent non seulement de processus contemporains (échelle de temps écologique) mais aussi de phénomènes historiques liés à l'histoire ancienne des populations (échelle de temps évolutive) (e.g Jolly *et al.*, 2009). La partie suivante s'attache ainsi à décrire l'effet des processus démographiques anciens sur la diversité génétique des populations modernes, au travers de la phylogéographie.

III.5. Influence de l'histoire phylogéographique sur la structure génétique des populations marines européennes

La structure génétique actuelle des populations terrestres et marines a été en partie conditionnée par les glaciations du Pléistocène (Hewitt, 2000). Ainsi, la phylogéographie a pour objectif d'expliquer la distribution des lignées génétiques en fonction de la biogéographie des espèces, afin de mieux comprendre l'impact des changements climatiques (e.g du Pléistocène) sur la répartition de la diversité génétique des populations modernes (Bernatchez et Wilson, 1998 ; Avise, 1987, 2009 ; Hickerson *et al.*, 2010).

III.5.a Influence des oscillations climatiques du Pléistocène sur le milieu marin en Europe du Nord

Au cours du Quaternaire, l'Europe du Nord a été soumise à l'alternance de périodes glaciaires et interglaciaires (Ehlers et Gibbard, 2007). Quatre périodes majeures ont marqué l'Eurasie durant le Pleistocène (-2,5 Ma à 11,7 ka) : le Günz, le Mindel, le Riss et le Würm. Des quatre glaciations du Würm (125 à 11,4 ka), celle du Weichselian supérieur (25 à 15 ka) est la plus récente et la plus intense connue en Europe du Nord depuis le Saalien supérieur (>140 ka).

C'est durant le dernier maximum glaciaire, il y a 22 ka, que les deux calottes glaciaires BIIS (British et Irish Ice Sheet) et SIS (Scandinavian Ice Sheet) recouvraient la plus grande partie de l'Europe (Figure 13 ; Svendsen, 2004; Böse *et al.*, 2012). Les lignes de côtes étaient alors profondément différentes par rapport à la période actuelle, puisque le niveau de la mer était ~130 m au-dessous du niveau d'aujourd'hui (Brooks *et al.*, 2011; Lambeck *et al.*, 2014).

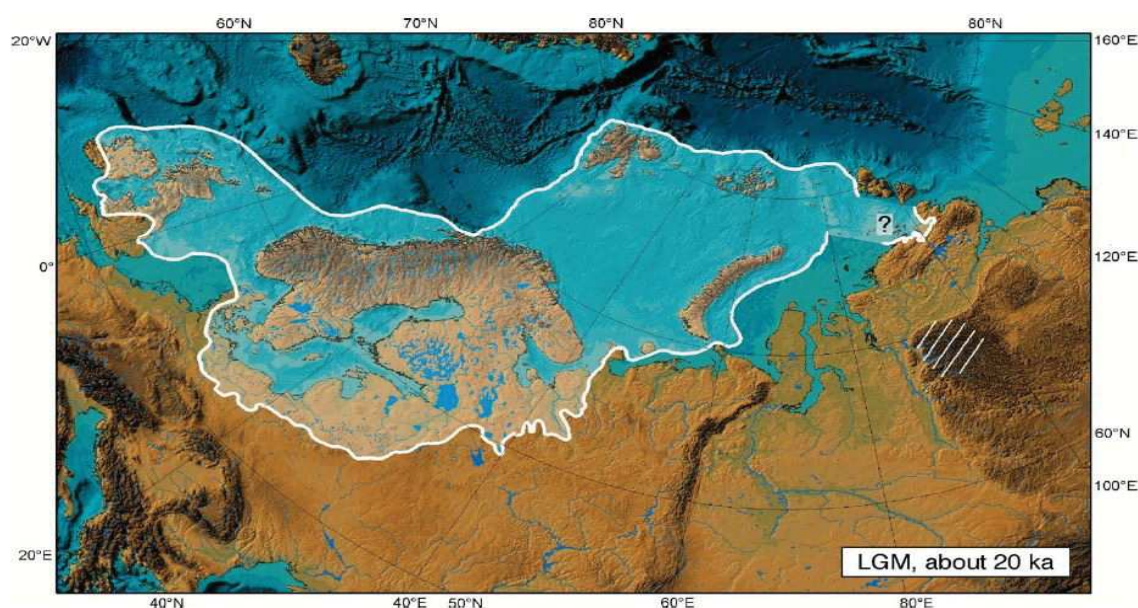


Figure 13 : Représentation de la calotte glaciaire eurasiennne lors du dernier maximum glaciaire 20 000 ans avant notre ère (Svendsen *et al.*, 2004).

Ainsi, les eaux côtières européennes ont été largement remodelées lors de ce dernier maximum glaciaire. La Mer du Nord était en partie asséchée et fermée au Nord par la rencontre de la SIS et de la BIIS (Böse *et al.*, 2012). La Mer d'Irlande était fermée au Nord par la calotte glaciaire et au Sud par une bande de terre. La Manche quant à elle, était remplacée par un fleuve

s'écoulant d'Est en Ouest (Lambeck, 1995; Toucanne *et al.*, 2010), avec la présence d'une fosse en Manche Ouest appelée Hurd Deep, d'une profondeur maximale actuelle de 180m, qui formait probablement un lac d'eau salée soumis à l'influence des glaciers (Maggs *et al.*, 2008). Le Déroit de Douvres s'est ouvert entre -8000 et -7500 ans, entraînant la séparation de la Grande Bretagne et du continent, et la Manche a pris sa forme actuelle il y a 4000 ans (Sturt *et al.*, 2013).

Dans le sud de l'Europe, le dernier maximum glaciaire a profondément impacté le front thermique et l'hydrodynamisme entre l'Océan Atlantique et la Mer Méditerranée. En effet, il y a 18 ka, la profondeur moyenne du Déroit de Gibraltar était réduite de 100 m par rapport à sa profondeur actuelle (~300 m), entraînant une diminution de 40% du débit moyen d'entrée des masses d'eaux (Béthoux, 1984). Il est à noter que l'Atlantique et la Méditerranée ont été séparés complètement, il y a 5,5 Ma lors de la crise de salinité Messénienne (Krijgsman *et al.*, 1999).

III.5.b Histoire phylogéographique des populations marines nord-européennes

Les oscillations climatiques ont provoqué de profonds changements environnementaux, tels que la modification des structures hydrodynamiques, de la bathymétrie ou des températures de la colonne d'eau (Kettle *et al.*, 2011 ; Brooks *et al.*, 2011 ; Sturt *et al.*, 2013 ; Annan et Hargreaves 2013), qui ont affecté l'aire de distribution et le patrimoine génétique des populations et espèces à travers des phénomènes d'extinction, de colonisation ou de vicariance. En particulier, les cycles glaciaires ont été marqués par des phases de contraction des espèces au niveau de zones refuges (caractérisées en général par une diversité génétique élevée) lors des glaciations, et des phases d'expansion géographique (générant des diversités génétiques plus faibles suite à des phénomènes de goulot d'étranglement et des effets fondateurs) lors des périodes inter-glaciaires. (Hewitt, 2000 ; Maggs *et al.*, 2008 ; Provan et Bennett, 2008 ; Albaina *et al.*, 2012). Il peut être noté que certaines zones refuges soumises à des goulots d'étranglements récents peuvent aussi présenter une faible diversité génétique (Roman et Palumbi, 2004).

En milieu marin, certaines zones refuges ont été identifiées en Atlantique Nord-Est (Maggs *et al.*, 2008) : les Açores et les îles Canaries (Chevolot *et al.*, 2006), la Péninsule Ibérique (Roman et Palumbi, 2004 ; Hoarau *et al.*, 2007), la Manche Ouest avec la fosse d'Hurd Deep, le Sud-Ouest de l'Irlande (Provan *et al.*, 2005; Hoarau *et al.*, 2007), l'Islande et les Iles Féroé (Wares, 2001 ; Roman et Palumbi, 2004) et la Mer du Nord (Krakau *et al.*, 2012).

Afin d'illustrer explicitement l'histoire phylogéographique des invertébrés marins dans l'Atlantique Nord-Est (e.g Maggs *et al.*, 2008), trois espèces sont prises comme exemples : *Cerastoderma edule* (Krakau *et al.*, 2012), *Carcinus maenas* (Roman et Palumbi, 2004) et *Pectinaria koreni* (Jolly *et al.*, 2006). *C. edule* et *C. maenas* présentent chacun une rupture phylogéographique entre la Mer du Nord et le Sud de l'Atlantique (du Sud de la péninsule Ibérique jusqu'à la Manche). La diversité génétique élevée au sein de chacune des deux entités phylogéographiques pour *C. edule* ainsi que la structure génétique marquée pour *C. maenas* suggèrent l'existence de deux zones refuges au cours du dernier maximum glaciaire, l'une en Mer du Nord, l'autre en Manche Ouest ou le long des côtes atlantique (Figure 14.A et 14.B ; Roman et Palumbi., 2004 ; Maggs *et al.*, 2008 ; Krakau *et al.*, 2012). De plus, l'hypothèse d'une zone refuge au sein des Îles Féroé et l'Islande ou d'une colonisation postglaciaire depuis la Norvège vers ces régions est avancée pour *C. maenas* (Roman et Palumbi., 2004 ; Maggs *et al.*, 2008). Chez *P. koreni*, la pointe Bretonne apparaît comme une zone de contact secondaire entre deux clades ayant divergé en parapatrie⁸ (Jolly *et al.*, 2006) (Figure 14.C). Le clade 1 englobe les populations des Îles Britanniques et de Manche. Le clade 2 présente quant à lui une distribution allant du Portugal jusqu'à Morlaix.

8: Désigne une spéciation pour laquelle deux espèces ou populations ont divergé lors de la colonisation d'une nouvelle niche et se retrouvent en sympatrie au niveau d'une zone de contact.

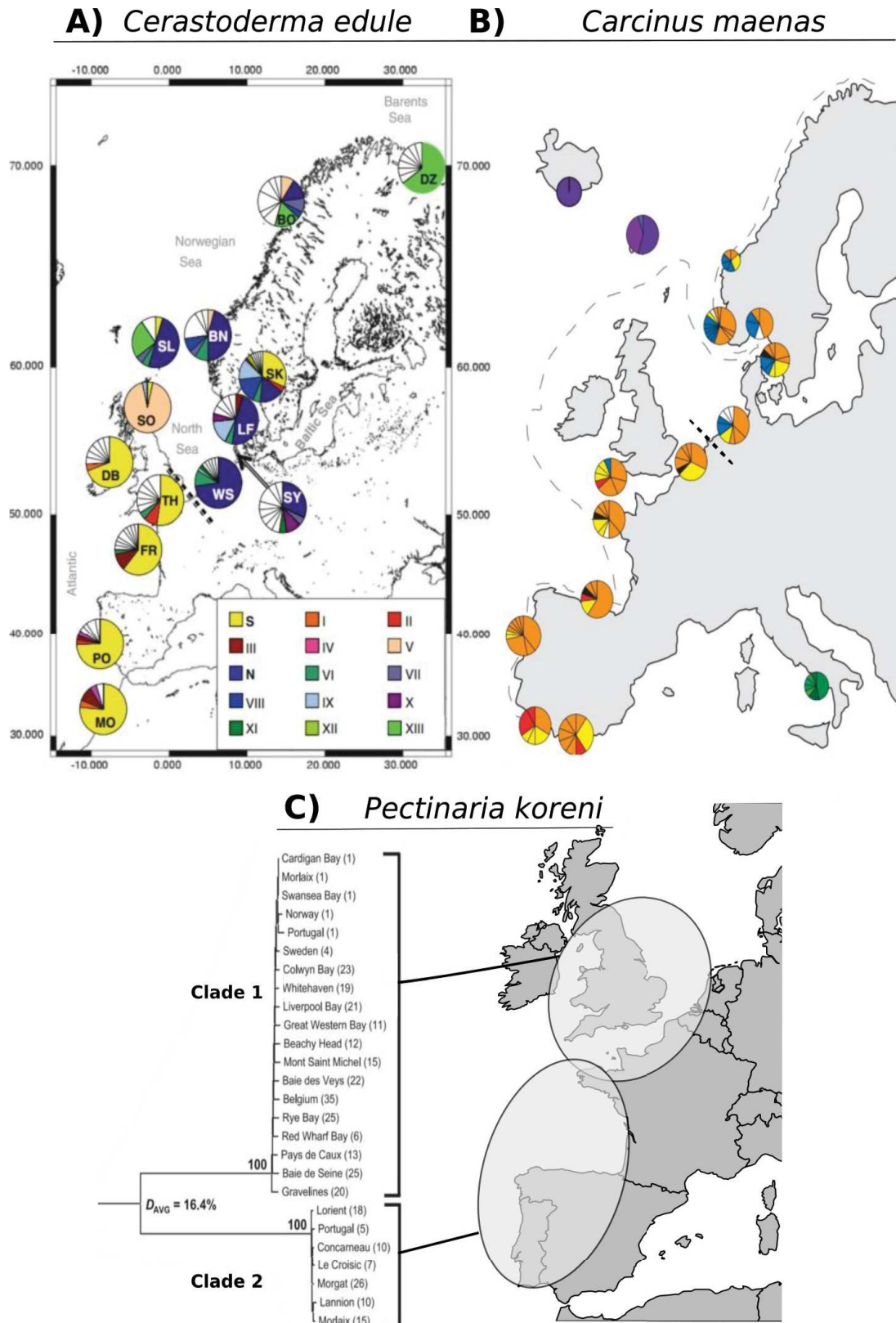


Figure 14: A) Distribution des haplotypes du COI pour *Cerastoderma edule* (Krakau *et al.*, 2012) B) Distribution des haplotypes du COI pour *Carcinus maenas* (Roman et Palumbi, 2004). C) Arbre phylogénétique de *Pectinaria koreni* basé sur le COI (Jolly *et al.*, 2006).

La Manche est donc identifiée comme une zone de rupture phylogéographique au contour variant en fonction des espèces. Les zones refuges, desquelles sont partis les processus de recolonisation post glaciaire, sont supposées en Manche et au niveau des Iles Britanniques sans pour autant être clairement définies.

IV Génétique des populations de *Pecten maximus*

IV.1. Différenciation génétique des populations le long du gradient latitudinal européen

A l'échelle européenne, l'utilisation du marqueur mitochondrial COI (W. Handal, Master 1, Y. Patry, Master 2) et de microsatellites (Morvezen *et al.*, 2016a) ont révélé une structuration génétique forte entre les populations de Norvège (groupe norvégien) et les populations atlantiques distribuées de la Galice aux îles les Britanniques (groupe atlantique), qui apparaissent comme deux entités phylogéographiques distinctes.

Au cours du projet de doctorat présenté ici, une collaboration avec l'équipe de Joe Hoffmann de l'Université de Bielefeld a conduit à une étude de génomique des populations (approche RADseq) basée sur un plan d'échantillonnage proche de celui de Morvezen *et al.*, (2016a) (Article Annexe 1 ; Vendrami *et al.*, 2019). Cette étude RADseq a permis de confirmer une divergence génomique forte entre les groupes norvégien et atlantique affectant une grosse proportion du génome, fournissant une information supplémentaire concernant la différenciation neutre entre la Norvège et les Iles Shetland (Vendrami *et al.*, 2019) (Figure 15, A). Ainsi, l'ensemble des données génétiques (ADN mitochondrial, microsatellites et SNPs) suggère l'existence d'une structure génétique ancienne, maintenue par des processus hydrodynamiques contemporains (barrière à la dispersion larvaire en Mer du Nord et au niveau de la fosse norvégienne⁹). Cette structure génétique résulterait en effet d'une différenciation de lignées génétiques qui pourrait s'expliquer par l'histoire phylogéographique de l'espèce. L'existence de deux unités phylogéographiques distinctes pourrait constituer la signature de deux zone refuges glaciaires, l'une atlantique et l'autre norvégienne, comme observé précédemment pour *C. edule* (Krakau *et al.*, 2012) et *C. maenas* (Roman et Palumbi, 2004) (Morvezen *et al.*, 2016a ; Vendrami *et al.*, 2019). Cette hypothèse est supportée par une approche de coalescence basée sur la mesure du

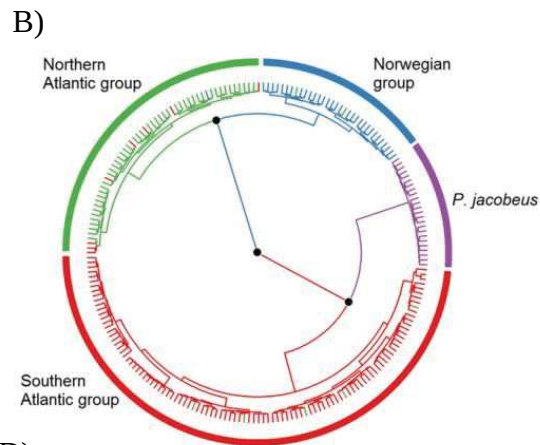
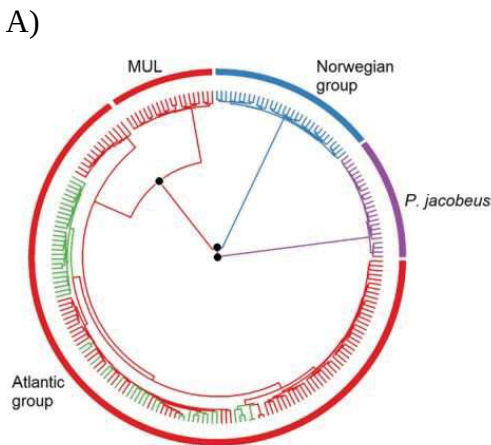
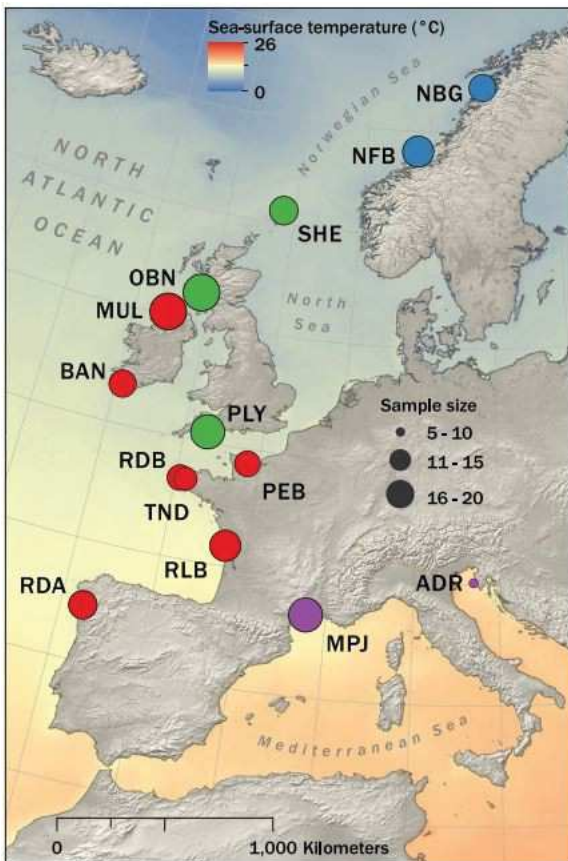
9: Fosse localisée le long des côtes norvégiennes, large de 50-95km pour une profondeur moyenne de 100m (Fig15 B)

spectre des fréquences alléliques¹⁰, qui a mis en évidence l'existence de deux zones refuges subissant une expansion démographique d'une intensité plus forte pour le groupe atlantique, depuis le dernier maximum glaciaire (Vendrami *et al.*, 2019). L'absence d'expansion démographique montrée par cette même étude pour les populations norvégiennes, pourrait être à l'origine de la diversité génétique plus faible observée avec l'ADNmt et les microsatellites pour ces populations (Morvezen *et al.*, 2016a). Alternativement, la diversité génétique plus faible notée en Norvège pourrait s'expliquer par une succession de goulots d'étranglements/effets fondateurs qui auraient pu se produire lors de la colonisation des hautes latitudes par *P. maximus* à partir des régions plus septentrionales, au cours des périodes inter-glaciaires.

Les données génétiques obtenues par Vendrami *et al.* (2019) ont également permis d'identifier un certain nombre de loci potentiellement soumis à sélection (« outliers »), dont les fréquences alléliques apparaissaient globalement corrélées à la température de surface ainsi qu'à la concentration en oxygène dissous. Ainsi, la structure génétique identifiée à partir de ces « outliers » a révélé une similarité génétique entre les populations du nord du groupe atlantique (Ecosse, Shetlands, Plymouth) et ceux de Norvège, et une différenciation avec les populations du groupe atlantique situées plus au sud (de Mullroy Bay à la Galice) (Figure 15). Ainsi, en dépit de la divergence phylogéographique entre les groupes norvégien et atlantique, les populations du nord des Iles Britanniques et de Norvège ont possiblement suivi des processus adaptatifs parallèles en réponse à des pressions environnementales identiques. La structure génétique identifiée avec les loci « outliers » (Vendrami *et al.*, 2019) est à mettre en perspective avec la différenciation de croissance coquillière constatée entre les populations norvégiennes et Britanniques (Scarborough et Campbell town) et celles situées plus au sud le long du gradient latitudinal européen (du Pays de Galles à la Galice) (Chauvaud *et al.*, 2012).

Enfin, l'ensemble des études réalisées à large échelle ont souligné la différenciation génétique entre *P. maximus* et *P. jacobus*, ce dernier étant un autre Pectinidé rencontré en Méditerranée et le long des côtes atlantiques du Maroc. La divergence entre ces deux lignées a été datée à un demi-million d'années (Saavedra et Peña, 2005 ;Vendrami *et al.*, 2019). Ne faisant pas l'objet de cette thèse, les détails relatifs à *P. jacobus* sont apportés dans l'encart 5.

10: Correspond à la distribution du nombre de loci possédant une fréquence i pour l'allèle dérivé au sein d'une population de taille n .



C)

D)

Figure 15 : A) Distribution des échantillons employés dans l'étude de Vendrami *et al.* (2019). La couleur de l'eau représente la température de surface. La couleur de chaque échantillon correspond au code couleur employé dans la partie D de cette même figure. B) Niveau de la mer après le dernier maximum glaciaire (d'après le National Geographic Vol. 222 No 6 December 2012). C,D) Arbre phylogénétique construit respectivement à partir des loci neutres (C) et des loci corrélés aux variables environnementales (D) (Vendrami *et al.*, 2019). Le sommet des branches représente les individus, les points noirs représentent les nœuds supportés à 90 % et les couleurs se réfèrent à l'appartenance géographique (cf partie A de la figure 15).

Encart 5: *Pecten jacobaeus*

La deuxième espèce de genre *Pecten* identifiée en Europe est *Pecten jacobaeus*. Elle est retrouvée en Méditerranée et le long des côtes du Portugal et du Maroc (Beaumont et Gjedrem, 2007).



Différences morphologiques (Wilding *et al.*, 1999) : Distinct morphologiquement de *Pecten maximus*. Côtes avec partie supérieure plate et anguleuse. Taille plus petite, et nombre de côtes plus important que *P. maximus*.

Différenciation génétique : Alors que certaines études basées sur des marqueurs mitochondriaux ou des allozymes ont montré une divergence faible et peu significative entre *P. maximus* et *P. jacobaeus* (Wilding *et al.*, 1999 ; Saavedra *et al.*, 2005), d'autres résultats obtenus à partir de données allozymiques ou microsatellites ont montré une structure génétique forte entre les deux espèces au niveau du front Almeria-Oran (Rio *et al.*, 2002 ; Morvezen *et al.*, 2016a). Par ailleurs, la différenciation génétique entre *P. maximus* et *P. jacobaeus* est apparue comparable à celle observée entre les groupes norvégien et atlantique de *P. maximus* (F_{ST} = 3-6% ; Morvezen *et al.*, 2016a)

Hybridation possible : En laboratoire, l'hybridation entre *P. maximus* et *P. jacobaeus* a été réalisée, présentant des taux de fécondations de 80- 90 %. Après transplantation dans la Rade de Brest aucune différence notable n'a été observée concernant la croissance et la maturité. Les coquilles d'hybrides présentent des côtes plus profondes que *P. maximus* mais plus rondes que *P. jacobaeus* (Wilding *et al.*, 1999)

Paléontologie : Premiers fossiles apparus au début du Pliocène (5.33-2.88 Ma) (Wilding *et al.*, 1999). L'Atlantique et la Méditerranée ont été séparés complètement, il y a 5,5 Ma lors de la crise de salinité Messénienne (Krijgsman *et al.*, 1999), permettant de dater probablement la divergence de ce taxon après la crise Messinienne (Wilding *et al.*, 1999). Néanmoins, Vendrami *et al.* (2019) estiment une divergence plus récente datée à un demi millions d'années (95% CI 446 590-493 490).

Gestion

Pêcheries situées en Méditerranée, Mer Adriatique et Mer Egée
Déclin depuis les années 1990, risque d'effondrement des pêcheries (Mattei et Pellizzato, 1996)
Débarquements de moins de 100t en Turquie et Croatie en 2006 (Duncan *et al.*, 2016)

IV.2. Structure des populations à l'échelle de la Manche et de la Mer d'Iroise

La structure et la connectivité des populations de *P. maximus* à l'échelle de la Manche sont encore mal connues. Les données obtenues jusqu'à présent n'ont révélé aucune structure génétique claire dans cette zone, que ce soit à partir d'allozymes (Beaumont *et al.*, 1993), d'ADN mitochondrial (stages de Master 1 W. Handal et Master 2 Y. Patry) ou de marqueurs microsatellites (Morvezen *et al.*, 2016a). Toutefois, des données génomiques récentes ont permis l'identification d'une différenciation génétique entre Plymouth et la Baie de Seine (Vendrami *et al.*, 2019). De plus, deux entités populationnelles ont été suggérées à partir de résultats microsatellites (Szostek, 2015) : la première regroupant les populations du Sud de l'Angleterre, du Sussex jusqu'à l'Est de Falmouth, la seconde associée à la Baie de Seine et à la Cornouaille (NC et WF) (Figure 16, A). Cette structure génétique observée en Manche, suggérant un isolement de la Baie de Seine vis à vis de la Manche Est, contraste avec les patrons de dispersion larvaire de *P. maximus* qui soulignent une connectivité

forte entre la Baie de Seine et les autres gisements de la Manche Est (Nicolle *et al.*, 2016). D'une manière plus générale, l'absence de structure génétique claire en Manche contraste avec les trois grandes métapopulations identifiées d'après la modélisation de dispersion larvaire : Manche Est, Golfe Normano-Breton et Sud-Ouest de l'Angleterre (Nicolle *et al.*, 2016 ; Figure 16, B).

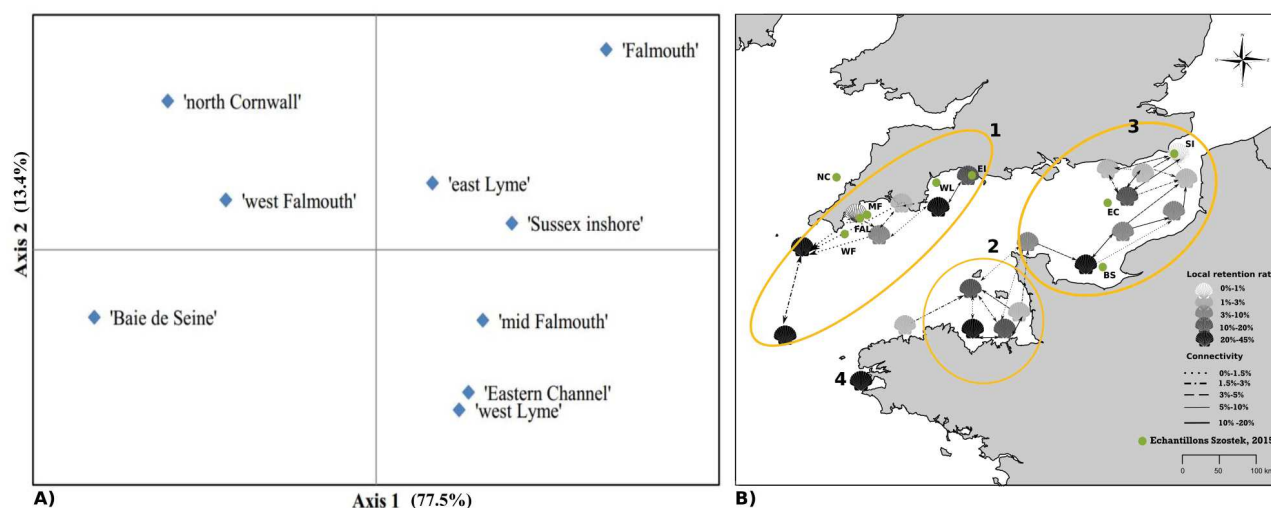


Figure 16 : A) PCoA réalisée sur des données microsatellites (Szostek, 2015). (NC) North Cornwall, (WF) West Falmouth, (FAL) Falmouth, (MF) Mid Falmouth, (WL) West Lyme, (EL) East Lyme, (SI) Sussex Inshore, (EC) Eastern Channel, (BS) Baie de Seine. B) Représentation des simulations des taux de rétention locale et de la connectivité larvaire pour les différentes entités méta-populationnelles identifiées en Manche (Nicolle *et al.*, 2016). 1 : Sud-Ouest Angleterre 2 : Golfe Normano-Breton 3 : Manche Est 4 : Rade de Brest.

Les simulations de dispersion larvaire ont mis en évidence un isolement démographique du gisement de Rade de Brest, cette indépendance semblant être confirmée par les F_{ST} significativement différent de zéro identifiés entre la Rade de Brest et les gisements de Saint-Brieuc et Baie de Seine (Morvezen *et al.*, 2016a, Vendrami *et al.*, 2019). Dans un contexte de chute brutale des stocks et d'ensemencements massifs (cf Partie II, Encart 1), la population naturelle de Rade de Brest maintient de façon inattendue une diversité génétique semblable aux autres populations du groupe atlantique (Morvezen *et al.*, 2016a). Cette diversité relativement importante de la population de Rade de Brest est d'autant plus surprenante que les individus d'écloserie semés dans la rade semblent contribuer significativement à la reproduction et au recrutement de la population naturelle locale (estimée à 34 % ; Morvezen *et al.*, 2016b). Dans ce contexte, l'érosion de la diversité génétique au sein du gisement ensemencé pourrait être limitée par l'existence de flux de gènes alimentant la Rade de Brest (Morvezen *et al.*, 2016b), nuanciant alors l'idée d'un isolement du gisement de la Rade de Brest.

Bien que la structure génétique neutre entre la Rade de Brest et la Baie de Saint-Brieuc ait été explorée (Morvezen *et al.*, 2016a), aucune étude portant sur les processus adaptatifs n'a pour le moment été réalisée. Une telle approche serait pertinente afin d'évaluer les hypothèses suggérant un déterminisme génétique de la reproduction (Cochard et Devauchelle, 1993 ; Mackie et Ansell, 1993). De plus, dans un contexte d'ensemencement massif de coquilles de Rade de Brest dans le Golfe Normano-Breton, explorer une possible divergence adaptative entre les gisements de coquille Saint-Jacques de Rade de Brest et de Manche Ouest s'avère particulièrement pertinent, afin d'obtenir les informations nécessaires pour éviter toute altération possibles des adaptations locales des populationsensemencées (Ward, 2006).

En conclusion, la nécessité de mesures de gestion permettant une exploitation durable de la ressource nécessite la connaissance de la dynamique populationnelle, de la structure génétique et des processus adaptatifs affectant les gisements. Les données acquises jusqu'à présent sur la coquille Saint-Jacques soulignent un besoin crucial de clarifier la structure génétique neutre mais aussi adaptative entre les principaux gisements de Manche, Mer d'Iroise et Rade de Brest, afin d'approfondir la compréhension des interactions inter-populationnelles dans cette région dans un contexte d'exploitation et d'ensemencement des gisements.

V. Objectifs de cette thèse

L'objectif principal de cette thèse a consisté à affiner notre compréhension de la biologie des populations de coquille Saint-Jacques à l'échelle de la Bretagne et de la Manche, dans le but d'apporter des réponses concrètes aux gestionnaires de la pêche concernant le fonctionnement des populations exploitées. Au cours de ma thèse, l'intérêt s'est porté sur le rôle de la connectivité et de l'adaptation locale dans la structure génétique et le fonctionnement des populations de *P. maximus*. Dans cette optique, plusieurs outils ont été employés : 1/ différents types de marqueurs génétiques/génomiques (microsatellites, SNPs) couplés aux connaissances du transcriptome de *P. maximus* (Artigaud *et al.*, 2014b; Pauletto *et al.*, 2014), 2/ de la modélisation démo-génétique (Andrello et Manel, 2015) et 3/ de modélisation de dispersion hydrodynamique de particules. Afin de mettre en œuvre ce travail de recherche, le présent document se structure en quatre parties.

Chapitre I : La première étape a consisté à mener une étude fine de la structure génétique spatio-temporelle neutre des principaux gisements de coquilles Saint-Jacques sur l'ensemble de la Manche afin de clarifier les travaux de Szostek (2015). Ce premier chapitre repose sur l'utilisation

de marqueurs microsatellites et sur des simulations démo-génétiques couplées au modèle biophysique de Nicolle *et al.* (2016), afin d'appréhender l'influence de la dispersion larvaire sur la structure génétique des populations.

Chapitre II : Dans un deuxième temps, la structure génétique neutre entre la Manche Ouest, la Mer d'Iroise et la Rade de Brest a été explorée afin d'étudier le degré de connectivité de la population de Rade de Brest vis-à-vis des populations environnantes. Des approches de génomique des populations et de modélisation de dispersion hydrodynamique de particules ont été employées pour tester l'hypothèse de flux de gènes allant de l'extérieur vers l'intérieur de la Rade de Brest qui pourraient participer au maintien d'une diversité génétique relativement élevée dans la Rade de Brest. De plus, l'hypothèse de pressions de sélection agissant à fine échelle au niveau de la pointe bretonne a également été évaluée.

Chapitre III : Dans un troisième temps, la structure génétique neutre et adaptative des gisements distribués entre la Rade de Brest, la Baie de Morlaix et le Golfe Normano-Breton a été investiguée via l'utilisation d'outils génomiques et l'annotation fonctionnelle des gènes basée sur le transcriptome. En effet, les modes de reproduction contrastés existant entre la Rade de Brest et le Golfe Normano-Breton (Paulet *et al.*, 1988), et pour lesquels un déterminisme génétique de la reproduction est supposé (Mackie et Ansell, 1993), soulèvent des questions concernant de possibles processus d'adaptation locale pouvant expliquer cette différenciation phénotypique des gisements. Les résultats ont été interprétés à la lumière des risques potentiels associés à l'ensemencement en baie de Granville de coquilles Saint-Jacques natives de la Rade de Brest. Enfin, l'utilisation d'échantillons temporels sur une période de deux ans au sein du Golfe Normano-Breton ont fourni la possibilité d'étudier la dynamique temporelle de la diversité génétique neutre et adaptative, et d'explorer des phénomènes micro-évolutifs gouvernant la diversité génétique de ces gisements.

Le **Chapitre IV** intègre la discussion et conclusion générale, et synthétise les résultats de ce travail de thèse au regard de la littérature. Cette discussion s'adresse aux écologues et aux professionnels de la pêche, dans le but de répondre aux questions des gestionnaires pour une exploitation durable de la ressource. Cette thèse ambitionne de servir de point d'appui pour la prise de décision en matière de gestion, d'ensemencement et de délimitation des stocks de coquille Saint-Jacques en Manche et Bretagne. A vocation pédagogique, la démarche adoptée ici vise à inspirer tout gestionnaire désireux d'utiliser la génétique/génomique des populations comme outil d'appui à la gestion des stocks exploités.

Chapitre I

Exploration de la structure génétique des populations de coquille Saint-Jacques (*Pecten maximus*) au sein de la Manche par couplage entre des données microsatellites et de modélisation de flux de gènes.

New insights on the population genetic structure of the great scallop (*Pecten maximus*) in the English Channel coupling microsatellites data and demo-genetic simulations.

Résumé

Au sein de la Manche les interactions entre les différents gisements de *P. maximus* sont encore mal connus. Les premiers travaux de modélisation de dispersions larvaires ont permis l'identification de trois grandes entités populationnelles : la Manche Est, le Golfe Normano-Breton, le Sud-Ouest de l'Angleterre et le gisement isolé de la Rade de Brest (Nicolle *et al.*, 2016). Une seule étude de génétique des populations basée sur des microsatellites, menée dans le cadre d'une thèse (Szostek, 2015) par des collègues de l'Université de Bangor a souligné l'existence de deux unités panmictiques : La Baie de Seine associée au Sud Ouest de l'Angleterre et la côte Sud de l'Angleterre de Plymouth au Sussex. Le caractère surprenant de l'absence de différenciation génétique, au regard de la dispersion larvaire, entre la Baie de Seine et le Sud Ouest de l'Angleterre ainsi que d'une différenciation génétique en Manche Est associée à un échantillonnage insuffisant dans l'étude de Szostek (2015), ont conduit à nous interroger sur la nature de la structure génétique en Manche.

Dans ce contexte, les objectifs de ce premier chapitre de thèse étaient (i) de définir la structure génétique neutre à l'aide de 13 microsatellites et d'un échantillonnage dense représentant l'ensemble des gisements de Manche, mais aussi (ii) de comprendre l'influence des patrons de dispersions larvaires sur la diversité génétique au cours du temps via le couplage entre le modèle biophysique de Nicolle *et al.* (2016) et un modèle de simulation de génétique des populations (Andrello et Manel, 2015 ; Encart 1).

Les résultats empiriques majeurs se dégageant de cette étude mettent en évidence une potentielle différenciation génétique neutre entre le Sud Ouest de l'Angleterre, particulièrement pour les échantillons à l'Ouest de Start Point (cf Figure 1) et le reste des échantillons de Manche. Cette observation conforte les résultats de Nicolle *et al.* (2016) indiquant une rupture du flux de gènes entre le Sud Ouest de l'Angleterre et reste de la Manche. De plus, en accord avec les résultats de Nicolle *et al.*, 2016, la Baie de Seine n'apparaît pas différenciée des gisements de Manche Est, contrairement aux observations de Szostek (2015). Les patrons de différenciation génétique mettent aussi en avant une variabilité temporelle des indices de différenciation génétique rendant l'interprétation des signaux spatiaux fragile. Cela peut résulter d'une variabilité temporelle induite par des phénomènes de chaotic genetic patchiness associée à des biais d'échantillonnages affectant la structure génétique spatiale. Parallèlement, la représentativité des fréquences alléliques au sein des échantillons peut être insuffisante du fait du caractère très polymorphe des microsatellites associé à des échantillonnages comportant en moyenne 45 individus. Les présents résultats

renforcent l'idée qu'il existe une structure génétique faible entre les principaux gisements au sein de la Manche, et appuient l'importance de l'échantillonnage et du choix des marqueurs, dans l'évaluation de la structuration génétique des populations de bivalves marins à cycle benthopélagique.

Dans un second temps, le couplage entre un modèle biophysique et un modèle démogénétique, a mis en avant l'existence possible d'une structure génétique malgré la présence de flux de gènes entre le gisement de Morlaix, du Golfe Normano Breton et de Manche Est. Il est envisageable qu'une telle structure génétique ne soit détectable qu'avec des marqueurs génétiques présentant une résolution plus fine. Néanmoins, il peut être déjà noté que la comparaison entre les structures génétique simulées et empiriques appuie une différenciation génétique entre Morlaix et le Golfe Normano-Breton, soulignant une éventuelle barrière à la dispersion larvaire entre ces deux régions.

Les résultats du chapitre I montrent que le couplage via la modélisation génétique apparaît comme un outil sur lequel nous pouvons nous appuyer (Gallindo *et al.*, 2006, Kool *et al.*, Foster *et al.*, 2012) pour améliorer notre compréhension du fonctionnement des populations et envisager des stratégies de gestions.

Encart 6 : Simulation de la diversité génétique

t: 4000 ans

j: Echantillonnage de Nicolle *et al.*, 2016

N: Effectif de la population basée sur les estimations de densités de Le Goff *et al.* (2017) et de surface de gisement de Nicolle *et al.* (2016).

Simulation de N individus par génotype (i), par dème (j) pour un âge donné (x) au temps (t).

Permet la simulation:
 - de grands effectifs
 - de scénario démographique complexe,
 - de la dérive génétique

La probabilité de recrutement dépend du nombre d'individus présent dans la population.

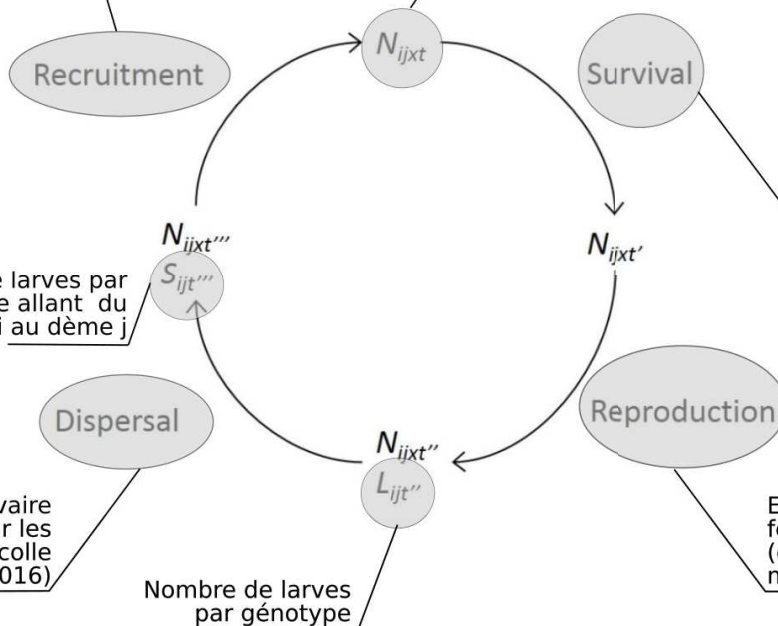
La survie est basée sur une loi exponentielle dépendante de l'âge défini dans l'étude de Le Goff *et al.* (2017)

Nombre de larves par génotype allant du dème i au dème j

Estimation de la fécondité effective (détails supplementary material table 3)

Dispersion larvaire défini par les estimations de Nicolle *et al.* (2016)

Nombre de larves par génotype



Handal, William (1), Szostek, Claire (2) Hold, Natalie (2,3), Andrello, Marco (4) Thiébaud, Eric (5) Harney, Ewan (1), Lefebvre, Gwendoline (1), Borcier, Elodie (1), Jolivet, Aurélie (9), Nicolle, Amandine (5,6) Boyé, Aurélien (1) Foucher, Eric (7) Boudry, Pierre (8) Charrier, Grégory (1)

Affiliation

- (1) Univ Brest, CNRS, IRD, Ifremer, LEMAR, Plouzané, France
- (2) School of Ocean Science, Bangor University, Askew Street, Menai Bridge, Isle of Anglesey, Wales UK
- (3) Environment Centre Wales, Molecular Ecology and Fisheries Genetics Laboratory, School of Biological Sciences, College of Natural Sciences, Bangor University, Bangor, UK
- (4) MARBEC, Univ. Montpellier, CNRS, Ifremer, IRD, Sète, France.
- (5) Sorbonne Université, CNRS, Station Biologique de Roscoff, UMR 7144, Adaptation et Diversité en Milieu Marin, Roscoff, France
- (6) ENSTA Bretagne, Pôle STIC/HOP, Brest France
- (7) Ifremer, Ctr Manche Mer-du Nord, Laboratoire de Ressources Halieutiques, Port en Bessin, France
- (8) Ifremer, Univ Brest, CNRS, IRD, LEMAR, Plouzané, France
- (9) TBM environment, Porte Océane, Auray, France

Abstract:

1. The great scallop (*Pecten maximus*) is a commercially important bivalve in Europe and particularly in the English Channel, whose fisheries are managed at regional and local scales through regulation of fishing effort. In the long term, knowledge about larval dispersal and gene flow between populations is essential to ensure proper stock management based on population biology. Yet, previous population genetic studies reported contradictory results.

2. In this study, scallop samples were taken across the main fishing grounds along the French and English coasts of the English Channel (20 samples with temporal replicates for 3 sites, n = 895 individuals) and the population genetic structure was analysed using on 13 microsatellite loci. By coupling empirical genetic data and genetic modelling based on a bio-physical model simulating larval exchanges among stocks, a subtle genetic differentiation between south-western English coast populations and the rest of the English Channel was revealed, which agreed with larval dispersal simulations.

3. The present study provides a step forward in the understanding of great scallop population biology in the English Channel, underlining the fact that even in a context of potentially high gene flow and recent divergence time (since the end of last glacial maximum) at a regional scale, weak but significant spatial genetic structure can be identified.

Keywords: English Channel, gene flow, genetic modeling, genetic resources management, great scallop, low genetic structure, microsatellites.

Introduction

Most benthic marine species are spatially distributed into fragmented populations that are generally interconnected by the dispersal of gametes, propagules, or individuals (Cowen & Sponaugle, 2009). The study of larval dispersal in the marine environment requires complementary approaches using both direct and indirect methods such as *in-situ* observation, microchemistry, biophysical modelling and molecular tools (Cowen & Sponaugle, 2009). Marine populations commonly display low levels of neutral genetic differentiation (e.g. Purcell, Cowen, Hughes, & Williams, 2006, but see Bilodeau, Felder, & Neigel, 2005). Nevertheless, neutral population genetic structure results from the combined effect of genetic drift and gene flow, and weak genetic structure (if any) does not necessarily indicate a high degree of gene flow among populations (Whitlock & Mccauley, 1998). Since marine benthic invertebrates generally display large effective populations and therefore low genetic drift and supposed high dispersal rate, the migration-drift equilibrium is rarely reached for recent divergence times (Waples, 1998). In the case of benthic-pelagic invertebrates combining larval dispersal modelling with population genetics through seascape genetics approaches (Selkoe et al., 2016) has proven relevant for understanding the role of oceanic currents in shaping the genetic diversity of populations (Foster et al., 2012; Galindo, Olson, & Palumbi, 2006).

The great scallop (*Pecten maximus* L.) is a bivalve belonging to the *Pectinidae* family which has a life cycle characterised by a 3-5-weeks dispersive planktonic larval phase followed by benthic juvenile and adult stages with limited mobility (Nicolle, Dumas, Foveau, Foucher, & Thiébaud, 2013). This species is widely distributed along the North-East Atlantic coasts from Morocco to northern Norway and is an important commercial species in terms of landings (25 million pounds in the United Kingdom (Elliott & Holden, 2017) and 50 million euros in France (*Les filières pêche et aquaculture*, 2018)) and socio-economic values for European fisheries (Duncan, Brand, Strand, & Foucher, 2016). The main fishing grounds are located around the British Isles, along the eastern and

western coasts of Scotland, in the Irish Sea and in the English Channel (EC). In the EC, great scallop resources are exploited by different countries (United Kingdom, France, Ireland, Belgium and Netherlands), according to distinct management strategies that are specific to each country (Duncan et al., 2016; Howarth & Stewart, 2014). In this respect, understanding the population genetic structure at the scale of the whole EC is fundamental to ensure concordance between biological and stock management units (e.g. Reiss, Hoarau, Dickey-Collas, & Wolff, 2009).

Previous estimates of *P. maximus* larval connectivity between the main scallop beds in the EC were obtained by the development of a Lagrangian biophysical model that coupled a 3D hydrodynamic model and a biological submodel (Nicolle et al., 2013, 2016). The biological submodel considered a temperature-dependent spawning time, a temperature-dependent planktonic larval duration, and larval behaviour. Model results highlighted the occurrence of three groups of highly connected scallop beds (Figure 1): (i) eastern English Channel, (ii) Normano-Breton Gulf, and (iii) southwestern coast of England. According to the model, larval dispersal occurs mainly among neighbouring sites located less than 100 km apart, while exchanges between the three groups are rare and weak. Within each group, two or three spawning units act as source populations with high retention and self-recruitment rates while peripheral beds act as sink populations with a low self-recruitment rate (Nicolle et al., 2016). Moreover, the model found the Bay of Brest, located at the tip of Brittany, to be partially isolated from the EC. Within a bed, year-to-year variations in environmental forcing are responsible for variation in the reproductive success of scallops and the origin of recruits (Nicolle et al., 2013, 2016).

In contrast, microsatellite-based population genetic studies of *P. maximus* showed contradictory results in the EC (Morvezen, Charrier, et al., 2016; Szostek, 2015). Szostek (2015) highlighted a genetic differentiation between the Bay of Seine/Southwestern England and samples from Falmouth to the Sussex coast, with 11 microsatellites and sample sizes (N) of 31-45. On the other hand, Morvezen, Charrier, et al. (2016) did not report any significant differentiation between populations from Plymouth, the Bay of Saint Brieuc and the Bay of Seine with another set of 12 microsatellites and N of 24-48. Consequently, the comparison of larval dispersal modelling and population genetic studies did not provide a clear picture of the population structure and connectivity patterns in this region. Discrepancies between studies may result from the use of different microsatellites markers and/or the limited number of EC scallop grounds sampled in both genetic studies. A refined spatio-temporal sampling is therefore essential for a robust assessment of subtle population structure when low genetic differentiation is expected, as is the case for *P. maximus* in the EC.

In this context, the purpose of the present study was to explore the empirical population structure of *P. maximus* at the scale of the EC based on an extensive sampling of most scallop grounds. In addition, population structure was analysed through a demo-genetic model using previous larval dispersal simulations obtained by Nicolle et al. (2016) as biological parameters. The aim of this modelling approach was to assess the simulated spatial genetic structure in the metapopulation context described by Nicolle et al. (2016). Matches and mismatches between empirical and simulated genetic structure should provide information about evolutionary forces and potential biases driving the empirical population genetic structure observed in the EC.

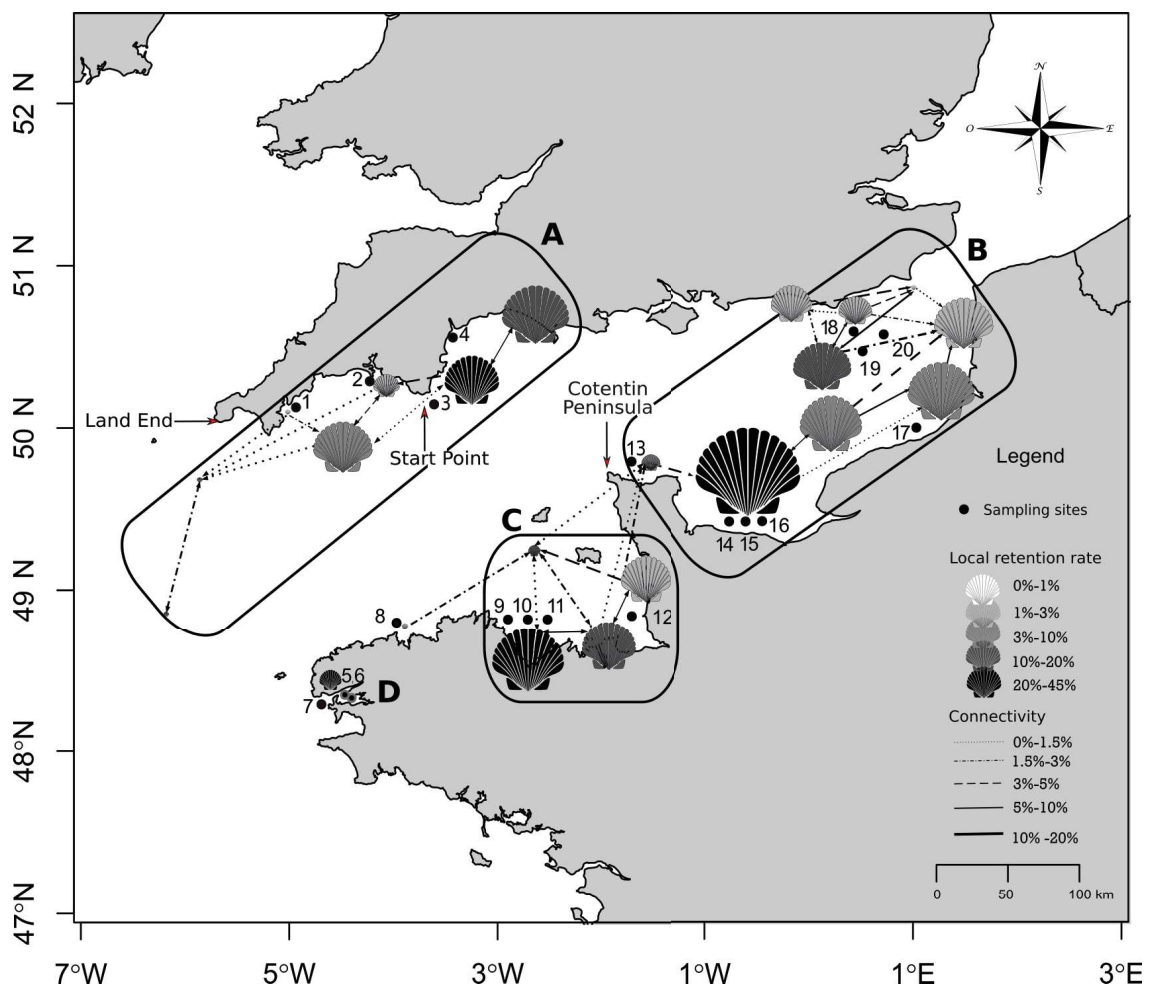


Figure 1: Sampling map, 1 (FAL), 2 (PLY), 3 (SAL), 4 (WLB), 5 (BOB-2015), 6 (BOB-2004), 7 (CAM), 8 (MOR), 9 (BSB-2016), 10 (BSB-2012), 11 (BSB-2004), 12 (GRA), 13 (NCP), 14 (BOS-2015), 15 (BOS-2012), 16 (BOS-2004), 17 (DIE), 18 (BAS-2016), 19 (BAS-2017), 20 (ECH). Scallop symbols represent each sampling site included in the population genetics modelling, and their size is proportional to the population size assumed in the simulations (cf k_0 supplementary material table 2). Shade of grey corresponds to local retention rate and links between nodes correspond to larval dispersal (Nicolle et al., 2016). Letters correspond to metapopulation groups defined by Nicoll et al. (2016): A (southwestern coast of England: samples 1 to 4), B (eastern English Channel: samples 13 to 20), C (Normano-Breton Gulf : samples 9 to 12) and D (the Bay of Brest: samples 5 to 7). **Material and Methods**

Sampling

A total of 1059 great scallops were sampled by dredging 20 sites corresponding to commercially fished scallop beds located in the English Channel. Sample locations were based on the distribution of the main fishing grounds defined by Nicolle et al. (2016) (Table 1, Figure 1). Two to three temporal replicates were included for four fishing grounds to assess inter-annual variability in the genetic structure. No sample was collected along the southern English coast between 4°W and 0° because of the absence of major fishing grounds in this area. A small piece of adductor muscle was collected from each sampled individual and preserved in 95% ethanol.

Microsatellite genotyping

DNA extraction was performed using a Cetyltrimethylammonium bromide (CTAB) method. About 200 mg of tissue were incubated at 59°C overnight in 750 µl of extraction buffer composed of 2% CTAB, 1% Polyvinylpyrrolidone (PVP), 1.4 M NaCl, 0.2 M β-Mercaptoethanol, 100 mM Tris-HCl pH 8, and 3.75 µl of Proteinase K (20mg.ml⁻¹). DNA was purified by the addition of one volume of Chloroform Isoamyl Alcohol 24:1 and the aqueous phase was collected after 15 min of centrifugation at 4°C and 13000 rpm. This step was performed twice. Then, DNA was precipitated with 0.6 volume of isopropanol and centrifuged for 30 min at 4°C and 13000 rpm. Pellets of DNA were washed twice with 75% ethanol, centrifuged at 4°C and 13000 rpm for 5 min and suspended in 100 µl of MilliQ water. DNA concentration was measured with a NanoDrop 8000 spectrophotometer (Thermo Scientific). All DNA samples were diluted to a concentration around 20 µg.µl⁻¹.

Nineteen microsatellite markers were successfully amplified and optimized from 23 previously published loci (Charrier, Morvezen, Calves, & Laroche, 2012; Morvezen et al., 2013; Szostek, 2015; Watts et al., 2005). The forward primer of each locus was tailed with a universal primer to reduce the genotyping costs (Schuelke, 2000). Six different universal primers were used, each of them labelled with a fluorescent dye (Supplementary Material Table 1). When needed, a PIG-tail (5'-GTTTCTT) was added to the 5' -end of reverse primer to avoid genotyping errors due to excessive stutter peaks (Brownstein, Carpten, & Smith, 1996). Each locus was amplified in a simplex polymerase chain reaction (PCR) in 10 µl volume containing 1X green Go Taq flexi buffer

(Promega), 1.5-2.0 mM MgCl₂, 0.2 μM each dNTP, 0.2 μM universal primer (fluorescent), 0.2 μM reverse primer, 0.02 μM forward primer, 0.25 U Go Taq Flexi DNA Polymerase (Promega), and 1 μL DNA template. PCRs were performed on a Thermocycler GeneAmp 9700 (Applied Biosystems).

Table 1: List of the population samples analysed in the present study with sampling number reference on figure 1, sampling name, sampling code and geographic regions precised as following SWE: south western English coast, BOB: Bay of Brest, WEC: western English Channel, EEC: eastern English Channel. Year refers to the sampling year and Analysed ind refers to the number of analysed individual per population. Diversity index presented are computed among 13 loci retained after quality control. Ar: Allelic richness based on minimum sample size of 8 individuals (PmNH23 being discarded from the dataset for Ar). Ho: observed heterozygosities. Fis estimates (Bold values = significance tested with 10,000 permutations: * p-value < 0.05, ** p-value < 0.01, *** p-value < 0.001 after multiple testing correction).

Sampling Number	Sampling name	Sampling code	Geographic Region	Year	Analysed ind	Ar	Ho	Fis
1	Falmouth	FAL	SWE	2016	48	4,65	0,54	0,03
2	Plymouth	PLY	SWE	2004	29	4,38	0,50	0,06*
3	Salcombe	SAL	SWE	2017	42	4,54	0,54	-0,02
4	West Lyme Bay	WLB	SWE	2017	12	4,40	0,51	0,02
5	Bay of Brest	BOB-2015	BOB	2015	46	4,58	0,54	0,05*
6	Bay of Brest	BOB-2004	BOB	2004	23	4,43	0,50	0,08***
7	Camaret	CAM	BOB	2016	45	4,66	0,54	0,04
8	Morlaix	MOR	WEC	2016	46	4,57	0,53	0,05***
9	Bay of Saint Briec	BSB-2016	WEC	2016	47	4,72	0,57	0,00
10	Bay of Saint Briec	BSB-2012	WEC	2012	47	4,72	0,55	0,00
11	Bay of Saint Briec	BSB-2004	WEC	2004	20	4,55	0,55	0,04*
12	Granville	GRA	WEC	2017	41	4,53	0,51	0,04***
13	North Cotentin Peninsula	NCP	EEC	2016	48	4,59	0,55	0,01*
14	Bay of Seine	BOS-2015	EEC	2015	45	4,59	0,52	0,05***
15	Bay of Seine	BOS-2012	EEC	2012	47	4,82	0,55	0,02
16	Bay of Seine	BOS-2004	EEC	2004	33	4,54	0,55	-0,01
17	Dieppe	DIE	EEC	2016	46	4,68	0,55	0,01
18	Bassurelles	BAS-2016	EEC	2016	94	4,55	0,53	0,04***
19	Bassurelles	BAS-2017	EEC	2017	89	4,65	0,53	0,06***
20	Eastern English Channel	ECH	EEC	2017	47	4,66	0,54	0,03***

A touchdown procedure was included in the thermal cycling regime to increase the stringency of the PCRs and for each locus annealing temperatures were set up according to the melting temperature of the primer pair (T_m) and the tailed universal primer (T_{mU}): (94°C for 3 min, $T_m+2^\circ\text{C}$ for 2 min, 72°C for 30 sec) x1, (94 °C for 30 sec, $T_m + 1^\circ\text{C}$ for 30 sec [-1°C per cycle until $T_{mU}-3^\circ\text{C}$], 72°C for 30 sec) x 2-9 cycles, (94°C for 30 sec, $T_{mU} -3^\circ\text{C}$ for 30 sec and 72°C for 30 sec) x 35-40 cycles, 72°C for 5 min. Melting temperatures T_m and T_{mU} were calculated according to Marmur and Doty (1962). The total number of cycles was adjusted to between 35 and 45 cycles according to each locus (Supplementary Material Table 1).

The 19 amplified microsatellites were grouped into three panels. For each panel, 2 μ l of each amplified locus were mixed, and 1.5 μ l of the mix was added to 10 μ l Hi-Di formamide and 0.15 μ l GeneScan 500 LIZ size standard (Applied Biosystems). PCR products were denatured for 5 minutes at 95°C and immediately cooled on ice for 10 minutes before being electrophoresed on an ABI-3130 capillary sequencer (Applied Biosystems). Electrophoregrams were analysed with GeneMapper 4.0 (Applied Biosystems), and were scored independently by two people in order to minimize scoring errors. Individuals with more than 30% missing data were removed from the data set, resulting in 895 successfully genotyped individuals. The genotype data file was converted into the proper format for further data analyses with CREATE 1.37 (Coombs, Letcher, & Nislow, 2008).

Data analysis

Within population diversity and marker quality

Allelic richness (A_r) was calculated for each locus and population sample using FSTAT 2.9.3.2 (Goudet, 1995). The number of private alleles (N_p) per locus was estimated with the R package poppr (Kamvar, Brooks, & Grünwald, 2015). Observed (H_{obs}) and expected (H_{exp}) heterozygosities and the Wright's fixation index (F_{IS}) were computed for each locus and population sample with GENETIX 4.05 (Belkhir et al., 1996-2004). The significance of F_{IS} estimates (i.e. departure from 0) was tested using 10,000 permutations with GENETIX 4.05, and the correction for multiple testing was applied using the B-Y method (Benjamini & Yekutieli, 2001). Average null allele frequencies per locus was assessed with ML-NULFREQ (Kalinowski & Taper, 2006). Linkage disequilibrium was tested with GENEPOP 4.0.5 (Rousset, 2008) within each population sample using default parameters (Dememorization number = 10,000; batches = 100; iterations = 5,000). The occurrence of loci that may be under selection was explored using LOSITAN (50,000 simulations, stepwise mutation model, and 95% confidence intervals; Antao, Lopes, Lopes, Beja-Pereira, & Luikart, 2008). Finally, prior to further analyses, the data were cleaned by removing all loci displaying significant departures from Hardy-Weinberg equilibrium (i.e. F_{IS} significantly different from 0), null alleles, signatures of selection and/or linkage disequilibrium (one of the two linked loci was removed in that case). This filtering stage resulted in a final set of 13 markers. Based on this reduced data set, multi-locus genetic diversity statistics (A_r , N_p , H_{obs} , H_{exp} , F_{IS}) were calculated for each population sample; in this case, the significance of F_{IS} multi-locus estimates was assessed after correction for multiple testing using the method implemented in

MultiTest V.1.2 (De Meeûs, Guegan, & Teriokhin, 2009). The statistical power for identifying genetic differentiation with this set of 13 markers was evaluated with POWSIM 4.1 (Ryman et al., 2006) with N_e (effective population size) = 5,000 for 10,000 replicates.

Population genetic structure

Global and pairwise population genetic differentiations were evaluated by estimating the Wright's statistics (F_{ST}) using the θ of Weir & Cockerham (1984) with GENETIX 4.05. The significance of F_{ST} estimates was tested using 10,000 permutations of individuals among populations. False discovery rate (FDR) correction for multiple testing was applied to pairwise F_{ST} estimates using the B-Y method. In addition, a PcoA was performed on the pairwise F_{ST} matrix using the R package ape (Paradis & Schliep, 2018). Possible barriers to gene flow were investigated through a distance-based redundancy analysis on pairwise F_{ST} distances, considering the four groups of populations defined by (Nicolle et al., 2016) as explanatory variables, namely the Bay of Brest (BOB), the western English Channel (WEC), southwestern England (SWE) and the eastern English Channel (EEC), and using Cailliez's method to correct for negative eigenvalues (db-RDA; Legendre & Anderson, 1999) implemented in the R package vegan (Oksanen et al., 2018). The global significance of the db-RDA was tested with 10,000 permutations. In addition, the influence of population spatial coordinates (latitude and longitude) on allele abundances was explored with a redundancy analysis (RDA). Prior to this analysis, a Hellinger transformation (Legendre & Gallagher, 2001) was applied to allele abundances so that double zeros (the absence of an allele in the two populations being compared) were not considered as an indication of similarity among populations. Global significance and significance of each constrained axis were tested using 10,000 permutations.

Demo-genetic simulations

The population genetic structure was simulated with the MetaPopGen (v. 006) R package (Andrello & Manel, 2015), which was chosen for its ability to model complex demographic scenarios using the "sim.metapopgen.monoecious" function. Twenty-two populations across the EC were included in the analysis, based on those studied by Nicolle et al. (2016). Each population was composed of seven age-classes (Beukers-Stewart, Vause, Mosley, Rossetti, & Brand, 2005). Maximal population sizes (k_0 in MetaPopGen) were inferred by multiplying the area covered by each population (Nicolle et al., 2016) with the densities estimated by Le Goff et al. (2017).

However, given the very large population sizes (10^7 to 5×10^9 individuals), each of them was divided by 1000, in order to simplify computations and maintain the relative size of each population (Supplementary Material Table 3). The effective fecundity, i.e. the number of post settlement juveniles produced by a mature adult, was set to 70 according to current knowledge of different life history traits of the great scallop (i.e. potential fecundity, fertilization rate, hatching rate, larval mortality rate, and recruit survival; see Supplementary Material Table 4 for details of the computation). When the value of a biological trait was unknown for scallops (fertilization rate, hatching rate, larval mortality and recruit survival), the mean value reported in the scientific literature for marine invertebrates was used to assess the effective fecundity. Even if some information was available on fecundity variability in the EC (Le Goff et al., 2017), the number of recruited larvae was kept homogeneous among fishing grounds. Survival was calculated according to the mortality function defined in Le Goff et al. (2017). The maximum recruitment capacity k_0 was different for each population, constant through time and limited by population size. Mean values of connectivity among stocks were implemented as proposed by Nicolle et al. (2016) and were set to be constant through time. Initial allele frequencies were assigned randomly to populations given the unknown demographic history of scallop beds in the EC. Simulations were performed for 30 replicates over a period of 4000 years, during which time sea level and hydrodynamics in the EC are supposed to be similar to present observations (Sturt, Garrow, & Bradley, 2013). Simulations considered a single locus with 13 alleles that corresponded to the mean number of alleles per locus encountered in the present data set (excluding the marker List15-13), and the mutation rate per year was set at 10^{-6} . For each simulation replicate, the population genetic structure was assessed at time $T = 4000$ years by calculating pairwise F_{ST} (Nei, 1973) using the function “fst.pairwise.monoecious” in MetaPopGen, the same weights being attributed to each population for F_{ST} calculations. All cohorts were pooled in each population to calculate pairwise F_{ST} , and these values were averaged across the 30 replicates. Sensitivity analyses were conducted for fecundity, mutation rate and population size, using Mantels test (Oksanen et al., 2018); these analyses did not reveal any influence of these parameters on pairwise F_{ST} values (results not shown). Finally, simulated and empirical genetic results were compared with a Procrustes analysis using the R package vegan (Oksanen et al., 2018); only the simulated populations that matched with the empirical sampling design (11 out of 22 simulated samples) were kept for this comparison.

Results

Within-population genetic diversity

The observed number of alleles per locus ranged from 5 to 32. An exceptionally high value of 93 was found for the marker List15-13 (Supplementary Material Table 2). Neither linkage disequilibrium nor selection pressure were detected for any locus, except for PmNH11, which showed a signal of directional selection. The markers PmNH11, PmNH70, PmNH73, PmGC05, List15-13 and List15-08b showed at least eight significant F_{IS} estimates out of 20 population samples ($F_{IS} = [0.09-1]$, $p < 0.05$) and null allele frequencies ($> 9\%$) were observed for markers PmNH70, PmNH73, PmNH11 and List15-08b (Supplementary Material Table 2). Therefore, the markers PmNH11, PmNH70, PmNH73, PmGC05, List15-13 and List15-08b were discarded from further analyses. After post-filtering and quality control, the data set comprised 895 individuals from 20 sampling sites genotyped at 13 microsatellites. The heterozygosity ($H_o = 0.50-0.57$), allelic richness ($Ar = 4.38-4.82$), and number of private alleles ($N_p = 0-2$) did not show major differences among population samples (Table 1). Multi-locus F_{IS} estimates per population, using 13 microsatellites, ranged from 0 for BSB-2016 and BSB-2012 to 0.08 for BOB-2004. After correction for multiple testing, 11 samples showed significant heterozygote deficiencies ($F_{IS} = 0.01-0.08$, $p < 0.05$). According to POWSIM, the reduced data set of 13 loci displayed the same statistical power as the original set of 19 loci ($F_{ST} = 0.002$, $\beta = 1$).

Empirical population genetic structure

The global F_{ST} estimate was low but significant ($F_{ST} = 0.0013$, $p = 0.02$). Pairwise F_{ST} ranged from 0 to 0.013 (Figure 2). Before FDR correction, the highest proportion of significant pairwise F_{ST} was found between the western-most samples from southwest England (FAL and PLY) and samples from the WEC and EEC ($F_{ST} = 0.005-0.009$, $p < 0.05$). Significant pairwise F_{ST} estimates were also observed between two EEC samples (BOS 2012, BOS 2015) and two WEC samples (MOR and BSB 2004; $F_{ST} = 0.006-0.011$, $p < 0.05$). Comparison of the Bay of Brest (BOB 2004, BOB 2015) with EEC samples (BOS 2012, BAS 2016) also showed significant differentiation ($F_{ST} = 0.007-0.008$, $p < 0.05$; Figure 2). Populations belonging to the same geographical groups did not show any significant differentiation except in the WEC, between GRA and MOR ($F_{ST} = 0.01$, $p = 0.003$). After FDR correction, two pairwise F_{ST} remained significant: GRA/MOR and FAL/GRA.

The db-RDA showed that the four groups defined by Nicolle et al. (2016): “BOB”, “WEC”, “SWE” and “EEC”, explained a weak but significant proportion of the variability of the pairwise F_{ST} (db-RDA, adjusted $R^2=0.064$, $p = 0.005$). The main differences, corresponding to variation along the first db-RDA axis ($p = 0.009$), were found between ECC and SWE on one side and WEC and BOB on the other side. The second axis (non-significant) distinguished samples from SWE and BOB from those of ECC and WEC (Figure 3.a). Moreover, the geographic coordinates of the samples also explained a significant fraction of the variance of the Hellinger-transformed genotype (RDA, adjusted $R^2 = 0.046$, $p = 0.004$). Only the first RDA axis was significant ($p = 0.005$) and underlined a gradient from the southwestern English coast to the French coast, with BOB and MOR positioned in the middle of this gradient (Figure 3.b).

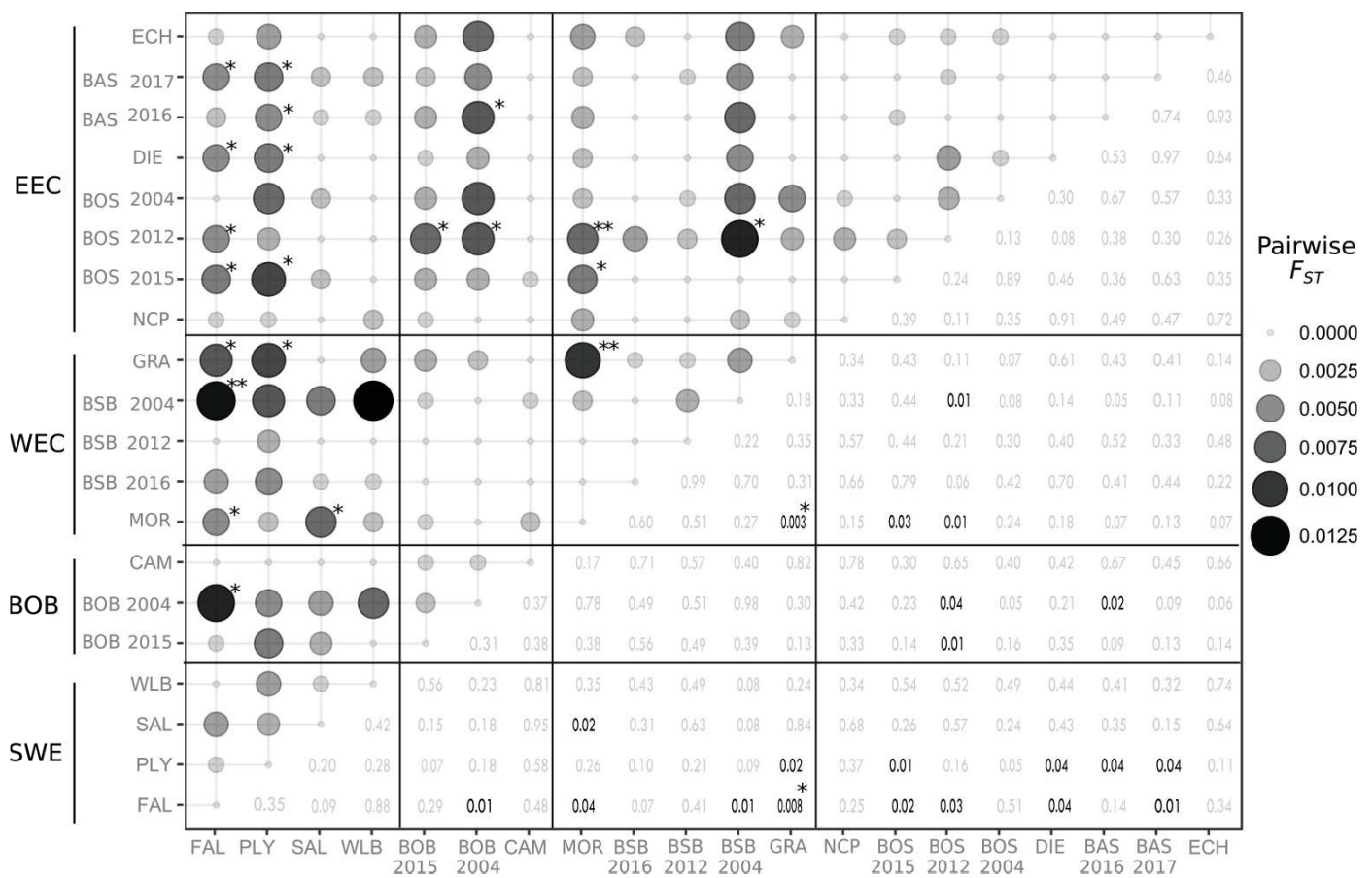


Figure 2: Above the diagonal: estimated pairwise F_{ST} , with significance tested using 10,000 permutations (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$ before FDR correction). Under the diagonal: p-values * $p < 0.05$ after FDR correction. Negatives values are set to 0.

Patterns of genetic differentiation displayed some temporal variability that was particularly obvious when comparing temporal replicates in BOS and BSB. For instance, when considering

pairwise F_{ST} before FDR correction, BOS-2004 was not differentiated from any sample, contrary to BOS-2015 that appeared different from PLY; and BOS-2012 that was different from BOB-2015, BOB-2004 and BSB-2004. The same observation applied to BSB, with BSB-2004 being the only BSB sample to show genetic differentiation (significant F_{ST} estimates in comparison to FAL and BOS-2012). Moreover, in both BSB and BOB areas, temporal replicates from 2004 were clearly more differentiated from other population samples, in contrast to other temporal replicates underlined by the PcoA (Supplementary Material Figure 1).

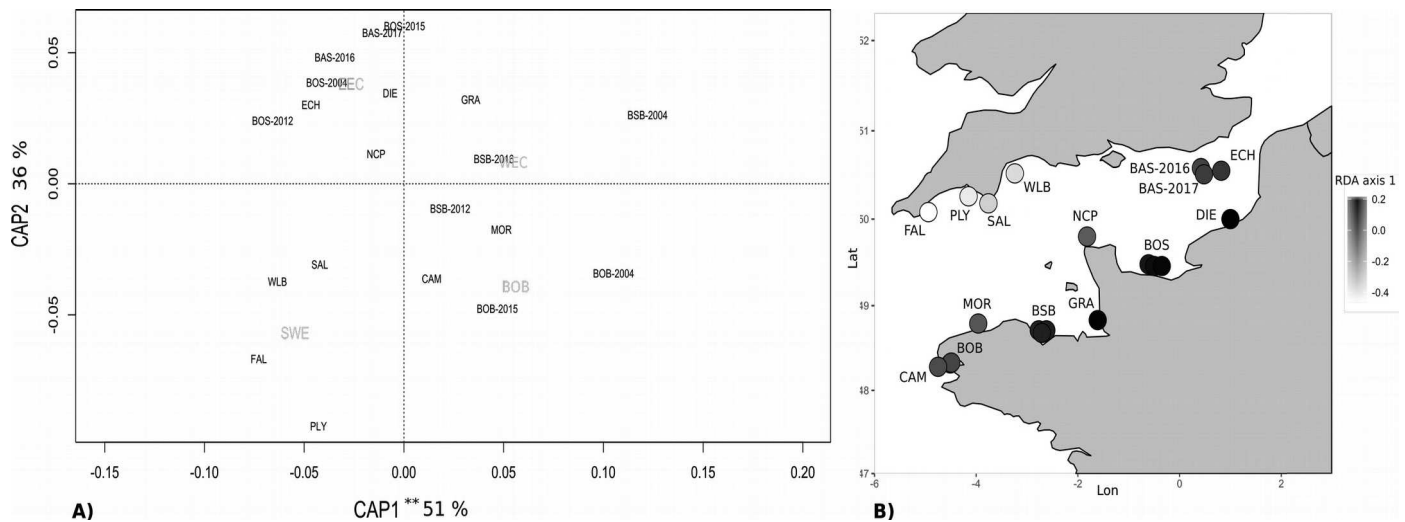


Figure 3: (a) Plot of the db-RDA on F_{ST} matrix using geographic regions (EEC: eastern English Channel, WEC: western English Channel, BOB: Bay of Brest, SWE: south western England) as explanatory variable and using Cailliez's method (** $p = 0.009$), global adjust $R^2 = 0.064$. (b) Scores of samples on axis 1 of the RDA ($p = 0.005$) constrained by the spatial coordinates of the populations (latitude and longitude) response variables are allele abundances with Hellinger transformation. Global adjust $R^2 = 0.046$.

Demo-genetic simulations

After 4000 simulated years, the global F_{ST} value ($F_{ST} = 0.0012$) did not reach equilibrium and was comparable to the global F_{ST} observed in the empirical data set (Figure 4, black solid line). The absence of equilibrium was driven by BOB, which was differentiated from all other samples because of its relatively low population size and its assumed partial isolation (mean pairwise $F_{ST} = 0.004$). Besides BOB, SWE showed the highest mean pairwise F_{ST} value. When excluding BOB, SWE reached migration-drift equilibrium ($F_{ST} = 0.0003$, Figure 4, grey dashed line) and EC nearly stabilized ($F_{ST} = 0.0003$, Figure 4, grey solid line) at 4000 years. Simulated pairwise F_{ST} values

among all populations were low and ranged from 0 to 0.005 (Figure 4). Mean pairwise F_{ST} values were higher between groups (SWE vs WEC: 6.10^{-4} , SWE vs the EEC: $4.5.10^{-4}$, and WEC vs ECC: 2.10^{-4}) than within groups ($2.10^{-5} < \text{mean pairwise } F_{ST} < 10^{-4}$; Figure 4). Simulated genetic differentiation between WEC and ECC were the lowest and were of the same order of magnitude as the mean pairwise F_{ST} found within the WEC. MOR appeared as the most genetically differentiated in the WEC. Procruste analysis between empirical and simulated pairwise F_{ST} matrix was not significant ($p = 0.52$), meaning that patterns of empirical and simulated genetic differences were not similar.

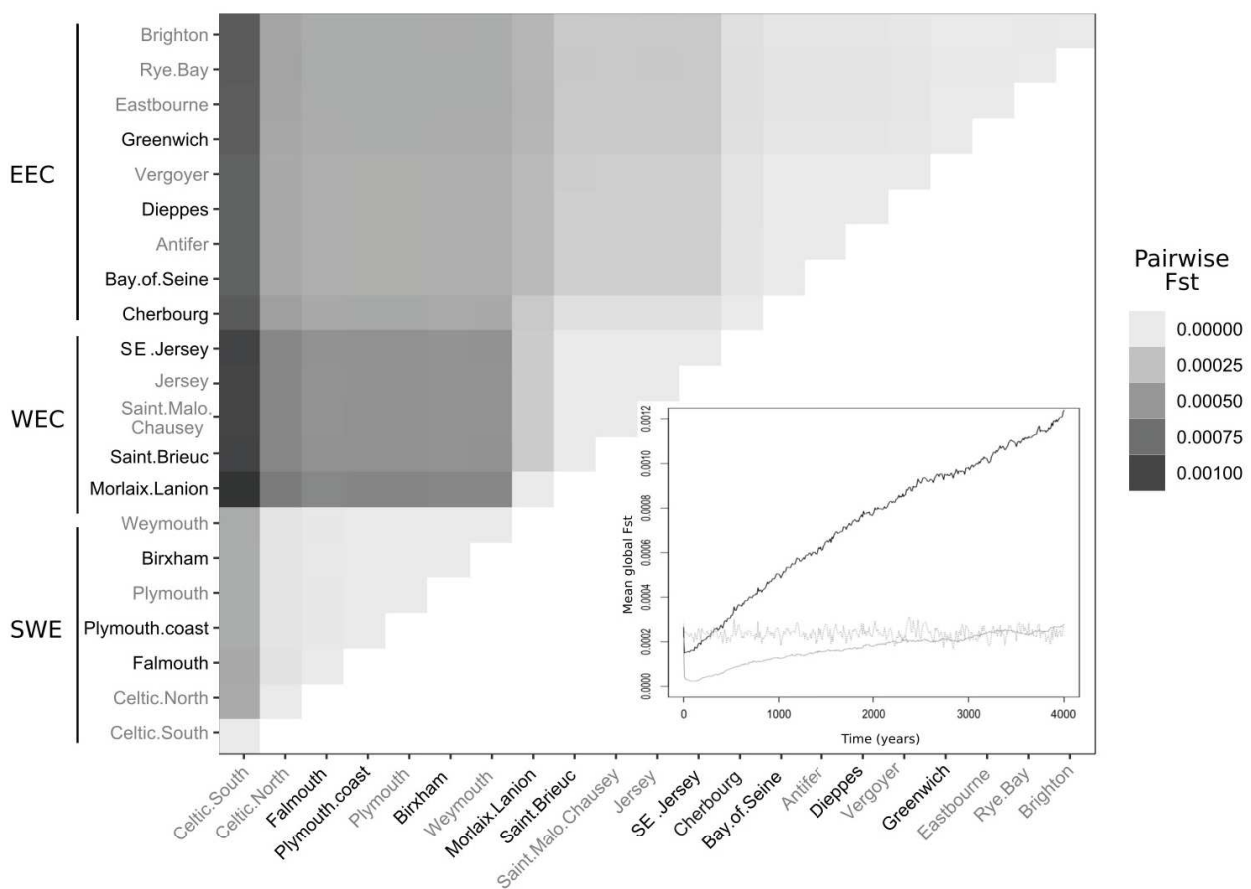


Figure 4: Pairwise F_{ST} simulated with MetaPopGen for each population used in genetic modelling (the Bay of Brest exhibited values ranging from 0.003 to 0.005, with a mean of 0.004. These high values were therefore not represented to facilitate readability). Black samples are shared between empirical and simulated sampling, grey samples are only present in simulated sampling. SWE: southwestern English coast. WEC: western English Channel. EEC: eastern English Channel. In the bottom-right corner: Evolution across time of global mean F_{ST} . Black solid line: all samples, Grey dashed line: all SWE samples and Grey solid line: all samples (SWE and Bay of Brest samples excluded).

Discussion

At the European scale, a clear genetic structure was reported between *P. maximus* samples from northern Norway to Galicia, the Norwegian populations being differentiated from the other Atlantic populations (Morvezen, Charrier, et al., 2016; Vendrami et al., 2019). At the scale of the British Isles, no significant genetic structure has previously been detected regardless of the genetic markers employed (i.e. allozymes, mtDNA, microsatellite markers, SNPs; Beaumont, Morvan, Huelvan, Lucas, & Ansell, 1993; Morvezen, Charrier, et al., 2016; Vendrami et al., 2017; Wilding, Beaumont, & Latchford, 1999), apart from in Mulroy Bay (North of Ireland), suggesting that *P. maximus* forms a single panmictic population. The genetic differentiation of Mulroy Bay could result from restricted gene flow interactions with other populations combined with the effect of a restocking program in this area (Vendrami et al., 2019). Yet, at least two genetically differentiated groups of populations in the EC have been suggested based on microsatellites (Szostek, 2015): one group including fishing grounds from Falmouth Bay to the Sussex coast, and a second group isolating Cornwall and the Bay of Seine from the rest of the EC. The present study, which combined empirical genetic data and gene flow modelling based on previously published results of larval dispersal and connectivity (Nicolle et al., 2016) led to the detection of a low but significant population genetic differentiation within the EC, and revealed different population structure patterns compared to those previously reported (Morvezen, Charrier, et al., 2016; Szostek, 2015).

Population genetic structure

A weak population genetic differentiation was observed within the EC between the southwestern English (SWE) coast and the rest of the EC, as underlined by pairwise F_{ST} estimates and the results of the RDA. This result is congruent with the larval dispersal model from Nicolle et al. (2016) which showed a lack of larval connectivity between SWE and the rest of the EC. The same pattern was depicted for the brittlestar *Ophiothrix fragilis* in the EC (Lefebvre, Ellien, Davoult, Thiébaud, & Salomon, 2003). In particular, higher pairwise F_{ST} estimates were observed in the present study between SWE samples located west of Start Point (FAL, PLY) and the rest of EC samples, in comparison to the samples in the vicinity or at the east of Start Point (SAL, WLB), that were less differentiated from EC samples. This structure may be due to a reduction of gene flow in the vicinity of Start Point, that may be induced by hydrodynamic features, as has been suggested for blue mussels *Mytilus sp.* (Gilg & Hibleish, 2003). However, a lack of empirical genetic

differentiation between samples west of Start Point (FAL, PLY) and those in the vicinity or east of Start Point (SAL, WLB) and the sampling design did not allow for a rigorous exploration of this potential restriction of gene flow. Furthermore, simulations did not show any population genetic structure in this area, and this result could be explained by three hypotheses: (i) an incorrect estimation of population sizes leading to an over-representation of populations east of Start Point, (ii) the non-inclusion of populations from North Cornwall in simulations, that could affect the genetic diversity of samples between Land's End and Start Point, and (iii) limited ability of the biophysical model to properly simulate larval dispersal due to the complex nearshore hydrodynamics. The low empirical genetic differentiation observed between samples located east of Start Point and EEC is likely due to gene flow between these two areas, as well as a large N_e . As reported by Nicolle et al., (2016), small populations of scallop along the southern English coast that are not considered as major scallop beds could behave as relay populations and contribute to gene flow between SWE and EEC. Szostek (2015) also suggested that larvae could be advected eastwards from Lyme Bay to EEC. It appears that even in a species with a high potential for larval dispersal and which displays recent divergence times (i.e since the last glacial maximum; Vendrami et al., 2019), a weak fine scale genetic differentiation between west Start Point and the rest of the EC can be identified with a refined sampling as performed in the present study. Given the genetic differentiation observed to the west of Start Point, this area should probably be considered as a distinct management unit in the UK management policy.

The tip of Brittany is known to act as a barrier to larval dispersal (Ayata, Lazure, & Thiébaud, 2010), and many marine species with a larval dispersal phase are genetically structured between the northern and southern sides of this region (Couceiro, Robuchon, Destombe, & Valero, 2013; Jolly, Viard, Gentil, Thiébaud, & Jollivet, 2006). In particular, isolation between scallops from BOB and those from the EC is supported by simulations conducted in the present study on the basis of larval dispersal modelling (Nicolle et al., 2016), as well as by previous empirical population genetic data (Morvezen, Charrier, et al., 2016). In Morvezen, Charrier, et al. (2016), the Bay of Brest was significantly differentiated from both the WEC (Bay of Saint Brieu; $F_{ST} = 0.0061$, $p < 0.05$) and the EEC (Bay of Seine; $F_{ST} = 0.009$, $p < 0.001$). In the present study, relatively high F_{ST} estimates ($F_{ST} = 0.003 - 0.008$) were recorded between BOB and the EEC. However, empirical data did not show any significant genetic differentiation between the Bay of Brest and either the Bay of Saint Brieu or the Bay of Seine after FDR correction. A refined sampling design in the vicinity of the tip of Brittany combined with fine scale larval dispersal modelling seems required to better understand possible restrictions to larval connectivity that may isolate the Bay of Brest from the Ushant Sea and the Western English Channel.

Empirical pairwise F_{ST} comparisons suggested only a weak genetic structure along the French coast of the EC, between the western and the eastern basins. In addition, db-RDA results highlighting a weak but significant structure between WEC and EEC, that are considered as two different systems in terms of biotic and abiotic characteristics (Dauvin, 2012). Significant genetic structure was reported for the slipper limpet *Crepidula fornicata* either side of the Cotentin Peninsula (Dupont, Ellien, & Viard, 2007). Even if the Cotentin Peninsula behaves as a physical barrier limiting larval dispersal in *P. maximus* (Nicolle et al., 2013, 2016), low genetic drift due to high effective population sizes could increase the time needed for genetic divergence between WEC and EEC and maintain the two regions far from migration-drift equilibrium. In addition, demogenetic simulations revealed that even when equilibrium is nearly reached, pairwise F_{ST} remained relatively low. However, the magnitude of F_{ST} should be interpreted carefully due to potential overestimation of the number of breeders implemented in the simulations and the uncertainty linked to initial allele frequencies.

In the WEC, the presence of important permanent gyres in the Normano-Breton Gulf region could affect larval transport, with gyres induced by capes acting as larval retention systems while gyres around islands acting as dissemination systems (Ménésguen & Gohin, 2006). Larval connectivity is therefore expected to be elevated within the Normano-Breton Gulf and, for instance, no genetic structure was detected for the slipper limpet *Crepidula fornicata* (Viard, Ellien, & Dupont, 2006). Conversely, the presence of retention zones generated by shoals and gyres around capes (Ménésguen & Gohin, 2006) could help isolate the Normano-Breton Gulf from the rest of the WEC. This reduction in gene flow between western and eastern parts of the WEC may explain the significant genetic differentiation observed between the two most distant samples of the WEC (MOX vs. GRA; Supplementary Material Figure 1), a result supported by both empirical and simulated data.

In the EEC, the Bay of Seine did not appear differentiated from other samples located in the EEC, with either empirical or simulated data, in contrast to the results reported by Szostek (2015). Although the Bay of Seine has a mean retention rate of around 50% for *P. maximus*, larvae can disperse to the central EEC or eastward through the coastal river, with the magnitude of larval export depending on the hydroclimatic conditions, particularly the wind (Nicolle et al., 2013, 2016). Similarly, cross-channel gene flow and larval dispersal within the EEC were observed for the polychaete *Pectinaria koreni* with in situ observations (Lagadeuc, 1992), larval dispersal modelling (Ellien, Thiébaud, Dumas, Salomon, & Nival, 2004) and population genetic studies (Jolly et al., 2009).

Temporal genetic variation

Various sources of errors, such as genotyping errors, non-random sampling and varying allele frequencies between cohorts could lead to confounding results in a context of weak structuring (Knutsen et al., 2011; Waples, 1998). As reported by Knutsen et al. (2011), even if samples do belong to the same panmictic unit, sampling different families could lead to undefined genetic structure that could affect the spatial signal of genetic differentiation. Therefore assessing the temporal stability of genetic structure patterns by temporally replicating samples is of major importance to identify population units that are biologically meaningful (Dannewitz et al., 2005; Reiss et al., 2009). Comparisons of temporal replicates within the same site (BOB, BSB or BOS) did not show any significant differentiation. However, temporal replicates from BOB, BSB and BOS, and particularly BOB-2004 and BSB-2004, displayed temporal variability in spatial structuring patterns (eg BSB-2004/FAL: $F_{ST} = 0.01$; BSB-2012/FAL: $F_{ST} = 0.0004$; BSB-2016/FAL: $F_{ST} = 0.004$). Temporal genetic variability across cohorts is observed in many species of marine invertebrates (e.g. Calderón, Pita, Brusciotti, Palacín, & Turon, 2012; Jolly, Thiébaud, Guyard, Gentil, & Jollivet, 2014). Marine invertebrates can display unstructured genetic variability at small spatio-temporal scales, a pattern known as chaotic genetic patchiness (CGP) (Hedgecock & Pudovkin, 2011). Chaotic Genetic Patchiness can result from a strong variance in reproductive success (sweepstake hypotheses; Hedgecock & Pudovkin, 2011) associated with collective larval dispersal (Broquet, Viard, & Yearsley, 2013). The sampling scheme used in the present study did not allow any conclusions about possible CGP in *P. maximus* to be drawn. However, simulations of larval dispersal suggested that temporal fluctuations in hydrodynamic conditions during the scallop spawning period may result in the settlement of larval pools of different origins in the same area, which could contribute to CGP (Nicolle et al., 2013, 2016). Alternatively, temporal variability in structuring patterns might also reflect the increased chance of sampling bias in assessing populations with weak genetic structure (Waples, 1998).

Implications for fisheries management

The results presented here provided novel information about the genetic structure of great scallop populations in the EC. In the presence of migration-drift disequilibrium, obtaining a clear delineation of populations appears particularly challenging (Waples & Gaggiotti, 2006). While the identification of genetic stocks is crucial for the sustainable management of exploited species

(Carvalho & Hauser, 1994), it seems important in a management context to make the distinction between gene flow and larval dispersal, i.e. between genetic and demographic connectivity. The lack of strong genetic differentiation between the WEC and EEC depicted by both empirical and simulated data seems to result from few gene flow across the EC that would be sufficient to homogenize the genetic structure and/or low genetic drift combined with recent population divergence. However, it is unlikely that the number of effective migrants contributing to the genetic homogeneity across the EC would be enough to maintain demographic connectivity between the EEC and WEC (*sensu* Lowe & Allendorf, 2010), supporting the need for different management strategies. Genetic modelling showed that the population genetic structure could be weak even if *P. maximus* populations had been completely isolated for several thousand years: for instance, pairwise F_{ST} values between SWE and other EC sites were low (0.0004 – 0.001). The signal of weak genetic differentiation, through empirical and simulations results, could therefore suggest a complete isolation of scallop beds between the southwestern coast of England and the French coastline.

It would be relevant to assess a genetic differentiation threshold for which demographically independent management units can be predicted as proposed by Palsboll, Berube, & Allendorf (2007). In the present study, the application of such a threshold for the delimitation of management units was hampered by temporal variability in empirical F_{ST} estimates and uncertainty in the magnitude of simulated F_{ST} . However, demo-genetic modelling clearly illustrated that a weak neutral genetic structure could be observed between the main exploited scallop beds located along the northern Brittany coast. For instance, Morlaix appeared isolated in terms of gene flow and larval dispersal, underlining the need for managing this scallop bed independently from surrounding beds, to ensure the sustainability of the local fishery. Overall, at least five management units should be considered separately for scallop fisheries in the EC: EEC, SWE, Normano-Breton Gulf, Morlaix and the Bay of Brest. In addition, as already stressed by Nicolle et al., 2016 and given lack of genetic structure observed for instance in the EEC, global management should be applied to evolve through transnational regulatory policy.

Coupling a bio-physical and genetic model to an empirical genetic data set is a promising approach to uncover structuring patterns among weakly differentiated populations (Foster et al., 2012), as it could help in (1) defining sampling strategies for population genetic studies, but also (2) setting up independent management strategies for populations where strong evidence of demographic and genetic isolation is found. Nevertheless, challenging issues remain to be addressed, such as the implementation of realistic biological parameters in demo-genetic modelling.

Finally, recent studies emphasized the existence of local adaptation among marine species displaying a highly dispersive life stage (Conover et al., 2006, Sanford and Kelly, 2011). The adaptative value of phenotypic variation is of primary interest in a context of fisheries management. In the EC, variation in growth and reproductive traits are known in *P. maximus* either side of the Cotentin Peninsula (Chauvaud et al., 2012; Lubet, Devauchelle, Muzellec, Paulet, & Dao, 1995). In addition, common garden experiments using scallops from the Bay of Saint Brieuc and the Bay of Brest showed conservation of their reproductive characteristics, suggesting at least a partial genetic basis for reproductive traits (Cochard & Devauchelle, 1993). Based on the phenotypic differentiation and weak signal of genetic structure, it is possible that *P. maximus* populations may form distinct entities, possibly involving local adaptation despite gene flow. Such adaptive phenotypic variation should be considered in fisheries management strategies to ensure the long-term persistence of exploited populations and the sustainability of the scallop fisheries.

Conclusion and perspectives

Multidisciplinary approaches are crucial to assess population delineation in a context of low and chaotic genetic structure. By coupling bio-physical and genetic modelling approaches and empirical genetic data obtained from an extensive spatio-temporal sampling, the genetic differentiation of the *P. maximus* populations located along the South-western coast of England was explored, and weak genetic differentiation were assumed for the Bay of Brest, and between WEC and EEC. Nevertheless, temporal variability should be further explored, and the hypothesis of chaotic genetic patchiness should be investigated. A hierarchical sampling among cohorts across multiple years would be particularly relevant to address the effect of inter-annual genetic variability in a context of weak genetic structure (see for example (Morvezen, Boudry, Laroche, & Charrier, 2016), in the context of *P. maximus* population enhancement). Finally, local adaptation processes among main fishing grounds of the EC should be investigated, given phenotype variation for which genetic determinism is assumed. Future fine scale population genetic studies dealing with stock management and combining multiple approaches appeared necessary for future management support.

Acknowledgements

W. Handal was funded by a French doctoral research grant from the region Bretagne (50%) and the Université de Bretagne Occidentale (50%). The authors thank all people involved in sampling: Dominique Thomas, Victor Bouvard, Catherine Paul, Laurence Hegronmace, Ghislaine Hervieu, Olivier Gallet, André le Gall, Pascal Delacourt, Bocher Gilles, Yves Verin, Dorothé Vincent, Rachid Amara, Desit Dominique, Rocher Guy, Jimmy Montreuil, Guy Montreuil, Kevin Webber, the Comité Départemental des Pêches Maritimes et des Elevages Marins du Finistère, the Comité Régional des Pêches Maritimes et des Elevages Marins de Normandie, the Parc naturel marin d'Iroise the diving service from the Station Biologique de Roscoff and Falfish.

References

- Andrello, M., & Manel, S. (2015). MetaPopGen: an R package to simulate population genetics in large size metapopulations. *Molecular Ecology Resources*, 15(5), 1153-1162.
- Antao, T., Lopes, A., Lopes, R. J., Beja-Pereira, A., & Luikart, G. (2008). LOSITAN: A workbench to detect molecular adaptation based on a Fst-outlier method. *BMC Bioinformatics*, 9(1), 323.
- Ayata, S.-D., Lazure, P., & Thiébaud, É. (2010). How does the connectivity between populations mediate range limits of marine invertebrates? A case study of larval dispersal between the Bay of Biscay and the English Channel (North-East Atlantic). *Progress in Oceanography*, 87(1-4), 18-36.
- Beaumont, A. R., Morvan, C., Huelvan, S., Lucas, A., & Ansell, A. D. (1993). Genetics of indigenous and transplanted populations of *Pecten maximus*: no evidence for the existence of separate stocks. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 169(1), 77-88.
- Belkhir, K., Borsa, P., Goudet, J., Chikhi, L., & Bonhomme, F. (1996-2004). GENETIX logiciel sous Windows™ pour la génétique des populations. Laboratoire Génome, Populations, Interactions CNRS UMR 5000, Université de Montpellier II, Montpellier (France)
- Benjamini, Y., & Yekutieli, D. (2001). The control of the false discovery rate in multiple testing under dependency. *The Annals of Statistics*, 29(4), 1165-1188.
- Beukers-Stewart, B., Vause, B., Mosley, M., Rossetti, H., & Brand, A. (2005). Benefits of closed area protection for a population of scallops. *Marine Ecology Progress Series*, 298, 189-204.
- Bilodeau, A. L., Felder, D. L., & Neigel, J. E. (2005). Population structure at two geographic scales in the burrowing crustacean callichirus islagrande (*decapoda, thalassinidea*): historical and contemporary barriers to planktonic dispersal. *Evolution*, 59(10), 2125-2138.
- Broquet, T., Viard, F., & Yearsley, J. M. (2013). Genetic drift and collective dispersal can result in chaotic genetic patchiness. *Evolution*, 67(6), 1660-1675.
- Brownstein, M. J., Carpten, J., & Smith, J. (1996). Modulation of non-templated nucleotide addition by Taq DNA Polymerase: Primer modifications that facilitate genotyping. *BioTechniques*, 20(6), 1004-1010
- Calderón, I., Pita, L., Brusciotti, S., Palacín, C., & Turon, X. (2012). Time and space: genetic structure of the cohorts of the common sea urchin *Paracentrotus lividus* in Western

- Mediterranean. *Marine Biology*, 159(1), 187-197.
- Carvalho, G. R., & Hauser, L. (1994). Molecular genetics and the stock concept in fisheries. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 4(3), 326-350.
- Charrier, G., Morvezen, R., Calves, I., & Laroche, J. (2012). Development of new microsatellite markers derived from expressed sequence tags for the great scallop (*Pecten maximus*). *Conservation Genetics Resources*, 4(4), 931-934.
- Chauvaud, L., Patry, Y., Jolivet, A., Cam, E., Le Goff, C., Strand, Ø., Charrier, G., Thébault, J., Lazure, P., Gotthard, K., and Clavier, J. (2012). Variation in size and growth of the great scallop *Pecten maximus* along a latitudinal gradient. *PLoS ONE*, 7(5), e37717. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0037717>
- Cochard, J. C., & Devauchelle, N. (1993). Spawning, fecundity and larval survival and growth in relation to controlled conditioning in native and transplanted populations of *Pecten maximus* (L.): evidence for the existence of separate stocks. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 169(1), 41-56.
- Coombs, J. A., Letcher, B. H., & Nislow, K. H. (2008). Create: a software to create input files from diploid genotypic data for 52 genetic software programs. *Molecular Ecology Resources*, 8(3), 578-580.
- Couceiro, L., Robuchon, M., Destombe, C., & Valero, M. (2013). Management and conservation of the kelp species *Laminaria digitata* : using genetic tools to explore the potential exporting role of the MPA “ Parc naturel marin d’Iroise ”. *Aquatic Living Resources*, 26(2), 197-205.
- Cowen, R. K., & Sponaugle, S. (2009). Larval dispersal and marine population connectivity. *Annual Review of Marine Science*, 1(1), 443-466.
- Dannewitz, J., Maes, G. E., Johansson, L., Wickstrom, H., Volckaert, F. A. M., & Jarvi, T. (2005). Panmixia in the European eel: a matter of time... *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1568), 1129-1137.
- De Meeûs, T., Guegan, J.-F., & Teriokhin, A. T. (2009). MultiTest V.1.2, a program to binomially combine independent tests and performance comparison with other related methods on proportional data. *BMC Bioinformatics*, 10(1), 443.
- Dauvin, J.C. (2012) Are the eastern and western basins of the English Channel two separate ecosystems? *Marine Pollution Bulletin* 64, 463–471.
- Duncan, P. F., Brand, A. R., Strand, Ø., & Foucher, E. (2016). The European scallop fisheries for *Pecten maximus*, *Aequipecten opercularis*, *Chlamys islandica*, and *Mimachlamys varia*. In *Developments in Aquaculture and Fisheries Science* (Vol. 40, pp. 781-858). Elsevier.
- Dupont, L., Ellien, C., & Viard, F. (2007). Limits to gene flow in the slipper limpet *Crepidula fornicata* as revealed by microsatellite data and a larval dispersal model. *Marine Ecology Progress Series*, 349, 125-138.
- Ellien, C., Thiébaud, E., Dumas, F., Salomon, J.-C., & Nival, P. (2004). A modelling study of the respective role of hydrodynamic processes and larval mortality on larval dispersal and recruitment of benthic invertebrates: example of *Pectinaria koreni* (Annelida: Polychaeta) in the Bay of Seine (English Channel). *Journal of Plankton Research*, 26(2), 117-132.
- Elliott, E. M., & Holden, J. (2017). *UK Sea Fisheries Statistics 2017*. 174.
- Foster, N. L., Paris, C. B., Kool, J. T., Baums, I. B., Stevens, J. R., Sanchez, J. A., Bastidas, C., Agudelo, C., Bush, P., Day, O., Ferrari, R., Gonzalez, P., Gore, S., Guppy, R., McCartney, M. A., McCoy, C., Mendes, J., Srinivasan, A., Steiner, S., Vermeij, M. J. A., Weil, E., & Mumby, P. J. (2012). Connectivity of Caribbean coral populations: complementary insights from empirical and modelled gene flow. *Molecular Ecology*, 21(5), 1143-1157.
- Galindo, H. M., Olson, D. B., & Palumbi, S. R. (2006). Seascape genetics: a coupled oceanographic-genetic model predicts population structure of Caribbean corals. *Current Biology*, 16(16), 1622-1626.
- Gilg, M. R., & Hibleish, T. J. (2003). Patterns of larval dispersal and their effect on the maintenance

- of a blue mussel hybrid zone in southwestern England. *Evolution*, 57, 1061-1077.
- Goudet, J. (1995). FSTAT (Version 1.2): A computer program to calculate F-Statistics. *Journal of Heredity*, 86(6), 485-486.
- Hedgecock, D., & Pudovkin, A. I. (2011). Sweepstakes reproductive success in highly fecund marine fish and shellfish: a review and commentary. *Bulletin of Marine Science*, 87(4), 971-1002.
- Howarth, L. M., & Stewart, B. D. (2014). The dredge fishery for scallops in the United Kingdom (UK): Effects on marine ecosystems and proposals for future management. Report to the Sustainable Inshore Fisheries Trust. *Marine Ecosystem Management* (No. 5) (p. 54). University of York, UK.
- Jolly, M. T., Guyard, P., Ellien, C., Gentil, F., Viard, F., Thiébaud, E., & Jollivet, D. (2009). Population genetics and hydrodynamic modeling of larval dispersal dissociate contemporary patterns of connectivity from historical expansion into European shelf seas in the polychaete *Pectinaria koreni*. *Limnology and Oceanography*, 54(6), 2089-2106.
- Jolly, M. T., Thiébaud, E., Guyard, P., Gentil, F., & Jollivet, D. (2014). Meso-scale hydrodynamic and reproductive asynchrony affects the source-sink metapopulation structure of the coastal polychaete *Pectinaria koreni*. *Marine Biology*, 161(2), 367-382.
- Jolly, M. T., Viard, F., Gentil, F., Thiébaud, E., & Jollivet, D. (2006). Comparative phylogeography of two coastal polychaete tubeworms in the Northeast Atlantic supports shared history and vicariant events: Comparative phylogeography of coastal tubeworms. *Molecular Ecology*, 15(7), 1841-1855.
- Kalinowski, S. T., & Taper, M. L. (2006). Maximum likelihood estimation of the frequency of null alleles at microsatellite loci. *Conservation Genetics*, 7(6), 991-995.
- Kamvar, Z. N., Brooks, J. C., & Grünwald, N. J. (2015). Novel R tools for analysis of genome-wide population genetic data with emphasis on clonality. *Frontiers in Genetics*, 6, 208.
- Knutsen, H., Olsen, E. M., Jorde, P. E., Espeland, S. H., André, C., & Stenseth, N. C. (2011). Are low but statistically significant levels of genetic differentiation in marine fishes 'biologically meaningful'? A case study of coastal Atlantic cod. *Molecular Ecology*, 20(4), 768-783.
- Lagadeuc, Y. (1992). Transport larvaire en Manche. Exemple de *Pectinaria koreni* (Malmgen), annélide polychète, en Baie de Seine. *Oceanologica Acta*, 15(4), 383-395.
- Le Goff, C., Lavaud, R., Cugier, P., Jean, F., Flye-Sainte-Marie, J., Foucher, E., Desroy, N., Fifas, S., Foveau, A. (2017). A coupled biophysical model for the distribution of the great scallop *Pecten maximus* in the English Channel. *Journal of Marine Systems*, 167, 55-67.
- Les filières pêche et aquaculture Bilan 217. 2018. Données et bilans de FranceAgrimer.
- Lefebvre, A., Ellien, C., Davoult, D., Thiébaud, E., & Salomon, J. . (2003). Pelagic dispersal of the brittle-star *Ophiothrix fragilis* larvae in a megatidal area (English Channel, France) examined using an advection/diffusion model. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 57(3), 421-433.
- Legendre, P., & Anderson, M. J. (1999). Distance-based redundancy analysis: testing multispecies responses in multifactorial ecological experiments. *Ecological Monographs*, 69(1), 1-24.
- Legendre, P., & Gallagher, E. D. (2001). Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 129(2), 271-280.
- Lowe, W. H., & Allendorf, F. W. (2010). What can genetics tell us about population connectivity?: genetic and demographic connectivity. *Molecular Ecology*, 19(15), 3038-3051.
- Lubet, P., Devauchelle, N., Muzellec, M. L., Paulet, Y. M., & Dao, J. C. (1995). Reproduction of *Pecten maximus* from different fisheries areas Rade de Brest, Baie de St Brieuc, Baie de Seine. *Fisheries, Biology and Aquaculture of Pectinids*, 8, 22-29.
- Marmur, J., & Doty, P. (1962). Determination of the base composition of deoxyribonucleic acid from its thermal denaturation temperature. *Journal of Molecular Biology*, 5(1), 109-118.
- Ménesguen, A., & Gohin, F. (2006). Observation and modelling of natural retention structures in the

- English Channel. *Journal of Marine Systems*, 63(3-4), 244-256.
- Morvezen, R., Boudry, P., Laroche, J., & Charrier, G. (2016). Stock enhancement or sea ranching? Insights from monitoring the genetic diversity, relatedness and effective population size in a seeded great scallop population (*Pecten maximus*). *Heredity*, 117(3), 142-148.
- Morvezen, R., Charrier, G., Boudry, P., Chauvaud, L., Breton, F., Strand, Ø., & Laroche, J. (2016). Genetic structure of a commercially exploited bivalve, the great scallop *Pecten maximus*, along the European coasts. *Conservation Genetics*, 17(1), 57-67.
- Morvezen, R., Cornette, F., Charrier, G., Guinand, B., Lapègue, S., Boudry, P., & Laroche, J. (2013). Multiplex PCR sets of novel microsatellite loci for the great scallop *Pecten maximus* and their application in parentage assignment. *Aquatic Living Resources*, 26(3), 207-213.
- Nei, M. (1973). Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 70(12), 3321-3323.
- Nicolle, A., Dumas, F., Foveau, A., Foucher, E., & Thiébaud, E. (2013). Modelling larval dispersal of the king scallop (*Pecten maximus*) in the English Channel: examples from the bay of Saint-Brieuc and the Bay of Seine. *Ocean Dynamics*, 63(6), 661-678.
- Nicolle, A., Moitié, R., Ogor, J., Dumas, F., Foveau, A., Foucher, E., & Thiébaud, E. (2016). Modelling larval dispersal of *Pecten maximus* in the English Channel: a tool for the spatial management of the stocks. *ICES Journal of Marine Science: Journal Du Conseil*, fsw207. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsw207>
- Oksanen, J., Blanchet, G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlenn, D., Minchin P. R., O'Hara R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Henry M. H., Stevens, M. H., Szoecs, E., and Wagner, H. 2018. vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5-3. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Palsboll, P., Berube, M., & Allendorf, F. (2007). Identification of management units using population genetic data. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(1), 11-16.
- Paradis, E., & Schliep, K. (2018). ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. *Bioinformatics*, 35, 526-528.
- Purcell, J. F. ., Cowen, R. K., Hughes, C. R., & Williams, D. A. (2006). Weak genetic structure indicates strong dispersal limits: a tale of two coral reef fish. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1593), 1483-1490.
- Reiss, H., Hoarau, G., Dickey-Collas, M., & Wolff, W. J. (2009). Genetic population structure of marine fish: mismatch between biological and fisheries management units. *Fish and Fisheries*, 10(4), 361-395.
- Rousset, F. (2008). genepop'007: a complete re-implementation of the genepop software for Windows and Linux. *Molecular Ecology Resources*, 8(1), 103-106.
- Ryman, N., Palm, S., André, C., Carvalho, G. R., Dahlgren, T. G., Jorde, P. E., Laikre, L., Larsson, L. C., Palmé, A., & Ruzzante, D. E. (2006). Power for detecting genetic divergence: differences between statistical methods and marker loci. *Molecular Ecology*, 15(8), 2031-2045.
- Sanford, E., & Kelly, M. W. (2011). Local adaptation in marine invertebrates. *Annual Review of Marine Science*, 3(1), 509-535.
- Schuelke, M. (2000). An economic method for the fluorescent labeling of PCR fragments. *Nature Biotechnology*, 18(2), 233-234.
- Selkoe, K. A., Henzler, C. M., & Gaines, S. D. (2008). Seascape genetics and the spatial ecology of marine populations. *Fish and Fisheries*, 9(4), 363-377.
- Sturt, F., Garrow, D., & Bradley, S. (2013). New models of North West European Holocene palaeogeography and inundation. *Journal of Archaeological Science*, 40(11), 3963-3976.
- Szostek, C. L. (2015). Population characteristics and environmental interactions of the king scallop fishery in the English Channel. (PhD thesis). Bangor University, Wales.
- Vendrami, D. L. J., Telesca, L., Weigand, H., Weiss, M., Fawcett, K., Lehman, K., Clark, M. S.,

- Leese, F., McMinn, C., Moore, H., & Hoffman, J. I. (2017). RAD sequencing resolves fine-scale population structure in a benthic invertebrate: implications for understanding phenotypic plasticity. *Royal Society Open Science*, 4(2), 160548.
- Vendrami, D. L. J., De Noia, M., Telesca, L., Handal, W., Charrier, G., Boudry, P., Eberhart-Philips, L., & Hoffman, J. I. (2019). RAD sequencing sheds new light on the genetic structure and local adaptation of European scallops and resolves their demographic histories. *Scientific Reports*, 9(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-019-43939-4>
- Viard, F., Ellien, C., & Dupont, L. (2006). Dispersal ability and invasion success of *Crepidula fornicata* in a single gulf: insights from genetic markers and larval-dispersal model. *Helgoland Marine Research*, 60(2), 144-152.
- Waples, R. S. (1998). Separating the wheat from the chaff: patterns of genetic differentiation in high gene flow species. *Journal of Heredity*, 89(5), 438-450.
- Waples, Robin S., & Gaggiotti, O. (2006). What is a population? An empirical evaluation of some genetic methods for identifying the number of gene pools and their degree of connectivity. *Molecular Ecology*, 15(6), 1419-1439.
- Watts, P. C., Mallanaphy, P. J., Mccarthy, C., Beukers-Stewart, B. D., Mosley, M. W. J., Brand, A. R., & Saccheri, I. J. (2005). Polymorphic microsatellite loci isolated from the great scallop, *Pecten maximus* (Bivalvia: Pectinidae). *Molecular Ecology Notes*, 5(4), 902-904.
- Weir, B. S., & Cockerham, C. C. (1984). Estimating F-Statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, 38(6), 1358.
- Whitlock, M. C., & Mccauley, D. E. (1998). Indirect measures of gene flow and migration: $F_{ST} \approx 1/(4Nm+1)$. *Heredity*, 82(2), 9.
- Wilding, C. S., Beaumont, A. R., & Latchford, J. W. (1999). Are *Pecten maximus* and *Pecten jacobaeus* different species? *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 4.

Supplementary material

The following supplementary material contains information about: (i) loci used in the present study (table 1), (ii) genetic diversity per loci and per sample (table2), and (iii) biological parameters implemented in genetic modelling (table 3, table 4).

Supplementary material table 1: List of loci dispatched in three panels, with their assigned fluorochrome and primer sequences. Range of sizes: range of observed alleles. Pig-tail: whether a Pig-tail was used or not (No effect of Pig tail on stuttering was observed for PmNH73 and List15-008b). Tm: melting temperature, assessed according to Marmur & Doty (1962). Cycles: Number of PCR cycles applied. [R]: Reverse concentration of the reverse primer, [MgCl₂]: MgCl₂ concentration in the PCR.

Locus	Panel	Fluorochrome	Primers	range of sizes	Pig tail	Tm	Cycles	[R]	MgCl ₂
PmRM002	P1	PET	F: GTGACAAATGTGCCACCTGC R: CGTCGAGGGAAAAGTGAAGT	79-175	Yes	57,3	35	0,2	1,5
PmNH59	P1	YY	F:CGAAGGTTTGTGCTGTGAATC R:CCAGCAATGACATCCGATCG	260-300	Yes	57,9	35	0,2	1,5
PmNH60	P1	FAM	F:TTGTACAAATGTGGCGTGG R:TCTACTCTGGCAGATCATGGG	175-216	Yes	55,9	35	0,2	1,5
PmNH62	P1	PET	F:GGGACCACTGTAACAATGTG R:GCGTGACAGTCGACCATTTC	240-290	No	57,9	35	0,2	1,5
PmNH70	P1	YY	F:AGTTGTGCTATTGAATGGGAAC R:ATGCACTGCTGTCCACTTC	114-162	Yes	56,5	45	0,2	2
PmNH73	P1	DO	F:CATAGCGATGCAGGACAAGG R: ATCCAATGTCTGCCGTCTG	203-253	Yes	57,3	40	0,2	1,5
PmNH11	P2	FAM	F: GCCATGGTCGAAATCACC R: CAAACGCGCCAAGTCTACG	289-321	No	58,8	45	0,2	2
PmNH23	P2	YY	F:AAATGCCGTCAGCTTTTACG R:ACTGTACAAATCGGCCACG	238-283	No	54,5	40	0,2	2
LIST15-013	P2	M-13 Black	F:AATGATTTTCTGCTGTGCCG R:AATATCTCAACAAGCGACC	259-523	No	52,4	40	0,2	2
PmGC05	P2	PET	F: AATTGTACTTTCAATCATAAACTGAG R: ACAGTAATCTAGGAAACACAATG	200-280	Yes	55,3	35	0,2	2
PmRM053	P2	PET	F: CCTTGTGACATGACGCTCTG R: GGAACGCAACCGATTAGAAG	151-179	No	57,3	35	0,2	1,5
PmRM057	P2	DO	F: GGGCTCATTTGTGCATAGT R: ATGGTTAGGTGAGACGCCAT	120-192	No	57,3	35	0,2	1,5
PmRM072	P2	FAM	F: GGCATTGCAGAGACCTATCC R: TCAATCGATCGCTAATCACTACA	102-158	Yes	57,1	35	0,2	2
LIST15-004	P3	M-13 Black	F:TCCCTTTGATTGAGTTTGTG R:ATGATTTGGAATCGGCTTTG	310-350	No	53,2	35	0,2	2
LIST15-005	P3	PET	F:CAATAGTTCGTTACGCGGCG R:CTCTGGATGCTTGTGAGGG	260-329	Yes	59,4	35	0,1	1,5
LIST15-008b	P3	M-13 Blue	F:CTCTCACTTCCACTGTTGACC R:TGTTAGCACATTTTCTCCCG	175-295	Yes	57,3	35	0,1	1,5
LIST15-012	P3	M-13 Black	F:CCTTACACACCTACCCTCC R:TTGGGGGCGACATACTGC	180-250	No	58,8	35	0,2	1,5
PmRM020	P3	FAM	F: CCCTATTGGATGTCTTCAGCA R: CCGATGAGATGTGTTGTTG	122-169	Yes	57,3	35	0,1	1,5
PmRM036	P3	YY	F: CTGCTTCATCAAAAAC R: TCGAATACGCCATATGATT	285-328	Yes	52,4	35	0,2	1,5

Supplementary material table 2: Genetic diversity parameters per locus and per population. Ar: Allelic richness based on minimum sample size of 8 individuals (PmNH23 being discarded from the dataset for Ar), Np: Number of private alleles, expected (Hexp) and observed (Hobs) heterozygosities, F_{IS} estimates (Bold values = significance tested with 10,000 permutations: * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$ after multiple testing correction). Multi-locus: Multi-locus diversity parameters without the six discarded loci (only 13 microsatellites included in the final dataset).

Populations	Statistics	PmNH59	PmNH60	PmNH62	PmNH70	PmRM002	PmNH73	List15013	PmNH11	PmNH23	PmRM053	PmRM057	PmRM072	PmGC05	List15-012	List15-04	List15-05	List15-08	PmRM02	PmRM036	Multi-locus	
FAL N=48	Np	0.00	0.00	0.00	0.00	2.00	1.00	2.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	2.00	
	Ar	4.297	2.824	4.151	-	8.33	-	-	-	-	2.495	8.283	3.635	-	6.188	1.998	8.577	-	2.405	2.655	4.65	
	H exp	0.72	0.40	0.65	0.07	0.87	0.17	0.94	0.17	0.29	0.27	0.89	0.64	0.86	0.81	0.14	0.88	0.33	0.27	0.24	0.54	0.54
	H obs	0.70	0.40	0.70	0.02	0.86	0.11	0.97	0.10	0.33	0.31	0.89	0.63	0.80	0.72	0.06	0.80	0.24	0.31	0.24	0.54	0.54
	Fis	0.04	0.02	-0.07	0.66***	0.03	0.35***	-0.02	0.4**	-0.15	-0.13	0.01	0.04	0.09	0.12	0.56***	0.11	0.27**	-0.13	0.01	0.03	0.03
PLY N=29	Np	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	
	Ar	3.591	2.778	3.766	-	7.151	-	-	-	-	2.994	7.573	3.845	-	6.699	1.571	7.063	-	2.97	2.53	4.38	
	H exp	0.69	0.27	0.66	0.16	0.83	0.14	0.91	0.23	0.24	0.30	0.86	0.62	0.86	0.81	0.07	0.83	0.16	0.40	0.23	0.52	
	H obs	0.56	0.23	0.50	0.06	0.88	0.14	0.80	0.04	0.28	0.34	0.86	0.62	0.86	0.85	0.07	0.75	0.10	0.38	0.25	0.50	
	Fis	0.21	0.18	0.26	0.66***	-0.03	-0.04	0.14**	0.84***	-0.14	-0.12	0.01	0.02	0.01	-0.02	-0.01	0.12	0.38**	0.06	-0.08	0.06*	0.06
SAL N=42	Np	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
	Ar	4.031	2.136	4.295	-	8.541	-	-	-	-	2.495	7.226	4.646	-	6.691	1.308	8.674	-	2.423	1.977	4.54	
	H exp	0.68	0.27	0.72	0.09	0.89	0.13	0.90	0.14	0.23	0.25	0.85	0.71	0.87	0.82	0.04	0.88	0.20	0.26	0.14	0.52	
	H obs	0.76	0.27	0.76	0.03	0.87	0.07	1.00	0.09	0.26	0.24	0.85	0.74	0.67	0.90	0.04	0.87	0.17	0.29	0.15	0.54	
	Fis	-0.11	0.02	-0.04	0.66***	0.03	0.49***	0.00	0.36**	-0.10	0.08	0.01	-0.02	0.26**	-0.08	0.00	0.03	0.18	-0.12	-0.04	-0.02	0.06
WLB N=12	Np	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
	Ar	4.596	4.182	5	-	6.368	-	-	-	-	2.714	7.76	4.232	-	4.659	1.667	7.654	-	2.333	1.667	4.40	
	H exp	0.66	0.54	0.70	0.00	0.80	0.00	0.75	0.00	0.00	0.31	0.85	0.64	0.69	0.75	0.08	0.84	0.00	0.16	0.08	0.49	
	H obs	0.70	0.55	0.50	0.00	0.80	0.00	1.00	0.00	0.00	0.36	0.92	0.83	0.50	0.75	0.08	0.89	0.00	0.17	0.08	0.51	
	Fis	-0.01	0.03	0.35	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	-0.13	-0.03	-0.26	0.40***	0.05	0.00	0.00	0.00	-0.02	0.00	-0.02	0.06
BOB-2015 N=46	Np	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	2.00	0.00	0.00	1.00	
	Ar	3.656	2.352	3.933	-	7.632	-	-	-	-	3.284	8.713	3.879	-	6.668	1.812	7.552	-	2.974	2.489	4.58	
	H exp	0.68	0.39	0.69	0.07	0.85	0.25	0.94	0.17	0.28	0.53	0.89	0.65	0.85	0.82	0.10	0.86	0.13	0.33	0.21	0.56	
	H obs	0.72	0.40	0.69	0.07	0.73	0.23	0.84	0.14	0.28	0.54	0.84	0.65	0.74	0.80	0.09	0.80	0.05	0.33	0.16	0.54	
	Fis	-0.04	-0.02	0.01	-0.02	0.16**	0.09	0.11**	0.18	0.01	-0.01	0.06	0.00	0.14**	0.04	0.18	0.08	0.66***	-0.01	0.25**	0.05*	0.05
BOB-2004 N=23	Np	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	
	Ar	4.748	1.976	3.892	-	6.702	-	-	-	-	3.308	7.457	3.908	-	6.907	1.696	8.798	-	2.335	1.444	4.43	
	H exp	0.71	0.28	0.72	0.10	0.83	0.16	0.87	0.22	0.32	0.49	0.86	0.47	0.81	0.83	0.08	0.88	0.34	0.35	0.05	0.53	
	H obs	0.56	0.24	0.65	0.11	0.87	0.09	0.67	0.05	0.31	0.37	0.83	0.47	0.76	0.70	0.09	0.90	0.29	0.43	0.06	0.50	
	Fis	0.23	0.17	0.11	-0.01	-0.03	0.48***	0.26**	0.78***	0.09	0.27	0.06	0.01	0.09	0.19**	-0.01	-0.01	0.18	-0.23	0.00	0.08***	0.08
CAM N=45	Np	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	2.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	1.00	
	Ar	5.315	2.641	4.217	-	7.513	-	-	-	-	3.006	7.676	4.66	-	6.37	1.326	8.134	-	2.682	2.339	4.66	
	H exp	0.74	0.35	0.72	0.07	0.85	0.27	0.87	0.27	0.31	0.31	0.87	0.70	0.79	0.81	0.04	0.88	0.19	0.34	0.22	0.55	
	H obs	0.73	0.27	0.73	0.07	0.91	0.19	0.88	0.03	0.36	0.33	0.93	0.73	0.75	0.53	0.04	0.88	0.16	0.30	0.22	0.54	
	Fis	0.03	0.25	0.00	-0.02	-0.06	0.31**	0.00	0.91***	0.00	-0.05	-0.06	-0.03	0.35***	-0.01	0.00	0.18	0.15	0.01	0.04	0.04	
MOR N=46	Np	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	
	Ar	3.751	2.514	4.137	-	6.807	-	-	-	-	3.315	8.222	4.033	-	6.351	1.537	8.904	-	3.191	2.058	4.57	
	H exp	0.65	0.36	0.68	0.07	0.83	0.21	0.93	0.24	0.29	0.51	0.88	0.62	0.84	0.82	0.07	0.89	0.23	0.42	0.17	0.55	
	H obs	0.63	0.29	0.74	0.07	0.74	0.18	0.88	0.15	0.29	0.55	0.89	0.59	0.83	0.79	0.07	0.84	0.14	0.36	0.13	0.53	
	Fis	0.04	0.23	-0.08	-0.02	0.12	0.15	0.06	0.38**	0.02	-0.06	0.00	0.07	0.02	0.06	-0.02	0.06	0.41***	0.15	0.20	0.05***	0.05
BSB-2016 N=47	Np	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	4.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	1.00	
	Ar	3.798	2.616	4.503	-	7.204	-	-	-	-	3.106	8.758	3.956	-	7.105	2.043	8.491	-	2.834	2.27	4.72	
	H exp	0.66	0.35	0.72	0.07	0.85	0.14	0.92	0.33	0.26	0.42	0.89	0.65	0.85	0.83	0.16	0.87	0.17	0.36	0.28	0.56	
	H obs	0.62	0.38	0.74	0.02	0.89	0.10	0.91	0.00	0.24	0.37	0.88	0.66	0.79	0.87	0.17	0.87	0.18	0.37	0.33	0.57	
	Fis	0.08	-0.08	-0.02	0.66***	0.03	0.31**	0.02	1***	0.06	0.14	0.02	0.00	0.08	-0.03	-0.06	0.02	-0.05	-0.01	-0.16	0.00	
BSB-2012 N=47	Np	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	
	Ar	4.37	2.59	3.897	-	7.957	-	-	-	-	3.04	8.291	4.012	-	7.35	2.29	8.469	-	2.464	1.912	4.72	
	H exp	0.71	0.31	0.67	0.02	0.86	0.24	0.92	0.18	0.24	0.39	0.88	0.67	0.85	0.84	0.22	0.88	0.25	0.32	0.16	0.55	
	H obs	0.72	0.36	0.70	0.02	0.73	0.24	0.94	0.15	0.27	0.43	0.93	0.70	0.70	0.80	0.24	0.86	0.18	0.30	0.17	0.55	
	Fis	0.01	-0.16	-0.03	0.00	0.16**	0.02	-0.01	0.18	-0.10	-0.09	-0.05	-0.04	0.19**	0.06	-0.09	0.04	0.28***	0.08	-0.07	0.00	
BSB-2004 N=20	Np	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	2.00	
	Ar	3.978	2.88	2.999	-	8.025	-	-	-	-	3.16	8.103	3.56	-	6.855	2.195	7.464	-	2.628	2.798	4.56	
	H exp	0.66	0.40	0.66	0.05	0.83	0.14	0.85	0.22	0.49	0.41	0.86	0.45	0.78	0.81	0.18	0.84	0.28	0.37	0.35	0.56	
	H obs	0.75	0.50	0.68	0.05	0.80	0.15	0.53	0.15	0.50	0.35	0.95	0.50	0.72	0.50	0.20	0.80	0.26	0.35	0.29	0.55	
	Fis	-0.11	-0.23	-0.01	0.00	0.07	-0.04	0.40***	0.34**	0.01	0.17	-0.07	-0.10	0.11	0.40***	-0.06	0.08	0.10	0.07	0.18	0.04*	

Supplementary material table 3: Parameters implemented in MetaPopGen simulations. Migration corresponds to the larval dispersal simulated by Nicolle et al., 2016. Columns are populations receiving larval, lines are populations emitting larval. Capacity (k0) is the maximal population size per population. Fecundity corresponds to the effective fecundity for male and female. Survival probability are calculated for each age-classes and are set identical among populations

Migration (Nicolle et al., 2016)

	Antifer	Vergoyer	Greenwich	Dieppes	Birxham	Brighton	Eastbourne	Falmouth	Morlaix/Lanion	Cherbourg	Plymouth	Bay of Brest	Rye Bay	SE Jersey	Saint Brieuc	Bay of Seine	Saint Malo/ Chausey	Celtic North	Celtic South	Plymouth	Jersey	Weymouth
Antifer	0.092	0.032	0.001	0.193	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.015	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Vergoyer	0.000	0.021	0.001	0.001	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Greenwich	0.001	0.017	0.131	0.000	0.000	0.025	0.029	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.009	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Dieppes	0.000	0.121	0.000	0.088	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Birxham	0.000	0.000	0.000	0.000	0.207	0.000	0.000	0.001	0.000	0.000	0.035	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.004	0.000	0.077
Brighton	0.000	0.003	0.008	0.000	0.000	0.012	0.003	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.040	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Eastbourne	0.000	0.016	0.060	0.000	0.000	0.014	0.012	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.042	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Falmouth	0.000	0.000	0.000	0.000	0.002	0.000	0.000	0.002	0.000	0.000	0.002	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.010	0.000	0.029	0.000	0.000
Morlaix/Lanion	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.013	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.015	0.000
Cherbourg	0.001	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.034	0.000	0.000	0.000	0.001	0.000	0.049	0.006	0.000	0.000	0.000	0.008	0.000
Plymouth	0.000	0.000	0.000	0.000	0.048	0.000	0.000	0.004	0.000	0.000	0.028	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.006	0.000	0.035	0.000	0.001
Bay of Brest	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.002	0.000	0.000	0.366	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Rye Bay	0.000	0.011	0.011	0.000	0.000	0.001	0.003	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.003	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
SE Jersey	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.016	0.000	0.000	0.000	0.024	0.000	0.000	0.078	0.000	0.000	0.000	0.036	0.000
Saint Brieuc	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.001	0.000	0.000	0.000	0.000	0.001	0.315	0.000	0.061	0.000	0.000	0.000	0.009	0.000
Bay of Seine	0.065	0.000	0.000	0.006	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.003	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.424	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Saint Malo/ Chausey	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.004	0.000	0.000	0.000	0.061	0.030	0.000	0.160	0.000	0.000	0.011	0.000	0.000
Celtic North	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.220	0.019	0.004	0.000	0.000
Celtic South	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.019	0.238	0.000	0.000	0.000
Plymouth	0.000	0.000	0.000	0.000	0.009	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.014	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.011	0.000	0.088	0.000	0.000
Jersey	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.013	0.000	0.000	0.000	0.002	0.006	0.000	0.022	0.000	0.000	0.000	0.139	0.000
Weymouth	0.000	0.000	0.000	0.000	0.039	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.186

Capacity (Nicolle et al., 2016, Le Goff et al., 2017)

k_0	460136	352441	281996	490262	323774	155715	111740	15951	6969	56420	75388	65219	28868	234936	563661	2474010	281830	5632	1288	307116	43754	414672
-------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	-------	------	-------	-------	-------	-------	--------	--------	---------	--------	------	------	--------	-------	--------

Fecundity (Supplementary material 3)

$\varphi_{M,F, for 1 year old}$	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
$\varphi_{M,F, for 2-7 year old}$	70	70	70	70	70	70	70	70	70	70	70	70	70	70	70	70	70	70	70	70	70	70

Survival probability (Le Goff et al., 2017)

$\sigma_{age 1}$	0.76	0.76	0.76	0.76	0.76	0.76	0.76	0.76	0.76	0.76	0.76	0.76	0.76	0.76	0.76	0.76	0.76	0.76	0.76	0.76	0.76	0.76
$\sigma_{age 2}$	0.88	0.88	0.88	0.88	0.88	0.88	0.88	0.88	0.88	0.88	0.88	0.88	0.88	0.88	0.88	0.88	0.88	0.88	0.88	0.88	0.88	0.88
$\sigma_{age 3}$	0.92	0.92	0.92	0.92	0.92	0.92	0.92	0.92	0.92	0.92	0.92	0.92	0.92	0.92	0.92	0.92	0.92	0.92	0.92	0.92	0.92	0.92
$\sigma_{age 4}$	0.95	0.95	0.95	0.95	0.95	0.95	0.95	0.95	0.95	0.95	0.95	0.95	0.95	0.95	0.95	0.95	0.95	0.95	0.95	0.95	0.95	0.95
$\sigma_{age 5}$	0.95	0.95	0.95	0.95	0.95	0.95	0.95	0.95	0.95	0.95	0.95	0.95	0.95	0.95	0.95	0.95	0.95	0.95	0.95	0.95	0.95	0.95
$\sigma_{age 6}$	0.96	0.96	0.96	0.96	0.96	0.96	0.96	0.96	0.96	0.96	0.96	0.96	0.96	0.96	0.96	0.96	0.96	0.96	0.96	0.96	0.96	0.96
$\sigma_{age 7}$	0.96	0.96	0.96	0.96	0.96	0.96	0.96	0.96	0.96	0.96	0.96	0.96	0.96	0.96	0.96	0.96	0.96	0.96	0.96	0.96	0.96	0.96

Supplementary material table 4: Details of estimation for effective fecundity.

Biological traits	Mean value	References
Potential fecundity	21. 10 ⁶	Paulet and Fifas, 1989
Fertilization rate	0.25	Eckman, 1996
Hatching rate	0.25	Paulet et al., 1992
rate of mortality	0.25	Rumrill, 1990
Planktonic larval duration	30 days	Nicolle <i>et al.</i> , 2013
Survival of recruits	0.1	Thorson 1960
Number of recruits (effective fecundity) = 21. 10 ⁶ x 0.25 x 0.25 x exp(-0.25x30) x 0.1 = 72.6		

Eckman J. E. (1996). Closing the larval loop: linking larval ecology to the population dynamics of marine benthic invertebrates. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 200, 207-237.

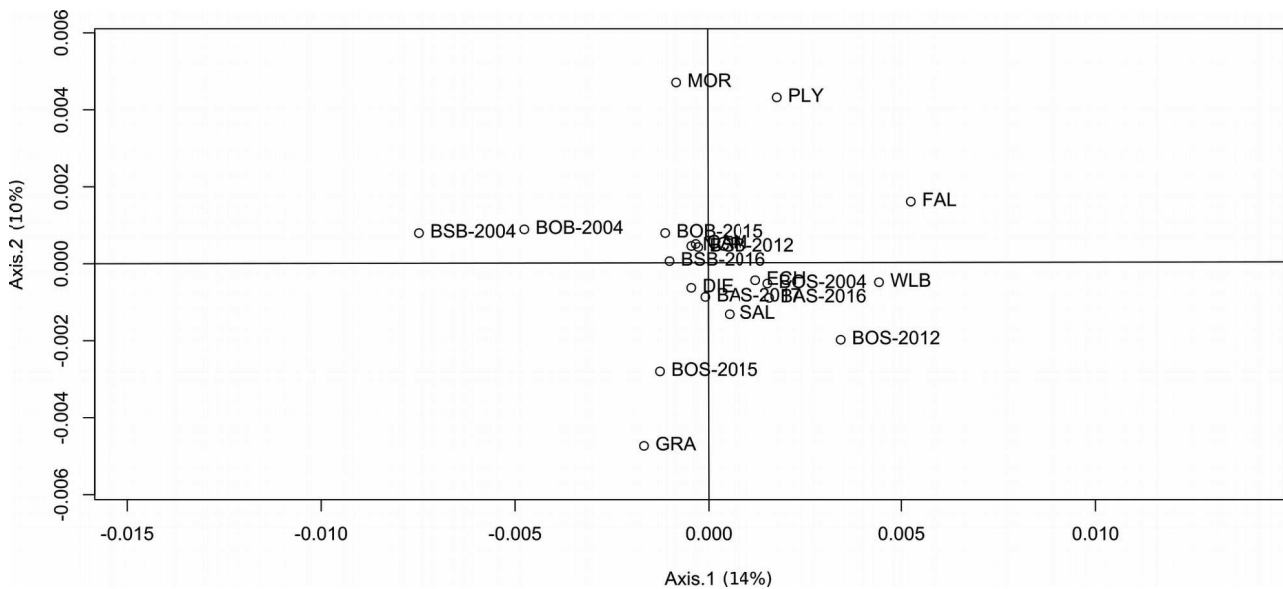
Paulet Y. M., & Fifas S. (1989). Etude de la fécondité potentielle de la coquille Saint-Jacques *Pecten maximus* en baie de Saint-Brieuc. *Haliotis*, 19, 275-285.

Paulet Y. M., Dorange G., Cochard J.C., & Le Pennec M. (1992). Reproduction et recrutement chez *Pecten maximus* L. *Annales de l'Institut Océanographique, Paris*, 68, 45-64.

Rumrill S.S. (1990). Natural mortality of marine invertebrate larvae. *Ophelia*, 32, 163-198.

Thorson, G. (1961). Length of pelagic larval life in marine bottom invertebrates as related to larval transport by ocean currents. In: *Sears, M., Ed., Oceanography*, 67, 455-474.

Thouzeau G. (1991). Déterminisme du pré-recrutement de *Pecten maximus* (L.) en baie de Saint Brieuc : processus régulateurs de l'abondance, de la survie et de la croissance des post-larves et juvéniles. *Aquatic Living Resources*, 4, 77-99.



Supplementary Material Figure 1: PcoA realised on pairwise F_{ST} matrix computed on the entire dataset

Chapitre II

Influence de la connectivité et de pressions de sélections présumées sur la diversité génétique d'une population marineensemencée ayant subi une réduction démographique drastique: le cas de la population de coquille Saint-Jacques de Rade de Brest.

Influence of connectivity and presumed selective pressures on the genetic diversity of a depleted and enhanced marine population: the case of the great scallop population from the Bay of Brest.

Résumé

Le gisement historique de la Rade de Brest a connu au cours de l'hiver 1963 une réduction importante des débarquements, entraînant *a posteriori* la création du Programme National du Déterminisme du Recrutement et aboutissant à la mise en place de l'Écloserie du Tinduff. Les ensemencements massifs, réalisés depuis 1982 et représentant environ 2/3 du stock entre 2000 et 2003 (Fleury *et al.*, 2005) ont permis l'augmentation des débarquements de coquilles, soutenant ainsi la production de Saint-Jacques en Rade de Brest sans pour autant retrouver la production d'avant 1963.

Dans ce contexte, l'absence surprenante de perte de diversité génétique au sein des populations naturelles de Rade de Brest ont conduit à l'hypothèse de flux de gènes provenant de populations sources situées à l'extérieur de la Rade, permettant de fait le maintien de la diversité génétique (Morvezen *et al.*, 2016). Aux vues des incertitudes concernant la différenciation génétique entre la Rade de Brest et la Manche Ouest et aux vues de l'isolement démographique supposé de la Rade de Brest dans l'étude de Nicolle *et al.* (2016), nous nous sommes interrogés dans le cadre de ce chapitre II, à l'aide d'outils génomiques et de modélisation hydrodynamique, sur le degré de connectivité entre la Rade de Brest, la Mer d'Iroise et la Manche Ouest.

Les résultats de génomique et de modélisation hydrodynamique ont mis en lumière une influence du Front de Ouessant contribuant à une différenciation génétique neutre entre la Mer d'Iroise/Rade de Brest et la Manche Ouest du fait d'une réduction de la dispersion larvaire. Ces observations confirment d'une part les résultats de Nicolle *et al.* (2016) mais aussi la caractérisation du Front de Ouessant comme barrière à la dispersion larvaire (Ayata *et al.*, 2010).

La deuxième contribution majeure de ce chapitre, est la confirmation de l'hypothèse de flux de gènes entre la Mer d'Iroise et la Rade de Brest, du fait de l'absence de structure génétique entre ces deux régions, mais aussi du fait de l'observation de déplacements de particules depuis des zones d'émissions situées en Baie de Douarnenez vers la Rade de Brest.

Enfin pour la première fois, des signaux de pressions de sélections sont relevés à fine échelle entre gisements de coquilles Saint-Jacques. En effet, cette étude met en évidence une corrélation significative entre l'identification d'outliers et le minimum de phosphate dissous au printemps, conduisant à l'hypothèse de l'influence potentielle de la sédimentation massive des blooms de microalgues affectant fortement la nutrition et la respiration des coquilles en Rade de Brest (Chauvaud *et al.*, 1998, Lorrain *et al.*, 2000).

Ne demeurant que des corrélations et non des liens de causalités, il est néanmoins intéressant de remarquer qu'à fine échelle peuvent être observés des signaux de sélections. Ces résultats soulèvent une question importante en matière d'écologie et de gestion : si des signaux d'adaptation locale sont observés entre l'intérieur et l'extérieur de la Rade de Brest, qu'en est il entre les gisements de Rade de Brest et de Saint-Brieuc pour lesquels un déterminisme génétique du cycle de reproduction est supposé?

Handal, W (1)., Boudry, P (2)., Marzloff, M (3)., Cugier, P (3)., Lamy, J-B (4)., Pichereau, V (1)., Boyé, A (3)., (1), Charrier, G (1)

(1) Univ Brest, CNRS, IRD, Ifremer, LEMAR, F-29280 Plouzané, France

(2) Ifremer, Univ Brest, CNRS, IRD, LEMAR, F-29280 Plouzané, France

(3) Ifremer, DYNECO, LEBCO, F-29280 Plouzané, France

(4) Ifremer Génétique et Pathologie des Mollusques Marin, La Tremblade, France

Keywords: Population genomics, larval dispersal modelling, *Pecten maximus*, Ushant Sea, Bay of Brest, gene flow, selection.

Abstract

Despite demographic reduction due to 1962-63 winter cold spell and several decades of hatchery-based enhancement, the genetic diversity of *P. maximus* population in the Bay of Brest, considered as demographically isolated from neighbouring fishing grounds, appears stable over generations. To enhance the understanding of how regional connectivity could buffer genetic diversity loss, the genotype of 175 individuals sampled across seven sites was sequenced using genotype by sequencing. In addition, larval dispersal modelling was realized using a high-resolution hydrodynamic model (MARS3D) to explore connectivity among fishing grounds. Population genetics and modelling underlined a barrier to larval dispersal induced by the Ushant front between the southern and the northern samples. In addition a northward dispersal pattern, from the Bay of Douarnenez to the Bay of Brest, emerged from the modelling. Thus, lack of genetic differentiation between the Ushant Sea and the Bay of Brest is likely induced by gene flow, homogenizing genetic structure. Finally, a potential selective divergence between the Bay of Brest (including its outer entrance) and samples from the Ushant Sea, the Bay of Douarnenez and Western English Channel was emphasized, underlining fine-scale outlier genetic differentiation among great scallop fishing grounds.

Introduction

Conserving the genetic diversity of natural populations is of major importance for their long-term persistence (Laikre *et al.*, 2009). Among the evolutionary forces that shape this diversity, gene flow plays a key to maintain the genetic variability of populations, and is particularly crucial to restore depleted ones (Rosenberg *et al.*, 1987). Therefore, depicting the genetic structure and connectivity patterns of exploited populations is highly valuable for fisheries managers, in order to ensure the sustainability of fishing activities (Laikre *et al.*, 2005).

Low levels of genetic structure are commonly observed among marine populations of invertebrates due to the combined effects of (1) relatively high dispersal potential, (2) large effective population sizes and (3) recent divergence time (Purcell *et al.*, 2006; Martinez *et al.*, 2017). As a consequence, traditional assumptions of migration-drift equilibrium do not apply (Nei and Chakravarti, 1977; Waples, 1998), which makes demographical independence of populations challenging to assess using classical population genetics approaches. However, the development of, *inter alia*, high-throughput sequencing technologies (Crawford and Oleksiak, 2016), new relatedness statistics (Iacchei *et al.*, 2013) and spatial analysis methods (Diniz-Filho and Bini, 2012) have provided powerful new opportunities to explore neutral and adaptive fine-scale population genetic structure of marine populations (e.g. Benestan *et al.*, 2015; Lehnert *et al.*, 2018). In addition, cohort specific sampling schemes can help understand gene flow and larval dispersal patterns by disentangling, to some extent, true weak genetic structure from a chaotic structure commonly observed for marine invertebrates.

The great scallop (*Pecten maximus*) is a benthopelagic bivalve of high commercial value for European fisheries. One of the historically French *P. maximus* fishery is located in the Bay of Brest. This bay is a semi-enclosed macrotidal system of 180 km² with an average depth of 8 m and is connected to the Ushant Sea by a narrow strait of 1.8 km (see Chauvaud *et al.*, 1998). The motorization of fishing vessels since the mid-20th century combined with an extreme cold spell in the 1962-63 winter led to a rapid and drastic decline of the great scallop in the Bay of Brest, with landings dropping from 1500-2600t/year in the 1950s to less than 100t/year after 1963 (Duncan *et al.*, 2016, Fleury *et al.*, 2003). Since 1983, the *P. maximus* stock has been enhanced by seeding hatchery-produced scallops to restore the local population of *P. maximus* in the Bay of Brest and ensure the sustainability of the local fishery (Fleury *et al.*, 2003). To that aim, scallop juveniles are produced each year in hatchery by breeding wild adults collected in the Bay of Brest, and released

in the local population (Fleury *et al.*, 2003). While the genetic diversity of hatchery cohorts seems relatively comparable to those of wild cohorts, a strong alteration of allele frequencies has been reported for hatchery juveniles (Morvezen *et al.*, 2016a) due to a high variance in reproductive success (Boudry *et al.*, 2002). In addition, genetic data suggested a significant contribution of hatchery individuals to overall reproduction potential in the Bay of Brest (Morvezen *et al.*, 2016a). Even though this enhancement program has led to a slight increase in great scallop production, landings have never reached pre-collapse levels and remained around 100-300t/year over the last decades (Fleury *et al.*, 2003). Inter-specific competition with the invasive gastropod *Crepidula fornicata* as well as recent *Gymnodinium cf nagasakiense* toxic blooms are additional factors which may hamper stock recovery (Thouzeau *et al.*, 2000).

Despite the 1962-63 stock collapse and several decades of hatchery-based enhancement, the genetic diversity of *P. maximus* population in the Bay of Brest appears stable over generations (Morvezen *et al.*, 2016a) and remains similar to those in neighboring populations (Morvezen *et al.*, 2016b). Such a relatively high level of genetic variability in the Bay of Brest is unexpected since this population is suspected to have experienced a strong genetic drift for the last 50 years (i.e. ≥ 10 generations) due to its demographic decline. Gene flow from neighboring populations outside the Bay could be hypothesized to explain the genetic diversity of the *P. maximus* population in the Bay of Brest (Morvezen *et al.*, 2016a). However, according to larval dispersal modelling, the Bay of Brest seems semi-enclosed, with in particular low connectivity with northern populations from the Western English Channel (Nicolle *et al.*, 2016). Congruently, a significant genetic differentiation was reported between the Bay of Brest and the Bay of Saint-Brieuc (Morvezen *et al.*, 2016b).

In this context of supposed partial demographic isolation of the Bay of Brest, the present study aimed at exploring the fine scale neutral (i.e not under selection) and potentially adaptive (i.e under selection) genetic structure between scallop beds from the Bay of Brest and surrounding waters along the coasts of Brittany, based on a genotype by sequencing method. The primary objective was to understand whether the Bay of Brest was genetically connected with other populations outside the Bay, from the Bay of Douarnenez, the Ushant Sea or the Western English Channel. This approach was combined with a larval dispersal modelling analysis to evaluate the influence of hydrodynamic connectivity on population genetic structure patterns. In addition, genomic signature of selective forces was scrutinised and interpreted in the light of known local environmental conditions.

Materials and Methods

Sampling

The study area was located at the tip of Brittany in Western France (see Figure 1). A total of 175 great scallops individuals were sampled by dredging during Spring 2018 in seven sites located in the Bay of Brest, the Ushant Sea and Western English Channel (Table 1, Figure 1.a). A single cohort (i.e. two-year-old scallops) was sampled in Morlaix, Camaret, the Elorn estuary, Auberlac'h and Roscanvel. Population samples from Douarnenez and Armen were composed of multiple cohorts due to sampling constrains. Individuals were dissected either immediately after sampling, or after storage at -20°C . A piece of adductor muscle was collected for each individual and stored in 100% ethanol.

c)



Figure 1 : a) Population genetics sampling map with August sea surface temperature in the background. ARM:Armen, DNZ: Douarnenez, CAM:Camaret, ROS: Roscanvel, AUB:Auberlac'h, RDN: Rade North, MOX:Morlaix. b) Grid representing localities used in particles dispersal simulations.

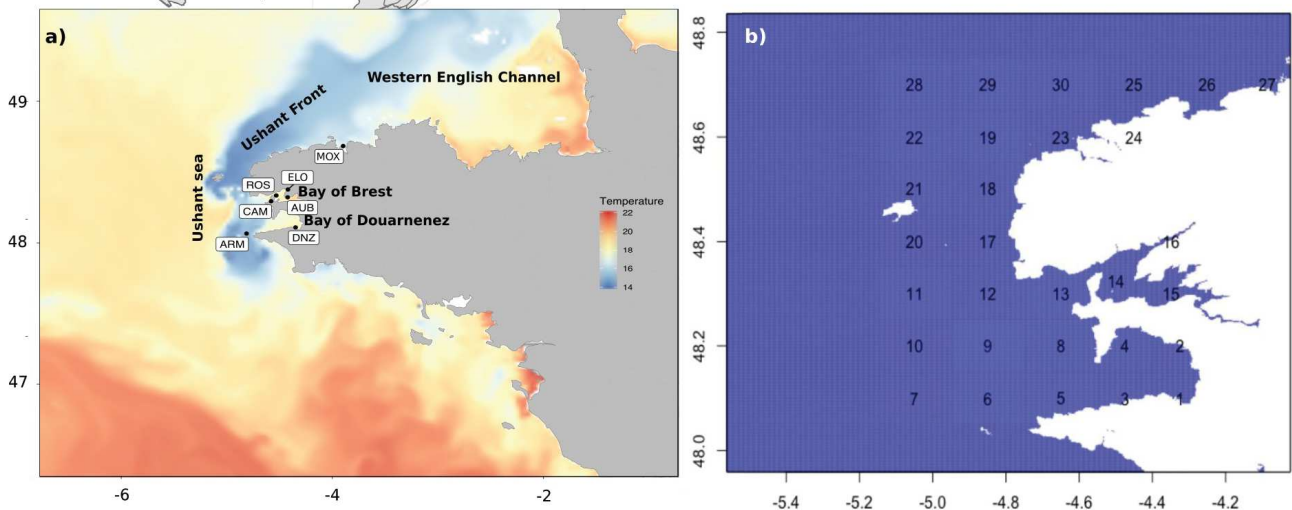


Table 1: List of sample name, sample code, number of individuals per sampling sites, and (H_{obs}) observed heterozygosity per sampling sites.

Sample name	Sample code	Number of individuals	H obs
Armen	ARM	23	0.278
Douarnenez	DNZ	20	0.274
Camaret	CAM	26	0.277
Roscanvel	ROS	24	0.275
Auberlac'h	AUB	20	0.275
Elorn	ELO	22	0.276
Morlaix	Mox	21	0.274

DNA extraction and sequencing

Tissue samples were incubated overnight at 59°C in 750 µl of extraction buffer containing 2% Cetyltrimethylammonium bromide (CTAB), 1% Polyvinylpyrrolidone (PVP), 1.4 M NaCl, 0.2 M β-Mercaptoethanol, 100 mM Tris-HCl pH=8 and 3.75 µl of proteinase K (20mg/ml). DNA was purified by the addition of one volume of Chloroform Isoamyl Alcool 24:1 and the aqueous phase was collected after 15 min of centrifugation at 13,000 rpm and 4°C. This step was performed twice. DNA was precipitated with 0.6 volume of isopropanol and centrifuged 30 min at 13,000 rpm and 4°C. DNA pellets were washed twice with 500 µl of 75% ethanol, centrifuged during 5 min at 13,000 rpm and 4 °C and finally eluted in 100 µl of MilliQ water. For each individual sample, the DNA concentration was assessed with a NanoDrop 8000 (Thermo Scientific) and a Lecteur infinite M2000 pro (TECAN).

DNA samples were sequenced by LGC Genomics on an Illumina NextSeq flow cell using a normalised paired-end genotype by sequencing approach (PE-GBS) derived from Elshire *et al.* (2011) (Technical note AN-161104.01). DNA samples were digested using the restriction enzyme Msl1, and fragment length was defined at 150 bp.

Data analysis

- SNP (“Single Nucleotide Polymorphism”) identification

Sequencing reads were cleaned and trimmed with the trimmomatic and cutadapt softwares (Martin, 2011 ; Bolger *et al.*, 2014). Reads with an average quality ≤ 15 were discarded, and the remaining ones were trimmed to 100bp to get homogeneous sequence length as required for

STACKS analysis (Catchen *et al.*, 2013). SNPs were detected using the `denovo_map.pl` pipeline implemented in STACKS (Catchen *et al.*, 2013). Since PE-GBS data were analysed without a reference genome using a single restriction enzyme, they were treated as single ended (SE) sequences as advised by Nicolas Rochette (pers. comm.). According to the protocol proposed by Rochette and Catchen. (2017), several values of *m*, *M* and *n* parameters were tested, and the combination of *m*=3 *M*=4 and *n*=4 was applied, thus resulting in 963,142 identified SNPs. Using the population command implemented in STACKS, a minimum threshold of 0.05 was set up for the minor allele frequency (MAF), and only the first SNP in each sequence was retained, reducing the data set to 413,325 SNPs. Only bi-allelic SNPs were conserved, using VCFtools (Danecek *et al.*, 2011). Different filtering strategies were tested by varying GQ (Quality of assigned Genotype) and DP (Depth of coverage per genotype) thresholds, to choose those that maximized the number of SNPs. Finally, the parameters GQ=40, minDP=10 and maxDP=50 were applied, and SNPs present in at least 70 % of the individual samples were kept, leading to a dataset composed of 16,423 SNPs. Individuals presenting more than 30 % of missing data were discarded, corresponding to a number of 16 individuals. The Hardy-Weinberg equilibrium (HWE) was tested for each locus and each population with VCFtools using a p-value threshold of 0.001, thanks to a script designed by Jon Puritz team (Puritz, 2016), and loci significantly departing from HWE in more than 25% of the samples were discarded leading to 16,317 SNPs. In order to remove physically linked loci induced by the SE analysis of PE data, contigs were identified *a posteriori* with a script developed for the present study. For each identified pair, one of the two loci (those with the lowest MAF) was discarded. In addition, linkage disequilibrium was tested among all loci using Plink v 1.9 (Purcell *et al.*, 2007) with the `indep-pairwise` command (using a window size of 11,756, a step size of 1 and $r^2=0.2$), and one locus per linked pair was discarded from the dataset. Given this very stringent filtering strategy, 10,255 SNPs were identified after the *de novo* analysis and retained in the data set for subsequent analyses (Table S1).

- Within population genetic diversity

The observed heterozygosity (H_{obs}) was computed within each population using the `hierfstat` R package (Goudet, 2005). The mean inbreeding coefficient per individual within populations was computed using Plink and differences between populations were evaluated using an ANOVA, after

checking for homoscedasticity and normality. Individual relatedness was estimated using the KING software (Manichaikul *et al.*, 2010) to assess the kinship between individuals.

- Outlier identification and gene ontology

Loci potentially under selection (outliers) were detected using three different methods: pcadapt considering one eigen-value ($K=1$) (Luu *et al.*, 2017), OutFlank (Whitlock & Lotterhos, 2015), and FLK (Bonhomme *et al.*, 2010); a FDR (false discovery rate) correction was applied to all tests, using the q-value R package (Storey, 2002) and applying a q-value threshold of 0.05. These three outlier methods do not rely on strong demographical assumptions and are thus likely to minimize the proportion of false positive results (Bierne *et al.*, 2013; Lotterhos and Whitlock, 2014, Luu *et al.*, 2017). Sequences corresponding to outlier loci were locally aligned to a transcriptome *P. maximus* EST (Expressed Sequence Tag) database (Artigaud *et al.*, 2014; Pauletto *et al.*, 2014), with UGENE (Okonechnikov *et al.*, 2012), using a word size of 35 with no gap. The goal was to obtain larger sequences, which in turn were aligned to the non redundant nucleotide collection on Genbank database (www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/), using BLAST (Boratyn *et al.*, 2013) with blastx default parameters, in order to infer identity of genes corresponding to outlier loci. The gene ontology of outlier loci was determined with UniprotKB (The UniProt Consortium, 2019). Finally, two datasets were produced, one including neutral loci, and the other one including only outlier SNPs.

- Population genetic structure

The population genetic structure was analysed for both, neutral and outlier datasets. Pairwise F_{ST} were estimated using the StAMPP R package (Pembleton *et al.*, 2013) based on the Weir and Cockerham (1984) F_{ST} estimation, and their significance was tested based on 1,000 random permutations. The global F_{ST} was computed using hierfast R package (Goudet, 2005). The population structure was also explored using a discriminant analysis of principal components (DAPC) method implemented in the adegenet R package (Jombart *et al.*, 2010), for which 55 Principle Component's axes were retained based on the minimal root mean squared error using cross validation (30 repetitions). The DAPC is a multivariate method that maximizes between-groups genetic variance in comparison to within-group variance, where the groups correspond to present sampling locations.

- Influence of environmental variables

In order to investigate how environmental factors may affect the genetic differentiation of outlier loci, seven environmental variables were extracted from the HOMERE publicly available database (www.marc.ifremer.fr): temperature, salinity, dissolved elements (oxygen, silicate, phosphate), cumulative diatom carbon production and suspended inorganic particulate matter. Each variable was summarized with four statistics (mean, minimum value, maximum value and variance) and annual average was obtained from 2012 to 2018. Besides, seasonal variation was taken into account by computing environmental statistics for each season: Winter (January, February, March) Spring (April, May, June), Summer (July, August, September) and Autumn (October, November, December). Environmental variables and outlier genetic structure among sampled sites was first explored with a principal component analysis (PCA) computed using the *vegan* R package (Oksanen *et al.*, 2019). The influence of environmental factors on the variation of outlier allele frequencies among population was then assessed with a redundancy analysis (RDA) computed with *vegan* R package, and the significance was tested with 10,000 permutations. Explanatory variables were selected using stepwise selection based on adjusted R^2 with p-values for adding and dropping variables of 0.05 and 0.1 respectively.

- Hydrodynamic simulation of scallop larval dispersal

The hydrodynamic regional ocean model MARS 3D (Lazure and Dumas, 2008) was used to simulate population connectivity via larval dispersal. The region-specific IROISE sea model configuration has a 250 m horizontal resolution and includes 30 depth layers defined using regular sigma coordinates (Figure 1.b), so as to realistically capture fine-scale oceanographic features in this mega-tidal domain. The model was forced by historical records of freshwater flows for the two main river systems (the Aulne and Elorn rivers flow into the Bay of Brest) and atmospheric conditions (i.e. wind, temperature, rainfall) that were obtained from the high-resolution AROME model (Seity *et al.*, 2011). Along the open boundary, MARS3D was forced with amplitudes and phases of harmonic components from the tidal model developed by SHOM (Service Hydrographique et Océanographique de la Marine; Simon, 2007). Initial and boundary conditions

for salinity and temperature were provided by a broader MARS 3D configuration of the French Brittany coast.

An Eulerian approach was adopted to simulate the dispersal of passive tracers from 30 coastal zones evenly distributed across the study domain (Figure 1.b). A suite of 30-day dispersal simulations initiated at the start of each month from May to September were run across a six-year period 2013-2018. While larval behaviour (i.e. vertical swimming or sinking in the water column) can significantly affect connectivity patterns that emerge from hydrodynamic simulations (Paris *et al.*, 2007), mean long-term regional connectivity patterns at the scale of the present study display a very low sensitivity to alternative larval swimming behaviours (Boudriga, 2017). Thus, simulations accounted only for spawning period (i.e. May to September) (Cragg, 1980 ; Thouzeau, 1991) and pelagic larval duration (i.e. 30 days) but, for simplicity purpose, did not consider any larval vertical behaviour. Passive tracers were homogeneously diluted in the bottom layer of each of the 30 zones at the start of each simulation, and their hourly concentrations were recorded across the model domain over a full tidal cycle (13 h records) at the end of each 30-day simulation. In each cell, tracer concentrations were integrated across the 30 layers of the water column and then averaged across the full tidal cycle. The percentage of each tracer found within each of the 30 sinks was estimated relative to the total amount initialized in each source zones. Thus, the connectivity matrix was represented as the mean percentage of each tracer dispersed from a source to a sink across the 30 simulations (5 months per year across the six-year period 2013-2018).

Results

Within population genetic diversity and relatedness

Over the whole dataset (10,255 SNPs), observed heterozygosity estimates were similar among all population samples ($H_{obs} = 0.274-0.278$; Table 1). In addition, the mean inbreeding coefficient per individual was not different among populations ($F = 0.05-0.07$; ANOVA, p-value = 0.44; Figure 2). The highest kinship was found for two individuals from Morlaix (MOX12/MOX1: kinship = 0.06), revealing a third degree relationship.

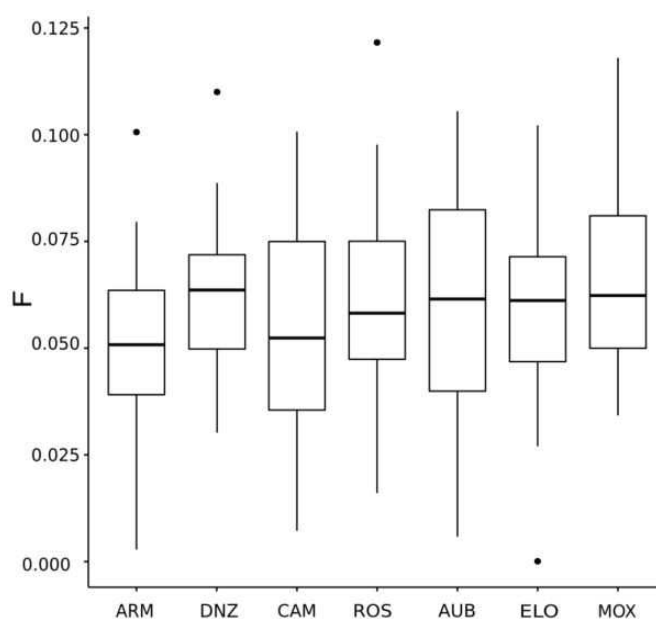


Figure 2: Individual inbreeding coefficient per population represented as boxplot.

Outlier identification and population genetic structure

A total of 48 outlier SNPs were detected using the three distinct methods: Pcadapt (41 outliers), FLK (6 outliers) and OutFlank (4 outliers), with q -value < 0.05 , among which three outliers were shared by FLK and OutFlank methods. These 48 outlier loci were removed from the dataset and analyzed later to detect signatures of selective pressures related to environmental factors (see below).

Based on the dataset limited to the remaining 10,207 loci considered to be neutral, the global estimated F_{ST} was low ($F_{ST} = 0.0007$). Estimated pairwise F_{ST} ranged from 0 to 0.002 (Figure 3. a). Significant pairwise F_{ST} estimates were found between Morlaix (MOX) and all other samples ($F_{ST} = 0.001$ -0.002, q -value < 0.05) except with the sample of Armen which was significant only before FDR correction (ARM; pairwise $F_{ST} = 0.001$, p -value=0.036). Camaret (CAM) appeared differentiated from the Bay of Brest, with a significant pairwise F_{ST} with two of the three sampling sites within this bay: CAM/AUB (F_{ST} =0.001, q -value < 0.05) and CAM/ELO (F_{ST} =0.001, q -value < 0.05). The DAPC analysis also stressed a clear differentiation between Morlaix (MOX) and the other samples along the first axis, congruently with pairwise F_{ST} estimates (Figure S1). The second axis of the DAPC also confirmed the genetic differentiation identified using pairwise F_{ST} estimates between Camaret and two samples from the Bay of Brest (AUB and ELO) (Figure S1). When only

considering the 48 outlier loci, estimated pairwise F_{ST} appeared significant only for the pairs MOX/ROS, MOX/AUB and ARM/ROS ($F_{ST} = 0.046-0.066$, q -value < 0.05 ; Figure 3.b).

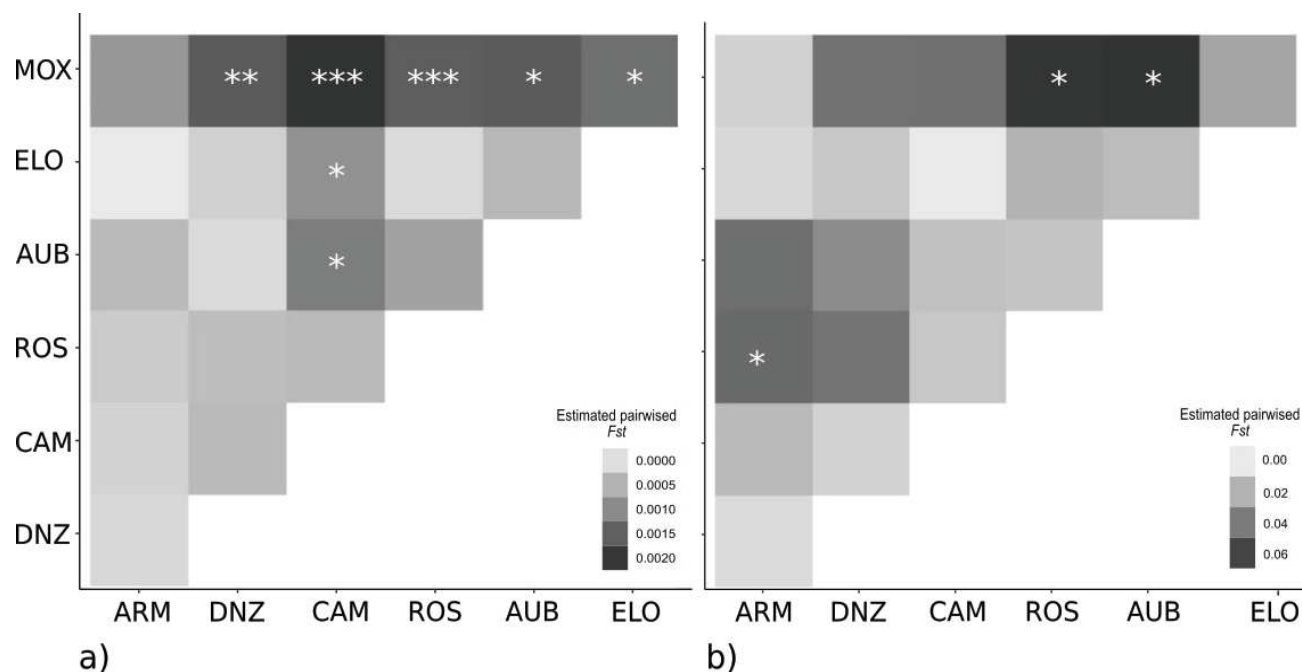


Figure 3 : (a) Above the diagonal estimated pairwise F_{ST} for neutral loci. q -values (* $q < 0.05$, ** $q < 0.01$, *** $q < 0.001$ after FDR correction using 1,000 permutations). (b) Above the diagonal estimated pairwise F_{ST} for outliers loci. q -values (* $q < 0.05$ after FDR correction using 1,000 permutations).

Environmental factors and gene ontology

The first axis of the PCA performed with all the annual environmental statistics included in the analysis represented 90.2% of the variance in environmental conditions and clearly dissociated the Bay of Brest from all other population samples (ARM, DNZ and MOX), while Camaret appeared as an intermediate site between all others (Figure 4, a). The first axis of the PCA conducted on allele frequencies at the 48 outlier loci (PC1=36.8%) revealed a clear genetic differentiation between sampling sites from the Bay of Brest and Camaret (ROS, AUB, CAM, ELO) and those more distant from the Bay of Brest (ARM, DNZ and MOX). The second axis (PC2=23.9%) showed some genetic differentiation along a north-south axis, underlining a genetic structure between DNZ and MOX (Figure 4, b). Among all environmental variables, RDA results showed that annual minimum dissolved phosphate explained significantly the outlier genetic differentiation between the Bay of Brest, including Camaret, and the rest of the samples

($R_{\text{adjust}}=0.33$, $p\text{-val}=0.045$). Seasonal minimum dissolved phosphate explained significantly variations of outlier allele frequencies among populations ($R_{\text{adjust}}=0.48$, $p\text{-val}=0.003$) and the first axis appeared significant (RDA1 = 44%, $p\text{-val}=0.001$) (Figure 5). After stepwise selection, spring minimum dissolved phosphate was retained ($R_{\text{adjust}}=0.13$, $p\text{-val}=0.03$). Even if not significant, summer minimum dissolved phosphate also explained an appreciable proportion of the variance of outlier allele frequencies ($R_{\text{adjust}}=0.2$, $p\text{-val} = 0.15$). Minimum dissolved phosphate concentration was lower in the Bay of Brest and Camaret but also in the Bay of Douarnenez compared to all other sampling sites (Figure S2).

Among the 48 loci identified as outliers, six loci were aligned to a coding region of the genome (Table S1), and two loci (145878_62 and 95221_13) included both intronic and exonic sequences. Proteins coded by these genes were involved in 1/ regulation of biological processes (zinc finger protein 227-like, ALX homeobox protein 1-like, metalloproteinase inhibitor 3_like, RNA-directed DNA polymerase from mobile element jockey-like, neuroendocrine convertase 2-like), 2/ response to stress (RNA-directed DNA polymerase from mobile element jockey-like), and 3/ cellular processes and localization through transport along microtubules (dynactin subunit 1-like isoform X3; Table2). Two additional proteins, the replication factor C subunit 5-like and neuroendocrine convertase 2-like, were involved in various biological processes listed in Table 2. It can be noticed that the neuroendocrine convertase 2-like plays a part in the reproduction (binding of sperm to zona pellucida GO:0007339, sperm capacitation GO:0048240, acrosome reaction GO:0007340, fertilization GO:0009566). Allele frequencies of the locus coding for RNA-directed DNA polymerase from mobile element jockey-like were different between the Bay of Brest and other samples. Those of the locus coding for the metalloproteinase inhibitor 3_like displayed allele frequency variation between the Bay of Douarnenez, the Bay of Brest and the Bay of Morlaix, with ARM showing similar allele frequencies to those in the Bay of Brest (Figure S3).

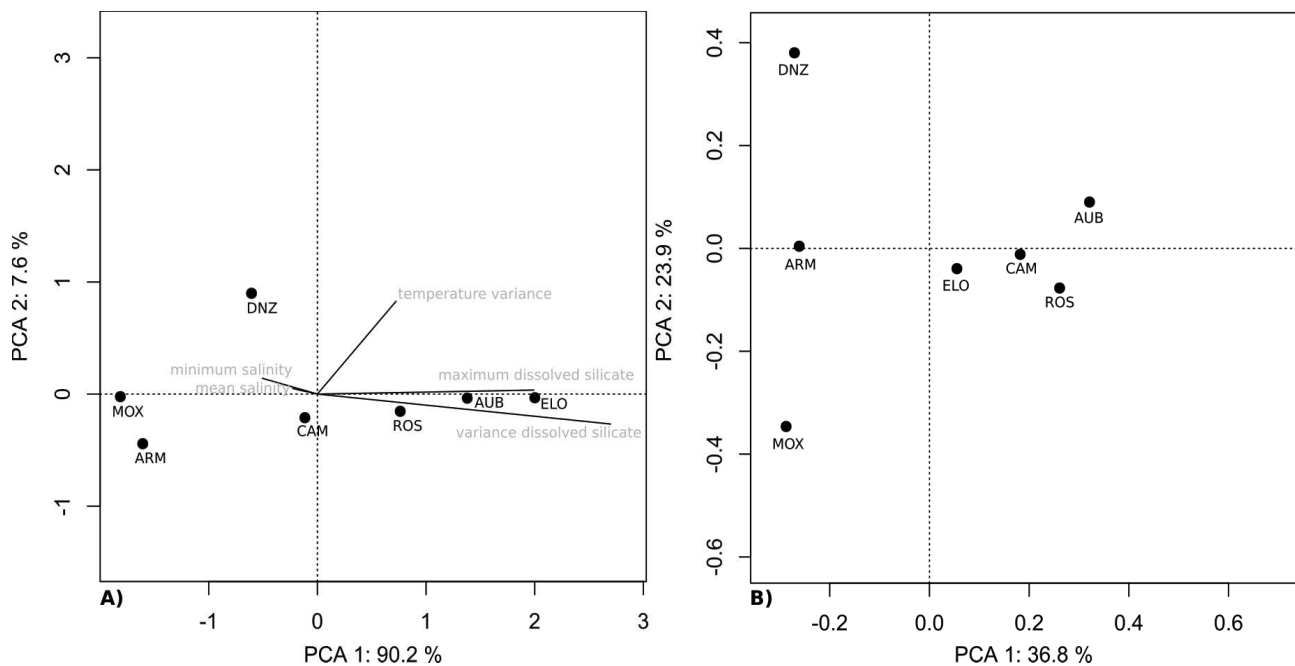


Figure 4: (a) PCA computed with environmental variables for each site. Only the five environmental variable with highest contribution were showed (grey). (b) PCA using outliers allele frequencies per population.

Simulation of larval dispersal

Simulations of larval dispersal showed high retention rates in the Bay of Douarnenez (5.17 % in average for the four areas 1-4, located within the Bay of Douarnenez, Figures 1 and 6). Particles seeded in the Bay of Douarnenez were predominantly carried northwards towards Camaret (area 13) and entered, to some extent, in the Bay of Brest (area 14, corresponding to Roscanvel). Besides, area 8 played a role in a context of stepping stone dispersal receiving larvae from the Bay of Douarnenez (area 4) and emitting larvae toward the Ushant Sea (area 9,19) and the Bay of Brest (13,14,15). In addition, a marginal fraction of the particles initialised in the Bay of Douarnenez spread to the northern Ushant Sea (areas 19 and 22). The Bay of Brest displayed a relatively high local larval retention (areas 14-16), particularly in areas 15 and 16 that behaved as the main larval sink of the bay. The Bay of Brest showed very low larval export toward the Ushant Sea, (only with areas 19 and 9). At the outer entrance of the Bay of Brest, Camaret appeared as a source of larvae for the inner bay (areas 14, 15 and 16), but also for the western (areas 9 and 11) and northern (areas 18, 19, 21 and 22) parts of the Ushant Sea. No or very limited larval exchange was found between areas off the northern coast of Brittany (areas 24-27, neighbouring Morlaix) and the rest of the Ushant Sea (including the bays of Brest and Douarnenez).

Table 2: List of the annotaed proteins with their corresponding biological processes and catalytic activity

Protein	Biological processes/Catalytic activity
calpain-15-like	metal ion binding GO:0046872
metalloproteinase inhibitor 3-like	cellular response to organic substance GO:0071310 negative regulation of membrane protein ectodomain proteolysis GO:0051045 negative regulation of ERK1 and ERK2 cascade GO:0070373 negative regulation of metalloendopeptidase activity GO:1904684
neuroendocrine convertase 2-like	metabolic process GO:0008152 Cellular process GO:0009987 Biological regulation GO:0065007 developmental process GO:0032502 reproductive process GO:0022414 neuromuscular synaptic transmission GO:0007274 behavior (Larval feeding behavior) GO:0030536 Multicellular orgnismal process GO:0032501 response to stimulus GO:0050896
ALX homeobox protein 1-like	Regulation of transcription , DNA templated GO:0006355 Release of cytochrome c from mitochondria GO:0001836 cellular response to DNA damage stimulus GO:0006974 ion transport GO:0006811
PREDICTED: RNA-directed DNA polymerase from mobile element jockey-like	defense response : GO:0006952 Activation of cysteine-type endopeptidase activity involved in apoptotic process GO:0006919 regulation of transcription, DNA-templated GO:0006355
replication factor C subunit 5-like	Metabolic process GO:0008152 Cellular process GO:0009987 Biological regulation GO:0065007 response to stimulus GO:0050896 Cellular component organization GO:0016043 Multicellular orgnismal process GO:0032501 developmental process GO:0032502 localization GO:0051179 Multi-organism process GO:0051704 immune system process GO:0002376 cell population proliferation GO:0008283 multicellular organism growth GO:0035264
dynactin subunit 1-like isoform X3	transport along microtubule GO:0010970 dynein complex binding GO:0070840
zinc finger protein 227-like	positive regulation of transcription by RNA polymerase II GO:0045944

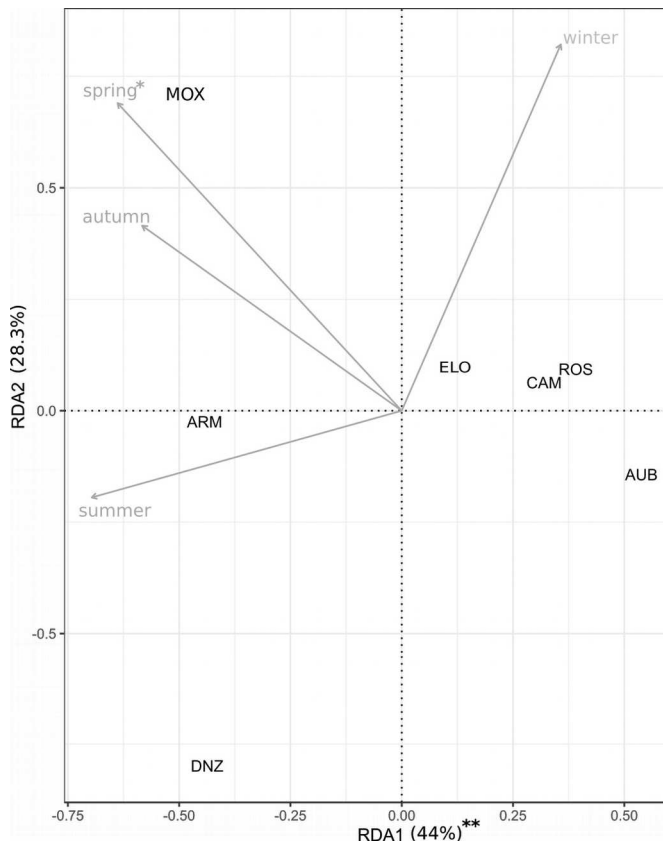


Figure 5: RDA using allele frequencies at aouliter loci per population as response variables and minium dissolved phosphat as environmental variables as explanatory variables ($R_{\text{adjust}}=0.48$, $p\text{-val}=0.003$).

Discussion

Based on 10,255 SNPs obtained by a sequencing approach, the present study explored both the neutral and adaptive genetic differentiation between great scallop populations from the Bay of Brest and surrounding waters (Western English Channel, Ushant Sea and Bay of Douarnenez). Congruently with results from larval dispersal modelling, neutral genetic differentiation patterns revealed an important barrier to gene flow between the Western English Channel (Morlaix) and the Ushant Sea (including the adjacent bays of Brest and Douarnenez). In contrast, the lack of neutral genetic structure between the Bay of Brest, the Ushant Sea and the Bay of Douarnenez, which was consistent with the northward larval dispersal from the Bay of Douarnenez to Camaret and the Bay of Brest as evidenced by modelling, suggested some genetic connectivity between the Bay of

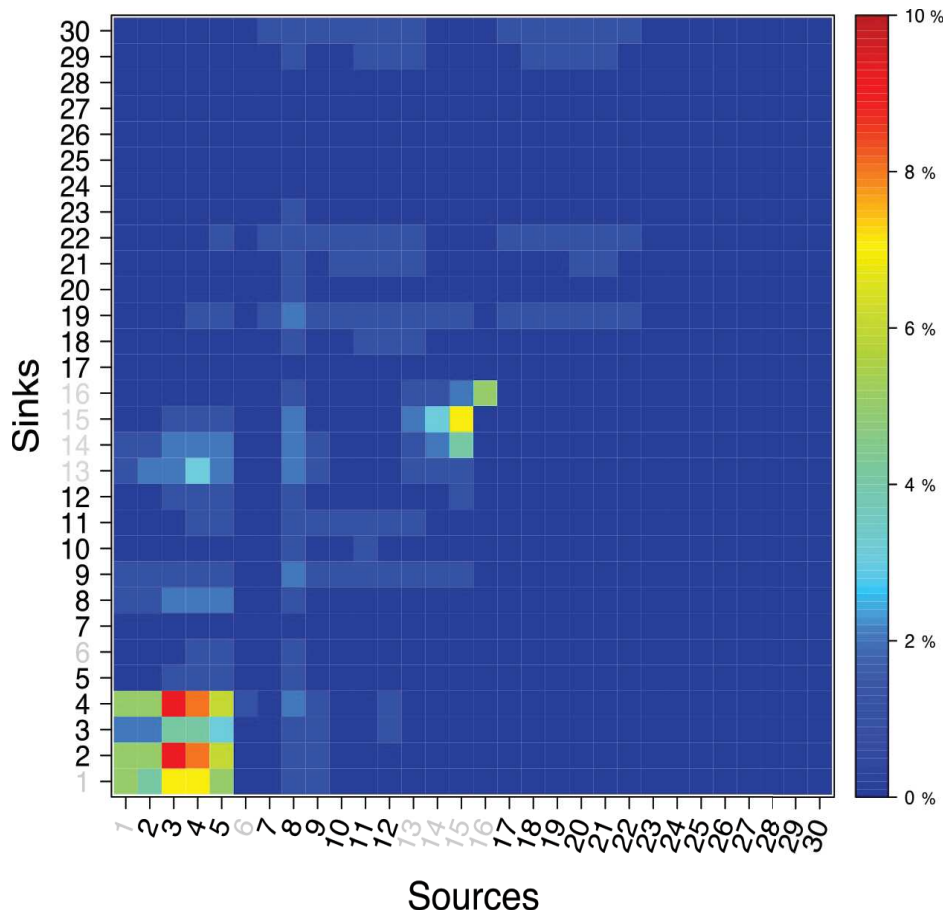


Figure 6: Mean particle dispersal matrix simulated between May and September from year 2013 to year 2018. Time of dispersal was set to 30 days. Values represented the average percentage of particles received by sink localities from source sites. Simulated grey sites match sampling sites: 1 (DNZ) 6 (ARM) 13 (CAM) 14 (ROS) 15 (AUB) 16 (ELO). MOX was out of the model at the east of 27 simulated units.

Brest and adjacent waters, due to larval inflow into the bay. Finally, the population genetic structure assessed with outlier loci showed a genetic differentiation between i/ Camaret and the Bay of Brest (AUB, ROS, ELO) and ii/ the rest of the sampled population. This possible selective divergence was only explained by the dissolved phosphate concentration and precisely by the spring minimum dissolved phosphate concentration.

Barrier to gene flow between the Ushant Sea and the Western English Channel

The main neutral genetic differentiation was observed between Morlaix and other sampled population. This observation is in line with previous microsatellite and SNP-based studies that reported a significant differentiation between *P. maximus* populations from the Bay of Brest and the English Channel (Morvezen *et al.*, 2016b, Vendrami *et al.*, 2019). This genetic differentiation is explained by larval dispersal modelling, that highlighted a lack of connectivity between the Ushant Sea (and the bays of Brest and Douarnenez) and coastal waters off northern Brittany, in congruence with previous larval dispersal modelling efforts (Nicolle *et al.*, 2016).

Overall, these results suggested that the tip of Brittany constitutes a hydrodynamic barrier that limits larval connectivity between northern and southern *P. maximus* populations, as previously proposed for marine benthic-pelagic invertebrates species (Ayata *et al.*, 2010). Indeed, gene flow may be hindered by the Ushant front, a seasonal tidal front that occurs from May to October during the spawning period of *P. maximus* (Paulet *et al.*, 1988), between stratified warm waters of the Celtic Sea and mixed coastal waters (Pingree and Griffiths, 1978, Figure 1.a). The hydrodynamic front influences planktonic dispersal and biology within the Ushant Sea and adjacent waters (Le Fèvre and Grall, 1970). The Ushant front has been hypothesized to play a role in the population genetic structure of several marine species that display a pelagic larval stage (Charrier *et al.*, 2006, Couceiro *et al.*, 2013, Jolly *et al.*, 2006). Interestingly, this hydrodynamic feature seems to shape even the population genetic structure of terrestrial species with hydrochory dispersal (Bond *et al.*, 2005).

Gene flow as a source of genetic diversity in the Bay of Brest

Genomic diversity levels and low kinship were relatively similar between the Bay of Brest and surrounding populations, in agreement with previous microsatellite-based genetic studies (Morvezen *et al.*, 2016b). However, the genetic diversity of the *P. maximus* population in the Bay of Brest was expected to be lower relative to adjacent populations, as a result of the strong demographic collapse experienced in the early 1960s and the ongoing stock enhancement program conducted since 1983 (Morvezen *et al.*, 2016b). In particular, enhancement of the local *P. maximus* population with hatchery-produced scallops may lead to a reduction of the effective population size (N_e) and to an erosion of the genetic diversity (Ryman-Laikre effect; Ryman and Laikre, 1991). Interestingly, based on a recent population genomics study that showed a higher genetic diversity in the Bay of Brest relative to other populations, author suggested a positive effect of the stock enhancement program on the genetic diversity of this population (Vendrami *et al.*, 2019). However, this hypothesis is contradicted by genetic diversity levels observed in the present study as those from Morvezen *et al.* (2016b), that were similar between the Bay of Brest and adjacent populations. Besides, given that hatchery scallops are produced by breeding wild adults collected locally in the Bay of Brest, it seems unlikely that stock enhancement may increase the local genetic diversity.

The retention of genetic diversity in the Bay of Brest could be explained by (1) a limited Ryman-Laikre effect because of a very low N_e/N ratio of the enhanced population and a large amount of released seeds, as commonly encountered in marine bivalves (Gaffney, 2006) and/or (2) a limited reproductive success of hatchery-born scallops released in the wild. However, these hypotheses seem not likely in the case of the great scallop population from the Bay of Brest, since a Ryman-Laikre effect as well as a significant reproductive input of hatchery-born scallops (34%) were reported for this population (Morvezen *et al.*, 2016a).

As hypothesised by Morvezen *et al.* (2016a), relatively high genetic variability levels may be maintained in the *P. maximus* population of the Bay of Brest by gene flow either from surrounding populations outside the bay or from undetected sub-populations within the bay, that would buffer the erosion of diversity induced by genetic drift. However, even though the existence of such undetected sub-populations cannot be ruled out, this hypothesis seems unlikely given the lack of genetic structure observed in this study among the three population samples from the Bay of Brest (ELO, ROS and AUB). Alternatively, the present study gives, with the absence of genetic

differentiation among the Bay of Brest, the Ushant Sea and the Bay of Douarnenez, empirical support for the existence of gene flows between the Bay of Brest and neighboring scallop populations. Moreover, larval dispersal modeling highlighted a northward dispersal from the Bay of Douarnenez to Camaret and the Bay of Brest, consistently with the hypothesis of an inflow of *P. maximus* larvae into the Bay of Brest from adjacent populations from the south-eastern Ushant Sea and the Bay of Douarnenez. Together, the present results suggest the presence of gene flow associated with larval inflow, which may explain the maintenance of high genetic diversity levels in the great scallop population of the Bay of Brest. However, the slightly significant F_{ST} estimates observed between the outer entrance of the Bay of Brest (Camaret) and two of the two inner samples (AUB and ELO) suggests that such gene flow might be locally limited due to fine-scale coastal hydrodynamic features. This weak pattern could also be due to inter-annual variability in population connectivity, which we cannot assess here as our study is based on a single cohort. In addition, larval dispersal modelling revealed a high retention rate in both the bays of Brest and Douarnenez, which is in agreement with previous studies on marine invertebrates (Ayata *et al.* 2010).

Possible contrasted selective pressures of *P. maximus* in the Bay of Brest

In the past few years, signatures of local adaptation have been regularly observed among marine invertebrate populations in response to environmental drivers such as temperature, salinity and pH (e.g. Sanford and Kelly, 2011; Pespeni *et al.*, 2013; Benestan *et al.*, 2015; Van Wyngaarden *et al.*, 2017, 2018). At a large geographical scale, a possible selective divergence was underlined between southern and northern *P. maximus* populations along the European coasts, ranging from the Mediterranean Sea to Norway (Vendrami *et al.*, 2019). The latter was mostly correlated with temperature and dissolved organic carbon variables (Vendrami *et al.*, 2019). This genetic divergence was in line with a phenotypic differentiation both at the proteomic level (Artigaud *et al.*, 2014b) and shell growth patterns (Chauvaud *et al.*, 2012), suggesting local adaptation of great scallop populations along the latitudinal gradient.

Signal of selection has been also acknowledged at a smaller spatial scale (<50 km) in marine invertebrates (Sanford and Kelly, 2011) as it is potentially the case in the present study. Indeed, PCA results based on the 48 outlier loci suggested a potential selective divergence between the Bay of Brest (including its outer entrance) and samples from the Ushant Sea, Bay of Douarnenez and

Western English Channel. This signal matched with the differences observed between these areas in terms of environmental conditions.

The Bay of Brest can be considered as a challenging environment for *P. maximus* in terms of pollutants (Cd, Pb, Hg, Cu, Zn, Ar; Quiniou *et al.*, 1999; Chiffolleau, 2017) and also because of harmful algal blooms (Chauvaud *et al.*, 1998). In addition, high concentrations of sedimented diatoms following algal blooms can affect respiratory and food uptake abilities of scallops, and thus affect their growth rate (Chauvaud *et al.*, 1998; Lorrain *et al.*, 2000). These massive sedimentation of phytoplanktonic cells is triggered after a bloom by a spring limitation in silicate and phosphate (Lorrain *et al.*, 2000). Interestingly, in the present study, allele frequencies at outlier loci were significantly correlated with the annual and Spring minimum concentration in dissolved phosphate, that was the lowest in the Bay of Brest. Therefore, the genetic divergence of the Bay of Brest population (and Camaret) at outlier loci may be shaped (at least partially) by local environmental pressures such as high phytoplankton concentrations in the bottom layer in Spring due to a limitation in nutrients, as underlined by Chauvaud *et al.* (1998) and Lorrain *et al.* (2000). Among the eight annotated outliers, the locus 784765_58 displayed different alleles frequencies between the Bay of Brest, including Camaret, and the rest. Interestingly, this locus codes for the response to stress protein « RNA-directed DNA polymerase from mobile element jockey-like », and hence may be involved in responses to biotic or abiotic stress within the Bay of Brest, such as those related to algal blooms.

Allele frequencies at the locus 174548_57, that codes for a metalloproteinase inhibitor 3-like, varied between the Bay of Douarnenez, Brest and Morlaix. A similar geographical pattern was observed in the literature for TBT (Tributyltin) concentrations, which are high in the Bay of Douarnenez, intermediate in the Bay of Brest and low in Morlaix (Chiffolleau, 2017). Interestingly, the metalloproteinase inhibitor 3-like is involved in the negative regulation of ERK1 and ERK2 pathway (GO:0070373), which are implicated in regulation of cell cycle events, and the ERK1/2 cascade is inhibited by TBT in human amniotic cells (Zhang *et al.*, 2014). Therefore, allele frequency variations at the locus 174548_57 may reflect potential selective responses of great scallop populations to TBT contamination (e.g Jensen *et al.*, 2004; Sun *et al.*, 2014).

Even though the present results do show signals of contrasted selective pressures possibly in response to environmental variables, they do not allow to draw any firm conclusion. Overall, only 12.5% of the 48 outliers were successfully annotated and understanding their role in adaptive processes remains challenging. So far, hypotheses about the local adaption of great scallop

populations to environmental constraints remain relatively speculative. The present study gives the opportunity to further explore adaptive processes and evaluate fitness for targeted loci through common garden experiments.

Conclusions and future directions

Coupling population genomics and dispersal modelling provided fine-scale insights about the drivers that shape the genetic diversity of *P. maximus* populations along the Western tip of Brittany. The Ushant front seems to constitute a hydrodynamic barrier to larval dispersal and gene flow between the Western English Channel and the Ushant Sea (including the bays of Brest and Douarnenez), leading to significant neutral population structure. In the Ushant sea, gene flow associated with a northward larval dispersal from the Bay of Douarnenez to Camaret and the Bay of Brest may ensure relatively high levels of genetic diversity in the Bay of Brest by mitigating the effects of both the dramatic scallop population decline experienced since the early 1960's and the Ryman-Laikre effect potentially induced by the local stock enhancement. This hypothesis of larval dispersal as a source of genetic diversity in the scallop population of the Bay of Brest should be further investigated, using a demo-genetic modeling approach (e.g. Andrello and Manel, 2015). In addition, signal of contrasted selective pressures suggested local adaptation processes in the scallop populations at a fine geographical scale along the coasts of Brittany. In particular, selective forces associated with phytoplanktonic blooms and TBT pollution were hypothesized, that require confirmation from further genomic studies and common garden experiments in order to better elucidate the local adaptation of *P. maximus* populations.

Acknowledgement

This work, as part of the Modelisme project, was supported by the "Laboratoire d'Excellence" LabexMER (ANR-10-LABX-19). This study was also supported by the Interdisciplinary graduate school for the blue planet ISblue (ANR-17-EURE-0015) and co-funded by a grant from the French government under the program "Investissements d'Avenir". W. Handal was funded by a French doctoral research grant from the Région Bretagne (50%) and the Université de Bretagne Occidentale (50%). We thank all people involved in sampling: Christophe Le Mens, Mark Lars, the Albert Lucas crew, the Comité Départemental des Pêches Maritimes et des Elevages Marins du Finistère, Olivier Gallet representing the Parc naturel marin d'Iroise and the diving service from the Station Biologique de Roscoff.

References

- Artigaud, S., Lavaud, R., Thébault, J., Jean, F., Strand, Ø., Strohmeier, T., Milan, M., and Pichereau, V. 2014. Proteomic-based comparison between populations of the Great Scallop, *Pecten maximus*. *Journal of Proteomics*, 105: 164–173.
- Artigaud, S., Thorne, M. A. S., Richard, J., Lavaud, R., Jean, F., Flye-Sainte-Marie, J., Peck, L. S., Pichereau, V., and Clark, M. S. (2014). Deep sequencing of the mantle transcriptome of the great scallop *Pecten maximus*. *Marine Genomics*, 15: 3–4.
- Ayata, S.-D., Lazure, P., and Thiébaud, É. 2010. How does the connectivity between populations mediate range limits of marine invertebrates? A case study of larval dispersal between the Bay of Biscay and the English Channel (North-East Atlantic). *Progress in Oceanography*, 87: 18–36.
- Benestan, L., Gosselin, T., Perrier, C., Sainte-Marie, B., Rochette, R., and Bernatchez, L. 2015. RAD genotyping reveals fine-scale genetic structuring and provides powerful population assignment in a widely distributed marine species, the American lobster (*Homarus americanus*). *Molecular Ecology*, 24: 3299–3315.
- Bierne, N., Roze, D., and Welch, J. J. 2013. Pervasive selection or is it...? why are F_{ST} outliers sometimes so frequent? *Molecular Ecology*, 22: 2061–2064.
- Bolger, A. M., Lohse, M., and Usadel, B. 2014. Trimmomatic: a flexible trimmer for Illumina sequence data. *Bioinformatics*, 30: 2114–2120.
- Bond, J. M., Daniels, R., and Bioret, F. 2005. Genetic diversity in *Crambe maritima* along the English Channel: the role of ocean currents in determining population structure. *Ecography*, 28: 374–384.
- Bonhomme, M., Chevalet, C., Servin, B., Boitard, S., Abdallah, J., Blott, S., and SanCristobal, M. 2010. Detecting selection in population trees: the Lewontin and Krakauer test extended. *Genetics*, 186: 241–262.
- Boratyn, G. M., Camacho, C., Cooper, P. S., Coulouris, G., Fong, A., Ma, N., Madden, T. L., Matten, W. M., McGinnis, S. D., Merezhuk, Y., Raytselis, Y., Sayers, E. W., Tao, T., Ye, J., and Zaretskaya, I. 2013. BLAST: a more efficient report with usability improvements. *Nucleic Acids Research*, 41: W29–W33.
- Boudriga, I. 2017. Modélisation de l'effet du comportement larvaire sur la connectivité des populations d'invertébrés benthiques en zone mer d'Iroise- rade de Brest. MSc thesis, Agrocampus-Ouest, Rennes, France, 43 pp.
- Boudry, P., Collet, B., Cornette, F., Hervouet, V., and Bonhomme, F. 2002. High variance in reproductive success of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*, Thunberg) revealed by microsatellite-based parentage analysis of multifactorial crosses. *Aquaculture*, 204(3-4): 283–296.
- Catchen, J., Hohenlohe, P. A., Bassham, S., Amores, A., and Cresko, W. A. 2013. Stacks: an analysis tool set for population genomics. *Molecular Ecology*, 22: 3124–3140.
- Charrier, G., Durand, J., Quiniou, L., and Laroche, J. 2006. An investigation of the population genetic structure of pollack (*Pollachius pollachius*) based on microsatellite markers. *ICES Journal of Marine Science*, 63: 1705–1709.
- Chauvaud, L., Thouzeau, G., and Paulet, Y.-M. 1998. Effects of environmental factors on the daily growth rate of *Pecten maximus* juveniles in the Bay of Brest (France). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 227: 83–111.

- Chauvaud, L., Patry, Y., Jolivet, A., Cam, E., Le Goff, C., Strand, Ø., Charrier, G., Thébault, J., Lazure, P., Gotthard, K., and Clavier, J. 2012. Variation in size and growth of the great scallop *Pecten maximus* along a latitudinal gradient. *PLoS ONE*, 7: e37717.
- Chiffolleau, J.-F. 2017. La contamination chimique sur le littoral Loire-Bretagne. Département Ressources Biologiques et Environnement Unité Biogéochimie et Ecotoxicologie.
- Cochard, J. C., and Devauchelle, N. 1993. Spawning, fecundity and larval survival and growth in relation to controlled conditioning in native and transplanted populations of *Pecten maximus* (L.): evidence for the existence of separate stocks. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 169: 41–56.
- Couceiro, L., Robuchon, M., Destombe, C., and Valero, M. 2013. Management and conservation of the kelp species *Laminaria digitata* : using genetic tools to explore the potential exporting role of the MPA “ *Parc naturel marin d’Iroise* ”. *Aquatic Living Resources*, 26: 197–205.
- Cragg, S. M. 1980. Swimming behaviour of the larvae of *Pecten maximus* (L.)(Bivalvia). *Journal of the marine biological Association of the United Kingdom*, 60(03) : 551-564.
- Crawford, D. L., and Oleksiak, M. F. 2016. Ecological population genomics in the marine environment. *Briefings in Functional Genomics*, 15: 342–351.
- Danecek, P., Auton, A., Abecasis, G., Albers, C. A., Banks, E., DePristo, M. A., Handsaker, R. E., Lunter, G., Marth, G. T., Sherry, S. T., McVean, G., Durbin, R., and 1000 Genomes Project Analysis Group. 2011. The variant call format and VCFtools. *Bioinformatics*, 27: 2156–2158.
- Diniz-Filho, J. A. F., and Bini, L. M. 2012. Thirty-five years of spatial autocorrelation analysis in population genetics: an essay in honour of Robert Sokal (1926-2012): spatial autocorrelation in biology. *Biological Journal of the Linnean Society*, 107: 721–736.
- Duncan, P. F., Brand, A. R., Strand, Ø., and Foucher, E. 2016. The european scallop fisheries for *Pecten maximus*, *Aequipecten opercularis*, *Chlamys islandica*, and *Mimachlamys varia*. *In* *Developments in Aquaculture and Fisheries Science*, pp. 781–858.
- Elshire, R. J., Glaubitz, J. C., Sun, Q., Poland, J. A., Kawamoto, K., Buckler, E. S., and Mitchell, S. E. 2011. A robust, simple genotyping-by-sequencing (GBS) approach for high diversity species. *PLoS ONE*, 6: e19379.
- Fèvre, L. 1987. Aspects of the biology of frontal systems. *Advances in marine biology*, 23: 163–299.
- Fleury, P.-G., Carval, J.-P., Muzellec, M.-L., Gérard, A., Barret, J., Cochard, J.-C., and Dao, J.-C. 2003. 1983-2002 : The 20-year development of the King scallop (*Pecten maximus*) sea-farming industry in the bay of Brest (France) :historical record, results, prospect. *In* p. 2. St-Petersburg (Floride, U.S.A).
- Gaffney, P. M. 2006. The role of genetics in shellfish restoration. *Aquatic Living Resources*, 19: 277–282.
- Goudet, J. 2005. hierfstat, a package for R to compute and test hierarchical F-statistics. *Molecular Ecology Notes*, 5: 184–186.
- Iacchei, M., Ben-Horin, T., Selkoe, K. A., Bird, C. E., García-Rodríguez, F. J., and Toonen, R. J. 2013. Combined analyses of kinship and F_{ST} suggest potential drivers of chaotic genetic patchiness in high gene-flow populations. *Molecular Ecology*, 22: 3476–3494.
- Jensen, H. F., Holmer, M., and Dahllöf, I. 2004. Effects of tributyltin (TBT) on the seagrass *Ruppia maritima*. *Marine Pollution Bulletin*, 49: 564–573.
- Jombart, T., Devillard, S., and Balloux, F. 2010. Discriminant analysis of principal components: a new method for the analysis of genetically structured populations. *BMC Genetics*, 11: 94.
- Jolly, M. T., Viard, F., Gentil, F., ThiéBaut, E., and Jollivet, D. 2006. Comparative phylogeography of two coastal polychaete tubeworms in the Northeast Atlantic supports shared history and

- vicariant events: comparative phylogeography of coastal tubeworms. *Molecular Ecology*, 15: 1841–1855.
- Laikre, L., Palm, S., and Ryman, N. 2005. Genetic population structure of fishes: implications for coastal zone management. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 34: 111.
- Laikre, L., Allendorf, F. W., Aroner, L. C., Baker, C. S., Gregovich, D. P., Hansen, M. M., Jackson, J. A., Kendall, K. C., McKelvey, K., Neel, M. C., Olivieri, I., Ryman, N., Schwartz, M. K., Bull, R. S., Stetz, J. B., Tallmon, D. A., Taylor, B. L., Vojta, C. D., Waller, D. M., and Waples, R. S. 2010. Neglect of genetic diversity in implementation of the convention on biological diversity. *Conservation Biology*, 24: 86–88.
- Laikre, L., Schwartz, M. K., Waples, R. S., and Ryman, N. 2010. Compromising genetic diversity in the wild: unmonitored large-scale release of plants and animals. *Trends in Ecology & Evolution*, 25: 520–529.
- Lazure, P., and Dumas, F. 2008. An external–internal mode coupling for a 3D hydrodynamical model for applications at regional scale (MARS). *Advances in water resources*, 31(2) : 233–250.
- Le Fèvre, J., and Grall, J. R. 1970. On the relationships of *Noctiluca* swarming off the western coast of Brittany with hydrological features and plankton characteristics of the environment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 4: 287–306.
- Lehnert, S. J., DiBacco, C., Van Wyngaarden, M., Jeffery, N. W., Ben Lowen, J., Sylvester, E. V. A., Wringe, B. F., Stanley, R. R. E., Hamilton, L. C., and Bradbury, I. R. 2018. Fine-scale temperature-associated genetic structure between inshore and offshore populations of sea scallop (*Placopecten magellanicus*). *Heredity*, 122 : 69.
- Lorrain, A., Paulet, Y.-M., Chauvaud, L., Savoye, N., Nézan, E., and Guérin, L. 2000. Growth anomalies in *Pecten maximus* from coastal waters (Bay of Brest, France): relationship with diatom blooms. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 80: 667–673.
- Lotterhos, K. E., and Whitlock, M. C. 2014. Evaluation of demographic history and neutral parameterization on the performance of F_{ST} outlier tests. *Molecular Ecology*, 23: 2178–2192.
- Luu, K., Bazin, E., and Blum, M. G. B. 2017. pcadapt: an R package to perform genome scans for selection based on principal component analysis. *Molecular ecology resources* 17: 67–77.
- Mackie, L. A., and Ansell, A. D. 1993. Differences in reproductive ecology in natural and transplanted populations of *Pecten maximus*: evidence for the existence of separate stocks. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 169: 57–75.
- Manichaikul, A., Mychaleckyj, J. C., Rich, S. S., Daly, K., Sale, M., and Chen, W.-M. 2010. Robust relationship inference in genome-wide association studies. *Bioinformatics*, 26: 2867–2873.
- Martin, M. 2011. Cutadapt removes adapter sequences from high-throughput sequencing reads. *Technical notes, EMBet.journal*: 3.
- Martinez, E., Buonaccorsi, V., Hyde, J. R., and Aguilar, A. 2017. Population genomics reveals high gene flow in grass rockfish (*Sebastes rastrelliger*). *Marine Genomics*, 33: 57–63.
- Morvezen, R., Boudry, P., Laroche, J., and Charrier, G. 2016a. Stock enhancement or sea ranching? Insights from monitoring the genetic diversity, relatedness and effective population size in a seeded great scallop population (*Pecten maximus*). *Heredity*, 117: 142–148.
- Morvezen, R., Charrier, G., Boudry, P., Chauvaud, L., Breton, F., Strand, Ø., and Laroche, J. 2016b. Genetic structure of a commercially exploited bivalve, the great scallop *Pecten maximus*, along the European coasts. *Conservation Genetics*, 17: 57–67.
- Nei, M., and Chakravarti, A. 1977. Drift variance of F_{ST} and G_{ST} statistics obtained from a finite number of isolated populations. *Theoretical population biology*, 11 ; 307–235.

- Nicolle, A., Moitié, R., Ogor, J., Dumas, F., Foveau, A., Foucher, E., and Thiébaud, E. 2016. Modelling larval dispersal of *Pecten maximus* in the English Channel: a tool for the spatial management of the stocks. *ICES Journal of Marine Science*, 14: 1812-1825.
- Oksanen, J., Blanchet, G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlenn, D., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Henry, Stevens, H. H., Szoecs, E., and Wagner, H. 2019. *Vegan: ecological diversity*: 12.
- Paris, C. B., Chérubin, L. M., and Cowen, R. K. 2007. Surfing, spinning, or diving from reef to reef: effects on population connectivity. *Marine Ecology Progress Series*, 347: 285-300.
- Paulet, Y. M., Lucas, A., and Gerard, A. 1988. Reproduction and larval development in two *Pecten maximus* (L.) populations from Brittany. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 119: 145–156.
- Pauletto, M., Milan, M., Moreira, R., Novoa, B., Figueras, A., Babbucci, M., Patarnello, T., and Bargelloni, L. 2014. Deep transcriptome sequencing of *Pecten maximus* hemocytes: A genomic resource for bivalve immunology. *Fish & Shellfish Immunology*, 37: 154–165.
- Pembleton, L. W., Cogan, N. O. I., and Forster, J. W. 2013. StAMPP: an R package for calculation of genetic differentiation and structure of mixed-ploidy level populations. *Molecular Ecology Resources*, 13: 946–952.
- Pespeni, M. H., Chan, F., Menge, B. A., and Palumbi, S. R. 2013. Signs of adaptation to local pH conditions across an environmental mosaic in the California current ecosystem. *Integrative and Comparative Biology*, 53: 857–870.
- Pingree, R. D., and Griffiths, D. K. 1978. Tidal fronts on the shelf seas around the British Isles. *Journal of Geophysical Research*, 83: 4615.
- Purcell, J. F. H., Cowen, R. K., Hughes, C. R., and Williams, D. A. 2006. Weak genetic structure indicates strong dispersal limits: a tale of two coral reef fish. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273: 1483–1490.
- Purcell, S., Neale, B., Todd-Brown, K., Thomas, L., Ferreira, M. A. R., Bender, D., Maller, J., Sklar, P., De Bakker, P. I. W., Daly, M. J., and Sham, C. 2007. PLINK: a tool set for whole-genome association and population-based linkage analyses. *The American Journal of Human Genetics*, 81: 559–575.
- Puritz, J.C.(2016). <https://github.com/jpuritz/dDocent/blob/master/tutorials/>
- Quiniou, F., Guillou, M., and Judas, A. 1999. Arrest and delay in embryonic development in sea urchin populations of the Bay of Brest (Brittany, France): link with environmental factors. *Marine Pollution Bulletin*, 38: 401–406.
- Rochette, N. C., and Catchen, J. M. 2017. Deriving genotypes from RAD-seq short-read data using Stacks. *Nature Protocols*, 12: 2640–2659.
- Rosenberg, D. K., Noon, B. R., and Meslow, E. C. 1997. Biological corridors: form, function, and efficacy. *BioScience*, 47: 677–687.
- Ryman, N., and Laikre, L. 1991. Effects of supportive breeding on the genetically effective population size. *Conservation Biology*, 5: 325–329.
- Sanford, E., and Kelly, M. W. 2011. Local adaptation in marine invertebrates. *Annual Review of Marine Science*, 3: 509–535.
- Seity, Y., Brousseau, P., Malardel, S., Hello, G., Bénard, P., Bouttier, F., Lac, C., and Masson, V. 2011. The AROME-France convective-scale operational model. *Monthly Weather Review*, 139(3) : 976-991.
- Simon, B. 2007. *La marée océanique côtière*. Institut océanographique, Paris : 433pp.
- Storey, J. D. 2002. A direct approach to false discovery rates. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Statistical Methodology)*, 64: 479–498.

- Sun, P. Y., Foley, H. B., Handschumacher, L., Suzuki, A., Karamanukyan, T., and Edmands, S. 2014. Acclimation and adaptation to common marine pollutants in the copepod *Tigriopus californicus*. *Chemosphere*, 112: 465–471.
- Technical note AN-161104.01. Arvidsson, S., Fartmann, B., Winkler, S., and Zimmermann, W. Efficient high-throughput SNP discovery and genotyping using normalised Genotyping-by-Sequencing (nGBS).
- The UniProt Consortium. 2019. UniProt: a worldwide hub of protein knowledge. *Nucleic Acids Research*, 47: D506–D515.
- Thouzeau, G. 1991. Déterminisme du pré-recrutement de *Pecten maximus* en baie de Saint-Brieuc: processus régulateurs de l'abondance, de la survie et de la croissance des post-larves et juvéniles. *Aquatic Living Resources*, 4(2) : 77-99.
- Thouzeau, G., Chauvaud, L., Grall, J., and Guérin, L. 2000. Rôle des interactions biotiques sur le devenir du pré-recrutement et la croissance de *Pecten maximus* (L.) en rade de Brest. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series III - Sciences de la Vie*, 323: 815–825.
- Van Wyngaarden, M., Snelgrove, P. V. R., DiBacco, C., Hamilton, L. C., Rodríguez-Ezpeleta, N., Jeffery, N. W., Stanley, R. R. E., and Bradbury, I. 2017. Identifying patterns of dispersal, connectivity and selection in the sea scallop, *Placopecten magellanicus*, using RADseq-derived SNPs. *Evolutionary Applications*, 10: 102–117.
- Van Wyngaarden, M., Snelgrove, P. V. R., DiBacco, C., Hamilton, L. C., Rodríguez-Ezpeleta, N., Zhan, L., Beiko, R. G., and Bradbury, I. 2018. Oceanographic variation influences spatial genomic structure in the sea scallop, *Placopecten magellanicus*. *Ecology and Evolution*, 8: 2824–2841.
- Vendrami, D. L. J., De Noia, M., Telesca, L., Handal, W., Charrier, G., Boudry, P., Eberhart-Phillips, L., and Hoffman, J. I. 2019. RAD sequencing sheds new light on the genetic structure and local adaptation of European scallops and resolves their demographic histories. *Scientific Reports*, 9 : 7455.
- Waples, R. S. 1998. Separating the wheat from the chaff: patterns of genetic differentiation in high gene flow species. *Journal of Heredity*, 89: 438–450.
- Weir, B. S., and Cockerham, C. C. 1984. Estimating F-Statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, 38: 1358.
- Whitlock, M. C., and Lotterhos, K. E. 2015. Reliable detection of loci responsible for local adaptation: inference of a null model through trimming the distribution of F_{ST} . *The American Naturalist*, 186: S24–S36.
- Zhang, Y., Guo, Z., and Xu, L. 2014. Tributyltin induces a G2/M cell cycle arrest in human amniotic cells via PP2A inhibition-mediated inactivation of the ERK1/2 cascades. *Environmental Toxicology and Pharmacology*, 37: 812–818.

Supplementary material

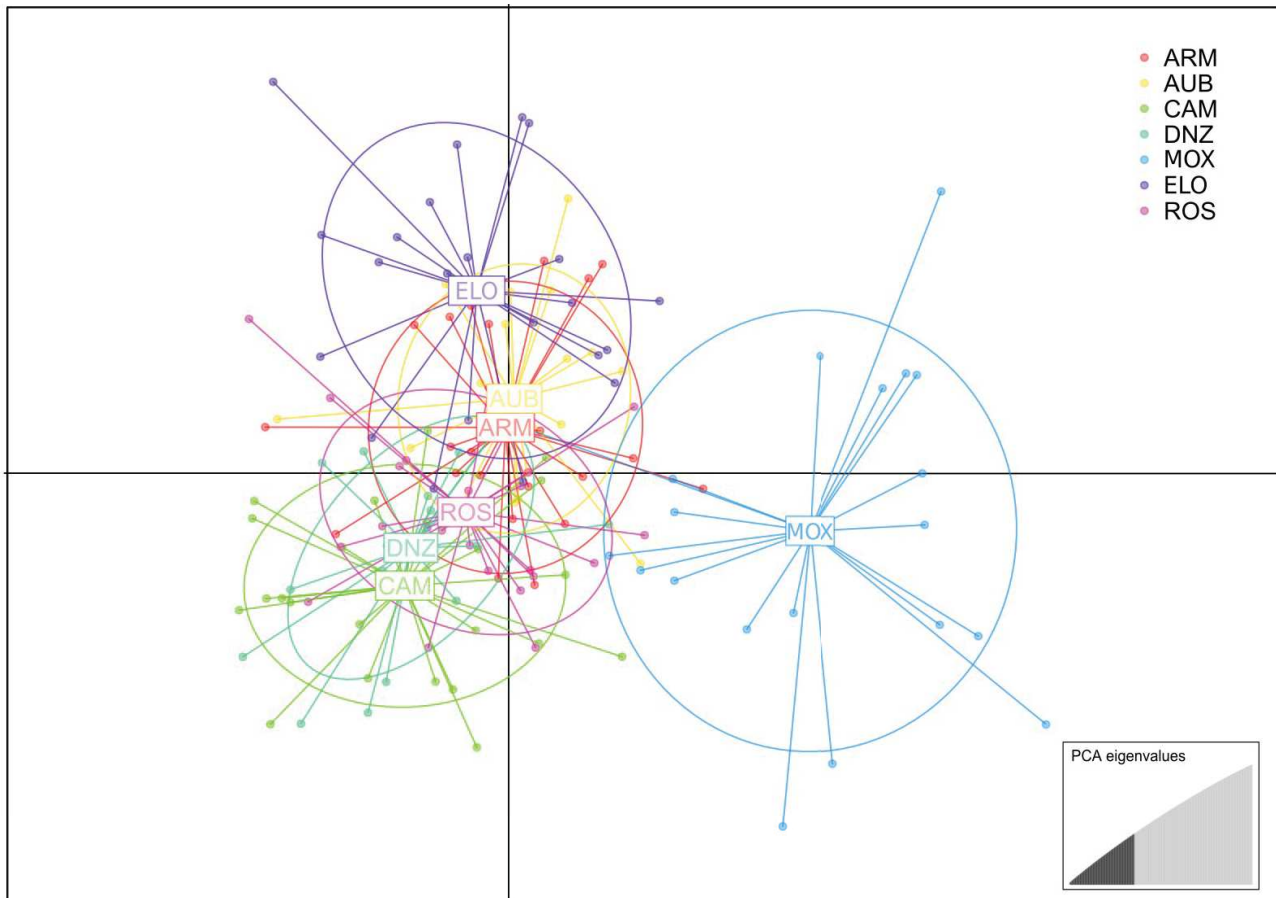


Figure S1 : Ordination plot of the DAPC analysis using 55 PC. Different colors are associated to each sample and dots correspond to individuals. ELO: Elorn, AUB: Auberlac'h, ARM: Armen, ROS: Roscanvel, DNZ: Douarnenez, CAM: Camaret, MOX: Morlaix

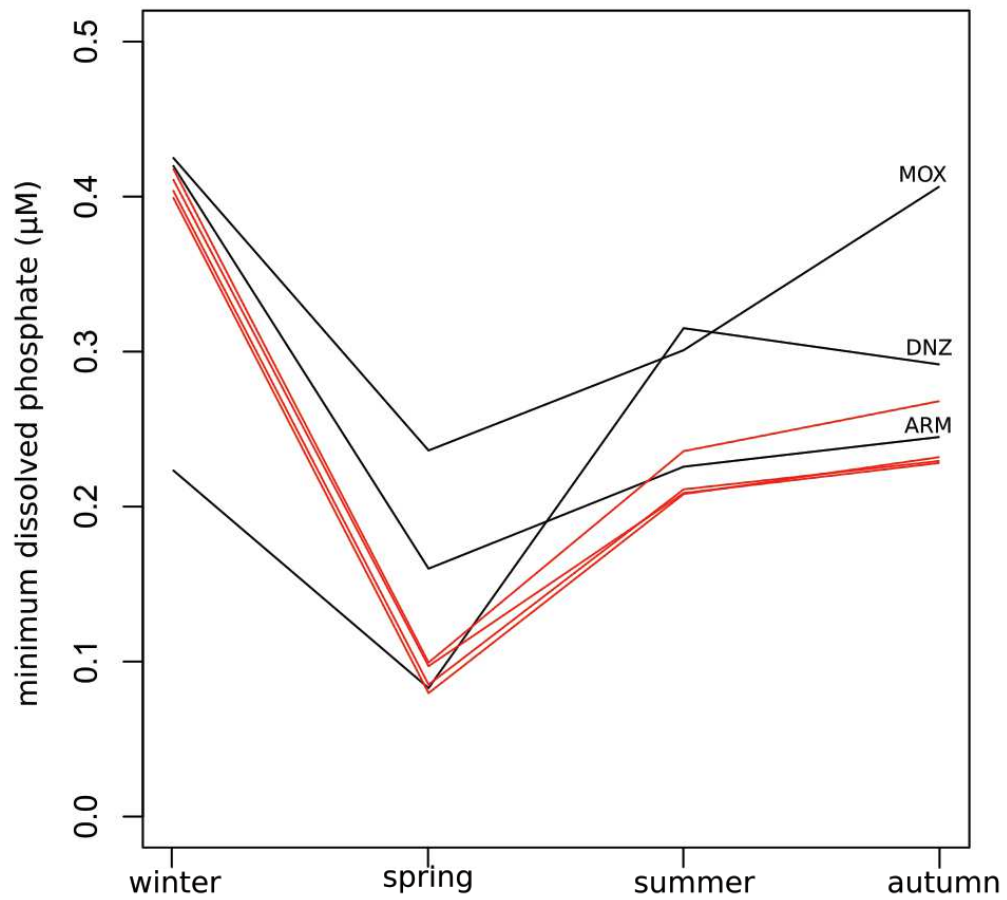


Figure S2 : Minimum dissolved phosphate concentration (μM) at each seasons in each site. Bay of Brest and Camaret samples are in red. ARM, DNZ and MOX are in black.

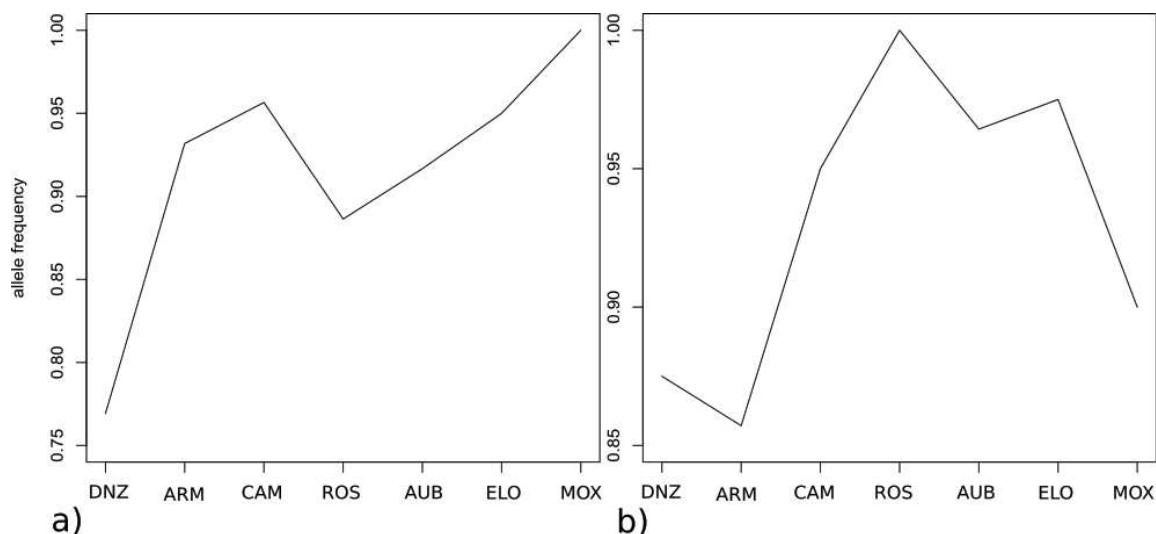


Figure S3: Allele frequency per sampling site for (a) metalloproteinase inhibitor 3-like and (b) RNA-directed DNA polymerase from mobile element jockey-like.

Table S1: Filtering strategies and evolution of the number of SNPs through filtering steps

Filtering step	Number of SNPs
Denovo analysis	963,142
MAF and 1 SNPs per sequence	413,325
GQ-DP + SNPs presents in at least 70 % of individuals	16,423
HWE test	16,317
remove physical linked loci because of PE analysed in SE	11,756
Linkage disequilibrium	10,255

Table S2: Description of the annotation results for outlier loci. Two methods were applied: BlastN of outliers on two Scallop transcript databased followed by a BlastX on a non redundant data base with a word size of 35 and no gap, and a direct BlastX on a non redundant data base. For each locus are mentioned the corresponding transcript database, the E-value and the identity of the alignment, the annotation determined on Blast NCBI, the E-value and the identity of the Blast.

BlastN vs Scallop transcript database, followed BlastX vs nr (word size 35, no gap)

Loci name	Transcriptome name/scaffold	E-value transcript	identity	Annotation	E-value Blast	Identity
150092_0	Hem_stim_vivo_l1_1 (paired)_contig_44585 Reproseed_Hem_stim_vivo_contig_Num44585	2.33312e-045	104/105	calpain-15-like [M. yessoensis]	3,00E-57	-
150092_0	Contig_Reproseed2101 Reproseed_Contig_Num_2101	1.20858e-042	100/102	no hit		-
174548_57	Contig_Reproseed38675 Reproseed_Contig_Num_38675	2.18545e-045	100/100	metalloproteinase inhibitor 3-like [M. yessoensis]	6,00E-94	-
177376_17	Contig_Reproseed17761 Reproseed_Contig_Num_17761	6.78167e-033	79/80	no hit		-
179439_58	Contig_BAS19551 BAS_Contig_Num_19551	2.73438e-044	100/101	neuroendocrine convertase 2-like [[M. yessoensis]	1,00E-15	-
51297_17	Contig_BAS32816 BAS_Contig_Num_32816	6.34603e-046	101/101	ALX homeobox protein 1-like [M. yessoensis]	0.0	-
	Contig_Reproseed41767 Reproseed_Contig_Num_41767	1.39781e-041	97/101	ALX homeobox protein 1-like [M. yessoensis]	8,00E-59	-
784765_58	Contig_Reproseed24787 Reproseed_Contig_Num_24787	1.46771e-053	107/107	no hit		-
	Contig_BAS11738 BAS_Contig_Num_11738	2.39918e-011	35/35	PREDICTED: RNA-directed DNA polymerase from mobile element jockey-like [Hydra vulgaris]	3,00E-08	-
	Contig_Reproseed28247 Reproseed_Contig_Num_28247	4.15472e-030	79/83	no hit		-
	Contig_Reproseed28247 Reproseed_Contig_Num_28247	7.32421e-033	94/105	no hit		-
95221_13	CONTIG41441	6.48875e-026	58/58		0.0	-
	Contig_Reproseed41441 Reproseed_Contig_Num_41441	1.38039e-022	58/58	replication factor C subunit 5-like [M. yessoensis]	0.0	-
145878_62	Contig_Reproseed85 Reproseed_Contig_Num_85	1.57502e-015	45/45	dynactin subunit 1-like isoform X3 [M. yessoensis]	0.0	-
direct BlastX vs nr						
60288_84	-	-	-	PREDICTED: Mizuhopecten yessoensis zinc finger protein 227-like (LOC110459890), mRNA	2,00E-43	100/100

Chapitre III

Signaux forts d'adaptation locale à fines échelles spatiales le long des côtes bretonnes entre gisements de *Pecten maximus* différenciés phénotypiquement.

Strong genomic signature of local adaptation among phenotypically differentiated great scallop (*Pecten maximus*) populations at a small geographical scale along the coasts of Brittany, France

Résumé

Des expérimentations en jardins communs menées sur la coquille Saint-Jacques ont mis en évidence un potentiel déterminisme génétique du cycle de reproduction (Mackie et Ansell, 1983 ; Cochard et Devauchelle, 1983) ainsi qu'une différenciation phénotypique aux stades larvaires (Paulet et al., 1988) entre les gisements de Rade de Brest et de Baie de Saint-Brieuc. Ces observations interrogent sur l'origine neutre ou adaptative de cette variabilité phénotypique, et doivent être prises en considération dans un contexte d'ensemencement massif du Golfe-Normano Breton avec des coquilles natives de Rade de Brest. L'objectif du chapitre III, est l'exploration de la diversité génétique neutre et adaptative le long des côtes Bretonnes, de la Rade de Brest au Golfe Normano-Breton, à l'aide d'approche GBS. L'utilisation du transcriptome de *Pecten maximus*, a permis de réaliser des associations gènes protéines pour l'ensemble des marqueurs, contribuant à la caractérisation de la diversité fonctionnelle.

Le premier résultat majeur de ce chapitre est l'identification de signaux forts de sélection directionnelle entre les différentes régions géographiques (Rade de Brest, Morlaix, Golfe Normano-Breton) au travers d'outliers codant pour plusieurs processus biologiques. Cette structure génétique adaptative forte renseigne l'influence probable de pressions sélective entre ces différents gisements, informations cruciales pour les politiques de gestions. En effet, les ensemencements massifs de coquilles de Rade de Brest en Baie de Granville, pourraient entraîner des modifications des processus adaptatifs de certains traits phénotypiques soumis à sélection, si les semis interagissent au moment de la reproduction avec les coquilles locales. La diminution de la valeur sélective des hybrides entraînerait alors des effets contre productifs.

Deuxièmement, en plus de confirmer le Front de Ouessant comme barrière aux flux de gènes, le chapitre III a identifié une frontière hydrodynamique entre Morlaix et le Golfe Normano-Breton, appuyée par l'étude de modélisation de dispersion larvaire de Nicolle et al. (2016). Ainsi, ces résultats mettent en lumière un isolement démographique entre les principaux gisements de *P. maximus* améliorant la compréhension des dynamiques inter-populationnelles

De cette étude ressort la nécessité d'identifier (1) l'existence au moment de la reproduction des interactions entre coquilles d'écloserie et coquilles natives au sein du Golfe Normano-Breton. (2) En parallèle l'objectif est aussi d'évaluer la valeur sélective et l'évolution des phénotypes reproducteurs au sein des hybrides afin de prévenir les probables effets contre productifs des ensemencements massifs.

Handal, W (1)., Pichereau, V (1)., Boudry, P (2)., Hegron Macé, L (3)., Foucher, E (4)., Hervieu, G (5)., Le Cam, S (1)., Charrier, G (1).

(1) Univ Brest, CNRS, IRD, Ifremer, LEMAR, F-29280 Plouzane, France

(2) Ifremer, Univ Brest, CNRS, IRD, LEMAR, F-29280 Plouzané, France

(3) SMEL. Centre Expérimental, Zone d'Activités Conchylicoles 50560 Blainville sur Mer

(4) Ifremer, Ctr Manche Mer du Nord, Laboratoire de Ressources Halieutiques, F-14520 Port en Bessin, France

(5) Comité Régional des Pêches Maritimes et des Elevages Marins, Criée quai ouest 50400 Granville

Abstract

European coastal shell fisheries rely mainly on great scallop (*Pecten maximus*) natural beds. In addition, massive Bay of Brest's juveniles are seeded in the Bay of Brest and the Normano-Breton Gulf fishing grounds in order to maintain fisheries. Spatial variation of reproduction life cycle had been reported between fishing grounds of the Bay of Brest and the Bay of Saint-Brieuc for which early nineties common garden experimentation underlined potential genetic determinism. Since then, no population genetic study addressed the issue of local adaptation among the Bay of Brest and Saint-Brieuc fishing grounds. GBS approach allowed the identification of 10,941 SNPs on 199 individuals distributed among the Brest, Morlaix and the Normano-Breton Gulf (Saint-Brieuc and Granville) stocks. Results highlight strong significant genetic structure at presumed neutral genetic structure and local adaptation between the Normanno-Breton Gulf and the Bay of Brest affecting loci located in regions coding for cellular processes and signaling and information storage and processing. In addition, exploration of temporal genetic variation allowed the identification of microevolutionary processes involved in various biological pathway giving informations about influence of selective forces change through time. Presents results will be useful for great scallop management informing about genetic isolation, and therefore demographic isolation, and local adaptation of actual management units. We strongly advocate precautionary approach regarding Bay of Granville scallop enhancement with Bay of Brest juveniles given potential outbreeding effect to avoid counterproductive management programs.

Key words : genetic fisheries management, great scallop, local adaptation, population genomics, temporal genetic variability

Introduction

Local adaptation results from contrasted selective pressures along the distribution range of a species in response to various biotic and/or abiotic environmental conditions (Kawecki and Ebert, 2004). An increasing number of examples of population genetic differentiation driven by loci (presumably) under selection at a fine scale (0-100 km) has been reported in the marine environment (e.g Sanford and Kelly, 2011). Importantly, information about fine temporal and spatial scale of local adaptation processes are highly valuable to delineate proper management units among marine harvested species (Hauser and Carvalho, 2008 ; Milano et al., 2014). Identifying adaptative phenotypic processes are crucial for sustainable management (Hauser and Carvalho, 2008).

The great scallop (*Pecten maximus*) is a marine bivalve with a bentho pelagic life cycle, that is distributed along the Atlantic European coasts from Morocco to northern Norway (Pawson, 1995). A noticeable phenotypic diversity has been reported all along the distribution range of *P. maximus*, notably concerning reproductive traits (Duncan *et al.*, 2016) or shell growth patterns (Chauvaud *et al.* 2012). In particular, contrasted reproductive life traits have been largely documented between *P. maximus* populations from the western English Channel and the Bay of Brest (Paulet *et al.*, 1988; Lubet *et al.*, 1991; reviewed in Duncan *et al.*, 2016). In the western English Channel, great scallops from the Bay of Saint-Brieuc display a high synchronicity in gonad maturation, and spawn over a short period of time between July and August when the water temperature exceeds 15.5-16°C (Paulet *et al.*, 1988); a second spawning event has also been noticed in late summer (Duncan *et al.*, 2016). This reproductive pattern is found in other great scallop beds in the Normano-Breton Gulf. On the contrary, scallops from the Bay of Brest spawn from Spring to Summer and are characterized by multiple cycles of gonad maturation over the year and a poor synchronicity of the gamete emission (Paulet *et al.*, 1988). In addition, great scallops from the Bay of Saint-Brieuc show larger eggs, a shorter planktonic larval duration and a smaller shell length at metamorphosis, in comparison to those from the Bay of Brest (Paulet *et al.*, 1988). Common garden experiment (Mackie and Ansell, 1993; Cochard and Devauchelle, 1993) underlined a potential genetic determinism of the seasonal reproductive cycle in *P. maximus*. Such genetic determinism raises the question about neutral or adaptive value of the phenotypic variability depicted between populations from the Bay of Brest and the Normano-Breton Gulf.

At the European scale, genomic signatures of local adaptation have been recently found along the latitudinal gradient (Vendrami *et al.*, 2019), that may underpin contrasted growth patterns (Chauvaud *et al.*, 2012) and protein expression differences (Artigaud *et al.*, 2014a) described between northern and southern European *P. maximus* populations. However, at a smaller geographical scale such as the coasts of Brittany, no evidence of an adaptive divergence has been shown among great scallop populations. More generally, levels of genetic structuring among phenotypically differentiated *P. maximus* populations distributed along the coasts of Brittany remain poorly described (Morvezen *et al.*, 2016a). Such knowledge would be particularly useful for the management of regional great scallop fisheries.

The European shell fishery relies mostly on *P. maximus* natural beds and most of this production is ensured by French and English fishermen (Duncan *et al.*, 2016). In France, the Bay of Brest and the Bay of Saint-Brieuc are both historical fishing grounds, that have been harvested respectively since the early XXth century and the 1960's. In order to ensure the sustainability of the great scallop fishery in the Bay of Brest, a stock enhancement program has been conducted since 1983, based on hatchery-propagated scallops produced with local adults collected in the bay (Alban and Boncoeur, 2008). More recently, the same practice has also been initiated in the Bay of Granville (in the Normano-Breton Gulf) since 2009 (Lesur-Irichabeau *et al.*, 2014), with juveniles produced with broodstock from the Bay of Brest. However, given the phenotypic differentiation between great scallop populations from the Bay of Brest and the Normano-Breton Gulf, such stock enhancement program raises some concerns about the risk of an alteration of potential locally adapted traits. This emphasizes the necessity to depict the genetic structure (both neutral and adaptive) of these exploited populations, in order to avoid any alteration of their genetic diversity and their adaptive potential.

In this context, the present study aimed at exploring the genetic variability of *P. maximus* populations along the coasts of Brittany, from the Bay of Brest to the Normano-Breton Gulf. A population genomics approach was conducted to evaluate levels of both neutral and adaptive genetic structuring, and thus evaluate the relative role of neutral forces (gene flow and genetic drift) and local adaptation in shaping the differentiation of great scallop populations at a small geographical scale.

Material and Methods

Sampling

Population samples were harvested by dredging in the bays of Brest, Saint-Brieuc and Granville, and scallops from Morlaix were collected by divers, representing a total of 221 individuals (Figure 1). In each site, individuals from the 2016 brood-year were sampled in 2018, at the age of 2 years old. In addition, scallops from the 2015 brood-year were sampled in the bays of Saint-Brieuc and Granville, respectively in 2018 (at the age of 3 years-old) and 2017 (at the age of 2 years old). The age of each scallop was assessed by counting annual growth rings on the left valve (Mason, 1957). The double-ring method was used to check that only wild-born scallops were sampled, and that hatchery-propagated individuals were excluded (Fleury *et al.*, 2003). A piece of adductor muscle was sampled for each scallop, and stored in 100% ethanol in individual tubes.

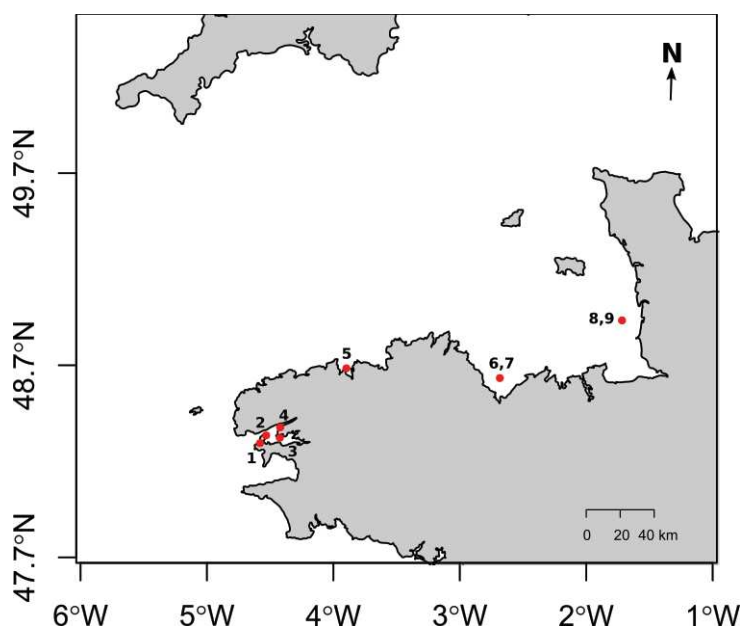


Figure 1 : Sampling map, 1/Camaret (CAM, 31 ind.), 2/ Roscanvel (ROS, 25 ind.), 3/ Auberlac'h (AUB, 24 ind.), 4/ Elorn (ELO, 25 ind.), 5/ Morlaix (MOX, 24 ind.), 6/ Bay of Saint-Brieuc 2015 brood-year, (BSB15, 23 ind.), 7/ Bay of Saint-Brieuc 2016 brood-year, (BSB16, 24 ind.), 8/ Bay of Granville 2015 brood-year (GRA15, 23 ind.), 9/ Bay of Granville 2016 brood-year (GRA16, 22 ind.)

DNA extraction and sequencing

Samples were incubated overnight at 59°C in 750 µl of DNA extraction buffer containing 2% Cetyltrimethylammonium bromide (CTAB), 1% Polyvinylpyrrolidone (PVP), 1.4 M NaCl, 0.2 M β-Mercaptoethanol, 100 mM Tris-HCl pH=8 and 3.75 µl of Proteinase K (20mg/ml). DNA was purified by adding one volume of Chloroforme Isoamyl Alcool 24:1 and collecting the aqueous phase after 15 min centrifugation at 13000 rpm and 4°C. This purification step was performed twice. DNA was precipitated by adding 0.6 volume of isopropanol and centrifugating 30 min at 13000 rpm and 4°C. DNA pellets were washed twice in 500 µl of ethanol and centrifuged 5 min at 13000 rpm and 4 °C, and finally suspended in 100 µl of MilliQ water. For each individual sample, DNA concentration was measured using a Lecteur infinite M2000 pro (TECAN).

Sequencing was performed by LGC Genomics on an Illumina NextSeq flow cell with a normalised paired-end genotype by sequencing (PE-GBS) approach derived from Elshire *et al.* (2011) (Technical note LGC). For the library construction, DNA samples were digested using the restriction enzyme Msl1, and the fragment length was defined at 150bp.

Data Analysis

- SNP (“Single Nucleotide Polymorphism”) identification

Trimmomatic (Martin, 2011) and Cutadapt (Bolger *et al.*, 2014) softwares were used to clean and trim sequencing reads. Reads with an average quality ≥ 15 were retained, and trimmed to the same length of 100 bp to get a homogeneous length as required for STACKS analysis (Catchen *et al.*, 2013). The `denovo_map.pl` pipeline implemented in STACKS (Catchen *et al.*, 2013) was used to detect SNPs. Given the lack of a reference genome, PE-GBS data were analyzed as SE as advised by Nicolas Rochette (pers.comm.). Several values of m, M and n parameters were tested, according to the protocol proposed by Rochette and Catchen (2017), and the combination of m=3 M=4 and n=4 was retained. A minimum threshold of 0.05 was set up for the MAF (Minor Allele Frequency) using the population command in STACKS, and only the first SNP in each sequence was retained. Only bi-allelic SNPs were conserved with VCFtools (Danecek *et al.*, 2011). Different values of GQ (Quality of assigned Genotype) and DP (Depth of coverage per genotype) were tested, and these parameters were finally set to GQ=40, min, DP=10 and maxDP=50 since this combination

maximized the number of identified SNPs. SNPs present in at least 70 % of the individual were retained, and individuals presenting more than 30 % of missing data were removed (22 individuals were thus discarded). Hardy-Weinberg equilibrium (HWE) was tested for each locus and each population with VCFtools using a p-value threshold of 0.001 and a threshold of 25%, thanks to a script designed by Jon Puritz's team (Puritz, 2016). Loci significantly departing from HWE were discarded. Since the analysis of PE data as SE caused artificially linked loci, this artefact was fixed *a posteriori* with an in-house script that determined linked loci. For each identified pair, one of the two loci (those with the lowest MAF) was discarded. Linkage disequilibrium was evaluated among all loci using Plink v 1.9 (Purcell *et al.*, 2007) with the indep-pairwise command (using a window size of 11,006, a step size of 1 and $r^2=0.9$), and one locus per pair of linked loci was discarded from the data set. Finally, 10,941 SNPs were identified *denovo*, and retained in the dataset for subsequent analyses.

- Outlier identification

Loci potentially under selection were detected using two *Fst* outlier methods that are known to minimize false positives (Lotterhos and Whitlock, 2015; Whitlock and Lotterhos, 2015): OutFlank (Whitlock & Lotterhos, 2015) and FLK (Bonhomme *et al.*, 2010). For each test, significance was corrected with the false discovery rate method (FDR) using the q-value R package (Storey, 2002), and a q-value threshold of 0.05. Two datasets were created, one including only the outlier loci (OL) and the other one including the neutral loci (NL).

- Gene-protein associations

Sequences containing each of the 10,941 identified SNPs were locally aligned to an EST (Expressed Sequence Tags) database developed for *P. maximus* (Artigaud *et al.*, 2014b; Pauletto *et al.*, 2014), using a word size of 35 with no gap and a 100 % identity alignment. Each transcriptome contig to which a SNP sequence had been aligned was compared to the nucleotide collection (nr/nt) database available on Genbank database (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) with BLAST (Boratyn *et al.*, 2013), using blastn and a minimum e-value of 10^{-10} , and the best hit was retained to annotate the sequence. The remaining SNP sequences that had not been successfully aligned to the *P. maximus* transcriptome database were also annotated by comparing them to GenBank according

the same protocol described above, using *blastn* and a minimum e-value of 10^{-10} . Gene-protein associations were evaluated by identifying cluster ortholog groups (COG) using EggNog (Jensen *et al.*, 2007) in order to determine gene functions, and the gene ontology was assessed with UniprotKB (The UniProt Consortium, 2019).

In addition, outlier test were also applied on all loci before linkage disequilibrium pruning in order to cover exhaustively functional directional selection. Additional outliers were aligned to the transcriptome and GenBank databases, and COG were assigned when possible.

- Within population genetic diversity and population genetic structure

Relatedness was estimated using KING software (Manichaikul *et al.*, 2010) to evaluate kinship between pairs of individuals using all identified loci. Observed heterozygosity was computed per population over all neutral loci using the *hierfstat* R package (Goudet, 2005).

The population genetic structure was analysed with each of the two subsets of data (OL and NL), by estimating pairwise *Fst* according to Weir and Cockerham (1984) with the *StAMPP* package (Pembleton *et al.*, 2013). The significance of *Fst* estimates was tested for 1,000 permutations and a FDR correction was applied to pairwise comparisons using the *q-value* package (Storey, 2002) and a q-value threshold of 0.05.

- Temporal genetic variability

Finally, in order to explore temporal genetic variations, the set of 10,941 SNPs was subdivided into three subsets: the first one including all outlier loci (OL, i.e. loci potentially under selection, that were associated or not to a protein; 117 loci), the second one including all (supposedly) neutral loci (NL, i.e. loci not detected as outliers; 10,824 loci), and finally the third dataset including only neutral coding loci (NCL, i.e. loci not detected as outliers, for which a gene-protein association had been identified; 1,761 loci). Temporal genetic variability was assessed within the bays of Granville and Saint-Brieuc by estimating temporal *Fst* within each site and for each locus using *VCFTools* (Danecek *et al.*, 2011), for the three data sets (i.e OL, NCL and NL).

Results

Outlier identification and within population genetic diversity

Among all markers in the initial dataset, 99 loci were detected as outliers using OutFlank and 103 with FLK. Eighty five loci were shared between the two methods, resulting in 117 outlier loci in total; all these loci were included in the OL subset. After the detection of outliers, the NL dataset included 10,824 SNPs. Five loci among these outliers were successfully annotated with an extremely low e-value ($< 2.64 \times 10^{-90}$), except for locus 26401_11 which showed a minimum e-value of 3.31×10^{-11} . The loci 68311_42 (1-phosphatidylinositol 3-phosphate 5-kinase-like), 100280_20 (sushi domain-containing protein 2-like) and 26401_11 (CLIP-associating protein 1-like) were assigned respectively to the following COG T (Signal transduction mechanisms), W (extracellular structures) and Z (Cytoskeleton). Two other outliers were annotated but not assigned to any COG: 94597_24 (Cell death specification protein 2-like) and 72818_16 (G patch domain-containing protein 8-like). In addition, three additional outliers were identified and annotated when including all loci before linkage disequilibrium pruning in outlier tests: 110825_4 (zinc finger protein761-like isoform X3), 17079_18 (protein_ATP-dependent RNA helicase DDX42-like) and 7474_46 (protein_TRAF3IP1), which were assigned respectively to the COG K (Transcription), A (RNA processing and modification) and Z (Cytoskeleton) (Table S1).

Analysis of kinsip realised on all loci dataset revealed only one pair of individuals, MOX12/MOX1, that appeared to be related at the third degree. Observed heterozygosities were similar among population samples, ranging from 0.26 to 0.27 for neutral markers.

Neutral and presumably selective population genetic structure

When considering the NL dataset, the largest pairwise *Fst* estimates were found between the Bay of Brest (including Camaret) and the Normano-Breton Gulf, and were highly significant ($Fst = 0.003-0.005$, $q\text{-value} < 0.001$; Figure 2.A). To a lower extent, Morlaix was also significantly differentiated from both the Bay of Brest and the Normano-Breton Gulf ($Fst = 0.002-0.003$, $q\text{-value} < 0.001$). No significant genetic differentiation was found within the Bay of Brest ($Fst < 0.0007$, $q\text{-value} > 0.05$) and within Normano-Breton Gulf ($Fst < 0.0006$, $q\text{-value} > 0.05$) except between GRA15 and BSB16 ($Fst = 0.001$, $q\text{-value} < 0.01$).

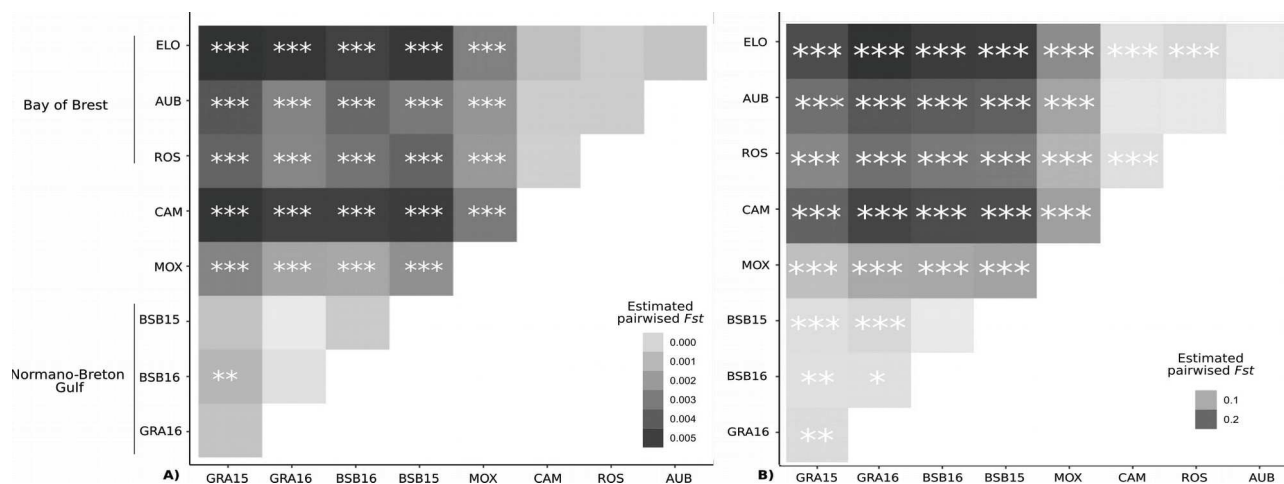


Figure 2 : A) Pairwise F_{st} estimated with all neutral loci (NL). B) Estimated pairwise F_{st} estimated with outlier loci (OL). Significance after FDR correction: *(q-value<0.05), **(q-value<0.01), and ***(q-value<0.001). All negative pairwise F_{st} were set to 0.

Pairwise F_{st} values estimated with the OL dataset were much higher than with those obtained with the neutral datasets (Figure 2.B). The highest genetic differentiation was found between the Normano-Breton Gulf and the Bay of Brest ($F_{st} = 0.15-0.28$, q-value < 0.001). The Bay of Morlaix was also significantly differentiated from the Bay of Brest ($F_{st} = 0.09-0.15$, q-value < 0.001) and the Normano-Breton Gulf ($F_{st} = 0.07-0.11$, q-value < 0.001). When only annotated outlier loci were considered, explained clearly genetic differentiation between the Normano-Breton Gulf and the rest of the samples including Morlaix through the first principal component (PC1=93.9%) (Figure S2). Comparisons within geographical regions appeared lower than those between geographical regions, but were still significant; within the Bay of Brest, excluding AUB, ($F_{st} = 0.008-0.032$, q-value < 0.001), and within the Normano-Breton Gulf ($F_{st} = 0.006-0.031$, q-value < 0.01), except between the temporal samples in the Bay of Saint-Brieuc.

Temporal genetic variability within the Normano-Breton Gulf

Event though the average temporal F_{st} within the bays of Saint-Brieuc and Granville were close to zero whatever the set of loci (OL, NL, NCL), some loci displayed higher temporal F_{st} estimates > 0.1 (Figure 3). No clear differences were found between the three datasets. Among all annotated loci, a few ones showed temporal F_{st} estimates > 0.1 (Figure 4); details about these coding loci are provided in supplementary material (Table S2). Among these annotated genes, the highest temporal

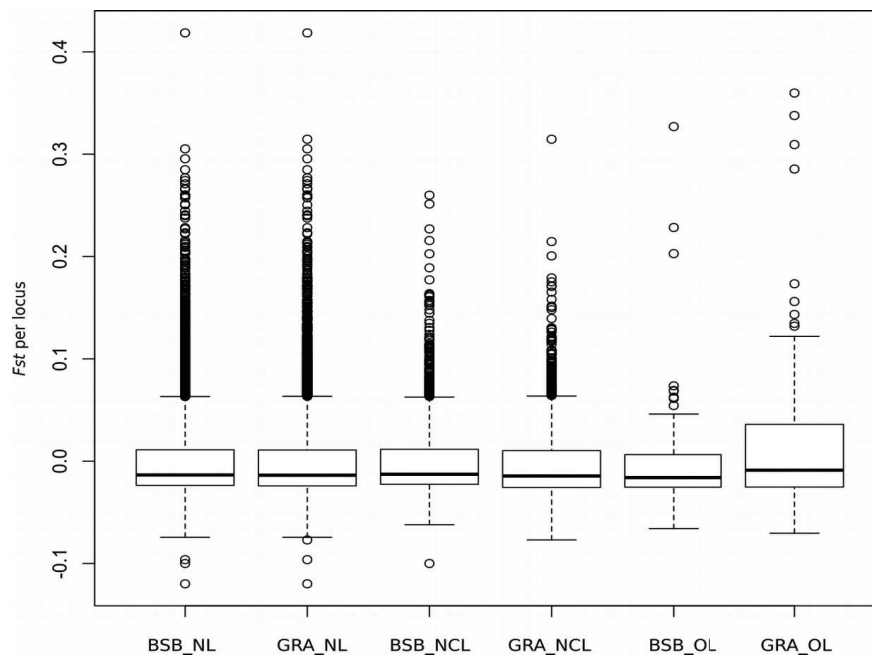


Figure 3: Distribution of temporal F_{st} estimated within the bays of Saint-Brieuc (BSB) and Granville (GRA), for the different subsets of loci: NL (neutral loci), NCL (neutral coding loci), OL (outlier loci),

differentiation was reported for genes involved in (i) information storage: locus 97456_44 coding for B double prime 1, subunit of RNA polymerase III transcription initiation factor IIIB and (ii) processing and cellular processes and signalling: locus 139259_32 coding for Usher syndrome 2A (Autosomal recessive, mild). In addition, a couple of loci poorly identified with EggNog displayed high temporal F_{st} estimates: locus 85689_74 coding for rhabdoid tumor deletion region gene and locus 119251_10 coding for Ral GTPase activating protein beta subunit (non catalytic). Interestingly, none of the five annotated outliers showed any temporal variability (temporal $F_{st} < 0.05$). Moreover, the locus 81945_14 coding for 7 transmembrane sweet-taste receptor of 3 GPCR and the locus 63374_43 coding for Tetraspanin family revealed similar allele frequencies variations across space and time.

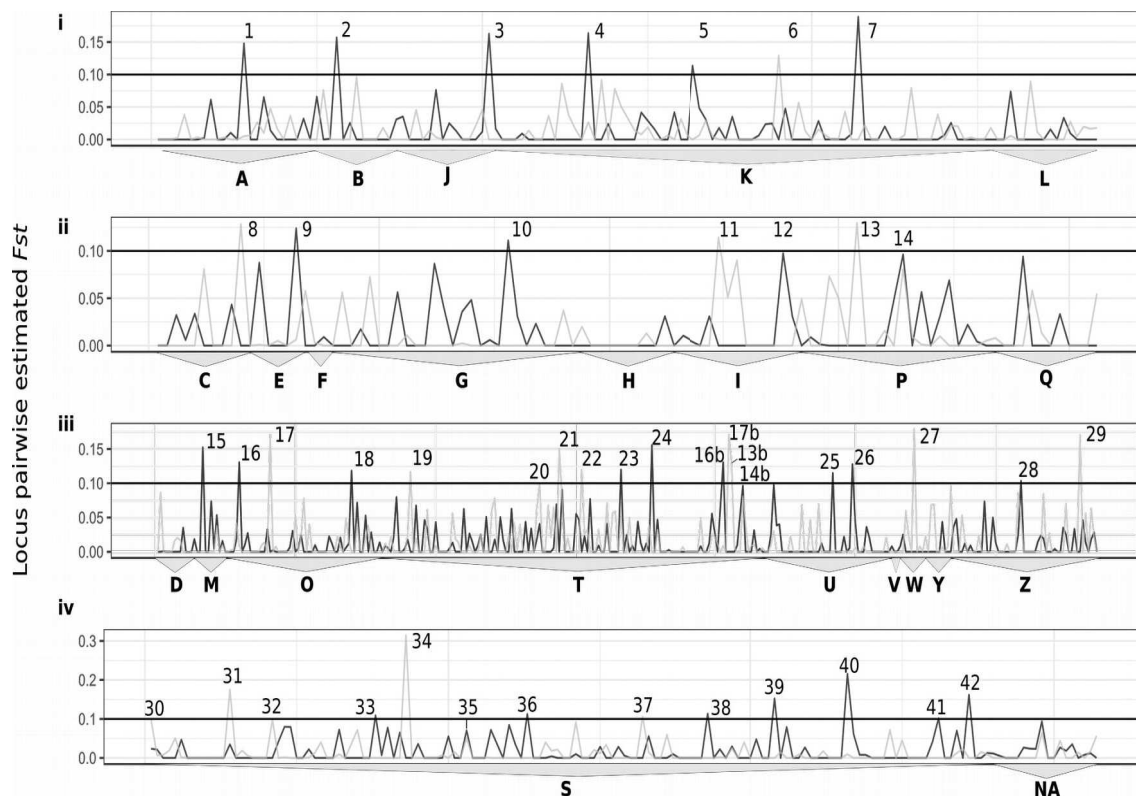


Figure 4: Mono-locus temporal *Fst* estimates within the Bay of Saint-Brieuc (black line) and the Bay of Granville (grey line) for all annotated loci (for which associated protein where identified by eggno) sorted by COG (Cluster of Orthologous Groups). All numbers refers to the list of loci in table S2. Letters refers to COG. **i**: Information storage and processing (A: RNA processing and modification, B: Chromatin structure and dynamics, J, Translation, ribosomal structure and biogenesis, K: transcription, L: replication, recombination and repair) **ii**: Metabolism (C: Energy production and conservation, E; Amino acid transport and metabolism, F: Nucleotide transport and metabolism, G: Carbohydrate transport and metabolism, H: Coenzyme transport and metabolism, I: Lipid transport and metabolism, P: Inorganic ion transport and metabolism, Q: Secondary metabolites biosynthesis, transport and catabolism) **iii**: Cellular processes and signaling (D:Cell cycle control, cell division, chromosome partitioning, M: Cell wall, membrane envelope biogenesis, O; Post-translational modification, protein turnover, and chaperones, T: Signal transduction mechanisms, U: intracellular trafficking, secretion, and vesicular transport, V: defense mechanisms, W: extracellular structures, Y: Nuclear structure, Z: Cytoskeleton) **iv**: Poorly characterized and no gene-protein association identified (S: Function unknown, NA : uncharacterized proteins).

Discussion

The main goal of the study was to investigate the genetic differentiation and potential local adaptation between two great scallop populations displaying strong phenotypic differences, particularly concerning the reproductive traits. A clear adaptive divergence was depicted, in this study, among the bays of Brest and Morlaix and the Norman-Breton Gulf. Signatures of directional selection were detected in genes involved in various biological functions such as cellular process and signalling and information storage and processing. Neutral genetic differentiation underlined barriers to gene flow between the Bay of Brest, the Bay of Morlaix and the Normano-Breton Gulf. Finally, temporal variability among successive scallop cohorts was shown in the Normano-Breton Gulf, that may be related to temporal variability in recruitment processes.

Evidence for adaptive divergence

Outlier loci suggested a strong selective differentiation between the Normano-Breton Gulf and the Bay of Brest, with estimated pairwise F_{st} that were much higher than those with neutral loci. To a lower extent, the same loci showed also a significant divergence of the Bay of Morlaix from the Normano-Breton Gulf and the Bay of Brest. Overall, these genomic signatures of directional selection seem to reflect local adaptation processes governing the differentiation of great scallop populations around the coasts of Brittany. According to the few outlier loci that were successfully annotated, such local adaptation processes may involve genes related to multiple biological functions, such as cellular processes and signalling (COG T, W and Z) but also information storage and processing (COG A and K). It is important to note here that other functions may play an important role in these adaptive processes, but could have been probably overlooked in the present population genomics approach.

Among the annotated outliers, TRAF3IP1 (Tumor necrosis factor receptor-associated factor 3 interacting proteins 1), is involved in the cytoskeleton, but also in the immune response as observed in *Platinopecten yessoensis* (Cheng *et al.*, 2016). More precisely, TRAF3IP1 interacts with TRAF proteins (Bradley and Pober, 2001; Van Zuylen *et al.*, 2012) that are activated in a toll-like receptor pathway involved in pathogens recognition (Barton and Medzhitov, 2003; Bassim *et al.*, 2015). Another annotated outlier, Sushi domain containing 2, is related to extracellular structures and is mainly involved in cell adhesion but also in immune pathways by interacting with

Galectin-1 (Watson *et al.*, 2013) which is a major protein of the immune system (Camby *et al.*, 2006). Other annotated outliers were involved in various cellular mechanisms such as signal transduction (Phosphatidylinositol-4-phosphate-5-kinase), transcription (zinc finger proteins), RNA synthesis (G patch domain-containing protein 8-like), RNA processing and modification (DEAD (Asp-Glu-Ala-Asp) box polypeptide 42), cell death (Cell death specification protein 2-like, that programmes neuron death (Metzstein and Horvitz, 1999)) and cytoskeleton (CLIP-associating protein 1-like, that regulates the microtubules dynamics (Marx *et al.*, 2013)).

In *P. yessoensis*, the maximum of expression of TRAF3IP1 has been found in the D-shaped larval stage (Cheng *et al.*, 2016). Selective pressures detected on TRAF3IP1 may be thus hypothesized to occur during larval stages, that are known to undergo high mortalities and to be highly sensitive to biotic and abiotic conditions (Le Pennec, 2003; Bassim *et al.*, 2015). Therefore, the phenotypic differentiation reported between early live stages from the Bay of Brest and the Normano-Breton Gulf populations, with contrasted egg sizes, planktonic larval duration and shell length at metamorphosis (Paulet *et al.*, 1988), may result, to some extent, from selective processes.

None of the annotated outliers were involved in reproductive processes. Therefore, the present study did not provide any evidence for adaptive processes that may shape the contrasted reproductive traits depicted between the Bay of Brest and the Normano-Breton Gulf (Paulet *et al.*, 1988). Although these reproductive traits seem to be, at least partly, under genetic control (Cochard and Devauchelle, 1993; Mackie and Ansell, 1993), their possible adaptive value remain to be further investigated.

Interestingly, both outlier and neutral loci displayed the same population structure patterns. Neutral genetic differentiation among the three geographical entities (Bay of Brest, Bay of Morlaix, Normano-Breton Gulf) suggest limited larval dispersal in the vicinity of (i) the Ushant front as suggested by Le Fèvre and Grall, (1970) and Ayata *et al.* (2010) and (ii) the western border of the Bay of Saint-Brieuc probably induced by hydrodynamics features related to the presence of shoals (Ménèsquen and Gohin, 2006). Such a limited connectivity among the bays of Brest and Morlaix and the Normano-Breton Gulf is supported by larval dispersal modelling (Nicolle *et al.*, 2016). The congruence of neutral and selective genetic structure patterns suggests that barriers to larval dispersal could contribute to maintain the adaptive divergence of populations by limiting gene flow. Alternatively, the neutral genetic structure could have arisen from an isolation by adaptation (Orsini *et al.*, 2013), with strong selective pressures affecting gene flow across the entire genome (Feder *et al.*, 2012). The intermediate position of the Bay of Morlaix in terms of neutral and selective genetic

structure rises questions about permeability of hydrodynamics barriers (e.g Nicolle *et al.*, 2016) and/or about the variation of intensity of selective forces in this bay.

Recruitment variability in the Normano-Breton Gulf

Temporal samples in the Normano-Breton Gulf revealed a neutral differentiation of the sample of GRA15, leading to the conclusion of a particular recruitment event that may have induced allele frequencies change for the cohort 2015 in Granville. Such temporal changes could result from inter-annual variability in larval dispersal and recruitment processes. In particular, temporal genetic variability might reflect chaotic genetic patchiness among cohorts, resulting from sweepstake reproductive success (SRS) processes (Hedgecock and Pudovkin, 2011), induced by high variability in reproductive success and collective dispersal (Broquet *et al.*, 2013). However, the hypothesis of SRS is undermined by the occurrence of a massive synchronized spawning of *P. maximus* in the Normano-Breton Gulf (Paulet *et al.*, 1988), and the lack of evidence for individual relatedness reported in the present study.

Interestingly, temporal allele frequencies variations were observed among particular annotated genes in the Normano-Breton Gulf. All COG families displayed some temporal variability, but the highest temporal *Fst* were observed for genes involved in (i) cellular processes and signalling and (ii) information storage and processing. Such temporal variability may suggest that successive recruited cohorts may have experienced various selective pressures associated with temporal heterogeneity of environmental conditions. *In fine*, this may lead to chaotic genetic patchiness among cohorts (Eldon *et al.*, 2016).

Temporal genetic variability in Granville should be interpreted in the context of the potential influence of the stock enhancement program conducted in this bay since 2009 with hatchery-propagated juveniles originating from the Bay of Brest. The reproductive output of hatchery-born scallops in the natural population from the Bay of Granville is unknown, but cannot be ruled out. For instance, a significant contribution of hatchery-born scallops has been estimated in the Bay of Brest (Morvezen *et al.*, 2016b). A reproduction of seeded scallops in the Bay of Granville would induce an introgression of alleles from the Bay of Brest in the population of Granville, thus leading possibly to a temporal genetic variability among wild-born cohorts in Granville.

The lack of neutral genetic differentiation between GRA16 and the Bay of Saint-Brieuc suggests that gene flow may happen between the bays of Saint-Brieuc and Granville. Larval

dispersal can occur between scallop beds within the Normano-Breton Gulf (Nicolle *et al.*, 2016), that could mitigate the temporal genetic differentiation of the Bay of Granville population.

Conclusions and perspectives for the management of *P. maximus* fisheries

The present study put forward a genetic isolation among three population units: the Bay of Brest, the Bay of Morlaix and the Normano-Breton Gulf, that display also high self recruitment rate and low demographic connectivity (Nicolle *et al.*, 2016). Maintaining genetically and demographically independent population units appears crucial for the long-term sustainability of exploited *P. maximus* beds.

For the first time, a clear signal of adaptive differentiation was identified between highly harvested *P. maximus* populations from the Bay of Brest and the Normano-Breton Gulf. This finding raises serious concerns about the stock enhancement programs conducted in *P. maximus* fisheries in the Normano-Breton Gulf (bays of Granville and Saint-Malo), since seedings are performed with hatchery-propagated scallops originating from the Bay of Brest. Given the high probability of genetic endemism in the Normano-Breton Gulf, the release of massive amounts of non native spat in wild scallop beds is likely to disrupt local adaptation processes. Stock enhancement programs should only be decided when local fisheries are at the edge of extinction (e.g Neff *et al.*, 2011), and should use individuals of local origin (Ward, 2006), as performed in the Bay of Brest to maintain the local shellfish industry (Fleury *et al.*, 2003). A genetic monitoring of enhanced stocks such as the Bay of Brest and the bay of Granville would be highly recommended to investigate the possible impacts of seedings on the evolution of enhanced scallop populations, as it has been demonstrated in salmonids (Naish *et al.*, 2007). Improving the knowledge available to fisheries managers in terms of genetic structure of local adaptation among *P. maximus* fishing grounds is essential to help following a precautionary approach (Ward, 2006) and avoid management programs that may become counterproductive over the long term.

Acknowledgement

This study was supported by the “Laboratoire d'Excellence” LabexMER (ANR-10-LABX-19), and by the Interdisciplinary graduate school for the blue planet ISblue (ANR-17-EURE-0015) and co-funded by a grant from the French government under the program "Investissements d'Avenir". W. Handal PhD was funded by a French doctoral research grant from the region Bretagne (50%) and the Université de Bretagne Occidentale

(50%). The authors thank all people involved in sampling: the Comité Départemental des Pêches Maritimes et des Elevages Marins du Finistère, the Comité Régional des Pêches Maritimes et des Elevages Marins de Normandie, the Synergie Mer et Littoral (SMEL) de Normandie, the diving service from the Station Biologique de Roscoff (along with Eric Thiébaud), the COMOR and COSB scallop assessment surveys conducted by Ifremer (along with Nicolas Caroff and Spyros Fifas) and the crew of the Albert Lucas.

References

- Alban, F., and Boncoeur, J. 2008. Sea-ranching in the Bay of Brest (France): technical change and institutional adaptation of a scallop fishery. *FAO Fisheries Technical Paper*, 504: 41.
- Artigaud, S., Lavaud, R., Thébault, J., Jean, F., Strand, Ø., Strohmeier, T., Milan, M., and Pichereau, V. 2014. Proteomic-based comparison between populations of the Great Scallop, *Pecten maximus*. *Journal of Proteomics*, 105: 164–173.
- Artigaud, S., Thorne, M. A. S., Richard, J., Lavaud, R., Jean, F., Flye-Sainte-Marie, J., Peck, L. S., Pichereau, V., and Clark, M. S. (2014). Deep sequencing of the mantle transcriptome of the great scallop *Pecten maximus*. *Marine Genomics*, 15: 3–4.
- Ayata, S.-D., Lazure, P., and Thiébaud, É. 2010. How does the connectivity between populations mediate range limits of marine invertebrates? A case study of larval dispersal between the Bay of Biscay and the English Channel (North-East Atlantic). *Progress in Oceanography*, 87: 18–36.
- Barton, G. M., and Medzhitov, R. 2003. Toll-Like receptor signaling pathways. *Science*, 300: 1524–1525.
- Bassim, S., Genard, B., Gauthier-Clerc, S., Moraga, D., and Tremblay, R. 2015. Ontogeny of bivalve immunity: assessing the potential of next-generation sequencing techniques. *Reviews in Aquaculture*, 7: 197–217.
- Bolger, A. M., Lohse, M., and Usadel, B. 2014. Trimmomatic: a flexible trimmer for Illumina sequence data. *Bioinformatics*, 30: 2114–2120.
- Bonhomme, M., Chevalet, C., Servin, B., Boitard, S., Abdallah, J., Blott, S., and SanCristobal, M. 2010. Detecting selection in population trees: the Lewontin and Krakauer test extended. *Genetics*, 186: 241–262.
- Boratyn, G. M., Camacho, C., Cooper, P. S., Coulouris, G., Fong, A., Ma, N., Madden, T. L., Matten, W. M., McGinnis, S. D., Merezuk, Y., Raytselis, Y., Sayers, E. W., Tao, T., Ye, J., and Zaretskaya, I. 2013. BLAST: a more efficient report with usability improvements. *Nucleic Acids Research*, 41: W29–W33.
- Bradley, J. R., and Pober, J. S. 2001. Tumor necrosis factor receptor-associated factors (TRAFs). *Oncogene*, 20: 6482–6491.
- Broquet, T., Viard, F., & Yearsley, J. M. (2013). Genetic drift and collective dispersal can result in chaotic genetic patchiness. *Evolution*, 67(6), 1660–1675.
- Camby, I., Le Mercier, M., Lefranc, F., and Kiss, R. 2006. Galectin-1: a small protein with major functions. *Glycobiology*, 16: 137R–157R.
- Catchen, J., Hohenlohe, P. A., Bassham, S., Amores, A., and Cresko, W. A. 2013. Stacks: an analysis tool set for population genomics. *Molecular Ecology*, 22: 3124–3140.
- Chauvaud, L., Patry, Y., Jolivet, A., Cam, E., Le Goff, C., Strand, Ø., Charrier, G., Thébault, J., Lazure, P., Gotthard, K., and Clavier, J. 2012. Variation in size and growth of the great scallop *Pecten maximus* along a latitudinal gradient. *PLoS ONE*, 7: e37717.
- Cheng, J., Wang, J., Wang, S., Li, R., Ning, X., Xing, Q., Ma, X., Zhang, L., Wang, S., Hu, X., & Bao, Z. 2016. Characterization of the TRAF3IP1 gene in Yesso scallop (*Platinopecten yessoensis*) and its expression in response to bacterial challenge. *Genes & genetic systems*: 16–00019.
- Cochard, J. C., and Devauchelle, N. 1993. Spawning, fecundity and larval survival and growth in relation to controlled conditioning in native and transplanted populations of *Pecten maximus* (L.): evidence for the existence of separate stocks. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 169: 41–56.

- Danecek, P., Auton, A., Abecasis, G., Albers, C. A., Banks, E., DePristo, M. A., Handsaker, R. E., Lunter, G., Marth, G. T., Sherry, S. T., McVean, G., Durbin, R., and 1000 Genomes Project Analysis Group. 2011. The variant call format and VCFtools. *Bioinformatics*, 27: 2156–2158.
- Duncan, P. F., Brand, A. R., Strand, Ø., and Foucher, E. 2016. The European Scallop Fisheries for *Pecten maximus*, *Aequipecten opercularis*, *Chlamys islandica*, and *Mimachlamys varia*. In *Developments in Aquaculture and Fisheries Science*, pp. 781–858. Elsevier.
- Eldon, B., Riquet, F., Yearsley, J., Jollivet, D., and Broquet, T. 2016. Current hypotheses to explain genetic chaos under the sea. *Current Zoology*, 62: 551–566.
- Elshire, R. J., Glaubitz, J. C., Sun, Q., Poland, J. A., Kawamoto, K., Buckler, E. S., and Mitchell, S. E. 2011. A robust, simple Genotyping-by-Sequencing (GBS) approach for high diversity species. *PLoS ONE*, 6: e19379.
- Feder, J. L., Egan, S. P., and Nosil, P. 2012. The genomics of speciation-with-gene-flow. *Trends in Genetics*, 28: 342–350.
- Fleury, P.-G., Carval, J.-P., Muzellec, M.-L., Gérard, A., Barret, J., Cochard, J.-C., and Dao, J.-C. 2003. 1983-2002 : The 20-year development of the King scallop (*Pecten maximus*) sea-farming industry in the bay of Brest (France) :historical record, results, prospect. In p. 2. St-Petersburg (Floride, U.S.A).
- Goudet, J. 2005. hierfstat, a package for r to compute and test hierarchical F-statistics. *Molecular Ecology Notes*, 5: 184–186.
- Hauser, L., and Carvalho, G. R. 2008. Paradigm shifts in marine fisheries genetics: ugly hypotheses slain by beautiful facts. *Fish and Fisheries*, 9: 333–362.
- Hedgecock, D., and Pudovkin, A. I. 2011. Sweepstakes reproductive success in highly fecund marine fish and shellfish: a review and commentary. *Bulletin of Marine Science*, 87: 971–1002.
- Jensen, L. J., Julien, P., Kuhn, M., von Mering, C., Muller, J., Doerks, T., and Bork, P. 2007. eggNOG: automated construction and annotation of orthologous groups of genes. *Nucleic Acids Research*, 36: D250–D254.
- Kawecki, T. J., and Ebert, D. 2004. Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters*, 7: 1225–1241.
- Le Fèvre, J., and Grall, J. R. 1970. On the relationships of *Noctiluca* swarming off the western coast of Brittany with hydrological features and plankton characteristics of the environment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 4: 287–306.
- Le Pennec, M. 2003. The pelagic life of the pectinid *Pecten maximus*—a review. *ICES Journal of Marine Science*, 60: 211–223.
- Lesur-Irichabeau, G., Guyader, O., Cochard, M.-L., Foucher, E., and Fifas, S. 2014. Management systems of French scallop fisheries in the Channel: from access regulation to resources conservation: 1.
- Lotterhos, K. E., and Whitlock, M. C. 2015. The relative power of genome scans to detect local adaptation depends on sampling design and statistical method. *Molecular Ecology*, 24: 1031–1046.
- Lubet, P., Devauchelle, N., Muzellec, M., Paulet, Y.-M., Faveris, R., and Dao, J.-C. 1991. Reproduction of *Pecten maximus* from different fisheries areas: Rade de Brest, Baie de St Brieuc, Baie de Seine. *Fisheries, Biology and Aquaculture of Pectinids*, 8: 22–29.
- Mackie, L. A., and Ansell, A. D. 1993. Differences in reproductive ecology in natural and transplanted populations of *Pecten maximus*: evidence for the existence of separate stocks. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 169: 57–75.

- Manichaikul, A., Mychaleckyj, J. C., Rich, S. S., Daly, K., Sale, M., and Chen, W.-M. 2010. Robust relationship inference in genome-wide association studies. *Bioinformatics*, 26: 2867–2873.
- Martin, M. 2011. Cutadapt removes adapter sequences from high-throughput sequencing reads. *Technical notes, EMBet.journal*: 3.
- Marx, A., Godinez, W. J., Tsimashchuk, V., Bankhead, P., Rohr, K., and Engel, U. 2013. *Xenopus* cytoplasmic linker-associated protein 1 (XCLASP1) promotes axon elongation and advance of pioneer microtubules. *Molecular Biology of the Cell*, 24: 1544–1558.
- Mason, J. 1957. The age and growth of the scallop, *Pecten maximus* (L.), in Manx waters. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 36: 473–492.
- Ménesguen, A., and Gohin, F. 2006. Observation and modelling of natural retention structures in the English Channel. *Journal of Marine Systems*, 63: 244–256.
- Metzstein, M. M., and Horvitz, H. R. 1999. The *C. elegans* cell death specification gene *ces-1* encodes a snail family zinc finger protein. *Molecular Cell*, 4: 309–319.
- Milano, I., Babbucci, M., Cariani, A., Atanassova, M., Bekkevold, D., Carvalho, G. R., Espiñeira, M., Fiorentino, F., Garofalo, G., Geffen, A. J., Hansen, J. H., Helyar, S. J., Nielsen, E. E., Ogden, R., Patarnello, T., Stagioni, M., Consortium, F., Tinti, F., & Bargelloni, L. 2014. Outlier SNP markers reveal fine-scale genetic structuring across European hake populations (*Merluccius merluccius*). *Molecular Ecology*, 23: 118–135.
- Morvezen, R., Charrier, G., Boudry, P., Chauvaud, L., Breton, F., Strand, Ø., and Laroche, J. 2016a. Genetic structure of a commercially exploited bivalve, the great scallop *Pecten maximus*, along the European coasts. *Conservation Genetics*, 17: 57–67.
- Morvezen, R., Boudry, P., Laroche, J., and Charrier, G. 2016b. Stock enhancement or sea ranching? Insights from monitoring the genetic diversity, relatedness and effective population size in a seeded great scallop population (*Pecten maximus*). *Heredity*, 117: 142–148.
- Naish, K. A., Taylor, J. E., Levin, P. S., Quinn, T. P., Winton, J. R., Huppert, D., and Hilborn, R. 2007. An evaluation of the effects of conservation and fishery enhancement hatcheries on wild populations of salmon. *In Advances in Marine Biology*, pp. 61–194. Elsevier.
- Neff, B. D., Garner, S. R., and Pitcher, T. E. 2011. Conservation and enhancement of wild fish populations: preserving genetic quality versus genetic diversity. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 68: 1139–1154.
- Nicolle, A., Moitié, R., Ogor, J., Dumas, F., Foveau, A., Foucher, E., and Thiébaud, E. 2016. Modelling larval dispersal of *Pecten maximus* in the English Channel: a tool for the spatial management of the stocks. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*: fsw207.
- Orsini, L., Vanoverbeke, J., Swillen, I., Mergeay, J., and De Meester, L. 2013. Drivers of population genetic differentiation in the wild: isolation by dispersal limitation, isolation by adaptation and isolation by colonization. *Molecular Ecology*, 22: 5983–5999.
- Paulet, Y. M., Lucas, A., and Gerard, A. 1988. Reproduction and larval development in two *Pecten maximus* (L.) populations from Brittany. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 119: 145–156.
- Pauletto, M., Milan, M., Moreira, R., Novoa, B., Figueras, A., Babbucci, M., Patarnello, T., and Bargelloni, L. 2014. Deep transcriptome sequencing of *Pecten maximus* hemocytes: A genomic resource for bivalve immunology. *Fish & Shellfish Immunology*, 37: 154–165.
- Pawson, M. G. 1995. Biogeographical identification of English Channel fish and shellfish stocks. Fisheries research technical report number 99, Ministry of agriculture, fisheries and food directorate of fisheries research: 72.
- Pembleton, L. W., Cogan, N. O. I., and Forster, J. W. 2013. StAMPP: an R package for calculation of genetic differentiation and structure of mixed-ploidy level populations. *Molecular Ecology Resources*, 13: 946–952.

- Purcell, S., Neale, B., Todd-Brown, K., Thomas, L., Ferreira, M. A. R., Bender, D., Maller, J., Sklar, P., De Bakker, P. I. W., Daly, M. J., and Sham, C. 2007. PLINK: a tool set for whole-genome association and population-based linkage analyses. *The American Journal of Human Genetics*, 81: 559–575.
- Puritz, J.C.(2016). <https://github.com/jpuritz/dDocent/blob/master/tutorials/>
- Rochette, N. C., and Catchen, J. M. 2017. Deriving genotypes from RAD-seq short-read data using Stacks. *Nature Protocols*, 12: 2640–2659.
- Sanford, E., and Kelly, M. W. 2011. Local adaptation in marine invertebrates. *Annual Review of Marine Science*, 3: 509–535.
- Storey, J. D. 2002. A direct approach to false discovery rates. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Statistical Methodology)*, 64: 479–498.
- Technical note AN-161104.01. Arvidsson, S., Fartmann, B., Winkler, S., and Zimmermann, W. Efficient high-throughput SNP discovery and genotyping using normalised Genotyping-by-Sequencing (nGBS).
- The UniProt Consortium. 2019. UniProt: a worldwide hub of protein knowledge. *Nucleic Acids Research*, 47: D506–D515.
- Van Zuylen, W. J., Doyon, P., Clément, J.-F., Khan, K. A., D’Ambrosio, L. M., Dô, F., St-Amant-Verret, M., Wissanji, T., Emery, G., Gingras, A.-C., Meloche, S., and Servant, M. J. 2012. Proteomic profiling of the TRAF3 interactome network reveals a new role for the ER-to-Golgi transport compartments in innate immunity. *PLoS Pathogens*, 8: e1002747.
- Vendrami, D. L. J., De Noia, M., Telesca, L., Handal, W., Charrier, G., Boudry, P., Eberhart-Phillips, L., and Hoffman, J. I. 2019. RAD sequencing sheds new light on the genetic structure and local adaptation of European scallops and resolves their demographic histories. *Scientific Reports*, 9 : 7455.
- Ward, R. D. 2006. The importance of identifying spatial population structure in restocking and stock enhancement programmes. *Fisheries Research*, 80: 9–18.
- Watson, A. P., Evans, R. L., and Eglund, K. A. 2013. Multiple functions of sushi domain containing 2 (SUSD2) in breast tumorigenesis. *Molecular Cancer Research*, 11: 74–85.
- Weir, B. S., and Cockerham, C. C. 1984. Estimating F-Statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, 38: 1358.
- Whitlock, M. C., and Lotterhos, K. E. 2015. Reliable detection of loci responsible for local adaptation: inference of a null model through trimming the distribution of F_{ST} . *The American Naturalist*, 186: S24–S36.

Supplementary material

Table S1 : List of outliers identified by OutFlank and FLK for which gene-protein association was determined. Percentage of identity and E-value resulting from the alignment to the transcriptome. Accession number, E-value and protein name relative to the Blast search on GenBank. EggNog protein name and categories : **Cellular processes and signaling** (T : Signal transduction mechanisms, W : Extracellular structures, Z : Cytoskeleton). **Information Storage and Processing** (A : RNA processing and modification).

Identified as outlier after Linkage Disequilibrium

N° Locus	Transcriptome		Blast NCBI			Protein name	EggNog	
	Identity percent	E-value	Accession Number	E-value	Protein name		EggNog cat	
68311_43	100	2.2 e-045	XM_021496590.1	0.0	1-phosphatidylinositol 3-phosphate 5-kinase-like	Phosphatidylinositol-4-phosphate 5-Kinase	T	
100280_20	99	9.3 e-044	XM_021513138.1	1.15e-153	sushi domain-containing protein 2-like	sushi domain containing 2	W	
26401_11	-	-	XM_021518239.1	3.31e-11	CLIP-associating protein 1-like	cytoplasmic linker associated protein	Z	
94597_24	100	9.42e-044	XM_021501423.1	0.0	Cell death specification protein 2-like	-	-	
72818_16	98	1.13e-042	XM_021513164.1	0.0	G patch domain-containing protein 8-like	-	-	
Additional loci identified as outliers without Linkage Disequilibrium								
110825_4	97	4.81378e-041	XM_021493115.1	0.0	zincfingerprotein761-likeisoformX3	Zinc finger protein	K	
17079_18	100	9.29277e-044	XM_021517325.1	0.0	protein_ATP-dependentRNAhelicaseDDX42-like	DEAD (Asp-Glu-Ala-Asp) box polypeptide 42	A	
7474_46	100	5.64096e-034	KX609989.1	2.46e-90	protein_TRAF3IP1	TNF receptor-associated factor 3 interacting protein 1	Z	

Table S2 : List of neutral coding loci displaying high temporal Fst variations within the bays of Saint-Brieuc and Granville. N° locus : number of the annotated. Ho : Observed heterozygosities computed with hierfstat. Identity percent : Percentage of identity of the alignment between the locus and the transcriptome contig. E-value : probability of assignment of the locus to the transcriptome. Accession number : Accession number of the sequence identified in Blast. E-value : probability of assignment of the locus with the Blast search on GenBank. Protein

N° Locus	Transcriptome			Blast NCBI			EggNog		Figure num
	Ho	Identity percent	E-value	Accession Number	E-value	Protein name	COG		
64139_10	0,4731	98.8636	3.07888e-037	XM_021483592.1	4.30e-17	WD domain, G-beta repeat	A	1	
50891_6	0,1134	100	6.34603e-046	XM_021497236.1	0.0	histone deacetylase	B	2	
134339_6	0,1755	100	6.34603e-046	XM_021493544.1	0.0	Eukaryotic translation elongation factor 2	J	3	
59557_9	0,3439	98.8372	3.90087e-036	XM_021490536.1	4.05e-84	Tho complex 2	K	4	
34640_3	0,3101	100	1.84241e-046	XM_021503887.1	0.0	general transcription factor IIIC, polypeptide 3, 102kDa	K	5	
84346_78	0,3656	99.0196	7.83413e-045	XM_021498473.1	0.0	Zinc finger protein	K	6	
97456_44	0,244	100	6.34603e-046	XM_021497295.1	0.0	B double prime 1, subunit of RNA polymerase III transcription initiation factor IIIB	K	7	
135533_11	0,2786	98.8636	3.03782e-037	XM_022470978.1	2.22e-47	sulfite oxidase	C	8	
134421_6	0,1981	100	2.18545e-045	XM_021503913.1	0.0	Glycine dehydrogenase decarboxylating	E	9	
95109_17	0,1407	99	9.29277e-044	XM_021487997.1	0.0	Glucosidase, beta, acid	G	10	
55339_84	0,5562	100	1.0603e-036	XM_021508336.1	0.0	acyl-CoA dehydrogenase, long chain	I	11	
138171_17	0,4636	-	-	XM_021492903.1	3.07e-16	inositol polyphosphate-5-phosphatase, 72 kDa	I	12	
56130_39	0,4366	99	9.29277e-044	XM_021511994.1	0.0	Arylsulfatase	P,T	13,13b	
81945_14	0,4972	100	2.18545e-045	XM_021519065.1	0.0	7 transmembrane sweet-taste receptor of 3 GPCR	P,T	14,14b	
67025_67	0,3613	-	-	XM_021510230.1	3.89e-20	Ankyrin Repeat Protein	M	15	
9601_10	0,3068	100	1.84241e-046	XM_021511128.1	0.0	Protein phosphatase 1 regulatory subunit 12A	O,T	16,16b	
34874_12	0,2273	100	2.02075e-040	XM_021514141.1	0.0	COP9 (constitutive photomorphogenic) homolog, subunit	O,T	17,17b	
105170_91	0,2449	100	1.36154e-035	XM_021503609.1	0.0	enzyme E2	O	18	
8388_92	0,2335	99.0196	7.83413e-045	XM_021522383.1	2.89e-154	Sex peptide receptor	T	19	
61924_51	0,4833	96.3636	8.65878e-045	XM_021517018.1	0.0	salt-inducible kinase 2	T	20	
68863_8	0,1163	100	6.34603e-046	XM_021486000.1	0.0	bone morphogenetic protein receptor, type II (serine threonine kinase)	T	21	
73481_62	0,4853	97.1154	6.10212e-040	XM_021491295.1	0.0	Pyruvate dehydrogenase phosphatase catalytic subunit 1	T	22	
84577_39	0,1582	100	1.84241e-046	XM_021520698.1	0.0	Guanine nucleotide binding protein (G protein) alpha	T	23	
97204_65	0,454	100	4.50397e-048	XM_021496709.1	0.0	Laminin G domain	T	24	
84758_84	0,1069	99	9.29277e-044	XM_021523553.1	0.0	exocyst complex component 2	U	25	
121236_35	0,1256	100	5.34805e-047	XM_021502172.1	2.70e-70	Syntaxin binding protein 5 (Tomosyn)	U	26	
139259_32	0,3196	100	2.18545e-045	XM_021491648.1	4.88e-13	Usher syndrome 2A (autosomal recessive, mild)	W	27	
63116_2	0,1345	97.1154	1.19329e-042	XM_021492487.1	0.0	Calponin	Z	28	
174088_17	0,181	100	2.4936e-038	XM_021517959.1	0.0	Parvin, alpha	Z	29	
632_4	0,1022	-	-	XM_021507974.1	1.44e-19	chromosome X open reading frame 22	S	30	
21921_20	0,1275	100	2.18545e-045	XM_021497755.1	0.0	golgin subfamily A	S	31	
27972_41	0,2311	-	-	XM_021512383.1	4.00e-30	NACHT domain	S	32	
47326_18	0,3969	99.0196	9.54393e-044	XM_021516163.1	0.0	tRNA-splicingligaseRtcBhomolog	S	33	
54763_11	0,3177	100	2.18545e-045	XM_021503946.1	0.0	rhabdoid tumor deletion region gene 1	S	34	
63374_43	0,4305	-	-	XM_021522828.1	2.98e-26	Tetraspanin family	S	35	
71683_64	0,0989	100	1.61616e-034	XM_021513939.1	0.0	coiled-coil domain containing 18	S	36	
85689_74	0,2616	-	-	XM_021489744.1	8.78e-17	Calmodulin-lysine N-methyltransferase	S	37	
94452_24	0,1401	100	2.18545e-045	XM_021521494.1	0.0	zinc finger, CCHC domain containing 4	S	38	
101653_48	0,3031	100	2.18545e-045	XM_021493623.1	0.0	Zinc finger protein	S	39	
119251_10	0,503	96.7742	3.11993e-037	XM_021491688.1	0.0	Ral GTPase activating protein, beta subunit (Non-catalytic)	S	40	
137305_46	0,5927	100	2.18545e-045	XM_021503750.1	0.0	SURB1 ribosome biogenesis 1 homolog (S. cerevisiae)	S	41	
147095_6	0,2628	-	-	XM_021522860.1	1.10e-20	telomerase-associated protein 1	S	42	

name : Protein name identified with EggNog. COG : Cluster Ortholog Group. Figure num :Number of the given locus in Figure 4.

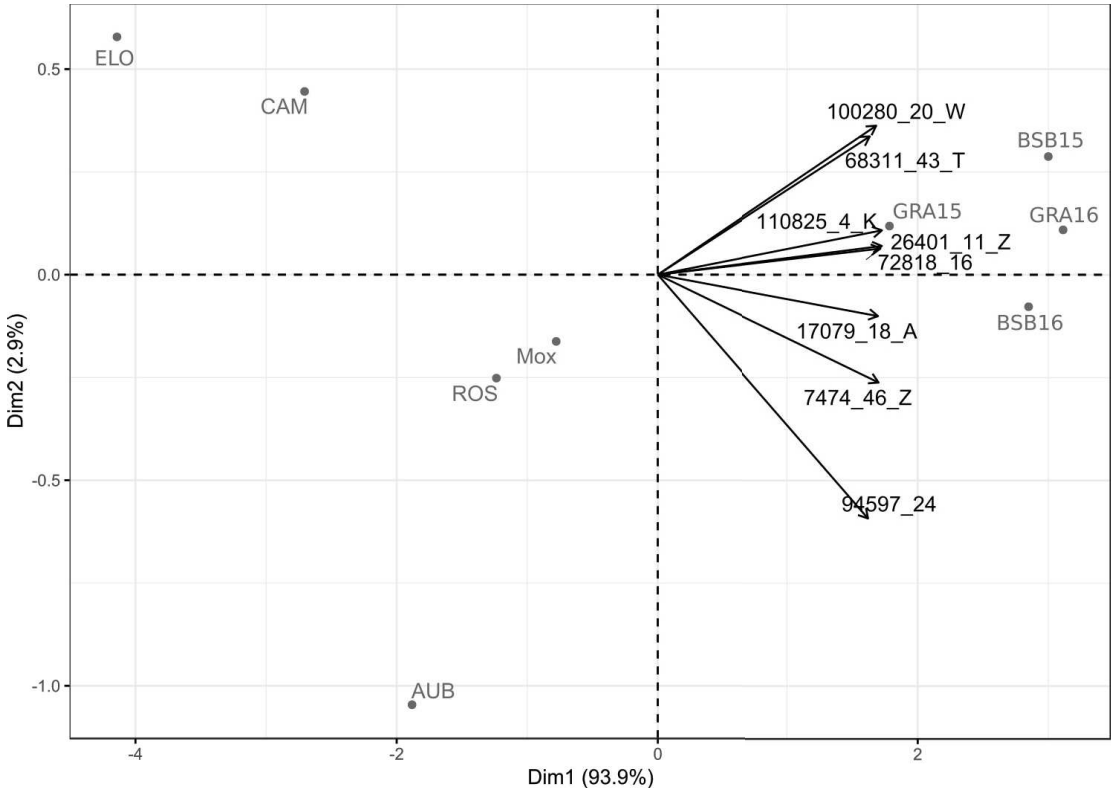


Figure S2 : PCA performed on allele frequencies for all outlier loci identified before linkage disequilibrium pruning for which gene protein association were identified.

Chapitre IV

Discussion générale

La génétique des populations dans un contexte de gestion

Le cas de la coquille Saint-Jacques

I. Apport de la génétique des populations à la gestion des stocks

I.1. Identification des populations marines

L'évaluation des stocks, pour les besoins de la gestion halieutique, exige l'apport de connaissances scientifiques fournies par l'étude de la variabilité phénotypique, des dynamiques populationnelles, des approches écosystémiques des pêches, mais exige aussi la compréhension de la structure génétique populationnelle, i.e l'identification des différentes unités panmictiques (Begg et Waldman, 1999, Cadrin *et al.*, 2014). La génétique des populations est une discipline relativement récente, dont certains scientifiques ont perçu et encouragé rapidement son utilisation en matière de gestion des ressources halieutiques (Kapusinski et Miller, 1987, Waples, 2008, Hauser et Carvalho, 2008). Néanmoins le décalage rencontré par cette discipline entre, d'une part les avancées théoriques et d'autre part les progrès techniques, n'a permis un apport d'informations concrètes et utilisables pour la gestion des ressources marines uniquement pour les espèces très étudiées telles que la morue atlantique par exemple (e.g Nordeide *et al.*, 2011, Hemmer-Hansen *et al.*, 2014, Heath *et al.*, 2014). Les difficultés d'identification des stocks ont résulté de l'incapacité à détecter la structure génétique du fait de marqueurs génétiques possédant un pouvoir statistique de discrimination modéré dans un contexte de potentiel dispersif souvent important des espèces marines. Aux lacunes associées à la perception des structures populationnelles en milieu marin s'est ajouté le problème théorique de la définition de population (Waples et Gaggiotti, 2006). Deux unités indépendantes démographiquement peuvent en effet apparaître homogènes génétiquement, notamment du fait : de la grande taille efficace (et donc la faible dérive génétique) et de l'origine évolutive récente souvent constatée dans les populations marines, rendant l'identification de stocks par la génétique caduque dans certaines situations (Waples, 2008). Ces différentes limites aboutissent à un décalage entre les unités de gestions et la structure réelle des populations exploitées (Reiss *et al.*, 2009).

Au cours de la dernière décennie, le pouvoir informatif des marqueurs génétiques, qui apparaissait souvent insuffisant pour rejeter l'hypothèse nulle de panmixie, est progressivement devenu une limitation de moins en moins prégnante du fait de l'essor rapide des nouvelles approches de génomique des populations (i.e séquençage haut débit) (Reitzel *et al.*, 2013, Crawford and Oleksiak, 2016). Ces nouvelles avancées ont clairement relancé l'intérêt de la génétique des

populations comme outil nécessaire à l'identification des stocks (Russello *et al.*, 2012, Milano *et al.*, 2014, Gagnaire, 2015, Bernatchez *et al.*, 2017, Coscia *et al.*, 2019).

1.2. L'étude de la coquille Saint-Jacques

Concernant la coquille Saint-Jacques, les données obtenues jusqu'à présent se sont révélées peu informatives à l'échelle des gisements exploités le long des côtes françaises. De plus, ces données n'ont fourni que de rares indications, parfois contradictoires, concernant l'existence possible d'une structure génétique entre les différents gisements distribués en Manche et en Bretagne (Szostek, 2015 ; Morvezen *et al.*, 2016a ; Vendrami *et al.*, 2019 ; cf Introduction). Dans le cadre de la thèse présentée ici, les efforts se sont portés sur les principaux gisements exploités en Manche et au niveau de la pointe bretonne, afin d'apporter des informations en phase avec les besoins exprimés par les gestionnaires pour l'identification des stocks.

Les travaux menés au cours de ma thèse ont permis d'apporter des connaissances significatives concernant la structure génétique des principaux gisements de *Pecten maximus* exploités le long des côtes françaises. A destination des écologues et des gestionnaires, les objectifs de cette discussion générale consistent à (i) préciser l'influence de la connectivité et de l'adaptation locale dans la structure et le fonctionnement des populations de coquille Saint-Jacques, et (ii) montrer dans quelle mesure une meilleure connaissance de la génétique des populations de coquille Saint-Jacques peut être utile pour une gestion durable de cette ressource.

II. Connectivité des populations et identification des stocks en Manche et Mer d'Iroise

II.1. Une structure génétique faible entre les principaux gisements

Comme évoqué dans l'introduction, aucune politique de gestion commune n'existe au niveau européen, celle-ci relevant davantage d'un maillage réglementaire régional que se soit pour l'Angleterre ou la France. A partir de travaux de modélisation de la dispersion larvaire chez *P. maximus*, réalisés par Nicolle *et al.* (2016), trois grandes entités méta-populationnelles ont pu être identifiées en Manche, interconnectées entre elles par une faible dispersion larvaire et

démographiquement indépendantes : la Manche Est, le Golfe Normano-Breton et le Sud Ouest de l'Angleterre. Selon ce même modèle, la Rade de Brest apparaissait comme un gisement isolé démographiquement du reste de la Manche. Ce patron de dispersion larvaire déterminé en Manche par la modélisation est apparu globalement contradictoire par rapport aux quelques données génétiques obtenues dans la même région (Szostek, 2015 ; Morvezen *et al.*, 2016a).

De quelle manière tester empiriquement l'existence des unités méta-populationnelles identifiées par la modélisation de dispersion larvaire ?



La question de l'isolement génétique neutre est majeure à la fois pour les écologues et les gestionnaires car elle permet d'établir des hypothèses concernant la connectivité génétique inter-populationnelle¹. Par conséquent, le degré de différenciation génétique entre les gisements a été évalué de façon fine à travers les travaux présentés dans le chapitre I, afin de mieux comprendre la connectivité entre les principaux gisements de coquille Saint-Jacques de Manche et Rade de Brest. Notre hypothèse était que la structure méta-populationnelle décrite par Nicolle *et al.* (2016) devait être un facteur structurant de la diversité génétique de ces gisements. Le chapitre I constituait une approche exploratoire s'appuyant sur un échantillonnage exhaustif des gisements exploités en Manche et Rade de Brest, et sur 13 marqueurs microsatellites. D'une part, le chapitre I a permis la mise en évidence d'une **différenciation génétique neutre du Sud Ouest de l'Angleterre (à l'Ouest de Start Point)**, appuyant ainsi les observations de modélisation de dispersion larvaire qui soulignaient une absence de connectivité entre le Sud-Ouest de l'Angleterre et le reste de la Manche. D'autre part, la différenciation entre la Manche Ouest et la Manche Est est apparue peu évidente, interrogeant sur la **faible structure génétique observée de part et d'autre du Cotentin dans un contexte de dispersion larvaire faible** entre le Golfe Normano-Breton et la Manche Est (Nicolle *et al.*, 2016). Enfin, aux vues des résultats génétiques (mais aussi démo-génétiques) obtenus dans le chapitre I, **l'isolement génétique de la Baie de Seine vis à vis de la Manche Est, avancé par Szostek (2015), est apparu erroné.**

Il demeure néanmoins important de souligner que les patrons spatiaux observés à partir des données microsatellites présentaient une **variabilité temporelle difficile à interpréter**, empêchant ainsi toute conclusion définitive concernant la structure génétique neutre des gisements de coquille

¹ Pour plus de précision cf Introduction-p29

Saint-Jacques en Manche. Plusieurs hypothèses ont été avancées pour expliquer les raisons d'une telle variabilité spatio-temporelle des indices de différenciation génétique. (i) D'une part, des phénomènes de « chaotic genetic patchiness » (Hedgecock et Pudovkin, 2011) associés à une variabilité du recrutement peuvent expliquer les variations temporelles observées. (ii) D'autre part, étant donné le polymorphisme important des microsatellites, la taille modérée des échantillons ($N \sim 50$ individus) pourrait avoir biaisé l'estimation des fréquences alléliques, affectant ainsi l'estimation de la différenciation génétique des populations (Ruzzante, 1998) ; ce problème pourrait être d'autant plus prononcé dans un contexte de structure génétique peu marquée entre populations (Waples, 1998).

L'échantillonnage temporel réalisé dans le chapitre I souligne la prudence nécessaire à l'interprétation et la compréhension des structures génétiques fines. En plus de mettre en évidence la variabilité temporelle de la diversité génétique, le chapitre I souligne la difficulté de déterminer des patrons spatiaux de structure génétique des populations marines faiblement différenciées. L'absence d'équilibre migration-dérive (cf Encart 3 Introduction) pourrait être la raison de cette différenciation faible entre populations supposées indépendantes démographiquement.

Deux remarques ont émergé de cette première approche exploratoire à l'échelle de la Manche. (i) Afin de s'affranchir de cette variabilité temporelle, il apparaît primordial de hiérarchiser l'échantillonnage dans le but d'identifier les différents patrons de différenciations génétiques cohorte par cohorte. De plus, la hiérarchisation s'avère être cruciale pour espérer faire le lien entre la structure génétique des populations et les dynamiques populationnelles (e.g dispersion larvaire, recrutement). (ii) En parallèle, la structure génétique faible ainsi que l'hypothèse d'équilibre migration-dérive doivent être testées avec des marqueurs possédant un pouvoir informatif plus important, tels que ceux offerts par les approches de séquençage haut-débit.

II.2. Compréhension de la connectivité génétique à travers la modélisation génétique

Il est souvent réalisé dans la littérature la distinction entre connectivité démographique (i.e mouvements d'individus entre deux populations ayant une influence sur la dynamique populationnelle) et connectivité génétique (i.e migration avec reproduction, contribuant ainsi aux flux de gènes entre populations). Cette nuance est importante à prendre en compte par les gestionnaires, car deux stocks complètement isolés démographiquement ne le sont pas nécessairement génétiquement, du fait de l'influence potentielle de quelques migrants dit efficaces

(Wang, 2004). Un migrant efficace désigne un migrant qui se reproduit et transmet ses allèles à la génération suivante (la descendance contribuant elle-même à la reproduction) dans la population d'accueil ; on parle alors de flux de gènes.

Les difficultés à déterminer la structure génétique neutre de *P. maximus* dans le chapitre I nous ont amenés à nous interroger sur l'influence de la dispersion larvaire sur la structure génétique neutre dans un contexte méta-populationnel. Plus précisément, nous nous sommes penchés sur la question suivante ; les flux de larves limités entre les unités méta-populationnelles identifiées par Nicolle *et al.* (2016) sont-ils suffisants pour homogénéiser la diversité génétique neutre à l'échelle de la Manche ? Pour répondre à cette question, les sorties du modèle de dispersion larvaire produit par Nicolle *et al.* (2016) ont été couplées à un modèle d'évolution des populations.

La contribution majeure de cette approche de simulation génétique a mis en évidence **une structure génétique fine modélisée entre la pointe Sud ouest de l'Angleterre, la Baie de Morlaix, le Golfe Normano-Breton et la Manche Est**, malgré la présence de flux de gènes, et ce à l'issue d'une période de 4 000 ans. Ce résultat contraste avec l'absence de patrons spatiaux marqués de différenciation génétique observées au sein de la Manche à l'aide des microsatellites, suggérant que, au-delà de la dispersion larvaire, d'autres facteurs de complexité limitent notre capacité à détecter une structure génétique faible des populations : e.g variabilité temporelle inter-cohorte liée aux processus de recrutement, potentiel limité des marqueurs microsatellites, biais d'échantillonnage, homoplasie. Il est intéressant de noter que le constat d'une différenciation génétique à fine échelle apparaît confirmé par la différenciation génétique neutre relevée entre Morlaix et Granville avec les microsatellites, Morlaix étant identifié comme isolé démographiquement dans l'étude de Nicolle *et al.* (2016).

Le couplage étroit entre la modélisation de la diversité génétique et de la dispersion larvaire s'est révélé être un outil pertinent pour émettre des hypothèses fortes sur les différentes interactions entre stocks. Notamment, cette approche peut servir d'étape préliminaire à une étude de génétique des populations, en permettant de définir les populations à échantillonner. Par ailleurs, son utilisation peut être envisagée indépendamment d'une étude empirique de génétique des populations en tant qu'approche de précaution dans le cas où un isolement démographique entre populations est présumé.

Néanmoins il est important de prendre en considération les limites d'une telle approche, dans le sens où il existe de nombreuses inconnues quant aux paramètres biologiques implémentés dans le modèle. En effet, les effectifs de reproducteurs ne sont pas maîtrisés, tout comme les

variabilités de succès reproducteur, la variabilité temporelle du recrutement et des patrons de migrations. De plus, il est possible que certaines populations relais non prises en compte dans le modèle puissent contribuer à l'homogénéisation génétique comme par exemple entre les échantillons à l'Est de Start Point et la Manche Est. De la même manière, il est envisageable que certains gisements en Mer d'Iroise forment une structure méta-populationnelle, non prise en compte dans le modèle, pouvant temporiser la différenciation génétique empirique de la Rade de Brest, contrairement aux résultats observés dans le modèle.

L'intégration entre les outils de génétique des populations et les modèles biophysiques de dispersion larvaire doit être encouragée pour mieux comprendre la connectivité entre unités populationnelles, ce couplage représentant un apport réel à la compréhension des relations entre stocks (Baltazar-Soares *et al.*, 2018). En conclusion, les simulations montrent que la structure méta-populationnelle en Manche a une influence sur la structure génétique neutre des gisements de coquille Saint-Jacques, dans un contexte de divergence récente. Dans une approche d'aide à la gestion, il nous est donc apparu nécessaire de clarifier les premières hypothèses avancées dans le chapitre I.

II.3. Utilité de la génomique des populations pour étudier la structure génétique à fine échelle

Suite aux premiers résultats obtenus à partir de marqueurs microsatellites, les chapitres II et III ont été réalisés en s'appuyant sur une approche de génomique des populations. Ainsi, à partir d'une approche de Genotype by Sequencing, un peu plus de 10 200 marqueurs SNP (« Single Nucleotide Polymorphism ») ont été définis pour étudier la structure génétique des gisements de coquille Saint-Jacques autour de la pointe bretonne et du Golfe Normano-Breton. De plus, afin d'appréhender la variabilité temporelle de la diversité génétique, deux cohortes ont été échantillonnées au sein de la Baie de Granville et de la Baie de Saint-Brieuc. Cette étude inter-cohorte visait également à mieux faire le lien entre dynamique populationnelle et structure génétique des populations.

Le chapitre II a mis en évidence une différenciation génétique neutre détectable entre les gisements de Rade de Brest et Mer d'Iroise vis à vis des gisements de Morlaix. Le chapitre III a quant à lui confirmé l'isolement du gisement de Rade de Brest, en mettant en plus évidence un patron de différenciation génétique fort entre les gisements du Golfe Normano Breton, de Morlaix et de Rade de Brest. Les contributions de ces deux chapitres à la compréhension des barrières aux

flux de gènes sont multiples. Premièrement l'hypothèse du Front de Ouessant agissant comme barrière à la dispersion larvaire a été confirmée à la fois par les outils génomiques et la modélisation hydrodynamique de la dispersion larvaire, et renforce les précédentes études signalant la Rade de Brest comme isolée de la Manche Ouest en terme de flux de larves (Ayata *et al.*, 2010 ; Nicolle *et al.*, 2016). Le Front de Ouessant est une frontière hydrodynamique (Muller *et al.*, 2010), correspondant à un front thermique saisonnier apparaissant de Mai à Octobre (Pingree and Griffiths, 1978) lors de la période de ponte de *Pecten maximus* (Paulet *et al.*, 1988). Une étude menée à l'aide de marqueurs microsatellite, basée sur un échantillonnage dense de part et d'autre du Front de Ouessant a mis en évidence le rôle structurant de cette frontière hydrodynamique pour les populations de *Laminaria digitata* (Couceiro *et al.*, 2013). Deuxièmement, la Baie de Morlaix est apparue à la fois différenciée génétiquement de la Rade de Brest et la Mer d'Iroise, mais aussi des gisements du Golfe Normano-Breton (i.e la Baie de Saint-Brieuc et la Baie de Granville). Ce résultat a été appuyé par les simulations de dispersion larvaire et démo-génétique indiquant la population de Morlaix comme indépendante démographiquement et en cours de divergence génétique (cf Chapitre I). Il apparaît que le Front de Ouessant à l'Ouest agit comme une barrière aux flux de gènes, plus structurante que le front hydrodynamique séparant Morlaix de Saint-Brieuc à l'Est, aux vues des intensités de F_{ST} et/ou que la différenciation génétique entre Morlaix et le Golfe Normano-Breton est plus récente que la divergence avec la Rade de Brest.

Ainsi, les chapitres II et III soulignent une structure génétique significative des populations de coquille Saint-Jacques à une échelle spatiale faible < 120 km le long de la pointe bretonne, avec l'existence d'au moins trois unités populationnelles distinctes : la Mer d'Iroise (incluant la Rade de Brest et la Baie de Douarnenez), la Baie de Morlaix et le Golfe Normano-Breton. Le potentiel des approches de génomique, pour détecter une structure génétique des populations marines à très petite échelle spatiale, a également été démontré dans le cadre d'une étude menée en parallèle de la thèse présentée ici. Ainsi, une structure génétique forte à une échelle spatiale extrêmement fine de 1,5 km a pu être mise en évidence chez des populations de coquille Saint-Jacques Nord Américaine (*Placopecten magellanicus*) soumises à l'influence d'une oscillation thermique rencontrée autour de l'archipel Saint Pierre et Miquelon (Annexe 2, Encart 7). A notre connaissance, peu d'exemples de micro différenciation génétique neutre (<2km) sont retrouvés dans la littérature pour des mollusques marins à cycle benthopélagique. A titre d'exemples, deux études (Hoffmann *et al.*, 2012, 2013) ont identifié, chez *Nacella concinna* et *Marganella antarctica*, des structures génétiques neutres à très fines échelles spatiales (< 10km).

En conclusion, les résultats du chapitre II, III et de l'article Annexe 2, soulignent l'aspect fortement structurant des fronts thermiques et hydrodynamiques sur la structure génétique d'espèces de bivalves à cycle benthopélagique sur de fines échelles spatiales. Il apparaît que les structures génétiques fines modélisées au travers des approches démo-génétiques peuvent être identifiées à l'aide d'outils génomiques pour une espèce comme la coquille Saint-Jacques, à cycle benthopélagique présentant des tailles démographiques et un potentiel dispersif important. Ces découvertes sont majeures car elles améliorent la compréhension des dynamiques populationnelles et appuient l'existence de structures génétiques à fines échelles en milieu marin, nécessaire à la mise en place de mesures de gestion et de conservation appropriées.

Encart 7 : Front thermique cause de structure génétique à très fine échelle

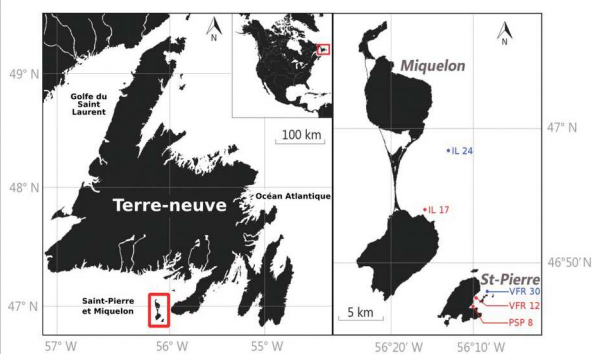


Figure 1: Carte de l'échantillonnage de deux espèces de bivalves *Arctica islandica* et *Placopecten magellanicus* à Saint Pierre et Miquelon. En rouge: Echantillon à l'extérieur de l'onde En bleu: Echantillon présents dans l'onde. IL (*A. islandica* à 17 et 24m de profondeur), PSP,VFR (*P. magellanicus* à 8, 12 et 30m de profondeur).

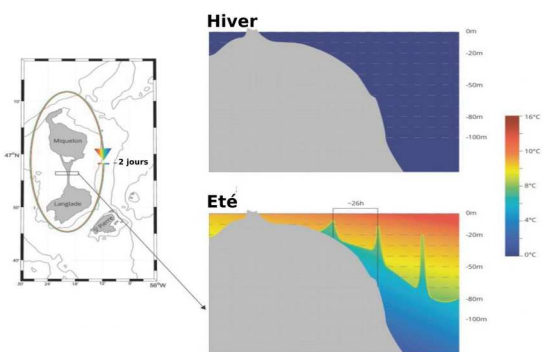


Figure 2: Représentation schématique de l'oscillation thermique autour de Saint Pierre et Miquelon en hiver et en été. (Figure réalisée par Sébastien Hervé).

Objectif : Comprendre l'influence de l'oscillation thermique sur la structure génétique de deux espèces de bivalves aux cycles de vie contrastés

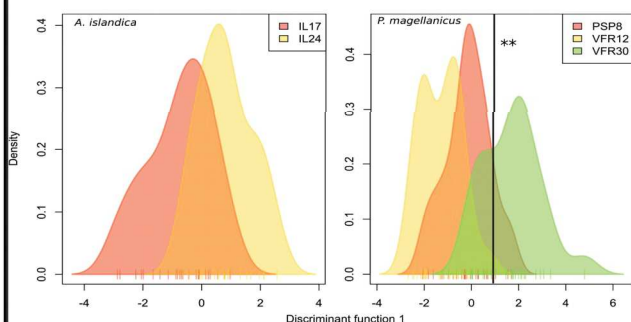


Figure 3: Axe 1 de DAPC réalisée sur des marqueurs neutres pour deux espèces *A. islandica* et *P. magellanicus*. Ligne verticale indique un F_{ST} significatifs ($p\text{-val} < 0.01$) entre les échantillons en dehors et au sein de l'oscillation thermique.

- ***A. islandica*** : Absence de différenciation génétique pouvant résulter:
 - (i) d'un géotactisme négatif entraînant une accumulation des larves au dessus de l'onde thermique
 - (ii) d'un cycle de vie plus lent que *P. magellanicus* cause d'une évolution plus lente de la différenciation génétique
 - (iii) d'une période de ponte dépassant la période de formation de l'onde.
 - (iv) ou enfin d'un jeu de SNPs insuffisant ne permettant pas de révéler le caractère significatif de la différenciation bien que l'axe de la DAPC montre une séparation des deux échantillons.
- ***P. magellanicus***: Différenciation génétique entre la population profonde présentes au sein de l'oscillation thermique et les populations de faible profondeur pouvant résulter d'un comportement larvaire de plongé en dessous de la pycnocline observé dans différentes études expérimentales (Gallager et al., 1996). L'onde thermique est susceptible de piéger les larves de *P. magellanicus*.

II.4. L'absence d'équilibre migration-dérive peut-elle expliquer la faible structure génétique des populations *P. maximus* ?

Le concept d'équilibre migration dérive² est utilisé en génétique des populations pour évoquer la possibilité qu'aucune structure génétique ne soit observée en l'absence de flux de gènes. Cette hypothèse a été avancée, à juste titre dans le chapitre I, comme explication éventuelle à la faible différenciation génétique observée entre populations supposées isolées démographiquement, d'après les résultats de simulation de dispersion larvaire. Néanmoins, *a posteriori*, il apparaît que cette hypothèse ne soit pas confortée, du fait de l'observation d'une structure génétique neutre à très fine échelle identifiée à l'aide de marqueurs présentant un fort pouvoir de résolution. Il peut être admis qu'au regard de la modélisation génétique et des structures génétique empiriques observées dans les chapitres II et III, une divergence évolutive peut être observée sur une courte période de temps (<4000 ans).

II.5. Variabilité génétique temporelle associée au mécanismes gouvernant le recrutement

L'étude menée à l'échelle de l'ensemble de la Manche dans le chapitre I a mis en lumière des signes de variabilité temporelle affectant la structure spatiale, qui sont apparus difficiles à expliquer. Par la suite, l'étude de génomique des populations conduite dans le chapitre III a permis une exploration plus précise de la variabilité temporelle génétique, en comparant deux cohortes successives dans les baies de Saint-Brieuc et de Granville.

Le gisement de Baie de Saint-Brieuc est apparu stable concernant la diversité génétique neutre pour les deux cohortes échantillonnées, contrairement au gisement de la Baie de Granville où une variabilité temporelle des fréquences alléliques a été constatée entre les deux cohortes. Quatre hypothèses (non mutuellement exclusives) peuvent être avancées pour interpréter ces variations de fréquences alléliques à Granville : (i) biais d'échantillonnage du fait d'un nombre d'individus insuffisant pour représenter la diversité génétique de l'échantillon, (ii) phénomène de « chaotic genetic patchiness » associé à un échantillonnage non représentatif, (iii) contribution des coquilles Saint-jacques d'écloserie semées à Granville (cf Introduction) à la reproduction du stock natif, (iv) flux de larves provenant de la Baie de Saint-Brieuc et d'une intensité variable d'une année sur

2 Pour plus de précision cf Introduction-p32

l'autre, entraînant une variabilité génétique inter-cohorte au sein du gisement de Granville. Cette dernière hypothèse est intéressante étant donné les faibles proportions de rétention locale des larves et d'auto-recrutement identifiées en Baie de Granville par Nicolle *et al.* (2016).

Malgré l'impossibilité de départager ces hypothèses, il semble que la variabilité génétique temporelle au sein des gisements soit, au moins en partie, le fruit de processus de dispersion larvaire et de recrutement variant d'une année sur l'autre, comme constaté en Baie de Granville. Cette observation souligne la nécessité de l'échantillonnage temporel dans l'étude de structure génétique spatiale et la compréhension de flux de gènes (e.g Dannewitz *et al.*, 2005, Knutsen *et al.*, 2011).

Quelques recommandations pour améliorer notre compréhension de la structure génétique de populations faiblement différenciées :

- Echantillonnage hiérarchisé, incluant des répliquats spatio-temporels
- Etude inter-cohorte, pour mieux faire le lien entre dispersion larvaire, recrutement et variabilité temporelle de la diversité génétique.
- Marqueurs génétiques suffisamment informatifs (intérêt des approches de génomique des populations)
- Couplage avec modèle biophysique de dispersion larvaire



III. Forces évolutives gouvernant la diversité génétique d'un stock fortementensemencé, la Rade de Brest

III.1. Maintien de la diversité génétique en Rade

En réponse à l'effondrement brutal du gisement de coquille Saint-Jacques de la Rade de Brest au début des années 60, un ensemencement annuel de cette population a été entrepris à partir des années 80, à l'aide de juvéniles produits en éclosérie. Cet ensemencement s'est avéré

relativement conséquent. En effet, jusqu'à deux tiers des coquilles Saint-Jacques capturées en Rade de Brest ont été identifiées comme provenant d'écloserie (Fleury *et al.*, 2003).

Un suivi de la diversité génétique des cohortes naturelles, recrutées dans la Rade de Brest et des cohortes d'écloserie semées, a révélé une altération des fréquences alléliques, ainsi qu'une légère diminution (non significative) de la richesse allélique au sein des cohortes produites en écloserie (Morvezen *et al.*, 2016b). De plus, cette même étude a estimé une contribution notable des cohortes d'écloserie à la reproduction dans la population naturelle, de l'ordre de 34 % sur la période 2007-2012 ; ce résultat repose néanmoins sur un modèle relativement simpliste (semelparité, générations non chevauchantes) et nécessite confirmation. Une contribution importante de semis d'écloserie à la reproduction dans le gisement de Rade de Brest a également été suggérée par l'augmentation au cours du temps de l'apparentement des individus au sein de la population naturelle.

Toutefois, en dépit de l'influence importante des semis, une stabilité des fréquences alléliques a été constatée au cours du temps au sein de la population naturelle (Morvezen *et al.*, 2016b). De plus, la diversité génétique du gisement de Rade de Brest est similaire à celle d'autres populations situées le long des côtes atlantiques françaises (Morvezen *et al.*, 2016a). Les résultats obtenus dans le chapitre II ont montré une diversité génétique équivalente entre la Rade de Brest et les gisements avoisinants. Par conséquent, ces résultats suggèrent une faible érosion de la diversité génétique en Rade de Brest, en dépit du fort déclin démographique de cette population et de son ensemencement important.

Comment expliquer que l'ensemencement massif et régulier du stock de Rade de Brest n'ait qu'une très faible influence sur la diversité génétique neutre de la population locale ?



Morvezen *et al.* (2016b) ont proposé les hypothèses suivantes pour expliquer le maintien de la diversité génétique au sein de la population de *P. maximus* en Rade de Brest : **(i)** Existence de flux de gènes provenant de populations sauvages à l'extérieur de la Rade de Brest. **(ii)** Sous-populations non détectées au sein de la Rade de Brest, qui pourraient constituer des réservoirs de diversité génétique au sein-même de la Rade. **(iii)** Succès reproducteur très faible des coquilles

Saint-Jacques issues d'écloserie et semées dans la Rade de Brest ; néanmoins, cette hypothèse est invalidée par l'estimation d'une contribution importante des individus d'écloserie à la reproduction naturelle dans la Rade. **(iv)** Les bonnes pratiques de l'écloserie permettent d'éviter une érosion de la diversité génétique au sein des cohortes d'écloseries ; toutefois, cette dernière hypothèse n'est pas suffisante pour expliquer le maintien d'une diversité génétique relativement élevée en Rade de Brest.

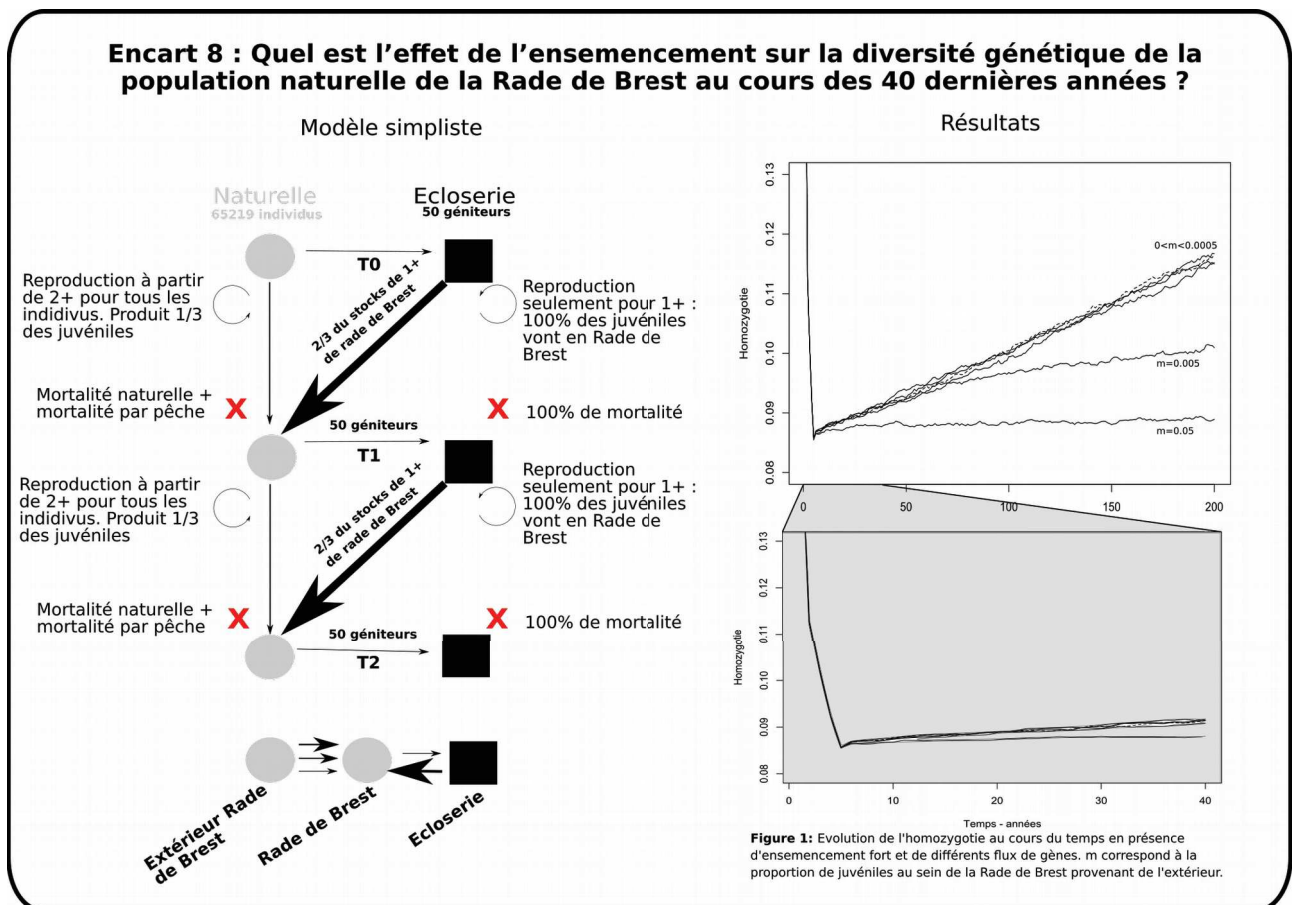
Dans le cadre du chapitre II, nous nous sommes proposés d'éclaircir la première hypothèse avancée par Morvezen *et al.* (2016b), i.e maintien de la diversité génétique dans la Rade de Brest grâce à des flux de gènes provenant des populations avoisinantes. L'objectif principal de ce chapitre était d'évaluer la structure génétique neutre entre les gisements de Rade de Brest et de Mer d'Iroise, au regard de simulations de dispersions larvaires dans ces régions. Les résultats ont mis en évidence **une absence de structure génétique neutre et des niveaux de diversité génétique équivalents entre les gisements de Mer d'Iroise et de la Rade de Brest** associés probablement à des **flux de larves provenant de la Baie de Douarnenez et du Sud-Est de la Mer d'Iroise et alimentant la Rade de Brest**. Le chapitre II apporte ainsi des arguments forts soutenant l'hypothèse d'un maintien de la diversité génétique par des flux de gènes provenant de l'extérieur de la Rade de Brest.

III.2. Simulations démo-génétique dans un contexte d'ensemencement

Nous pouvons donc suggérer que l'effet négatif probable de l'ensemencement massif sur la diversité génétique du gisement naturel de coquille Saint-Jacques de la Rade de Brest semble contrebalancé par les flux de gènes provenant de l'extérieur. Des simulations exploratoires menées au cours de ce travail de thèse (Annexe 3, Encart 8) ont en effet mis en évidence une **influence négative de l'écloserie sur la diversité génétique neutre de la population naturelleensemencée**. En l'absence de flux de gènes, une légère augmentation de l'homozygotie est constatée en 40 ans (hausse de 0.086 à 0.091), et s'avère davantage marquée sur une échelle de temps de 200 ans (hausse de 0.086 à 0.117). Néanmoins, l'augmentation de l'homozygotie est rapidement contrebalancée par la présence de flux de gènes venant de l'extérieur de la Rade de Brest, pour une proportion comprise entre 0.05 et 0.005 % de juvéniles issues de l'extérieur de la Rade de Brest. Ces simulations nécessitent une exploration plus approfondie, toutefois elles soulignent le fait que, **même en présence d'une diminution de diversité génétique liée à l'ensemencement, les flux de**

gènes sont suffisants pour maintenir la diversité génétique. Étant donné les résultats de modélisation d'ensemencement, l'augmentation de la taille efficace de la populationensemencée déduite de l'équation de Ryman et Laikre (1991) par Gaffney (2006) et illustrée chez la coquille Saint-Jacques par Hold *et al.* (2013b), dans un contexte de très faible N_e des populations sauvages combiné à un ensemencement massif, peut être écartée.

L'existence probable de flux de gènes et les bonnes pratiques de l'écloserie semblent ainsi suffisants pour prévenir une évolution neutre importante de la diversité génétique. Néanmoins, certains effets de l'ensemencement décrits dans la littérature ne doivent pas être ignorés. La sélection domestique³, bien que limitée par l'utilisation de géniteurs prélevés dans le milieu naturel à chaque génération dans le cas de *P. maximus*, peut avoir une influence sur la fitness des populationsensemencées et doit être prise en considération (Naish *et al.*, 2007). L'évaluation de l'influence de l'écloserie ne doit donc pas se limiter au simple constat d'évolution de la diversité génétique neutre mais doit aussi explorer l'impact potentiel de l'ensemencement sur la fitness et l'altération de l'adaptation locale des populationsensemencées (Neff *et al.*, 2011).



3 Processus sélectifs liés aux conditions environnementales en écloserie.

En conclusion, la Rade de Brest ne présente pas de diversité génétique plus faible que les autres populations distribuées le long des côtes atlantiques, grâce à l'apport de flux de gènes venant des populations avoisinantes, qui contrebalancent un effet négatif probable des ensemencements massifs réalisés depuis près de 40 ans à partir d'individus produits en éclosérie. Cette hypothèse est clairement supportée par les apports conjoints de (i) la génomique des populations, (ii) la simulation de dispersion larvaire et (iii) la modélisation exploratoire d'évolution de la population de Rade de Brest.

IV. Rôle de l'adaptation locale dans la différenciation des gisements de *P. maximus*

IV.1. Signatures génomiques de pressions de sélection contrastées entre gisements

Jusqu'ici il n'a été évoqué que la diversité génétique neutre. Or l'utilisation des SNPs a permis l'exploration de signatures génomiques d'adaptation locale associées à des pressions sélectives contrastées entre les gisements de coquille Saint-Jacques. Les chapitres II et III ont ainsi contribué à l'avancée des connaissances concernant le fonctionnement des principaux gisements de Rade de Brest, Mer d'Iroise et Golfe Normano-Breton, comme nous allons le voir.

Les premiers signaux de divergence sélective ont été identifiés entre les gisements de Rade de Brest et de Mer d'Iroise. La corrélation significative entre les fréquences alléliques des loci « outliers » potentiellement soumis à sélection et le minimum de phosphate dissous dans la colonne d'eau a conduit à l'hypothèse de pressions de sélection associées à l'impact des blooms phytoplanctoniques estivaux se produisant en Rade de Brest. Lors de ces blooms, la limitation en phosphate est connue pour induire la sédimentation des cellules phytoplanctoniques sur le fond (Lorrain *et al.*, 2000), ce qui peut alors perturber fortement la respiration et la nutrition de *Pecten maximus* (Chauvaud *et al.*, 1998 ; Lorrain *et al.*, 2000). Néanmoins, cette hypothèse suggérant des pressions de sélection particulières en Rade de Brest ne repose pour l'instant que sur des corrélations, et nécessite donc de plus amples travaux afin d'être confirmée.

Des signaux beaucoup plus marqués de divergence sélective ont été mis en évidence dans le chapitre III, ce qui a permis de mettre en lumière une signature génomique forte de pressions de sélection contrastées entre la Rade de Brest et les principaux gisements de Manche Ouest. Ces pressions de sélection semblent affecter des fonctions biologiques variées incluant entre autre des gènes de l'immunité : tumor necrosis factor receptor-associated factor 3 interacting proteins 1 ou

encore Sushi domain containing 2. Globalement, ces résultats supportent fortement l'hypothèse d'une adaptation locale des populations de *P. maximus*, tout du moins entre la Rade de Brest et le Golfe Normano-Breton. Ces signatures d'adaptation locale sont à mettre en parallèle avec la diversité phénotypique observée depuis longtemps entre ces gisements, notamment concernant les traits reproducteurs, comme évoqué en introduction de ce travail de thèse (Paulet *et al.*, 1988 ; Cochard et Devauchelle, 1993 ; Mackie et Ansell, 1993).

Les pressions de sélection peuvent s'opérer à différents stades du cycle de vie. En particulier, les premiers stades de vies embryonnaires, larvaires et juvéniles sont soumis à de nombreuses pressions environnementales d'ordre biotique et abiotique chez la coquille Saint-Jacques. Le chapitre III a permis de suggérer l'existence de pressions de sélection au cours de ces premiers stades du cycle de vie. En effet, parmi les loci identifiés comme étant potentiellement soumis à sélection, le gène TRAF3I1 est exprimé chez *Pecten yessoensis* (Cheng *et al.*, 2016) de manière plus importante lors des stades de vie larvaire. Si les schémas d'expressions sont les mêmes chez *P. maximus*, alors il est hautement probable que la sélection au niveau de ce loci ait lieu à l'état larvaire.

En conclusion, il est de plus en plus répertorié dans la littérature des structures génétiques adaptatives à fines échelles (Sanford et Kelly, 2011). L'identification de structures génétiques adaptatives est essentielle pour la délimitation de stocks comme par exemple pour *Merluccius merluccius* (Milano *et al.*, 2014), *Clupea harengus* (Barrio *et al.*, 2016) ou encore *Gadus morhua* (Kirubakaran *et al.*, 2016), car elles permettent la caractérisation de fonctionnements populationnels différents.

IV.2. Liens entre flux de gènes et processus adaptatifs

Il est important de noter une similitude entre la structure génétique neutre et celle potentiellement soumise à sélection entre les différents gisements allant de la Rade de Brest au Golfe Normano-Breton. Ceci pourrait être le fruit d'un isolement par l'adaptation (Orsini *et al.*, 2013) réduisant les flux de gènes. L'isolement par l'adaptation suppose l'existence de contraintes sélectives fortes pour les migrants liés à des pressions environnementales importantes, réduisant ainsi les flux de gènes sur l'ensemble du génome (Feder *et al.*, 2012). D'une autre manière, les processus hydrodynamiques ont pu conduire à un isolement génétique neutre entre les différents gisements favorisant l'émergence de divergences adaptatives en présence de pressions sélectives.

Dans le cas d'une adaptation locale des populations de coquille Saint-Jacques, les ensemencements réalisés régulièrement sur les gisements naturels font-ils peser des risques concernant la pérennité des stocks exploités ?



IV.3. Implications de l'adaptation locale pour l'ensemencement des gisements exploités

L'identification de signatures d'adaptation locale des populations de *P. maximus* est un enjeu majeur pour la gestion des pêcheries de coquille Saint-Jacques, et en particulier pour guider les opérations de semis menées sur un certain nombre de gisements, dans le but de renforcer les stocks exploités (e.g Rade de Brest, Saint-Malo, Granville, Pertuis Charentais). Sachant que les juvéniles semés sont actuellement produits à partir de géniteurs provenant de la Rade de Brest, aucun problème notable n'est à craindre concernant l'effet des semis sur le maintien de l'adaptation locale de la population de Brest (La question de l'influence de l'ensemencement sur la diversité génétique neutre de la population de Rade de Brest a par ailleurs été abordée précédemment ; cf partie C de la discussion). Néanmoins cette même question se pose tout autrement dans le contexte d'autres sites ensemencés hors de la Rade de Brest.

Notamment, environ 5 000 000 de juvéniles d'écloserie produits à l'aide de parents issus de la Rade de Brest ont été semés dans une zone de cantonnement en Baie de Granville depuis 2009 (source : site internet de Synergie Mer et Littoral). L'évidence claire de signaux d'adaptation locale au sein du Golfe Normano-Breton soulève donc des questions concernant les pratiques d'ensemencement dans la région. Dans le cas d'ensemencement pouvant être considérés comme massifs, et si les individus semés contribuent effectivement à la reproduction du stock natif (hypothèse soutenue par les travaux de Morvezen *et al.* (2016b) en Rade de Brest), alors il est à craindre que l'hybridation entre individus locaux et individus d'origine brestoïse aboutisse à une altération des processus d'adaptation locale à travers l'introgession⁴ génétique (Ward, 2006, Grant, 2012). Les effets d'un tel phénomène peuvent rendre l'entreprise de maintien du stock contre-productive du fait d'individus ayant une moins bonne valeur sélective que les coquilles Saint-Jacques natives.

4 Hybridation entre individus appartenant à deux populations ayant fortement divergées, résultant en un transfert de matériel génétique à la descendance

Au vu des résultats obtenus au cours de ce travail de thèse, si nous devons émettre un avis en phase avec une approche de précaution, nous dirions que les semis de coquille Saint-Jacques d'origine brestoise sont vivement déconseillés dans le Golfe Normano-Breton, afin de ne pas altérer la diversité génétique locale. Un changement de stratégie de gestion semble souhaitable, en préconisant l'ensemencement de juvéniles produits à partir de géniteurs natifs. Les croisements entre populations éloignées peuvent entraîner des perturbations des traits de vies ainsi que des survies plus faibles chez les hybrides comme observés pour *Oncorhynchus gorbuscha* (Gill *et al.*, 2004) et *Oncorhynchus kisutch* (McClelland *et al.*, 2005).

V. Conclusion et perspectives

Les décisions en matière de gestion doivent s'appuyer sur l'état des connaissances globales scientifiques. Ainsi les travaux de thèse présentés ici ne se suffisent pas à eux-seuls pour porter de nouvelles mesures de gestion. Néanmoins, pour la première fois dans l'histoire de la biologie des populations de coquilles Saint-Jacques, nous sommes en mesure de dire, avec un risque d'erreur de premier espèce faible⁵, que les principaux gisements français appartiennent à des unités panmictiques distinctes soulignant les différentes unités indépendantes démographiquement et très probablement fonctionnellement. Les résultats obtenus ont en effet permis (i) d'identifier les barrières aux flux de gènes entre gisements exploités, (ii) et de caractériser pour la première fois l'adaptation locale entre gisements (Figure 17). Cette thèse doit servir de point d'appui pour la prise de décision en matière de gestion, d'ensemencement et de délimitation des stocks en Manche et Bretagne. Tout gestionnaire désireux d'utiliser la génétique des populations comme outil de gestion pourra s'inspirer de la démarche détaillée dans ce document.

Cette thèse souligne le fait que l'approche multidisciplinaire, résultant de couplages entre approche de génétique des populations empiriques, transcriptomique, modèle démo-génétique et hydrodynamique, est essentielle pour répondre aux questions aussi complexes que l'interaction entre gisements ou encore le déterminisme génétique de la reproduction et même du recrutement.

La question se posant naturellement à l'issue de cette thèse est la suivante : Quel avenir concernant l'étude de l'écologie de la Saint-Jacques ? Cette question en soulève d'autres :

5 Probabilité de rejeter à tort l'hypothèse nulle de panmixie

- Quelles sont les origines génétiques (neutre ou adaptative) de la différenciation phénotypique concernant les traits reproducteurs ?
- Existe-t-il des processus d'introgession entre la population du Golfe Normano-Breton et les coquilles d'écloseries influençant potentiellement la valeur sélective des hybrides ?

Une partie des réponses à ces questions sera probablement apportée par un séquençage complet du génome de la Saint-Jacques et par une analyse approfondie des associations gènes protéines, permettant de cerner l'architecture génétique des loci soumis à sélection . Ce séquençage a été entrepris au Sanger Institute dans le cadre du projet « 25 genomes for 25 years » (www.sanger.ac.uk/science/collaboration/25-genomes-25-years), et permettra de nouvelles avancées. La mise en place de jardins communs permettront à la fois d'évaluer l'héritabilité des différents phénotypes reproducteurs, et de tester l'origine neutre ou adaptative de la variation phénotypique du cycle de reproduction via l'utilisation de Q_{ST} .

L'originalité des pêcheries françaises de coquilles Saint Jacques réside dans l'ensemencement massif des différents gisements. L'exploration des interactions génétiques, des variations phénotypiques et de l'évolution de la valeur sélective au sein des hybrides entre coquilles d'écloserie et populations ensemencées est cruciale afin d'évoluer vers une gestion durable de la ressource et devra faire l'objet de projets de recherches à venir.

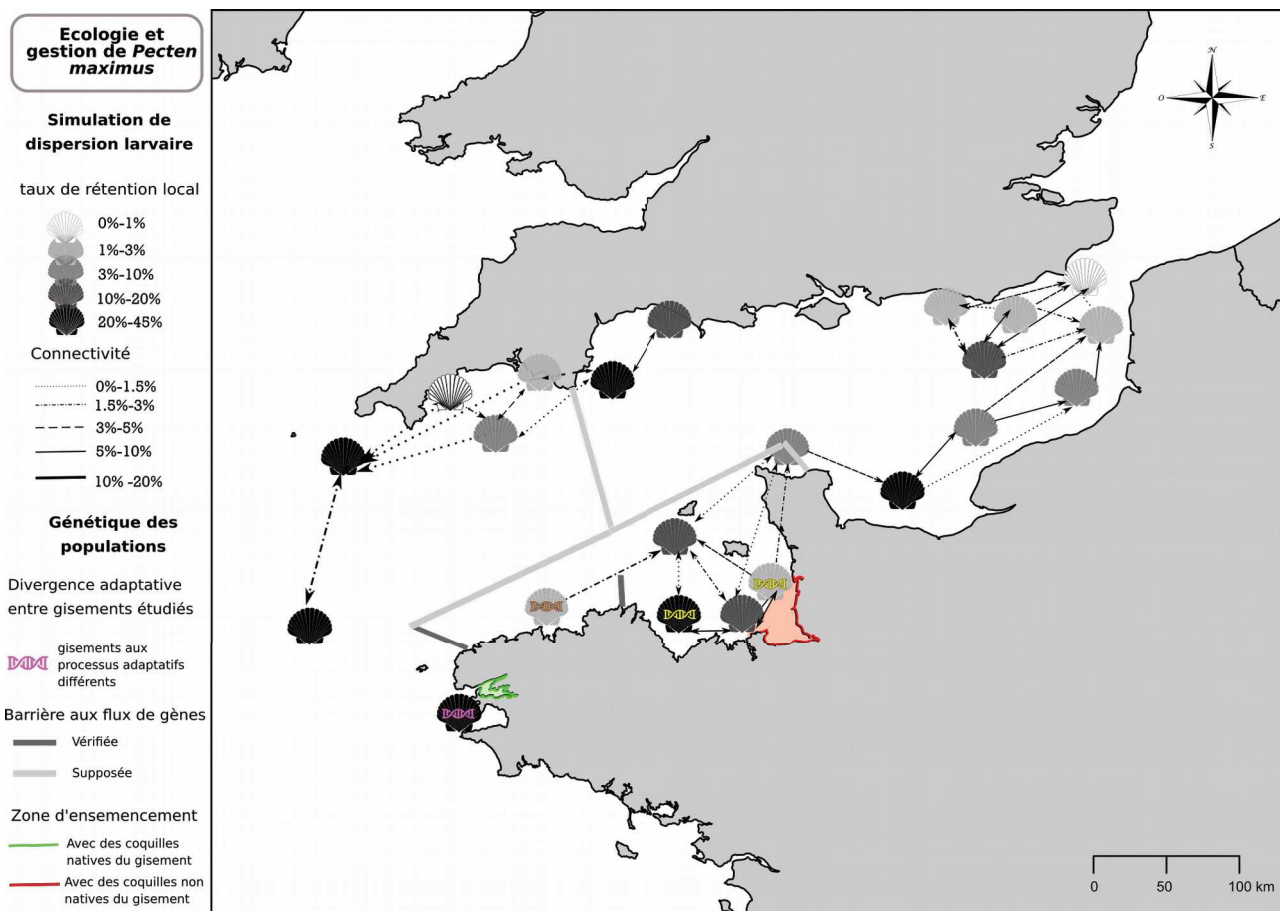


Figure 1 : Bilan de l'état des connaissances concernant les interactions entre les principaux gisements de Manche, Mer d'Iroise et Rade de Brest en termes de dispersion larvaire (Nicolle *et al.*, 2016) et de génétique des populations.

Annexes

Annexe 1

RAD sequencing sheds new light on the genetic structure and local adaptation of European scallops and resolves their demographic histories.

SCIENTIFIC REPORTS

OPEN

RAD sequencing sheds new light on the genetic structure and local adaptation of European scallops and resolves their demographic histories

David L. J. Vendrami¹, Michele De Noia^{1,2}, Luca Telesca^{3,4}, William Handal⁵, Grégory Charrier⁵, Pierre Boudry⁶, Luke Eberhart-Phillips⁷ & Joseph I. Hoffman^{1,4}

Recent developments in genomics are advancing our understanding of the processes shaping population structure in wild organisms. In particular, reduced representation sequencing has facilitated the generation of dense genetic marker datasets that provide greater power for resolving population structure, investigating the role of selection and reconstructing demographic histories. We therefore used RAD sequencing to study the great scallop *Pecten maximus* and its sister species *P. jacobeus* along a latitudinal cline in Europe. Analysis of 219 samples genotyped at 82,439 single nucleotide polymorphisms clearly resolved an Atlantic and a Norwegian group within *P. maximus* as well as *P. jacobeus*, in support of previous studies. Fine-scale structure was also detected, including pronounced differences involving Mulroy Bay in Ireland, where scallops are commercially cultured. Furthermore, we identified a suite of 279 environmentally associated loci that resolved a contrasting phylogenetic pattern to the remaining neutral loci, consistent with ecologically mediated divergence. Finally, demographic inference provided support for the two *P. maximus* groups having diverged during the last glacial maximum and subsequently expanded, whereas *P. jacobeus* diverged around 95,000 generations ago and experienced less pronounced expansion. Our results provide an integrative perspective on the factors shaping genome-wide differentiation in a commercially important marine invertebrate.

Over the last decade, the development of genotyping approaches based on reduced representation sequencing has led to a step change in our understanding of the population genetics of wild organisms¹. In particular, restriction site associated DNA (RAD) sequencing has increased in popularity due to its ability to generate large single nucleotide polymorphism (SNP) datasets even for species lacking genomic resources². These datasets not only provide greater power to resolve genetic differences among populations, but also allow the underlying drivers of population structure and genetic diversity to be investigated³. Of these drivers, neutral processes such as allopatric divergence and effective population size change are expected to play a prominent role, particularly in marine species that have experienced profound changes in habitat availability in relation to glacial cycles⁴. However, the widespread discovery of environmentally associated loci⁵ has also pointed towards an important contribution of non-neutral processes towards observed patterns of genome-wide divergence. Investigating the contributions of

¹Department of Animal Behavior, University of Bielefeld, Postfach 100131, 33615, Bielefeld, Germany. ²Institute of Biodiversity, Animal Health & Comparative Medicine, College of Medical, Veterinary & Life Sciences, University of Glasgow, Glasgow, UK. ³Department of Earth Sciences, University of Cambridge, Downing Street, Cambridge, CB2 3EQ, United Kingdom. ⁴British Antarctic Survey, High Cross, Madingley Road, Cambridge, CB3 0ET, United Kingdom. ⁵University of Brest, Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin (LEMAR, UMR 6539, UBO/CNRS/IRD/Ifremer), European University Institute for the Sea (IUEM), rue Dumont d'Urville, 29280, Plouzané, France. ⁶Ifremer, Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin (UBO/CNRS/IRD/Ifremer), Plouzané, France. ⁷Department of Evolutionary Ecology and Behavioural Genetics, Max Planck Institute for Ornithology, Seewiesen, Germany. Correspondence and requests for materials should be addressed to D.L.J.V. (email: david.vendrami@student.unife.it)

these different processes offers the opportunity to better understand contemporary patterns of population structure and genetic diversity.

The great scallop *Pecten maximus* provides an interesting case study. This marine invertebrate can be found widely along the European Atlantic seaboard and is economically important, with annual catches exceeding 55,000 tonnes (FAO, <http://www.fao.org/fishery/species/3516/en>). Despite being able to swim for short distances by rapidly clapping its valves when escaping predators⁶, *P. maximus* is generally considered to be sedentary at the adult stage. However, the potential of this species to disperse is believed to be considerable, as it possesses planktonic larvae that are capable of drifting in the water column from 18 to 42 days⁷ and *P. maximus* is also capable of secondary dispersal via byssus drifting⁸.

Several studies have used genetic analysis to investigate the population structure of *P. maximus* in European coastal waters. Studies based on allozymes and mitochondrial DNA did not identify any genetic differences between French and British populations^{9–11} but significant mitochondrial haplotype frequency differences were found between the UK and Norway¹². These patterns were subsequently confirmed by Morvezen *et al.*¹³ who combined an extensive sample set of populations ranging from Spain to Norway with microsatellites to provide a more detailed nuclear perspective. They found evidence for two distinct genetic clusters, an ‘Atlantic group’ comprising populations from the Galician coast to the Irish Sea, and a ‘Norwegian group’ comprising scallops sampled along the Norwegian coast. However, two main questions relating to the origin of the two groups remain to be resolved.

First, it is unclear whether the Norwegian group is restricted to Norway. This would be expected if the Norwegian trench¹⁴ acts as the primary barrier to gene flow between the two *P. maximus* lineages, as has been observed in many other benthic macrofaunal species¹⁵. Alternatively, hydrographic features of the North Sea¹⁶ could potentially restrict gene flow but nevertheless allow secondary contact and local mixing between the two lineages. To investigate this, analysis of additional samples from around the UK and in particular from the North Sea is required to better define the geographical boundaries of the two genetic groups. Second, it is not known yet if the Atlantic and Norwegian groups originated from a single glacial refugium in Southern Europe or whether they persisted during the Last Glacial Maximum (LGM) in two separate refugia, one in Southern Europe and one in Northern Europe. Morvezen *et al.*¹³ did not formally test these alternative hypotheses, although they reported a decline in microsatellite diversity with increasing latitude that might be consistent with expansion from a single refugium followed by sequential founder effects as the species spread northwards. To evaluate which hypothesis is most likely, dense genetic marker data subjected to demographic modelling could be used to gauge support for alternative models capturing the main properties of these contrasting historical scenarios.

A further topic that remains to be investigated in European scallops is local adaptation, which is also amenable to analysis using dense genetic marker data. Broadly, there is a large body of evidence suggesting that local adaptation to temperature is a pervasive phenomenon across marine invertebrates¹⁷. More specifically, a related scallop species (*Placopecten magellanicus*) in North America was found to exhibit geographical variation in thermal tolerance¹⁸ as well as significant genetic associations with sea surface temperature (SST), implying an important role of ecologically mediated divergence¹⁹. In European scallops, growth performance correlates positively with SST²⁰ and proteomic differences have also been observed between scallops from different latitudes²¹, although it is not known if these differences have a mainly genetic or plastic basis. By contrast, common garden experiments suggest that naturally observed latitudinal variation in reproductive traits in *P. maximus* has a genetic basis²². Consequently, some aspects of physiological performance may be dependent on locally adapted genetic architectures that in principle could be inferred from genotype–environment associations. Moreover, emerging approaches based on machine learning regression tree based algorithms, such as gradient forest analysis²³, can provide a more nuanced understanding of which environmental factors best explain genetic variation across an environmental gradient and may therefore highlight the importance of other variables in addition to SST in shaping local adaptation²⁴.

Finally, *P. maximus* also has a sister species, *P. jacobeus*, which is present in the Mediterranean basin. These taxa therefore represent an example of closely related species pairs that replace each other in the Mediterranean and along the Atlantic coast, similar to the limpets *Patella caerulea* and *P. depressa*²⁵ and the crabs *Carcinus aestuarii* and *C. maenas*²⁶. It was originally thought that the two *Pecten* species shared a common ancestor around five million years ago and diverged shortly after the Messinian Salinity Crisis when the Atlantic Ocean reclaimed the Mediterranean basin²⁷. However, this view has been challenged by studies using allozymes²⁸, mitochondrial DNA^{29,30} and microsatellites¹³, all of which found lower than expected differentiation. The divergence time of *P. maximus* and *P. jacobeus* also appears to be more recent than expected, although current estimates have a high degree of uncertainty^{30,31}. Dense SNP data may therefore be able to shed new light on this topic by allowing more precise estimation of both the magnitude of genetic differentiation and the most likely divergence time.

In order to address the above questions, we used RAD sequencing to genotype a total of 240 *P. maximus* and 40 *P. jacobeus* samples collected across 14 sites encompassing a latitudinal European cline from Spain to northern Norway (Fig. 1 and Table 1). We characterized population structure and used coalescent modeling to infer divergence times between the major European scallop lineages. We also investigated patterns of genetic diversity and their relationship to effective population size variation and sought to identify loci associated with environmental factors as well as to identify environmentally mediated population structure.

Results

To evaluate population structure, historical demography and local adaptation in European scallops, we RAD sequenced a representative sample of *P. maximus* and *P. jacobeus* individuals. The sampling sites comprised (i) two *P. maximus* populations from the Norwegian group (blue circles in Fig. 1); (ii) ten *P. maximus* populations from the Atlantic group, which were further subdivided on the basis of *post hoc* analyses into the northern and southern Atlantic groups (green and red circles respectively in Fig. 1); and (iii) two *P. jacobeus* populations (purple

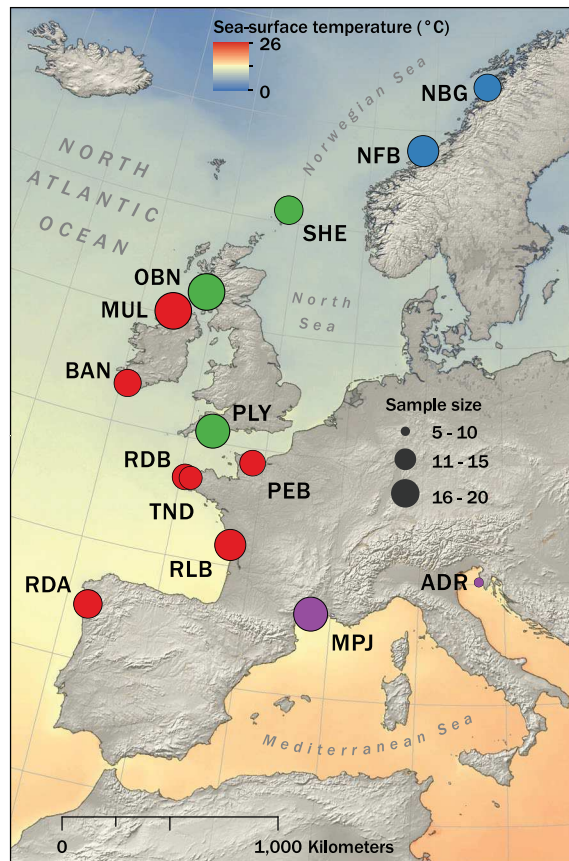


Figure 1. Map showing scallop sampling locations against a backdrop of variation in mean annual sea surface temperature. Blue circles represent populations from the Norwegian *P. maximus* group defined by Morvezen *et al.*¹³. Populations from the Atlantic group defined by Morvezen *et al.*¹³ are subdivided for ease of interpretation into a southern Atlantic group (color coded in green) and a northern Atlantic group (color coded in red) as described in the Results. Purple circles represent *P. jacobeus* populations from the Mediterranean Sea. The oceanic raster visualizes a composite of annual mean sea-surface temperatures (°C) measured from the Aqua Modis satellite between 2009 and 2013. The map was generated using the program ArcGIS 10.1 (ESRI, Redlands, CA, USA; <https://www.esri.com/en-us/arcgis>) using public domain vector and raster spatial data from naturalearthdata.com.

circles in Fig. 1). A total of 823,811,871 50 bp sequence reads were generated and *de novo* assembled into 606,048 loci, from which we called 564,526 raw SNPs. Application of the filtering criteria described in the Materials and Methods and summarized in Supplementary Table 1 resulted in a final dataset of 219 samples genotyped at 82,439 high quality SNPs. The mean depth of coverage over all retained SNPs was 16.07, with the upper and lower 5% quantiles being 12.76 and 23.88 respectively.

Broad scale patterns of population genetic differentiation. To formally test for genetic differences, we calculated pairwise F_{st} values among all of the sampling localities and determined their statistical significance through permutation (Supplementary Table 2). The highest F_{st} values were obtained for comparisons involving *P. maximus* and *P. jacobeus* ($F_{st} = 0.03\text{--}0.09$, $p < 0.01$). Within *P. maximus*, most of the comparisons involving populations of the Norwegian and Atlantic groups yielded somewhat smaller but significant F_{st} values ($F_{st} = 0.02\text{--}0.05$, $p < 0.01$). Furthermore, a number of comparisons within the Atlantic group, and particularly involving Mulroy Bay, were significant ($F_{st} = 0.0001\text{--}0.02$, $p < 0.02$), indicating the presence of subtle fine-scale structuring.

To evaluate genetic structure at the individual level, we performed a principal component analysis (PCA) of the full dataset (Fig. 2a). *P. maximus* clearly separated apart from *P. jacobeus* along PC1, while the Norwegian and Atlantic *P. maximus* groups also separated apart from one another along PC2. Furthermore, *P. maximus* individuals from Scotland and the Shetland Islands clustered together with the Atlantic group, suggesting that the Norwegian group may consist exclusively of scallops from Norway. Restricting the analysis to *P. maximus* confirmed this pattern while also emphasizing two further aspects (Fig. 2b). First, scallops from Mulroy Bay separated apart from the rest of the Atlantic group, in line with a recent fine-scale study in Northern Ireland³². Second, there was also a weak tendency for the northern and southern Atlantic samples to separate along PC2.

Next, we used a model-based Bayesian clustering approach implemented in fineRADstructure³³ to infer population structure via shared co-ancestry. The resulting co-ancestry matrix and cladogram shown in Fig. 3 largely confirmed the results of the two previous analyses. First, *P. maximus* and *P. jacobeus* were clearly resolved as

Population ID	Location	Species	Samples passing QC	MLH (mean, SE)	NPL (mean, SE)	Observed number of polymorphic loci
RDA	Moaña, Spain	<i>P. maximus</i>	16	0.132 (0.001)	30,853.95 (259.16)	53,621
MPJ	Lion Gulf, France	<i>P. jacobus</i>	19	0.123 (0.0005)	30,062.93 (194.14)	52,452
ADR	Novigrad Bay and Banjole, Croatia	<i>P. jacobus</i>	5	0.118 (0.002)	24,407.35 (324.96)	30,644
RLB	La Tremblade, France	<i>P. maximus</i>	17	0.133 (0.001)	31,627.37 (276.89)	55,733
RDB	Bay of Brest, France	<i>P. maximus</i>	14	0.133 (0.001)	30,997 (236.42)	51,634
TND	Tinduff, France	<i>P. maximus</i>	13	0.149 (0.003)	30,506 (239.24)	48,692
PEB	Port-en-Bessin, France	<i>P. maximus</i>	14	0.133 (0.001)	29,866 (258.24)	50,285
PLY	Tucker Rock, England	<i>P. maximus</i>	19	0.137 (0.002)	31,854 (224.09)	57,396
BAN	Bantry Bay, Ireland	<i>P. maximus</i>	15	0.191 (0.004)	30,271 (261.56)	51,044
MUL	Mulroy Bay, Northern Ireland	<i>P. maximus</i>	20	0.131 (0.001)	31,706.16 (265.46)	52,811
OBN	Oban, Scotland	<i>P. maximus</i>	19	0.133 (0.001)	31,844 (254.81)	57,751
SHE	Fetlar Island, Scotland	<i>P. maximus</i>	16	0.131 (0.001)	28,797.11 (241.34)	51,854
NFB	Froan, Norway	<i>P. maximus</i>	17	0.131 (0.001)	28,233.57 (236.24)	46,518
NBG	Bodo, Norway	<i>P. maximus</i>	15	0.129 (0.0005)	27,985.58 (223.51)	45,539

Table 1. Table of sampling locations showing population identity and location, species identity (*P. maximus* or *P. jacobus*) and the number of samples that were retained for analysis after quality control and filtering. Two genetic diversity statistics are also provided. Heterozygosity is given as mean \pm SE multilocus heterozygosity (MLH) while the mean \pm SE number of polymorphic loci (NLP) is given based on 1,000 randomized datasets of five individuals per population (see Materials and Methods for details). Population specific total numbers of polymorphic loci not corrected for sample size are also shown.

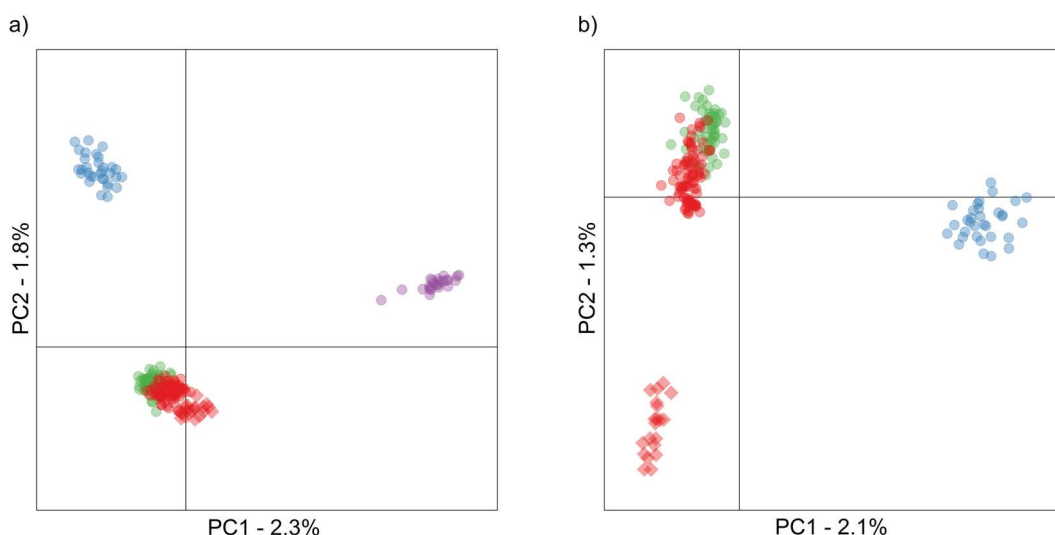


Figure 2. Scatterplot showing individual variation in principal component (PC) scores derived from principal component analysis (PCA) of the genomic data. Panels (a) and (b) show results including and excluding the Mediterranean populations respectively. The amounts of variation explained by each PC are given as percentages. Samples are color coded as described in the legend of Fig. 1 and scallops from Mulroy Bay are indicated by diamonds.

distinct, well supported clades, with substantially higher levels of shared co-ancestry within *P. jacobus* reflecting lower levels of genetic diversity (Fig. 3). Second, the Norwegian group clustered apart from the remaining *P. maximus* populations and had slightly higher levels of co-ancestry, as did scallops from Mulroy Bay, which nested within the Atlantic group but were also clearly resolved. Finally, most of the samples from England, Scotland and the Shetland Islands could be readily distinguished from the other Atlantic samples, indicating the possible presence of fine scale population structure.

Genetic diversity. To explore patterns of genetic diversity, we calculated the number of polymorphic loci (NPL) for each population. In order to standardize across populations with different sample sizes, we randomly sub-sampled five individuals 1,000 times from each population with replacement. We furthermore calculated each individual's multilocus heterozygosity (MLH). Both measures were significantly higher in *P. maximus* than in *P. jacobus* (ANOVA, NPL: $F = 5.44$, $p < 0.05$; MLH: $F = 19.58$, $p < 0.01$). Significant differences were also

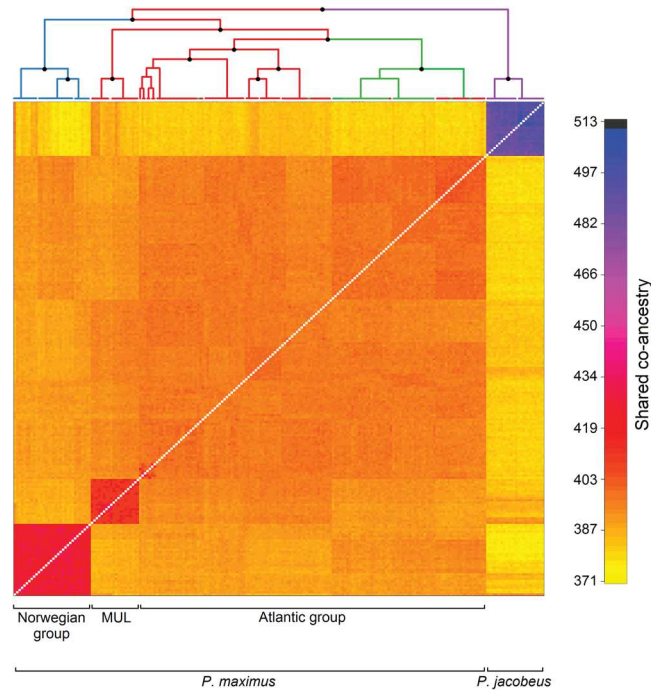


Figure 3. Output of the fineRADstructure analysis of the genomic data. In the cladogram, branches are color coded according to sampling origin as shown in Fig. 1 and nodes with bootstrap support greater than 90% are marked by black points. The heat map depicts variation in pairwise coancestry among individuals according to the scale shown on the right.

observed between the Atlantic and Norwegian groups of *P. maximus* (ANOVA, NPL: $F = 13.7$, $p < 0.01$; MLH: $F = 9.24$, $p < 0.01$) although the nature of these differences depended on the measure in question. Specifically, NPL was lower in the Norwegian group (Supplementary Fig. 1a) whereas MLH was not (Supplementary Fig. 1b), while MLH also revealed a clear tendency for higher diversity in TND and BAN relative to the other populations (Supplementary Fig. 1b). Finally, in contrast to a previous study based on microsatellites¹³, neither measures of genetic diversity were associated with latitude (NPL: $r^2 = 0.03$, $p = 0.54$, MLH: $r^2 < 0.01$, $p = 0.95$), regardless of whether or not TND and BAN were included (NPL: $r^2 = 0.03$, $p = 0.6$, MLH: $r^2 = 0.05$, $p = 0.46$).

Demographic modeling. In order to estimate divergence times and historical effective population size changes of the major European scallop lineages as well as to evaluate support for three alternative demographic models (see Materials and Methods for details), we used the coalescent simulator *fastsimcoal2*²⁴ together with the empirical folded site frequency spectra. We found that the model in which the Atlantic and Norwegian *P. maximus* groups originated from two glacial refugia (Supplementary Fig. 2a) received the highest AIC support (Supplementary Table 3). The resulting parameter estimates from the best supported model are shown in Fig. 4 together with their bootstrapped distributions and corresponding 95% confidence intervals (Supplementary Table 4). Within *P. maximus*, the Atlantic and Norwegian groups were estimated to have diverged around 3,700 generations ago (Fig. 4a) and both lineages are inferred to have experienced pronounced expansions (Fig. 4c,d). *P. jacobeus* was estimated to have diverged from *P. maximus* approximately 95,000 generations ago (Fig. 4b) and corresponding estimates of the historical (Fig. 4c) and contemporary effective population sizes of *P. jacobeus* (Fig. 4d) were indicative of modest population expansion in comparison to *P. maximus*. Contemporary effective population size estimates were smallest for *P. jacobeus*, consistent with lower observed levels of genetic diversity (Supplementary Fig. 1), intermediate for the Norwegian *P. maximus* group and largest for the Atlantic *P. maximus* group (Fig. 4d).

Detection of loci associated with environmental variables. We implemented gradient forest analysis using the R package 'gradientForest'²³ to understand which environmental factors play a predominant role in explaining genetic variation across European scallop populations. The variables showing the greatest importance were all related to SST and dissolved oxygen concentration (DOC), with mean annual SST and mean annual DOC being the most important (Fig. 5a). We therefore interrogated our dataset to identify loci exhibiting unusual associations with mean annual SST and mean annual DOC. To do so, we employed two different methodologies and considered as candidate environmentally associated loci only those SNPs identified by both methods, with the aim of minimizing false positives.

First, we used latent factor mixed models (LFMMs) within the R package 'LEA'³⁵. After combining results from five independent runs and correcting the resulting p -values for the false discovery rate, significant associations were detected at 5,664 loci (6.9%). Of these, 4,245 SNPs were associated with both DOC and SST, 432

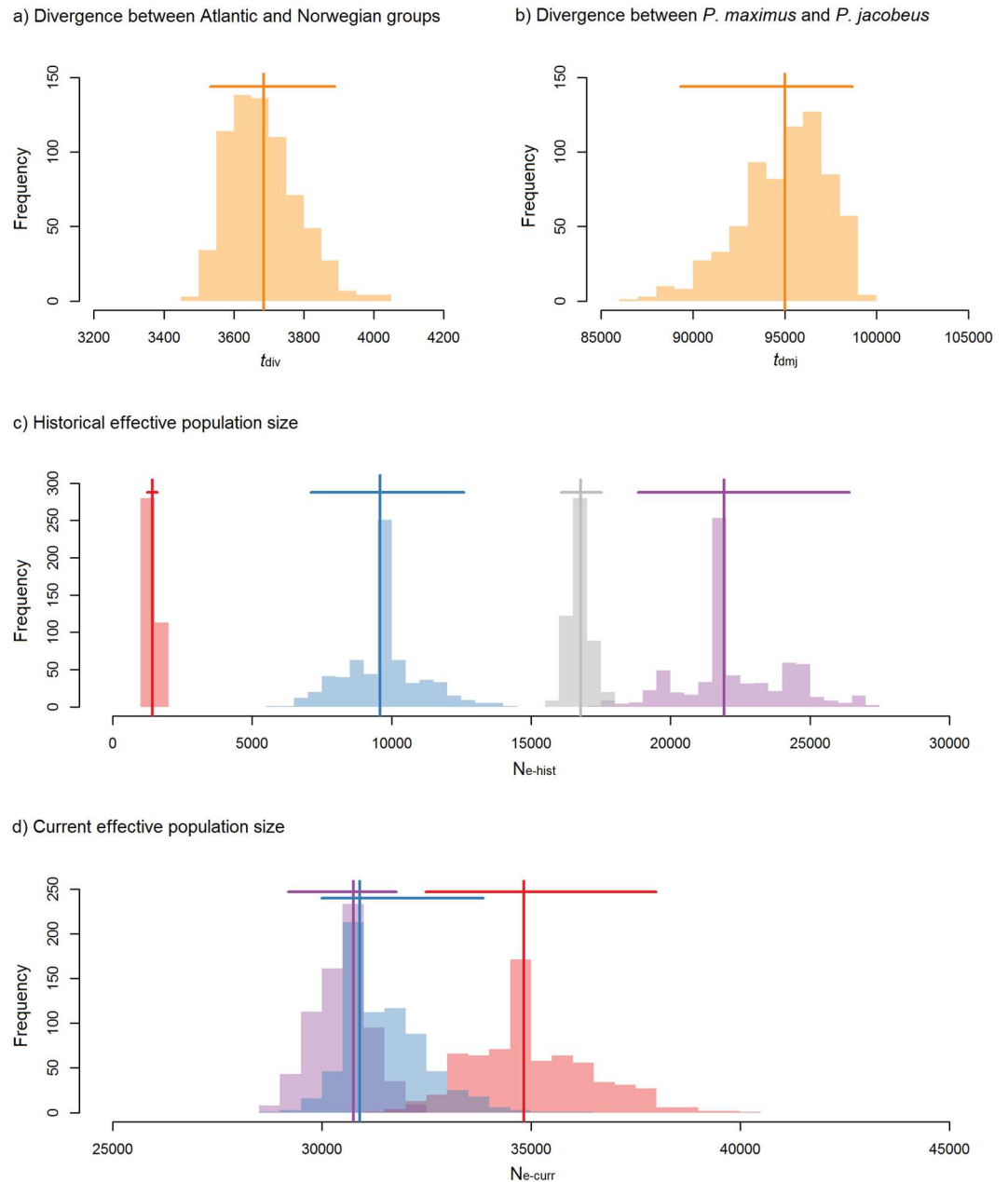


Figure 4. Parameter estimates obtained from the best supported demographic model of *P. maximus* and *P. jacobeus* (see Materials and Methods and Results for details). Estimates from the model are shown as vertical lines together with their associated 95% confidence intervals (horizontal bars) and distributions of parametric bootstrap estimates (shape files). Panel (a) shows the estimated divergence time of *P. maximus* and *P. jacobeus* (in generations ago) and panel (b) shows the estimated divergence time of the Atlantic and Norwegian *P. maximus* groups (in generations ago). Panel (c) shows historical effective population size estimates for all three scallop lineages and panel (d) shows the corresponding contemporary effective population size estimates. In panels (c) and (d), the Atlantic and Norwegian *P. maximus* groups are color coded in red and blue respectively, while *P. jacobeus* is shown in purple. The additional grey colored lineage in panel (c) represents *P. maximus* prior to the divergence of the Atlantic and Norwegian groups.

SNPs only with DOC and 987 SNPs only with SST (Fig. 5b). Second, we used a Bayesian hierarchical modeling approach implemented in the program BayPass³⁶, which recovered strong associations at 343 loci (0.4%). Among them, 111 were associated with both DOC and SST, 129 SNPs only with DOC and 103 SNPs only with SST (Fig. 5c). A total of 279 loci were identified by both methods (Fig. 5d) and were therefore considered as candidate environmentally associated loci.

In order to investigate whether the neutral and environmentally associated loci resolved contrasting phylogenetic patterns, we used the R package ‘ape’³⁷ to generate separate phylogenetic trees for both classes of SNP. The neutral phylogeny showed a deep split between *P. jacobeus* and *P. maximus*, the Norwegian group clustered

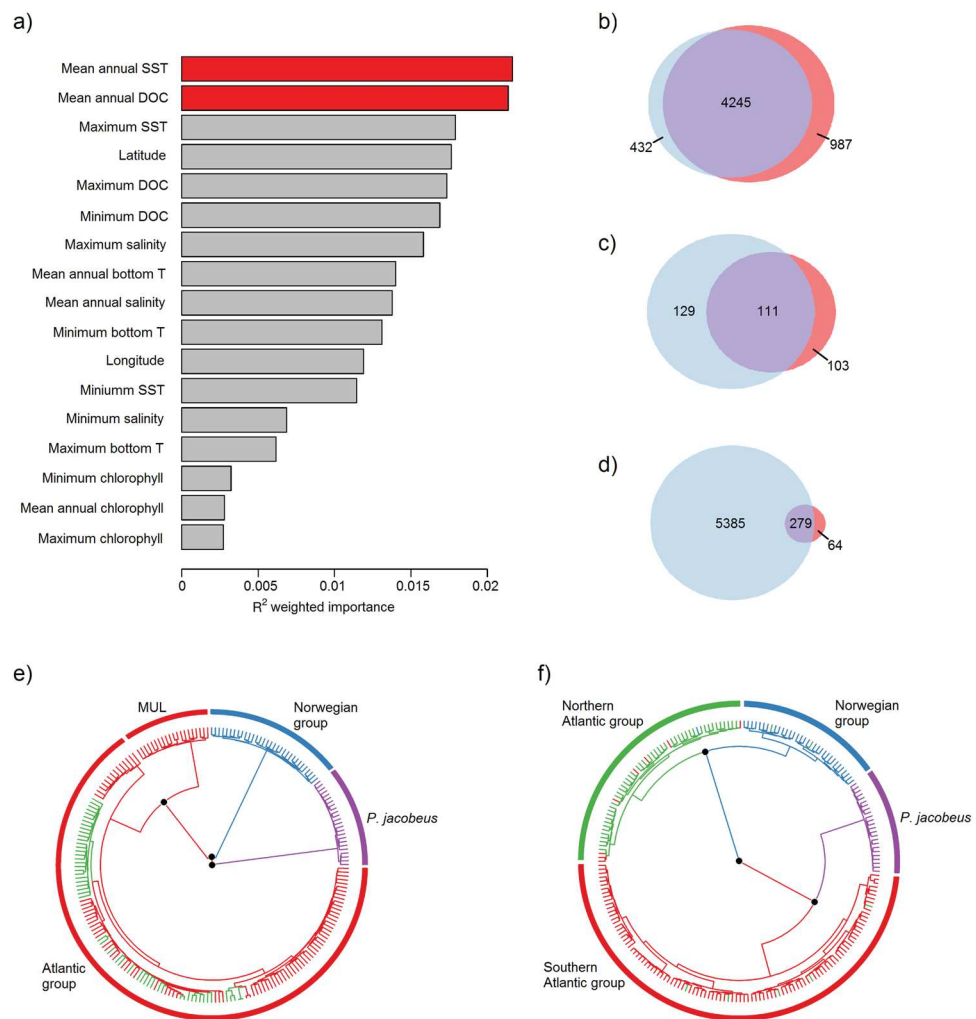


Figure 5. Graphical summary of our analysis of environmentally associated population structure (see Materials and Methods for details). Panel (a) shows the importance of each environmental variable together with latitude and longitude in explaining genetic variation across populations as obtained from the gradient forest analysis. Panel (b) shows the number of loci identified in LFMM analyses of mean annual dissolved oxygen concentration (DOC, light blue) and mean annual sea surface temperature (SST, coral) and their overlap (purple). Panel (c) shows the number of loci identified in BayPass analyses of mean annual dissolved oxygen concentration (DOC, light blue) and mean annual sea surface temperature (SST, coral) and their overlap (purple). Panel (d) shows the total number of candidate loci identified by LFMM (light blue), BayPass (coral) and by both methods (purple). Panels (e) and (f) represent phylogenetic trees constructed from the neutral loci and environmentally associated loci respectively. Tree edges represent individuals and are color coded according to their population of origin as shown in Fig. 1. Nodes with bootstrap support greater than 90% are marked by black points.

apart from all of the remaining *P. maximus* samples and, within the Atlantic group, only Mulroy Bay was additionally resolved (Fig. 5e). By contrast, the environmentally associated loci revealed a deep and well supported split between scallops from lower and higher latitudes. Notably, the southern and northern Atlantic groups were clearly resolved, with the former being more closely related to *P. jacobeus* and the latter being more closely related to the Norwegian group (Fig. 5f). A similar pattern was obtained when the neutral and environmentally associated datasets were subjected to PCA and fineRADstructure analyses (Supplementary Fig. 3).

Discussion

We RAD sequenced scallops from across Europe to generate detailed insights into population genetic structure, demographic history and local adaptation. Additionally, we investigated the relationship between *P. maximus* and *P. jacobeus*. Over 80,000 loci were successfully genotyped in the majority of individuals, providing several orders of magnitude greater resolution than previous studies. Our data not only resolved two main lineages within *P. maximus* corresponding to the Atlantic and Norwegian groups defined by Morvezen *et al.*¹³, but also uncovered fine-scale genetic differentiation and identified a suite of loci associated with oceanic oxygen concentration and/or temperature. Furthermore, demographic inference based on coalescent analysis of empirical site frequency

spectra suggested that the two *P. maximus* lineages emerged towards the end of the last glacial maximum, whereas *P. jacobæus* diverged from *P. maximus* around 100,000 generations ago, consistent with other genetic studies indicating an earlier than expected split between the two species.

Genetic differentiation within *P. maximus*. Our results confirm previous studies of *P. maximus* documenting the presence of a Norwegian and an Atlantic group^{12,13}. Uncovering the same pattern with a much larger panel of SNPs implies that genetic differences are distributed across the genome, which is consistent with our historical demographic analysis suggesting that the two lineages may have arisen independently from separate glacial refugia (see below). Moreover, by sampling populations from the northern part of the UK and demonstrating that these show greater affinity to the Atlantic group, our study provides a refined picture of the probable location of the boundary between the two groups. Specifically, the lack of appreciable gene flow between Norway and the Shetland Islands is consistent with the Norwegian trench¹⁴ acting as a barrier to genetic exchange, as has also been observed in several other species of benthic macrofauna¹⁵.

While Morvezen *et al.*¹³ found evidence for an isolation by distance pattern within the Norwegian group but not within the Atlantic group, our data support the opposite pattern. Specifically, we did not find any genetic differences between the two Norwegian populations included in our study, but analysis of the Atlantic group uncovered multiple significant pairwise F_{st} values and both the PCA and fineRADstructure analysis hinted at the possible presence of weak genetic structuring along a north–south axis. These contrasting outcomes could partly reflect differences in the sampling designs of the two studies. Specifically, our study improved upon Morvezen *et al.*¹³ geographic coverage of the Atlantic group by incorporating populations from Ireland, Scotland and the Shetland Islands, but our sampling of the Norwegian group was sparser and did not include the southernmost population of Rennesøy. However, our ability to detect fine-scale population structure within the Atlantic group might also be a consequence of improved genetic resolution, as several recent studies have shown that RAD sequencing has greater power than classical genetic markers to capture subtle population structure^{30,38}. Regardless of the exact reason, our results are consistent with knowledge of how temperature affects planktonic larval duration in scallops. The amount of time pelagic larvae spend in the open ocean before settlement is strongly influenced by water temperature, with larvae developing in cold water needing significantly longer to achieve metamorphosis⁸. By implication, scallop larvae may have significantly greater dispersal capabilities at cooler northern latitudes and it is therefore not surprising to see that Norwegian populations display a higher degree of genetic homogeneity. Nevertheless, as larval dispersal can also be influenced by other factors such as larval behavior and oceanography³⁹, differences in planktonic larval duration may not be the only mechanism responsible for the observed pattern.

Our results also suggest that Mulroy Bay is the most strongly differentiated population within the Atlantic group. This is consistent with previous studies based on mitochondrial DNA and random amplified fragment polymorphisms that also reported genetic differences between Mulroy Bay and other sites across Europe^{9,10,40} as well as with a more recent ddRAD sequencing study that uncovered significant differences between Mulroy Bay and adjacent populations from along the coast of Northern Ireland³². One explanation for this could be that Mulroy Bay is a sea loch with a relatively narrow connection to the open sea that may restrict genetic exchange with other populations. However, great scallops are also commercially bottom cultured at Mulroy Bay and this population has been repeatedly re-stocked following severe population declines. Consequently, even if scallop production is mainly based on wild-caught spat, human intervention could conceivably have led to allele frequency changes relative to wild populations. To investigate how human cultivation practices affect population genetic structure, it would be interesting to conduct a larger population genetic study including several commercially cultured populations.

Our analyses of genetic diversity within *P. maximus* revealed three noteworthy patterns. First, the number of polymorphic loci was lower in the Norwegian group than in the Atlantic group, but mean MLH was not. The former is probably a consequence of the smaller contemporary N_e of the Norwegian group, while MLH may not show the same pattern because this measure is relatively insensitive to recent variation in N_e owing to the fact that rare alleles are lost more rapidly from small populations than heterozygosity. A second clearly visible pattern was that MLH was considerably higher in TND and BAN than in the other populations. The most probable explanation for this is that genetic diversity at TND may have been influenced by hatchery-raised scallops released in the wild⁴¹ while scallops from Mulroy Bay have also been repeatedly imported into the Bantry Bay area⁴². Hence, local population enhancement could potentially have increased average levels of heterozygosity by introducing genetic admixture. However, sampling sizes at these locations were modest and it is possible that the observed excess of heterozygosity may also be caused by a strong family structure. Finally, in contrast to Morvezen *et al.*¹³, who found a significant decrease in microsatellite allelic richness with increasing latitude, we did not find any clear latitudinal patterns in either of the genetic diversity measures. Although the reasons for these contrasting findings remain unclear, one possible contributing factor could be ascertainment bias, as all of the microsatellites genotyped by Morvezen *et al.*¹³ were developed from French samples and may therefore be enriched for polymorphisms that are more abundant in the southern group. Alternatively, as microsatellites and SNPs differ in their mutation rates, it could be possible that these two classes of marker are capturing processes operating over different evolutionary timescales.

Demographic history of *P. maximus*. Morvezen *et al.*¹³ proposed two alternative hypotheses to explain the origin of the Atlantic and Norwegian groups—one assuming a single glacial refugium and the other assuming two. The single refugium hypothesis was formulated in light of a decline in microsatellite allele richness with increasing latitude¹³, but we did not observe this pattern in our SNP data. In line with this, our demographic models provided support for the two refugia model. This is arguably not surprising as several northern European benthic marine taxa are known to be structured into deeply divergent and locally restricted genetic clades,

suggesting that they probably reoccupied their contemporary ranges from multiple glacial refugia⁴. A number of places in northern Europe have been identified as possible sites of marine glacial refugia including southwest Ireland, Iceland and the Faroe Islands, and the Lofoten Archipelago in northern Norway, although Maggs *et al.*⁴ could not find any clear genetic evidence in support of Norway being an important refugium for benthic marine organisms. However, our results, together with those of a recent study of cockles (*Cerastoderma edule*)⁴³, suggest that Norway represents a potential northern refuge for at least two species.

Other aspects of our demographic inference were also consistent with expansion from two glacial refugia. First, we estimated that the Atlantic and Norwegian groups diverged around 3,700 generations ago, which corresponds to around 18,000 years ago assuming a generation time of five years³⁰. This timing is consistent with the two lineages having diverged somewhere towards the end of the last glacial maximum (LGM)⁴⁴. Second, historical N_e estimates were consistently smaller than contemporary ones for both lineages, indicative of parallel postglacial expansions, as also suggested by a previous study³⁰. Third, the two groups differed markedly in both their historical and contemporary N_e estimates. Specifically, the Norwegian group appears to have been historically larger than the southern group, while the contemporary pattern is reversed, indicative of more pronounced postglacial expansion of the Atlantic lineage. This finding is in line with the Atlantic group occupying a considerably larger contemporary geographic range.

Local adaptation. Despite the expectation that local adaptation should be stronger in species with restricted gene flow⁴⁵, there is a growing consensus that selection can also shape the genetic composition of species with highly dispersive planktonic larvae¹⁷. In particular, studies of several benthic organisms including the sea scallop *P. magellanicus* have identified ambient temperature as a key selective pressure influencing fine-scale genetic structure¹⁹. To build upon these studies, we therefore conducted gradient forest analysis to identify the most important explanatory environmental variables, and then sought to characterize candidate environmentally associated loci as those markers identified by both LFMM and BayPass. Around 80% of the loci identified by BayPass were also detected by LFMM, yet only 5% of loci overall were common to both approaches. By implication, BayPass detected a smaller but arguably better supported subset of loci, whereas many of the loci identified by LFMM could potentially be false positives due to the fact that isolation by distance tends to increase the type I error rate in LFMM⁴⁶.

A number of previous studies have detected contrasting phylogenetic patterns at neutral and selected loci, indicative of the widespread presence of environmentally mediated population structure^{47–49}. In line with this, we found that SNPs associated with SST and/or DOC revealed markedly different phylogenetic patterns to non-associated loci. Specifically, the southern and northern Atlantic groups were closely related to one another based on the neutral loci, whereas in the environmentally associated phylogeny, the southern Atlantic samples were more closely related to *P. jacobeus* and the northern Atlantic samples were more closely related to the Norwegian group. This pattern clearly reflects the geographical pattern of environmental variation across the European geographical range of the species (Fig. 1).

Our results build upon previous studies of European scallops reporting differences in the growth performance of *P. maximus* populations sampled along a latitudinal cline²⁰ as well as proteomic differences between scallops from northern France and Norway²¹. Chauvaud *et al.*²⁰ suggested that growth performance could be plastic, without excluding a possible role of genetics. However, at least some traits appear to be under genetic control as a common garden experiment involving Scottish and French scallops did not find changes in reproductive traits in transplanted scallops²². Our results are consistent with this notion as they suggest that major European scallop lineages carry genetic adaptations that may influence their physiological performance under different environmental conditions. This is worthy of further exploration because local adaptation could have important implications for the management of scallop populations, particularly in the light of climate change⁵⁰.

Comparison between *P. maximus* and *P. jacobeus*. The scallops *P. maximus* and *P. jacobeus* have traditionally been thought to constitute separate species on the basis of pronounced morphological differences⁵¹. However, our data contribute towards a growing realization that *P. maximus* and *P. jacobeus* are less differentiated than would be expected if they had diverged five million years ago^{13,28–30}. Moreover, our divergence time estimate was circa 95,000 generations ago, which corresponds to around half a million years assuming a generation time of five years. This is consistent with Rios *et al.*³¹, who concluded that the magnitude of Nei's D at allozymes was not compatible with divergence before 300,000 years ago. It is also in line with Saavedra & Peña³⁰, who proposed that the two scallop lineages may have diverged prior to population expansions dated to around 700,000 years ago (95% CI = 300,000–900,000 years ago) based on mitochondrial DNA. This would imply that *P. maximus* and *P. jacobeus* separated during a period of fluctuating climatic conditions following the end of the Pleistocene, when many bivalve species are known to have become extinct or to have shifted their distributions⁵². Afterwards, genetic differences between these lineages were probably maintained by the Almeria-Oran oceanographic front (AOF)⁵³, which is known to constitute an impassable barrier to gene flow in scallops³¹.

Intuitively, although our demographic analysis suggested that *P. jacobeus* may have had a larger historical effective population size than *P. maximus*, contemporary estimates point towards a contrasting pattern that is more consistent with the observed levels of genetic diversity. In particular, the contemporary N_e of *P. jacobeus* appears to be only slightly larger than the historical one, implying relatively limited population growth, while it is also considerably lower than equivalent estimates for the Atlantic and Norwegian *P. maximus* groups. Overall, there is a clear correspondence between contemporary N_e estimates and levels of genetic diversity across all three major European scallop lineages, providing a plausible explanation for the lower genetic diversity of *P. jacobeus* and suggesting that a significant fraction of the genetic diversity of *P. maximus* may have built up during concerted population expansions that followed LGM.

Materials and Methods

Sample collection. A total of 280 scallop samples were collected from 14 populations around Europe (Fig. 1 and Table 1). Twelve of these populations were from the Atlantic coast of Europe (*P. maximus*) and two were from the Mediterranean Sea (*P. jacobus*). All of these populations are naturally occurring, with the exception of Mulroy Bay (MUL), where scallops are cultured from locally sourced broodstock. Samples from Bantry Bay (BAN) were collected from an area where scallops from Mulroy Bay have been repeatedly imported⁴² and one of the two populations sampled from Brittany (TND) may also be influenced by hatchery-reared scallops, as the Tinduff hatchery (Bay of Brest, Finistère, France) has repeatedly released individuals into the wild as part of a seeding program aimed at increasing scallop population size following decreases due to overfishing⁴¹. Adductor muscle tissue was taken from 20 adult scallops per location and stored individually in 95% ethanol at -20°C .

DNA extraction, RAD sequencing and bioinformatics analysis. Whole genomic DNA was extracted from each sample using an adapted phenol-chloroform protocol⁵⁴ and shipped to the Beijing Genomics Institute for RAD sequencing⁵⁵. Libraries were constructed using the restriction enzyme PstI and sequenced on an Illumina HiSeq, 4000. Quality of the demultiplexed sequence reads was assessed using FastQC (<http://www.bioinformatics.babraham.ac.uk/projects/fastqc/>) and 17 samples (6%) that generated substantially fewer reads ($<750,000$, Supplementary Fig. 4) were excluded from further analyses.

The resulting dataset was *de novo* assembled using the Stacks 2.1 pipeline⁵⁶. Values of the three main parameters $-m$, $-M$ and $-n$ were chosen following the optimization procedure described by Rochette & Catchen⁵⁷. Briefly, $-m$ was set to three and a range of values for $-M$ and $-n$ were evaluated. The combination of these parameters yielding the highest number of polymorphic loci present in at least 80% of the individuals was then defined as optimal. Two different strategies were employed: $-n$ was either set as equal to $-M$ or one unit greater, to account for the potential presence of polymorphisms that are fixed in either *P. maximus* or *P. jacobus* samples⁵⁸. The optimal combination ($m = 3$, $M = 4$ and $n = 4$; Supplementary Fig. 5) was selected for analyzing the entire dataset. However, only the 100 samples with the greatest depth of coverage were used to generate the catalog to decrease potential noise⁵⁷. The raw genotypes were subsequently filtered to retain only biallelic SNPs (no indels) with both genotype quality and depth of coverage greater than 5 using VCFTools⁵⁹, as well as to retain only SNPs genotyped in at least 80% of the individuals. Next, we discarded all SNPs with a depth of coverage greater than twice the mean depth of coverage of the raw SNP dataset (>28) to remove potentially paralogous loci. Subsequently, all individuals with more than 20% missing data were removed and only variants with MAF greater than 0.01 were retained. Finally, the software PLINK (version 1.9)⁶⁰ was used to eliminate SNPs showing significant departures from Hardy-Weinberg equilibrium with an alpha level of 0.05, as well as to prune out putatively linked loci using an r^2 threshold of 0.5. Detailed information on how the SNPs were filtered and on the number of SNPs that were retained after each filtering step are provided in Supplementary Table 1.

Genetic structure. Three complimentary analyses were conducted to characterize the strength and pattern of genetic structure within our dataset. First, we calculated pairwise F_{ST} values among all of the sampling localities and determined statistical significance with 1,000 permutations using the software Arlequin version 3.5.2.2⁶¹. Table-wide Bonferroni correction was then applied to account for multiple testing, which resulted in a corrected alpha level of 0.0006. Second, we subjected the data to principal component analysis (PCA) within the R package Adegenet version 2.1.1⁶². Third, we used fineRADstructure³³ to infer genetic structure using a model-based Bayesian clustering approach that groups together individuals with high levels of shared coancestry. This program is a modified version of the finestructure program⁶³ that does not require information on either chromosomal locations or phase of the markers. A “coancestry matrix”, defined as a summary of nearest neighbor haplotype relationships, is required as input and was generated using the ‘RADpainter’ module of fineRADstructure. We subsequently used the default parameters of 100,000 Markov chain Monte Carlo (MCMC) iterations with a burn-in of 100,000 iterations and sampling occurring every 1,000 iterations to run the analysis. Finally, a tree was constructed with 10,000 hill-climbing iterations and the results were visualized using the scripts FINERADSTRUCTUREPLOT.R and FINERADSTRUCTURELIBRARY.R, which are available via <http://cichlid.gurdon.cam.ac.uk/fineRADstructure.html>.

Genetic diversity. We next explored patterns of genetic diversity by calculating two summary statistics for each population. First, we derived the number of polymorphic loci (NPL) after correcting for sample size variation using a randomization approach. Specifically, we extracted subsamples of five individuals from each population 1,000 times with replacement and calculated the number of polymorphic loci in each subsample. Five samples were extracted from each population because this corresponds to the lowest sample size in our dataset (Table 1). Second, we calculated individual multilocus heterozygosity (MLH) using the R package InbreedR⁶⁴.

Demographic modeling. To estimate divergence times of the main European scallop lineages and to evaluate historical effective population size changes, we implemented demographic analysis using the coalescent simulator *fastsimcoal2*³⁴ in combination with the folded site frequency spectra (SFS) calculated from our data using the program Arlequin version 3.5.2.2. As Arlequin cannot incorporate loci with missing genotypes into SFS calculations, we used a subset of 92 individuals genotyped at 15,712 SNPs comprising 22 *P. jacobus*, 50 *P. maximus* from the Atlantic group and 20 *P. maximus* from the Norwegian group. The aims of this analysis were to estimate the divergence time of *P. maximus* and *P. jacobus* and to investigate the origin of the Atlantic and Norwegian *P. maximus* groups by formally testing two alternative hypotheses proposed by Morvezen *et al.*¹³, one assuming expansion from a single glacial refugium and the other assuming that the two groups originated from separate glacial refugia.

In order to test these two hypotheses, we evaluated support for two alternative demographic models. The first model (Supplementary Fig. 2a) specified two lineages, one corresponding to *P. jacobeus* and the second to *P. maximus*, which diverged t_{div} generations ago. Subsequently, at t_{div} generations ago, the *P. maximus* lineage split into the Atlantic and Norwegian groups as a result of two independent recolonization events originating from separate glacial refugia. To account for historical population expansion in both *P. maximus* and *P. jacobeus*³⁰, we assumed population expansion for all three demes. The second model (Supplementary Fig. 2b) was identical with the exception that the *P. maximus* lineage leading to the Atlantic and Norwegian groups originated from a single refugium, from which it began to expand t_{exp} generations ago. Subsequently, the Norwegian group emerged t_{div} generations ago as a result of founder effect. Finally, in order to account for the fact that a geographic expansion can sometimes leave a signal of demographic bottleneck⁶⁵, we constructed a third model (Supplementary Fig. 2c) in which no population expansion was assumed between t_{exp} and t_{div} , and t_{div} was assumed to be more recent. For all three models, in addition to t_{div} and t_{exp} , we estimated historical and contemporary effective population sizes for *P. jacobeus* ($N_{\text{e-hist-JAC}}$ and $N_{\text{e-cur-JAC}}$), the historical effective population size of the *P. maximus* lineage that later split to form the Atlantic and Norwegian groups ($N_{\text{e-hist-MAX}}$), and the historical and contemporary effective population sizes of the Atlantic ($N_{\text{e-hist-ATL}}$ and $N_{\text{e-cur-ATL}}$) and Norwegian groups ($N_{\text{e-hist-NOR}}$ and $N_{\text{e-cur-NOR}}$). All priors for these analyses are given in Supplementary Table 5.

For each model, we performed 50 independent *fastsimcoal2* runs with 100,000 simulations and 40 cycles of the likelihood maximization algorithm. The run yielding the highest maximum likelihood value for each model was then selected to calculate Akaike's Information Criteria (AIC) as described by Varin & Vidoni⁶⁶ to allow model comparison. We then extracted parameter estimates from the best run of the model receiving highest support together with their 95% confidence intervals obtained via parametric bootstrapping as described in Excoffier *et al.*³⁴. Specifically, we simulated 100 folded site frequency spectra based on the parameters estimated from the best model and used them to re-estimate models parameters following the same procedure described above.

Detection of loci associated with environmental variables. We extracted from the Copernicus Marine Service Information (<http://marine.copernicus.eu>) data for chlorophyll concentration, dissolved oxygen concentration, salinity, sea bottom temperature and sea surface temperature for each of the 14 sampled locations. We then computed minimum, maximum and mean annual values for each of these environmental factors to obtain a total of 18 environmental variables. We then tested which of these environmental variables best explained genetic variation among the sampled scallop populations by using gradient forest analysis as implemented in the R package *gradientForest*²³. For this analysis, in addition to the 18 environmental variables, we included latitude and longitude information to assess the importance of geography. Gradient forest is a machine learning regression tree based algorithm that searches for breaks across the environmental predictors. This method was originally implemented to study species turnover in community ecology datasets and was later adapted to detect allelic turnover in genomic data²⁴. Gradient forest provides a ranked list of the relative predictive power of all environmental variables and therefore makes it possible to identify those environmental variables that best explain genetic variation.

We then employed the R package *LEA*³⁵ and the program *BayPass*³⁶ to search for associations between individual SNPs and those environmental variables with the greatest predictive power. The first approach uses latent factor mixed models (LFMMs) to detect loci showing unusual associations with environmental variables compared to the genomic background. It accounts for the underlying population structure by introducing latent factors while simultaneously estimating random effects due to population history and isolation by distance. We ran 10,000 iterations of the Gibbs sampling algorithm with the first 5,000 iterations discarded as burn-in. *Z* scores from five independent runs were then combined and the resulting *p*-values were corrected for the false discovery rate according to Benjamini & Hochberg⁶⁷ with an alpha level of 0.01. The second approach uses a Bayesian hierarchical model approach to identify loci associated with environmental variables, while explicitly accounting for the neutral covariance structure across population allele frequencies by incorporating a covariance matrix of population allele frequencies resulting from their shared history. We ran *BayPass* using default parameters under the standard covariate model and identified loci associated with environmental variables as those showing a Bayes Factor greater than 10, which is indicative of strong evidence³⁶.

Data Availability

The raw sequence reads used to generate the results of this study are available at the Short Read Archive (SRA Accession: PRJNA526674).

References

- Hohenlohe, P. A., Hand, B. K., Andrews, K. R. & Luikart, G. Population genomics provides key insights in ecology and evolution. In *Population Genomics Concepts, Approaches and Applications*, Rajora, O. P., editor, 483–510. Cham: Springer (2017).
- Hohenlohe, P. A., Catchen, J. & Cresko, W. A. Population genomic analysis of model and nonmodel organisms using sequenced RAD tags. In *Data Production and Analysis in Population Genomics*, 235–260. Humana Press, Totowa, NJ (2012).
- Narum, S. R., Buerkle, C. A., Davey, J. W., Miller, M. R. & Hohenlohe, P. A. Genotyping-by-sequencing in ecological and conservation genomics. *Mol. Ecol.* **22**(11), 2841–2847 (2013).
- Maggs, C. A. *et al.* Evaluating signatures of glacial refugia for North Atlantic benthic marine taxa. *Ecology* **89**(11), S108–S122 (2008).
- Yoder, J. B. *et al.* Genomic signature of adaptation to climate in *Medicago truncatula*. *Genetics* **196**(4), 1263–1275 (2014).
- Hartnoll, R. G. An investigation of the movement of the scallop, *Pecten maximus*. *Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen* **15**(1), 523 (1967).
- Le Pennec, M., Paugam, A. & Le Pennec, G. The pelagic life of the pectinid *Pecten maximus*—a review. *ICES J. Mar. Sci.* **60**(2), 211–233 (2003).
- Beaumont, A. R. & Barnes, D. A. Aspects of veliger larval growth and byssus drifting of the spat of *Pecten maximus* and *Aequipecten (Chlamys) opercularis*. *ICES J. Mar. Sci.* **49**(4), 417–423 (1992).

9. Heipel, D. A., Bishop, J. D. D., Brand, A. R. & Thorpe, J. P. Population genetic differentiation of the great scallop *Pecten maximus* in western Britain investigated by randomly amplified polymorphic DNA. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **162**, 163–171 (1998).
10. Wilding, C. S., Beaumont, A. R. & Latchford, J. W. Mitochondrial DNA variation in the scallop *Pecten maximus* (L.) assessed by a PCR-RFLP method. *Heredity* **79**(2), 178 (1997).
11. Beaumont, A. R., Morvan, C., Huelvan, S., Lucas, A. & Ansell, A. D. Genetics of indigenous and transplanted populations of *Pecten maximus*: no evidence for the existence of separate stocks. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **169**(1), 77–88 (1993).
12. Ridgway, G. M., Dahle, G. & Høisøeter, T. Population genetics of *Pecten maximus* of the Northeast Atlantic coast. *Sarsia* **85**(2), 167–172 (2000).
13. Morvezen, R. *et al.* Genetic structure of a commercially exploited bivalve, the great scallop *Pecten maximus*, along the European coasts. *Conserv. Genet.* **17**(1), 57–67 (2016).
14. Huthnance, J. M. Physical oceanography of the North Sea. *Ocean and shoreline management* **16**(3–4), 199–231 (1991).
15. Rosenberg, R., Hellman, B. & Lundberg, A. Benthic macrofaunal community structure in the Norwegian Trench, deep Skagerrak. *J. Sea Res.* **35**(1–3), 181–188 (1996).
16. Huthnance, J. M. North Sea interaction with the North Atlantic ocean. *Deutsche Hydrografische Zeitschrift* **49**(2–3), 153–162 (1997).
17. Sanford, E. & Kelly, M. W. Local adaptation in marine invertebrates. *Annu. Rev. Mar. Sci.* **3**, 509–535 (2011).
18. Dickie, L. M. Effects of high temperature on survival of the giant scallop. *J. Fish. Res. Board Can.* **15**(6), 1189–1211 (1958).
19. Lehnert, S. J. *et al.* Fine-scale temperature-associated genetic structure between inshore and offshore populations of sea scallop (*Placopecten magellanicus*). *Heredity* **122**(1), 69 (2019).
20. Chauvaud, L. *et al.* Variation in size and growth of the great scallop *Pecten maximus* along a latitudinal gradient. *PLoS One* **7**(5), e37717 (2012).
21. Artigaud, S. *et al.* Proteomic-based comparison between populations of the Great Scallop, *Pecten maximus*. *J. Proteom.* **105**, 164–173 (2014).
22. Mackie, L. A. & Ansell, A. D. Differences in reproductive ecology in natural and transplanted populations of *Pecten maximus*: evidence for the existence of separate stocks. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **169**(1), 57–75 (1993).
23. Ellis, N., Smith, S. J. & Pitcher, C. R. Gradient forests: calculating importance gradients on physical predictors. *Ecology* **93**(1), 156–168 (2012).
24. Fitzpatrick, M. C. & Keller, S. R. Ecological genomics meets community-level modelling of biodiversity: Mapping the genomic landscape of current and future environmental adaptation. *Ecol. Lett.* **18**(1), 1–16 (2015).
25. Côte-Real, H. B. S. M., Hawkins, S. J. & Thorpe, J. P. Population differentiation and taxonomic status of the exploited limpet *Patella candei* in the Macaronesian islands (Azores, Madeira, Canaries). *Mar. Biol.* **125**(1), 141–152 (1996).
26. Almaça, C. Evolutionary and zoogeographical remarks on the Mediterranean fauna of brachyuran crabs. In *Mediterranean marine ecosystems*, 347–366, Springer, Boston, MA (1985).
27. Pérès, J. M. History of the Mediterranean biota and the colonization of the depths. In *Key environments: Western Mediterranean*, Margalef, R., editor, 198–232 (1985).
28. Wilding, C. S., Beaumont, A. R. & Latchford, J. W. Are *Pecten maximus* and *Pecten jacobaeus* different species? *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* **79**(5), 949–952 (1999).
29. Saavedra, C. & Peña, J. B. Phylogenetic relationships of commercial European and Australasian king scallops (*Pecten* spp.) based on partial 16S ribosomal RNA gene sequences. *Aquaculture* **235**(1–4), 153–166 (2004).
30. Saavedra, C. & Peña, J. B. Nucleotide diversity and Pleistocene population expansion in Atlantic and Mediterranean scallops (*Pecten maximus* and *P. jacobaeus*) as revealed by the mitochondrial 16S ribosomal RNA gene. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **323**(2), 138–150 (2005).
31. Rios, C., Sanz, S., Saavedra, C. & Pena, J. B. Allozyme variation in populations of scallops, *Pecten jacobaeus* (L.) and *P. maximus* (L.) (Bivalvia: Pectinidae), across the Almería–Oran front. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **267**(2), 223–244 (2002).
32. Vendrami, D. L. *et al.* RAD sequencing resolves fine-scale population structure in a benthic invertebrate: implications for understanding phenotypic plasticity. *Royal Soc. Open Sci.* **4**(2), 160548 (2017).
33. Malinsky, M., Trucchi, E., Lawson, D. J. & Falush, D. RADpainter and fineRADstructure: population inference from RADseq data. *Mol. Biol. Evol.* **35**(5), 1284–1290 (2018).
34. Excoffier, L., Dupanloup, I., Huerta-Sánchez, E., Sousa, V. C. & Foll, M. Robust demographic inference from genomic and SNP data. *PLoS Genet.* **9**(10), e1003905 (2013).
35. Fricot, E. & François, O. LEA: an R package for landscape and ecological association studies. *Methods Ecol. Evol.* **6**(8), 925–929 (2015).
36. Gautier, M. Genome-wide scan for adaptive divergence and association with population-specific covariates. *Genetics* **201**(4), 1555–1579 (2015).
37. Paradis, E., Claude, J. & Strimmer, K. APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics* **20**(2), 289–290 (2004).
38. Schmidt, D. J., Huey, J. A. & Hughes, J. M. Genome-Wide SNPs Identify Limits to Connectivity in the Extreme Freshwater Disperser, Spangled Perch *Leiopotherapon unicolor* (Terapontidae). *J. Hered.* **109**(3), 320–325 (2017).
39. Shanks, A. L. Pelagic larval duration and dispersal distance revisited. *Biol. Bull.* **216**(3), 373–385 (2009).
40. Heipel, D. A., Bishop, J. D. D. & Brand, A. R. Mitochondrial DNA variation among open-sea and enclosed populations of the scallop *Pecten maximus* in western Britain. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* **79**(4), 687–695 (1999).
41. Beaumont, A. & Gjedrem, T. Scallop–*Pecten maximus* and *P. jacobaeus*. Genetic impact of aquaculture activities on native populations. *Genimpact final scientific report*, 83–90 (2006).
42. Beaumont, A. Genetic considerations in transfers and introductions of scallops. *Aquac. Int.* **8**(6), 493–512 (2000).
43. Krakau, M., Jacobsen, S., Jensen, K. T. & Reise, K. The cockle *Cerastoderma edule* at Northeast Atlantic shores: genetic signatures of glacial refugia. *Mar. Biol.* **159**(1), 221–230 (2012).
44. Yokoyama, Y., Lambeck, K., De Deckker, P., Johnston, P. & Fifield, L. K. Timing of the Last Glacial Maximum from observed sea-level minima. *Nature* **406**(6797), 713 (2000).
45. Endler, J. A. *Geographic variation, speciation, and clines*. Princeton University Press (1977).
46. De Villemereuil, P., Fricot, E., Bazin, E., François, O. & Gaggiotti, O. E. Genome scan methods against more complex models: when and how much should we trust them? *Mol. Ecol.* **23**(8), 2006–2019 (2014).
47. Sandoval-Castillo, J., Robinson, N. A., Hart, A. M., Strain, L. W. & Beheregaray, L. B. Seascape genomics reveals adaptive divergence in a connected and commercially important mollusc, the greenlip abalone (*Haliotis laevigata*), along a longitudinal environmental gradient. *Mol. Ecol.* **27**(7), 1603–1620 (2018).
48. Klimova, A., Ortega-Rubio, A., Vendrami, D. L. & Hoffman, J. I. Genotyping by sequencing reveals contrasting patterns of population structure, ecologically mediated divergence, and long-distance dispersal in North American palms. *Ecol. Evol.* **8**(11), 5873–5890 (2018).
49. Wilding, C. S., Butlin, R. K. & Grahame, J. Differential gene exchange between parapatric morphs of *Littorina saxatilis* detected using AFLP markers. *J. Evol. Biol.* **14**(4), 611–619 (2001).
50. Hughes, L. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends Ecol. Evol.* **15**(2), 56–61 (2000).
51. Rombouts, A., Coomans, H. E., Dijkstra, H. H., Moolenbeek, R. G., & van Pel, P. L. Guidebook to *Pecten* shells. In *Recent Pectinidae and Propeamussiidae of the world*, Coomans, H. E. *et al.* editors, Oegostgeest Universal Book Service/Dr. W. Backhuys (1991).

52. Raffi, S., Stanley, S. M. & Marasti, R. Biogeographic patterns and Plio-Pleistocene extinction of *Bivalvia* in the Mediterranean and southern North Sea. *Paleobiology* **11**(4), 368–388 (1985).
53. Tintore, J., La Violette, P. E., Blade, I. & Cruzado, A. A study of an intense density front in the eastern Alboran Sea: the Almeria–Oran front. *J. Phys. Oceanogr.* **18**(10), 1384–1397 (1988).
54. Sambrook, J., Fritsch, E. F. & Maniatis, T. *Molecular cloning: a laboratory manual*, Cold spring harbor laboratory press (1989).
55. Baird, N. A. *et al.* Rapid SNP discovery and genetic mapping using sequenced RAD markers. *PLoS One* **3**(10), e3376 (2008).
56. Catchen, J., Hohenlohe, P. A., Bassham, S., Amores, A. & Cresko, W. A. Stacks: an analysis tool set for population genomics. *Mol. Ecol.* **22**(11), 3124–3140 (2013).
57. Rochette, N. C. & Catchen, J. M. Deriving genotypes from RAD-seq short-read data using Stacks. *Nat. Protoc.* **12**(12), 2640 (2017).
58. Paris, J. R., Stevens, J. R. & Catchen, J. M. Lost in parameter space: a road map for stacks. *Methods Ecol. Evol.* **8**(10), 1360–1373 (2017).
59. Danecek, P. *et al.* The variant call format and VCFtools. *Bioinformatics* **27**(15), 2156–2158 (2011).
60. Purcell, S. *et al.* PLINK: a tool set for whole-genome association and population-based linkage analyses. *Am. J. Hum. Genet.* **81**(3), 559–575 (2007).
61. Excoffier, L. & Lischer, H. E. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Mol. Ecol. Resour.* **10**(3), 564–567 (2010).
62. Jombart, T. & Ahmed, I. ADEGENET 1.3-1: new tools for the analysis of genome-wide SNP data. *Bioinformatics* **27**(21), 3070–3071 (2011).
63. Lawson, D. J., Hellenthal, G., Myers, S. & Falush, D. Inference of population structure using dense haplotype data. *PLoS Genet.* **8**(1), e1002453 (2012).
64. Stoffel, M. A. *et al.* InbreedR: an R package for the analysis of inbreeding based on genetic markers. *Methods Ecol. Evol.* **7**(11), 1331–1339 (2016).
65. Estoup, A., Beaumont, M., Sennedot, F., Moritz, C. & Cornuet, J. M. Genetic analysis of complex demographic scenarios: spatially expanding populations of the cane toad, *Bufo marinus*. *Evolution* **58**(9), 2021–2036 (2004).
66. Varin, C. & Vidoni, P. A note on composite likelihood inference and model selection. *Biometrika* **92**(3), 519–528 (2005).
67. Benjamini, Y. & Hochberg, Y. Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *J. Royal Stat. Soc. B* **57**(1), 289–300 (1995).

Acknowledgements

We would like to thank Yannick Kelly-Hoffman and Robert Mescam for their help with the provision and processing of scallop samples from Bantry Bay and Brittany as well as for the delicious and refreshing apéros! We thank also Melita Peharda, Florence Cornette, Julien Normand, Romain Lavaud, Arne Duinker, Geir Askvik Haugum and Tore Strohmeier for providing some of the samples included in the study. The research leading to these results received funding from the European Union Marie Curie Seventh Framework Programme under Grant Agreement No. 605051 for the CACHE ITN. We acknowledge support for the Article Processing Charge by the Deutsche Forschungsgemeinschaft and the Open Access Publication Fund of Bielefeld University.

Author Contributions

D.L.J.V. and J.I.H. conceived/designed the study. L.T., W.H., G.C. and P.B. conducted the fieldwork. M.D.N. carried out the laboratory work. D.L.J.V. and L.E.P. analyzed the data. D.L.J.V. and J.I.H. wrote the manuscript. All authors edited and approved the final manuscript.

Additional Information

Supplementary information accompanies this paper at <https://doi.org/10.1038/s41598-019-43939-4>.

Competing Interests: The authors declare no competing interests.

Publisher's note: Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.



Open Access This article is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License, which permits use, sharing, adaptation, distribution and reproduction in any medium or format, as long as you give appropriate credit to the original author(s) and the source, provide a link to the Creative Commons license, and indicate if changes were made. The images or other third party material in this article are included in the article's Creative Commons license, unless indicated otherwise in a credit line to the material. If material is not included in the article's Creative Commons license and your intended use is not permitted by statutory regulation or exceeds the permitted use, you will need to obtain permission directly from the copyright holder. To view a copy of this license, visit <http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>.

© The Author(s) 2019

Annexe 2

Influence of tidal coastal trapped waves associated to rapid thermal oscillations on genetic structure of two subtidal bivalves having contrasted longevity.

Handal, W., (1) Poitevin, P., (1) Chauvaud, L., (1) Lazure, P., (2,3) Boudry, P., (4) Harney, E. (5) Tremblay, R., (6) Le Gall, R.,(1) Charrier, G.(1)

Affiliation

- (1) Univ Brest, CNRS, IRD, Ifremer, LEMAR, F-29280 Plouzané, France
- (2) France, L'Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer (IFREMER), France
- (3) University of Brest, CNRS, IRD, Ifremer, Laboratoire d'Océanographie Physique et Spatiale, IUEM, Brest, France
- (4) Ifremer, Univ Brest, CNRS, IRD, LEMAR, F-29280 Plouzané, France
- (5) University of Liverpool: Liverpool, Merseyside, GB
- (6) Institut des sciences de la mer, Université du Québec à Rimouski, 310 allée des Ursulines, Rimouski, Québec, Canada, G5L 3A1

Abstract

Saint-Pierre and Miquelon is a small archipelago at the boundary zone between the cold Labrador Current and the warm Gulf Stream waters where strong near-diurnal current (internal waves) generating bottom temperature oscillations over 11°C is observed. This particularity exposes sessile benthic invertebrates species generally submitted to short-term stable thermal environment to rapid and extreme temperature oscillations. Furthermore, this area is characterized by presence within and outside the thermal oscillations of two bivalve species with contrasted life strategies, slow growth and extreme longevity for *Arctica islandica* (Linnaeus, 1767) versus rapid growth and shorter lifespan for *Placopecten magellanicus* (Gmelin, 1791). We explored the population genomics of these two major harvested benthic invertebrates species in relation to thermal oscillations using genotype by sequencing (GBS). Results revealed genetic differentiation between within (>24m depth) and outside (<17m depth) the thermal oscillations at a distance of less than 1.5 km for *P. magellanicus*, but not for *A. islandica*. Results on genomic markers suggest that large bottom thermal internal wave is likely to hinder gene flow at micro-geographical spatial scale for *P. magellanicus* between inshore and offshore samples. Different patterns of genetic structure among both species might result of interactions between physical processes and different larval behaviour in the water column. This study supports the assumptions of the influence of large bottom thermal oscillations on larval dispersal at fine spatial scale and future work are needed to clarify the adaptative potential of broadcast spawning invertebrates to sharp temperature change.

Key words: Sub-Arctic bivalve species, *Arctica islandica*, *Placopecten magellanicus*.
Population genomics, temperature oscillations, coastal trapped waves.

Introduction

The marine environment has long been considered as open environment due to the apparent lack of physical barriers and long planktonic larval duration observed in most marine vertebrate and invertebrate species (Caley *et al.*, 1996). Since the beginning of the 21st century, technological improvements has led to the detection of large scale genetic structure resolving the phylogeographic history of numerous marine organisms (Reitzel *et al.*, 2013; Chu *et al.*, 2014; Vendrami *et al.*, 2019). Since then, genetic structure has been studied at increasingly fine scale to refine our understanding of how abiotic and biotic variables influence genetic structure (Hauser and Carvalho, 2008; Poulsen *et al.*, 2011; Hoffman *et al.*, 2012; Ledoux *et al.*, 2012; Krueger-Hadfield *et al.*, 2013; Benestan *et al.*, 2015). Larval retention (Morgan and Fisher, 2010; St-Onge *et al.*, 2015), hydrodynamic barriers (White *et al.*, 2010) and local adaptation processes (Sanford and Kelly, 2010) could be involved in the maintenance of such small structuration patterns. It has also been acknowledged that variance in reproductive success in broadcast-spawning bivalves could strongly shape micro-scale genetic structure (Arnaud-Haond *et al.*, 2008; Hedgecock and Pudovkin, 2011; Broquet *et al.*, 2013; St-Onge *et al.*, 2015). Understanding fine scale population biology but also associated ecological and evolutionary drivers are crucial when dealing with fisheries or conservation issues.

Saint-Pierre and Miquelon is a small archipelago at the confluence of major oceanic currents marking the boundary between the North Atlantic Ocean sub-tropical and sub-polar gyres. In addition to its global key position, the abrupt bathymetric change occurring in the North-West of Miquelon Island generates the anti-cyclonic propagation of a tidal coastal trapped waves around this archipelago (Figure 1). This local phenomenon leads, during the summer stratified period, to strong daily (25.8 h) current and bottom temperature oscillations (up to 11°C in amplitude) from June to November between 10 and 80 m depth. This feature is possibly the largest ever observed, at any frequency, on a stratified mid-latitude continental shelf (Lazure *et al.*, 2018). Internal waves have already been described as influencing the reproduction, nutrition, survival and can also cause physiological stress (Wall *et al.*, 2015; Woodson, 2018) among marine communities and populations. Population dynamics, represent an integrative approach to track the impact of internal waves on marine organisms. For example, larval dispersal can be affected by internal waves (e.g Woodson, 2018). Hydrodynamic fronts can accumulate larvae (McManus and Woodson, 2012) and behave as physical barriers to larval dispersion (Le Fèvre and Grall, 1970). To our knowledge no

studies have dealt with understanding the influence of strong daily current and temperature oscillations on population genetic structure.

We decided to study two major benthic invertebrate species of the area exposed to the thermal oscillations; *Placopecten magellanicus* or sea scallop (Gmelin, 1791) and *Arctica islandica* or ocean quahog (Linnaeus, 1767). Choosing these two species with contrasting life strategies, rapid growth and shorter lifespans *versus* slow growth and extreme longevity, aimed to assess whether this factor plays a role in the type of response implemented to face these environmental fluctuations. The sea scallop is a marine bivalve widely distributed from the northern part of the Gulf St Lawrence to North Carolina, between 18 and 110 m depth (Brand, 2006). This species has a benthic-

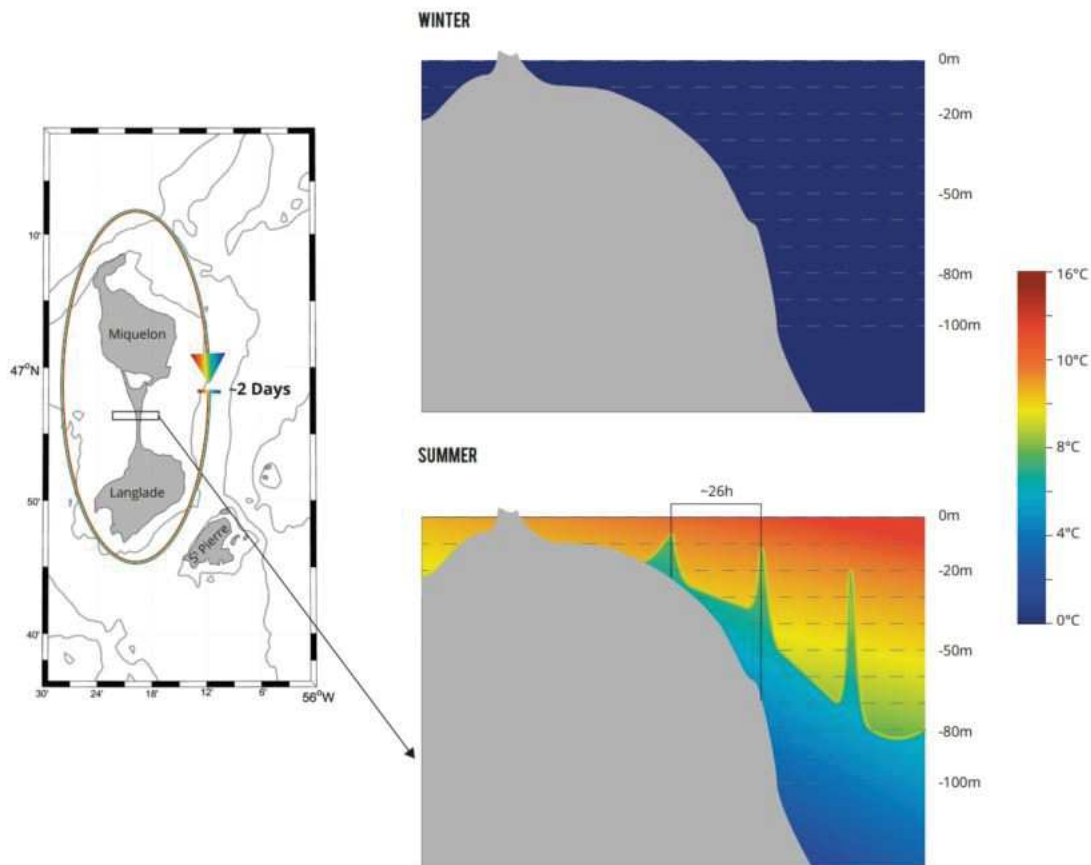


Figure 1 : Schematic representation of the tidal coastal trapped wave around Saint-Pierre and Michelon archipelago showing thermal oscillation structure in Summer.

pelagic life cycle, with reproduction occurring mainly from August to October (Parsons *et al.*, 1992), and a long planktonic larval duration of 28 to 50 days (Pearce *et al.*, 2004). *P. magellanicus* is one of the most important commercial species for the USA and Canada. Significant wild sea scallop fishing grounds are located in Georges Bank and the Mid-Atlantic Bight in the USA and in Georges, Browns and German Banks and in the Eastern Scotian Shelf and the Bay of Fundy in Canada (Stokesbury *et al.*, 2016). Scallop aquaculture represents a small part of production (0.011%), yet to face cod decline, sea scallop production emerged for instance in the Saint-Pierre and Miquelon archipelago (Robinson *et al.*, 2016). Given management issues, sea scallop population genetic structure has been well described. Northern and Southern genetic groups were identified along the North-West Atlantic coasts, with genetic differentiation occurring near Nova Scotia (Van Wyngaarden *et al.*, 2017). Genetic structure was mainly explained by oceanic currents, bottom temperature, sea surface temperature and winter sea surface temperature (Van Wyngaarden *et al.*, 2018). Moreover, fine scale genetic structure was depicted between inshore and offshore populations with both microsatellite and SNPs data in Nova Scotia and Newfoundland (Owen and Rawson, 2013; Lehnert *et al.*, 2018). Significant genetic differentiation between Saint-Pierre Banks scallops beds and Newfoundland samples located ≥ 181 km apart has been assumed to be induced by temperature or the result of stochastic processes (Lehnert *et al.*, 2018).

Arctica islandica is a marine bivalve known as the longest lived non-colonial animal, with maximum age of 507 years (Butler *et al.*, 2013). This species is observed in boreal and temperate water in the Northern Atlantic, and occurs from Newfoundland to Cape Hatteras in the western Atlantic between 8 and 256 m deep (Cargnelli *et al.*, 1999). Mean sexual maturity is reached around 13.1 years for female and 12.5 years for male and spawning period spread out from spring to fall (Cargnelli *et al.*, 1999). Pelagic larval life span was estimated experimentally at 32-40 days between 11 and 14.5°C (Lutz *et al.*, 1982), allowing potential long larval dispersal. According to a two-year study, recruitment was supposed to be rare and aperiodic, but important when it occurred (Powell and Mann, 2005). As with the sea scallops, ocean quahog is harvested in significant quantities, global production being of 115,058 metric tonnes in 2016 (FAO, 2016), but in contrast less is known about population genetic structure. Dahlgren *et al.* (2000) using cytochrome b, underlined genetic differentiation between the eastern and western Atlantic, with the eastern group being further genetically differentiated from ocean quahog sampled in Scotland, Holland and Sweden (Holmes *et al.*, 2003). Surprisingly, inner and outer fjord samples in Sweden that were collected <25 km apart were genetically different (Holmes *et al.*, 2003).

Fine scale genetic structure has been noticed for both species within the distributional range, without any clear explanation regarding drivers. In the present study, the population genetic structure of *P. magellanicus* and *A. islandica* in the vicinity of Saint-Pierre and Miquelon large bottom temperature oscillations are explored using GBS (genotyping by sequencing). Goals of our study were to answer those two following questions: (i) does internal waves generating important thermal oscillations produce genetic differentiation on neutral genomic markers due to larval dispersal limitation between sampling sites? (ii); do environmental conditions linked to this physical process elicit contrasted selective pressure that could be revealed by markers showing outlier genetic structure? Thus, we tested the hypothesis that presence of interval waves characterized by important short-term thermal oscillations, induces neutral and outlier genetic differentiation at small scale for bivalves' species with benthopelagic life cycle including dispersal larval stage of several weeks.

Material and Methods

Study sites and environmental acquisition

Two samples were dive collected for *A. islandica*, outside (IL17, Isthme de L. 17m depth) and inside (IL24, Isthme de L. 24m depth) the influence of interval waves, corresponding to a total of 60 individuals (Figure 2). The habitat at the sampling stations was homogeneous and consisted of compacted and well graded stable fine sand (85% of its mass comprised between 100 μm and 200 μm). Three samples were caught by scuba diving for *P. magellanicus*. Two outside (PSP8, Port Saint-Pierre 8m depth and VFR12, Vieux Frigo 12m depth) and one inside (VFR30, Vieux Frigo 30m depth) the influence of interval waves, corresponding to a total of 90 individuals. The deepest location (VFR30) consisted of a homogeneous substrate, made of compacted and stable fine sand (85% of its mass comprised between 100 μm and 200 μm). At the shallow depths (VFR8 and VFR12), the substrate was more heterogeneous and consisted of a mixture of gravels, pebbles and rocks with a seaweed cover. For each individual, a piece of muscle was fixed in 90% ethanol on the boat immediately after dive collection. To refine our vision of thermal variations on the collection sites, three multi-parameter probes measuring temperature and pressure every 5 minutes were deployed on each site, between the 28/08/2017 and the 15/09/2017.

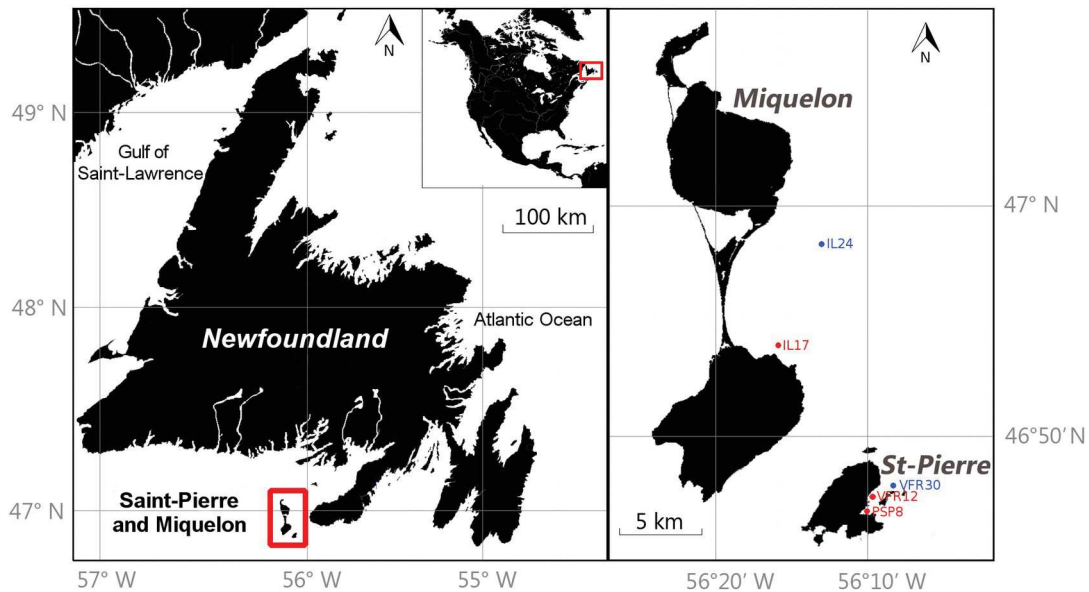


Figure 2 : Map representing sampling sites of *Placopecten magellanicus* (PSP 8 : Port Saint-Pierre 8 m, VFR12 : Vieux Frigo 12m , VFR30 : Vieux Frigo 30m) and *Arctica islandica* (IL 17 : Isthme de Lisle 17 m and IL 24 : Isthme de Lisle : 24m). Red samples are located outside the thermal oscillations. Blue samples are located inside the thermal oscillations.

DNA extraction

DNA was extracted from muscle samples fixed in ethanol. DNA incubation lasted overnight at 59°C in 750 µl of extraction buffer composed of 2% Cetyltrimethylammonium bromide (CTAB), 1% Polyvinylpyrrolidone (PVP), 1.4 M of NaCl, 0.2 M of β-Mercaptoethanol, 100 mM of Tris-HCl pH=8 and 3.75 µl of Proteinase K (20mg/ml). DNA purification was performed by the addition of one volume of Chloroform Isoamyl Alcohol 24:1 and the aqueous phase was collected after 15 min of centrifugation at 13000 rpm and 4°C and, those steps being done twice. DNA was precipitated with 0.6 volumes of isopropanol and centrifuged for 30 min at 3000 rpm and 4°C. Pellets of DNA were washed twice with 75% of ethanol, centrifuged at 13000 rpm and 4 °C during 5 min and suspended in 100 µl of MilliQ water. DNA concentration was measured with Lecteur infinite M2000 pro (TECAN).

Sequencing was carried out by LGC Genomics on an Illumina NextSeq flow cell using normalised Genotype By Sequencing PE approach derived from (Elshire *et al.*, 2011) (Technical note AN-161104.01). The DNA was digested by Msl1, and fragment length was 150bp.

SNPs “Single Nucleotide Polymorphism” identification

Trimmomatic and cutadapt softwares were used to clean and trim the reads (Martin, 2011; Bolger *et al.*, 2014). Reads with an average quality higher than 15 were kept, and only 100bp were analysed in order to perform subsequent analysis. SNPs were identified using the `denovo_map.pl` pipeline applied in STACKS (Catchen *et al.*, 2013). PE GBS data analysed without a reference genome were treated as SE as advised by Nicolas Rochette (pers. comm.). Following the protocol proposed by Rochette and Catchen. (2017), several combinations of m, M and n parameters were used, and m=3 M=3 and n=3 values were retained for *A. islandica* and *P. magellanicus*. A minimum threshold of 0.05 was set for the MAF (Minor Allele Frequency) using the population command implemented in STACKS, and only the first SNP in each sequence was retained. Only bi allelic SNPs were conserved with VCFtools (Danecek *et al.*, 2011). Among all filtering strategies tested using different values of GQ (Quality of assigned Genotype) and DP (Depth of coverage per genotype), the combinations GQ=40, minDP=10 and maxDP=50 were applied and maximized the number of SNPs. SNPs present in at least 70 % of the samples were kept. Individuals were discarded when presenting at least 30 % of missing data and when showing signs of contamination based on negative inbreeding coefficient using PLINK software (Purcell *et al.*, 2007). For each locus and each population, the Hardy-Weinberg equilibrium (HWE) was tested using a script designed by Puritz (2016) with a p-value of 0.001 and a threshold of 25%. Loci significantly departing from HWE were discarded. In order to avoid linked loci due to the PE data analysed in SE, contigs were identified *a posteriori*, thanks to a script developed for the present study. For each identified pair, one of the two loci was discarded according to the lower MAF. Using Plink v 1.9 (Purcell *et al.*, 2007) linkage disequilibrium was tested among all loci with `indep-pairwise` command (using a step size of 1 and $r^2=0.2$). Next, linked loci were removed. Finally, 3,007 SNPs and 6,208 SNPs were identified respectively for *A. islandica* and *P. magellanicus* and retained in the data set for following analyses.

Population genetic structure

Observed heterozygosity and F_{IS} were computed per population using hierfstat package (Goudet, 2005). Relatedness was estimated using KING software (Manichaikul *et al.*, 2010) and Kinship distribution between pairs of individuals were estimated within and among populations for both species.

Three methods were used to test for outlier loci; pcadapt (retaining only one eigenvalue) (Luu *et al.*, 2017), OutFlank (Whitlock & Lotterhos, 2015), and FLK (Bonhomme *et al.*, 2010). FDR correction using the q-value package (Storey, 2002) with a threshold of 0.05 was used for the three tests. Outlier sequence alignment was performed online using BLAST (Boratyn *et al.*, 2013) and blastx parameters against the non-redundant database (www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/). UniprotKB (The UniProt Consortium, 2019) was used to explore Gene Ontology. One SNP set including neutral loci and one including only outlier SNPs were used for further analysis.

For both species, neutral and potentially adaptative population genetic structure were computed. Using the StAMPP package, estimated pairwise F_{ST} were calculated (Pembleton *et al.*, 2013) based on the (Weir and Cockerham, 1984) F_{ST} estimation, for 1,000 permutations. Population structure was explored through the DAPC method applied in the adegenet package (Jombart *et al.*, 2010). DAPC is a multivariate method maximizing between group's genetic variance compared to intergroup variance, groups being defined by sampling. Respectively 15 and 25 principal component's axes were retained respectively for *A. islandica* and *P. magellanicus* based on the minimal root mean squared error using cross validation with 30 repetitions.

Results

Environmental conditions

Around 10 m depth, the temperature varied from 2°C in May to a maximum of 16°C in early September and then decreased to 8°C in November. At this depth seawater temperature presented a classic seasonal cycle with cold water intrusions. During the first two weeks of September at 8m for PSP and 12m for VFR12 in Saint-Pierre Bay, temperature showed high-frequency variations with cold water incursions leading to 4°C (8 m) and 6°C (12 m) amplitudes (Figure 3). Temperature distribution (% of time) during these two weeks was 70% of the time above 12°C (Figure 3). At 30m depth, the temperature annual profile was radically different. However, during the stratified period, temperatures showed high-frequency variations whose amplitude increased with sea-surface temperature. During the first two weeks of September (Figure 3), oscillations were the largest in terms of amplitude, reaching nearly 10°C. Focussing on temperature distribution (% of time) during these two weeks, it can be noticed that temperatures were 80% of the time below 8°C (Figure 4). The same patterns were observed for *A. islandica* sampling sites. Around 12m depth from early August to early September, temperatures ranged from 8°C to 16°C temperatures being 70% of the

time above 12°C. Conversely, at 24m depth temperatures ranged between 4°C and 15°C temperatures being 30% of the time above 12°C.

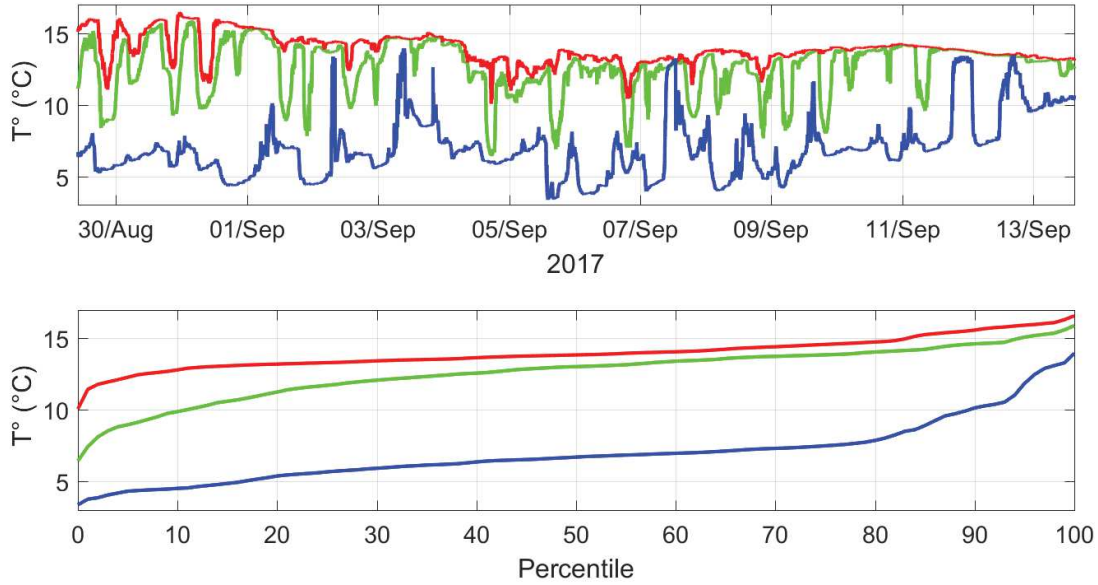
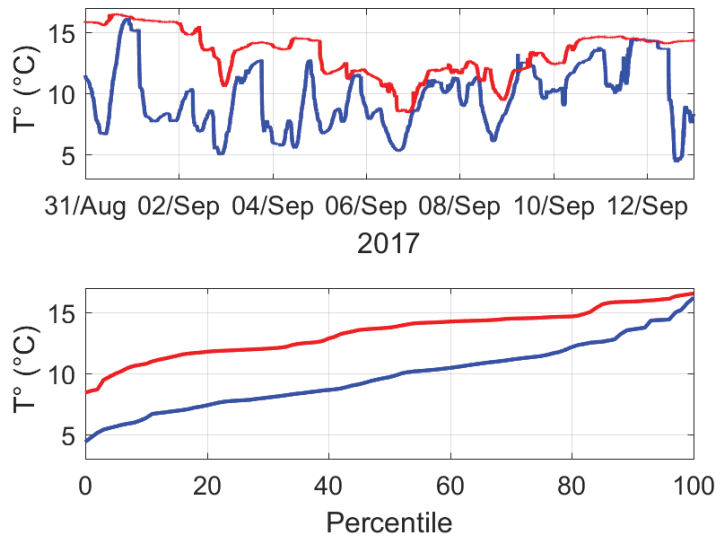


Figure 2 : Temperature variation at 12m (red), 8m (green) and 30m (blue) depth for *P. magellanicus* sampling sites



between the 27/08/17 and the 17/09/17. Temperatures percentiles distribution at 8, 12 and 30 m depth for *P. magellanicus* sampling sites .

Figure 3 : Temperature variation at 24m (blue) and 17m (red) for *A. islandica* sampling sites between the 31/08/17 and the 14/09/17. Temperatures percentiles distribution at 24m (blue) and 17m (red) depth for *A. islandica* sampling sites.

Population genetic structure and outliers markers

For both species, heterozygosity was equivalent among populations ($H_o = 0.28$ for all *P. magellanicus* sampling sites and $H_{o_{IL17}} = 0.31$, $H_{o_{IL24}} = 0.30$ for *A. islandica*), as were F_{IS} estimates ($-0.04 < F_{IS} < -0.05$ for *P. magellanicus* and also for *A. islandica*). *P. magellanicus* kinship distribution had a means of 0.03 and range from -0.04 to 0.09 and *A. islandica* had a means of 0.03 and range from 0.03 to 0.13. This moderate kinship observed for both species showed relatedness up to the 3rd degree, however kinship distributions within samples were not differentiated from between samples. Consequence being that pairs of individuals within sampling sites appeared no more related than pairs of individuals among sites (Figure 5).

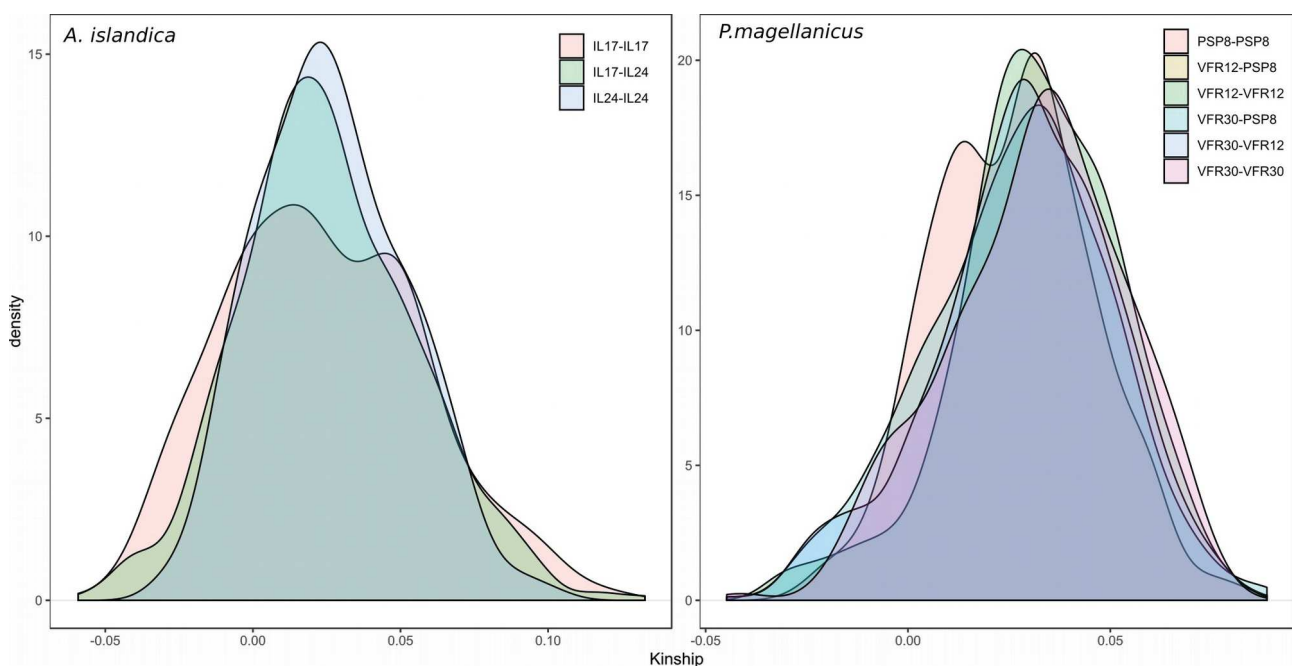


Figure 4 : Kinship distributions within and among sites for both species *A. islandica* and *Placopecten magellanicus*, computed with KING software.

Estimated pairwise F_{ST} revealed no significant neutral genetic structure between IL24 and IL17 for *A. islandica* ($F_{ST} = 0.001$, $P = 0.15$) (table 1). Yet, overlap was not complete when looking at the first discriminant axis of the DAPC (Supplementary Material Figure 1 . *A. islandica*). Conversely, the deepest *P. magellanicus* sample (VFR30) was genetically different from PSP8 ($F_{ST}=0.003$, $P=0$) and VFR12 ($F_{ST}=0.002$, $P=0$) (table 1, Supplementary Material Figure 1. *P. magellanicus*). In brief, no significant population genetic structure was observed for *A. islandica* contrary to *P. magellanicus* which revealed significant genetic differentiation between deep (VFR30) and coastal samples (PSP8, VFR12).

Tableau 1 : Estimated pairwise genetic differentiation (F_{ST} , Weir et Cockerham, 1987) among populations for *A. islandica* and *P. magellanicus*. Upper matrix : p-values (***) p-value <0.001). Lower matrix : estimated pairwise F_{ST} .

<i>A. islandica</i>	IL17	IL24	<i>P. magellanicus</i>	PSP8	VFR12	VFR30
IL17	-	0.15	PSP8	-	0.067	0***
IL24	0.001	-	VFR12	0	-	0***
			VFR30	0.003	0.002	-

For *A. islandica* 16 outliers were identified with OutFlank and 9 outliers were observed using pcadapt for *P. magellanicus*. No outliers were detected using FLK. Estimated pairwise F_{ST} were nonsignificant when implementing only outliers for both species (results not shown). Yet, for *A. islandica* among outliers, locus 197264_38 revealed pronounced contrasted allele frequencies between 17m and 24m. Minor allele frequency at 17m was 0.05 compared to higher frequency at 24m of 0.41. Four other loci (3420_74, 33666_31, 133694_12 and 170758_0) also underlined allele frequencies differences to a lesser extent between 17 and 24 m (respectively: 0.1 to 0.03, 0.11 to 0.06, 0.08 to 0.11 and 0.03 to 0.07). Among these loci, 33666_31 appeared associated with Zinc finger protein (e-value=3 x10⁻¹⁰) and 170758_0 had multiple hit (Supplementary material Table S1). For *P. magellanicus* two trends were observed: (i) allele frequency differentiation along the bathymetric gradient for loci 58041_42, 568_15 and 183373_10, showing slight variation of the minor allele frequency with increasing depth, respectively 0 to 0.08, 0.10 to 0 and 0.02 to 0.10, (ii) and allele frequencies differentiation for VFR12 in comparison to VFR30 and PSP8 for loci (52989_19, 80615_86, 136478_89, 220935_59 and 238755_53). Among all identified outliers, only locus 154390_48 showed an e-value $\leq 10^{-10}$ (e-value = 1.0 x10⁻¹⁵) and was associated with a protein CFBTB-G Rho GTPase as identified in *Azumapecten farreri* revealing surprisingly only slight allele frequency increase with bathymetry for an outlier. Other gene-protein associations were identified with e-value inferior to 1.0 x 10⁻¹⁰ as underlined in Supplementary Material Table 1 for 58041_42 associated with probable peptidyl-alpha hydroxyglycine and 568_15 associated with 39S ribosomal protein.

Discussion

The present sampling along the bathymetric gradient was designed to document the influence of strong near-diurnal bottom temperature oscillations occurring between 10 and 80m depth on neutral and potentially adaptative population genetic structure. Temperature acquisition at 30m for *P. magellanicus* and 24m for *A. islandica* underlined strong thermal variations compared to shallower locations. For the first time, significant small-scale genetic differentiation in marine invertebrate species related to presence of internal waves is demonstrated. Using genotypes by sequencing, we identified 6,208 SNPs for *P. magellanicus* and 3,007 SNPs for *A. islandica*. With this relatively high level of genomic markers, we detected significant neutral genetic differentiation between *P. magellanicus* samples within the thermal oscillation from those outside. The distance between offshore and inshore *P. magellanicus* samples, respectively submitted and not to internal waves was remarkably low, not exceeding < 1.5 km. However, *A. islandica* also submitted to internal waves was characterized by a lack of clear genetic structure, despite a larger distance between samples (>5 km). Observations of fine scale genetic structures among marine invertebrates populations is now possible with the higher resolution of genomic tools. These discoveries are particularly relevant in terms of management and conservation issues and emphasize the importance of choosing the appropriate spatial scale to analyse genetic population structures.

Larval dispersal

Our study revealed a significant neutral genetic differentiation between *P. magellanicus* samples between inside and outside the influence of trapped coastal waves, with shallow water samples not significantly differentiated from each other. For *P. magellanicus*, the main reproductive events commonly occur from August to October (although spring spawning events have already been observed) (Stokesbury *et al.*, 2016). In Saint-Pierre and Miquelon spawning occurs in early summer to early September (Dupouy 1983) and are therefore concurrent with the period of thermal oscillation exhibiting the highest amplitude (Lazure *et al.*, 2018). Complex interactions between the internal thermal waves and larval behaviour within the temperature oscillations could hinder gametes and larval dispersal between shallow (PSP8 and VFR12) and deep (VFR30) samples (e.g

Pineda, 1999; Woodson, 2018). Larval movements have been considered as passive in George Bank area (Tremblay and Sinclair, 1990, 1992) even if differential larval behaviour has been observed between fishing grounds (Manuel *et al.*, 1996) and daily migration occurred maintaining larvae between the surface and pycno/thermocline under calm condition in the bay of Fundy (Tremblay and Sinclair, 1988) or in mesocosm experiments (Gallager *et al.*, 1996). In addition, tank experiments showed that large veliger larvae were likely to swim under the pycnocline (Gallager *et al.*, 1996) and taking into account pycnocline-seeking behaviour in larval dispersal simulations improved settlement distribution predictions (Gilbert *et al.*, 2010). *P. magellanicus* larval aggregation near pycnocline has also been identified (Tremblay and Sinclair, 1992). However, the mechanism by which larvae aggregate near the pycnocline remains unknown. Temperature, spawning depth, but also behaviour could be related to *P. magellanicus* larval aggregation within or under the oscillating pycnocline (Gallager *et al.*, 1996; Gilbert *et al.*, 2010). The internal wave could trap *P. magellanicus* larvae in slick (e.g Kingsford and Choat, 1986; Gallager *et al.*, 1996) thus preventing their onshore advection due to the propagation of the thermal wave related to bathymetry (Lazure *et al.*, 2018). Internal waves have been demonstrated as aggregative and playing a role in larval advection for other pelagic larval dispersal species (Shanks, 1988; Porri *et al.*, 2014). Thus, shallow water *P. magellanicus* larval dispersion could be hindered by the thermal wave, leading to genetic isolation of deep population (VFR30) from shallow populations (PSP8 and VFR12). Although third degree relatedness observed between 30m samples and 8/12m samples suggest some level of connectivity, yet gene flow probably should not be strong enough to homogenize genetic structure through time. Given time discontinuities, the tidal coastal trapped wave could therefore act as a semi-permeable barrier to gene flow.

Our results suggest that internal thermal oscillations may shape population biology of a benthic macro-invertebrate leading some genetic independence of inshore and offshore populations at micro-geographic scale (<1.5 km). In the George Bank near the Gulf of Maine a complex front system, presenting semi diurnal temperature variation (up to 7°C) is also present (Guida *et al.*, 2013). Yet, the influence of this thermal front on gene flow among one of the most important sea scallop beds has not been detected (Owen and Rawson, 2013; Van Wyngaarden *et al.*, 2017; Lehnert *et al.*, 2018) despite low larval dispersal between George Bank and the Scotian shelf (Tremblay and Sinclair, 1992).

Regarding *A. islandica*, recorded daily temperature variations were stronger for IL24 than for IL17. Yet, even if the overlap between IL17 and IL24 on the first axis of the DAPC was not

complete, no significant genetic structure was found for the studied *A. islandica* populations. This lack of genetic differentiation is hard to explain if we only consider physical processes, given the greater geographic distance between shallow and deep ocean quahog samples compared to sea scallops. Different temperature tolerance of *P. magellanicus* and *A. islandica* larvae could explain differences in their dispersal success. *A. islandica* trocophore larvae have temperature preference between 9 and 25°C and between 6 and 20°C for large larvae (204 µm) with early veliger aggregate preferentially observed between 12 and 18°C (Mann and Wolf, 1983). *P. magellanicus* larvae are less tolerant to high temperatures as high mortalities are observed in experimentation when temperature of around 19°C (Culliney, 1974) and the temperature range over which larvae were usually found is around 10-13°C (Tremblay and Sinclair, 1990). In addition, trocophore *A. islandica* larvae tend to move upward, and veliger respond to increase in pressure by upward movement and downward movement to decreasing pressure (Mann and Wolf, 1983; Cargnelli *et al.*, 1999). Thus, negative geotactic swimming responses are likely to enhance aggregation of *A. islandica* larvae in shallow waters and warmer waters. In this context of two supposed different larval thermal tolerance and behaviour, larvae retention induced by thermal waves could be less important for *A. islandica* than for *P. magellanicus*, promoting larval dispersal and potential gene flow among inshore and offshore localities. Moreover, spawning time for *A. islandica* occurred from spring to fall (Cargnelli *et al.*, 1999), thus gene flow could occur before the formation of the thermal oscillation seasons leading to homogenization of neutral genetic structure. However, it appears necessary to better understand *A. islandica* larvae behaviour in the vicinity of the pycnocline to validate our interpretation. Larval dispersal responds to multiple drivers such as spawning time, larval behaviour and physical processes (Gilbert *et al.*, 2010) and disentangling these factors remains a challenge. Lack of genetic structure observed for *A. islandica* could result from a reduced representation of the genome compared to *P. magellanicus* or could also be linked to longer generation time in comparison to *P. magellanicus* increasing genetic divergence time.

Finally, larval dispersal could be controlled by the coastal trapped wave surrounding the archipelago promoting local larval retention, but our data are not sufficient to reach this conclusion. Lehnert *et al.* (2018) noticed small spatial scale (≥ 181 km) genetic differentiation between Saint-Pierre banks and Southern Newfoundland. It could be relevant to explore the genetic differentiation between samples from Saint-Pierre and Miquelon archipelago and those from these two areas.

Variance in reproductive success

Owen and Rawson (2013) revealed temporal variation of genetic diversity for *P. magellanicus* in Cobscook Bay (Gulf of Maine) suggesting chaotic genetic patchiness. Stochastic effects have also been suggested by Lehnert *et al.* (2018) as potential drivers of fine scale genetic differentiation among *P. magellanicus* offshore and inshore samples. Variance in reproductive success between individuals can generate genetic differentiation by production of several distinct pools of larvae during the same reproductive cycle (Hedgecock and Pudovkin, 2011) associated to collective larval dispersal (Broquet *et al.*, 2013). For external fertilizing and broadcast-spawning marine invertebrates, it is generally considered that massive synchronized spawning life traits maximize fertilization success hindered by rapid diffusion rates and limited life span of gametes in the water column (Levitan and Petersen, 1995). However, depending on species and/or environmental conditions, partial synchronized spawning behaviour, corresponding to the synchronous release of only a fraction of the gonadic contents repeated throughout the reproductive cycle has been observed in bivalves (Cardoso *et al.*, 2009). This should ensure recruitment success. For example, St-Onge *et al.* (2015) demonstrated that the first larvae produced in the season were the most successful to survive recruitment. Thus, differential spawning pattern of scallop submitted or not to internal waves associated to collective larval dispersal, could be involved in the small-scale genetic differentiation observed for this species. This hypothesis to be tested is reinforced by spawning behaviour of *P. magellanicus* demonstrated to be associated with temperature changes, particularly strong temperature fluctuations around 10°C (Bonardelli *et al.*, 1996). If chaotic genetic patchiness is the rule, as observed by Owen and Rawson, (2013), non-random sampling done by diving over a small area could lead to bias observed micro geographical structure (e.g Arnaud-Haond *et al.*, 2008; Nielsen *et al.*, 2009). Yet, relatedness observed within and among samples, did not reflect a strong signal of chaotic genetic patchiness due to variance in reproductive success. Only additional age structure temporal sampling, based on larvae and recruits, could help to disentangle effect of the thermal front on the genetic structure of bivalve populations from chaotic genetic patchiness.

Local adaptation to temperature variation?

For ectotherm species, like marine bivalve metabolic rates are correlated with seasonal temperature variations (Shumway *et al.*, 1988). Experiments performed on scallops collected on suspended culture in Whitehaven Harbour underlined no sign of acclimation, in terms of V_sO_2 and $V_sNH_4^+$, to cyclic temperature (6, 10 and 15°C) for 8 days. Furthermore, possible nutritive-limiting conditions associated to high temperatures (15°C) and lack of acclimation (Pilditch and Grant, 1999) have been hypothesized as possible causes of mortality associated to the rapid rise in summer temperatures in the southeastern Gulf of St. Lawrence (Dickie and Medcof, 1963). In addition, harvested sea scallops at 3.5 km offshore and 20m depth did not induce HSP response after 3h heat shock (contrary to a 24h heat shock) probably because of the sea scallops adaptation to cold and stable environment (Brun *et al.*, 2008). Though, it is possible that sufficient amount of HSP could explain absence of HSP increase and/or adjustment in membrane fatty acid in response to membrane fluidity could buffer cell damage induced by heat shock (Hall *et al.*, 2002; Brun *et al.*, 2008). In this context, sea scallops showed no sign of acclimation to temperature variation which could decrease individual fitness in cyclic temperature environment. However it is hazardous to extrapolate previous observation to our case study because scallops used in previous experiments are sampled at lower depth and did not undergo strong daily thermal oscillations up to 11°C. Physiological and acclimation response could be completely different for scallop sampled throughout the thermal oscillations of Saint-Pierre and Miquelon. Dickie (1958) observed acclimation in terms of behaviour to a rapid 10°C increase in temperature but not during the decreasing phase for scallops caught at 73m depth in Passamaquoddy Bay. Selective pressure induced by large bottom temperature oscillations considered as challenging environment for *P. magellanicus* populations could not be excluded. For instance, *P. magellanicus* presented slight allele frequency difference along bathymetric gradient, including one locus coding for CFBTB-G Rho GTPase (GO:0007264) involved in signal transduction. Outlier bathymetric gradient was more pronounced for loci 58041_42, 568_15 and 183373_10, associated respectively with probable peptidyl-alpha-hydroxy glycine and 39S ribosomal involved in metabolic and cellular process. In addition, VFR12 outlier allele frequency differences compared to PSP8 and VFR30 could be linked to a process of adaptation at micro scale or linked to sampling bias due to an insufficient number of

individuals used in the study. The further investigation is needed to support our observation and use of common gardens experiments linked to population genetics will be useful for a better understand of *P. magellanicus* adaptation to strong daily current and bottom temperature oscillations in Saint-Pierre and Miquelon.

A. islandica is restricted to temperate and boreal waters living under 16°C and has an optimal thermal range of 6 to 16°C (Cargnelli *et al.*, 1999), but can survive between 1 and 20°C (Witbaard *et al.*, 1997). Temperature above 14-15°C has been identified as suboptimal for growth and filtration (Hiebenthal *et al.*, 2012). Ballesta-Artero *et al.* (2018) underlined limited effect of temperature between 3°C and 13°C on growth and tissue growth. Witbaard *et al.* (1997), also observed the same results but noticed effects on siphon activity at 8 and 13°C. Feeding appeared to have greater influence on shell and tissue growth (Ballesta-Artero *et al.*, 2018). One study approached indirectly strong daily thermal variations influence on *A. islandica* growth in Saint-Pierre and Miquelon (Poitevin *et al.*, 2019). They underlined potential influence of daily thermal oscillations on food intake for coastal individuals driving shell growth. Large bottom thermal oscillations could act as a stressful environment since individuals are exposed several times a day to temperatures considered at least suboptimal for growth. Although, it is unknown to what extent deep *A. islandica* are adapted or not to this highly unstable environment. Only one locus showed contrasting allele frequency between the two sampling sites, but no protein was associated with, providing poor information about signs of potential selection. Other loci were detected as outliers, but given small alleles frequency variation and limited number of samples (n=2) it appears difficult to discuss potential influence of selective pressure. The ocean quahog might withstand periods of extreme temperature variations, by burrowing into the sediment (Philipp and Abele, 2010), an assumption that could be tested by *in situ* experiments. Failing to identify signs of selection, further studies dealing with influence of strong thermal oscillations in laboratory are needed to understand possible selective response or acclimation induced by internal waves among those two species.

Conclusion

Internal waves shape communities (Henry *et al.*, 2015; Aston *et al.*, 2019) and influence life history traits of species (Woodson, 2018). The present study suggests the impact of large near-diurnal bottom current and temperature oscillations on population genetic structure. Our results suggest that the pycnocline seem to hinder *P. magellanicus* larval dispersal between deep population

exposed to thermal variation and the shallow scallop beds. Lack of genetic differentiation in the vicinity of the internal wave for *A. islandica* stressed the potential importance of larval behaviour which may favour larval dispersal between inshore and offshore samples, contrary to the possible *pycnocline-seeking* behaviour of *P. magellanicus* larvae. The present work emphasizes the fact that micro-geographical (<1.5 km) genetic structure can occur among broadcast-spawning marine invertebrates when strong physical barriers are present. This study provides a step forward in the comprehension of one of the most physically unstable subtidal marine ecosystems. Outstanding issues such as interactions between cyclic temperature and larval behaviour, adaptation and phenotypic plasticity should fuel further studies to determine the extent to which both species are able to handle repeated drastic thermal changes.

Aknowledgment

This work was supported by the EC2CO program MATISSE of the CNRS INSU, the Cluster of Excellence LabexMER, and the LIA BeBEST CNRS INEE (peut-être demander à Greg, je crois que c'est lui qui a payé pour les analyses génétiques). This research was carried out as part of the Ph.D. thesis of William Handam and Pierre Poitevin at the University of Western Brittany. We thank the LEMAR (UMR 6539) "secretariat team" (Anne-Sophie Podeur, Geneviève Cohat, and Yves Larsonneur) for their invaluable assistance during the administrative preparation of the field trip associated with this publication. We also thank the "DTAM divers' crew" (Yoann Busnot, Luc Thillais, and Jean-Marc Derouet) for their help during *A. islandica* and *P. magellanicus* sampling off Saint Pierre and Miquelon islands. We are sincerely grateful to the Club Nautique Saint-Pierrais for renting their boat and especially to its president, Stephane Salvat, for his incredible availability and kindness. In addition, we express our sincere gratitude to Herlé Goraguer, Ifremer delegate in SPM, for his help with local authorisations and logistics. We also thank Sébastien Hervé for conceiving Figure 1.

References

- Arnaud-Haond, S., Vonau, V. V., Rouxel, C., Bonhomme, F., Prou, J., Goyard, E., Boudry, P. 2008. Genetic structure at different spatial scales in the pearl oyster (*Pinctada margaritifera cumingii*) in French Polynesian lagoons: beware of sampling strategy and genetic patchiness. *Marine Biology* 155: 147-157.
- Aston, E. A., Williams, G. J., Green, J. A. M., Davies, A. J., Wedding, L. M., Gove, J. M., Jouffray, J.-B., Jones, T. T., and Clark, J. 2019. Scale-dependent spatial patterns in benthic communities around a tropical island seascape. *Ecography*, 42: 578–590.
- Ballesta-Artero, I., Janssen, R., Van Der Meer, J., and Witbaard, R. 2018. Interactive effects of temperature and food availability on the growth of *Arctica islandica* (Bivalvia) juveniles. *Marine Environmental Research*, 133: 67–77.
- Benestan, L., Gosselin, T., Perrier, C., Sainte-Marie, B., Rochette, R., and Bernatchez, L. 2015. RAD genotyping reveals fine-scale genetic structuring and provides powerful population assignment in a widely distributed marine species, the American lobster (*Homarus americanus*). *Molecular Ecology*, 24: 3299–3315.
- Bolger, A. M., Lohse, M., and Usadel, B. 2014. Trimmomatic: a flexible trimmer for Illumina sequence data. *Bioinformatics*, 30: 2114–2120.
- Bonhomme, M., Chevalet, C., Servin, B., Boitard, S., Abdallah, J., Blott, S., and SanCristobal, M. 2010. Detecting selection in population trees: the Lewontin and Krakauer test extended: 32.
- Bonardelli, J. C., Himmelman, J. H., and Drinkwater, K. 1996. Relation of spawning of the giant scallop, *Placopecten magellanicus*, to temperature fluctuation during downwelling events. *Marine Biology*. 124: 637-649.
- Boratyn, G. M., Camacho, C., Cooper, P. S., Coulouris, G., Fong, A., Ma, N., Madden, T. L., Matten, W. M., McGinnis, S. D., Merezuk, Y., Raytselis, Y., Sayers, E. W., Tao, T., Ye, J., and Zaretskaya, I. 2013. BLAST: a more efficient report with usability improvements. *Nucleic Acids Research*, 41: W29–W33.
- Brand, A. R. 2006. Chapter 12 Scallop ecology: Distributions and behaviour. *In* *Developments in Aquaculture and Fisheries Science*, pp. 651–744.
- Broquet, T., Viard, F., and Yearsley, J. M. 2013. Genetic drift and collective dispersal can result in chaotic genetic patchiness. *Evolution*, 67: 1660–1675.
- Brun, N. T., Bricelj, V. M., MacRae, T. H., and Ross, N. W. 2008. Heat shock protein responses in thermally stressed bay scallops, *Argopecten irradians*, and sea scallops, *Placopecten magellanicus*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 358: 151–162.
- Butler, P. G., Wanamaker, A. D., Scourse, J. D., Richardson, C. A., and Reynolds, D. J. 2013. Variability of marine climate on the North Icelandic Shelf in a 1357-year proxy archive based on growth increments in the bivalve *Arctica islandica*. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 373: 141–151.
- Caley, M. J., Carr, M. H., Hixon, M. A., Hughes, T. P., Jones, G. P., and Menge, B. A. 1996. Recruitment and the local dynamics of open marine populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27: 477–500.
- Cardoso, J. F. M. F., Witte, J. I. J., and Van Der Veer, H. W. 2009. Differential reproductive strategies of two bivalves in the Dutch Wadden Sea. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 84: 37–44.

- Cargnelli, Griesback, S. J., Packer, D. B., and Weissberger, E. 1999. Essential fish habitat source document: ocean quahog, *Arctica islandica*, life history and habitat characteristics. NMFSNE-148.
- Catchen, J., Hohenlohe, P. A., Bassham, S., Amores, A., and Cresko, W. A. 2013. Stacks: an analysis tool set for population genomics. *Molecular Ecology*, 22: 3124–3140.
- Culliney, J. L. 1974. Larval development of the giant scallop *Placopecten magellanicus* (Gmelin). *The Biological Bulletin*, 147: 321–332.
- Chu, N. D., Kaluziak, S. T., Trussell, G. C., and Vollmer, S. V. 2014. Phylogenomic analyses reveal latitudinal population structure and polymorphisms in heat stress genes in the North Atlantic snail *Nucella lapillus*. *Molecular Ecology*, 23: 1863–1873.
- Dahlgren, T. G., Weinberg, J. R., and Halanych, K. M. 2000. Phylogeography of the ocean quahog (*Arctica islandica*): influences of paleoclimate on genetic diversity and species range. *Marine Biology*, 137: 487–495.
- Danecek, P., Auton, A., Abecasis, G., Albers, C. A., Banks, E., DePristo, M. A., Handsaker, R. E., Lunter, G., Marth, G. T., Sherry, S. T., McVean, G., Durbin, R., and 1000 Genomes Project Analysis Group. 2011. The variant call format and VCFtools. *Bioinformatics*, 27: 2156–2158.
- Dickie, L. M. 1958. Effects of high temperature on survival of the giant scallop. *Fisheries Research Board of Canada*, 15: 1189–1211.
- Dickie, L. M., and Medcof, J. C. 1963. Causes of mass mortalities of scallops (*Placopecten magellanicus*) the Southwestern Gulf of St. Lawrence. *Journal fisheries research board of Canada*, 20: 451–482.
- Dupouy, H. 1983. La pectiniculture à Saint-Pierre et Miquelon. *Science et Pêche, Bull. Inst. Pêches maritimes*, 307 : 17-29.
- Elshire, R. J., Glaubitz, J. C., Sun, Q., Poland, J. A., Kawamoto, K., Buckler, E. S., and Mitchell, S. E. 2011. A robust, simple genotyping-by-sequencing (GBS) Approach for High Diversity Species. *PLoS ONE*, 6: e19379.
- FAO FishStat. 2016. <http://www.fao.org/fishery/species/3534/en>
- Gallager, S. M., Manuel, J. L., Manning, D. A., and O’Dor, R. 1996. Ontogenetic changes in the vertical distribution of giant scallop larvae, *Placopecten magellanicus*, in 9-m deep mesocosms as a function of light, food, and temperature stratification. *Marine Biology*, 124: 679–692.
- Gilbert, C. S., Gentleman, W. C., Johnson, C. L., DiBacco, C., Pringle, J. M., and Chen, C. 2010. Modelling dispersal of sea scallop (*Placopecten magellanicus*) larvae on Georges Bank: The influence of depth-distribution, planktonic duration and spawning seasonality. *Progress in Oceanography*, 87: 37–48.
- Goudet, J. 2005. hierfstat, a package for R to compute and test hierarchical F-statistics. *Molecular Ecology Notes*, 5: 184–186.
- Guida, V. G., Valentine, P. C., and Gallea, L. B. 2013. Semidiurnal temperature changes caused by tidal front movements in the warm season in seabed habitats on the georges bank Northern margin and their ecological implications. *PLoS ONE*, 8: e55273.
- Hall, J. M., Parrish, C. C., and Thompson, R. J. 2002. Eicosapentaenoic acid regulates scallop (*Placopecten magellanicus*) membrane fluidity in response to cold. *The Biological Bulletin*, 202: 201–203.
- Hauser, L., and Carvalho, G. R. 2008. Paradigm shifts in marine fisheries genetics: ugly hypotheses slain by beautiful facts. *Fish and Fisheries*, 9: 333–362.

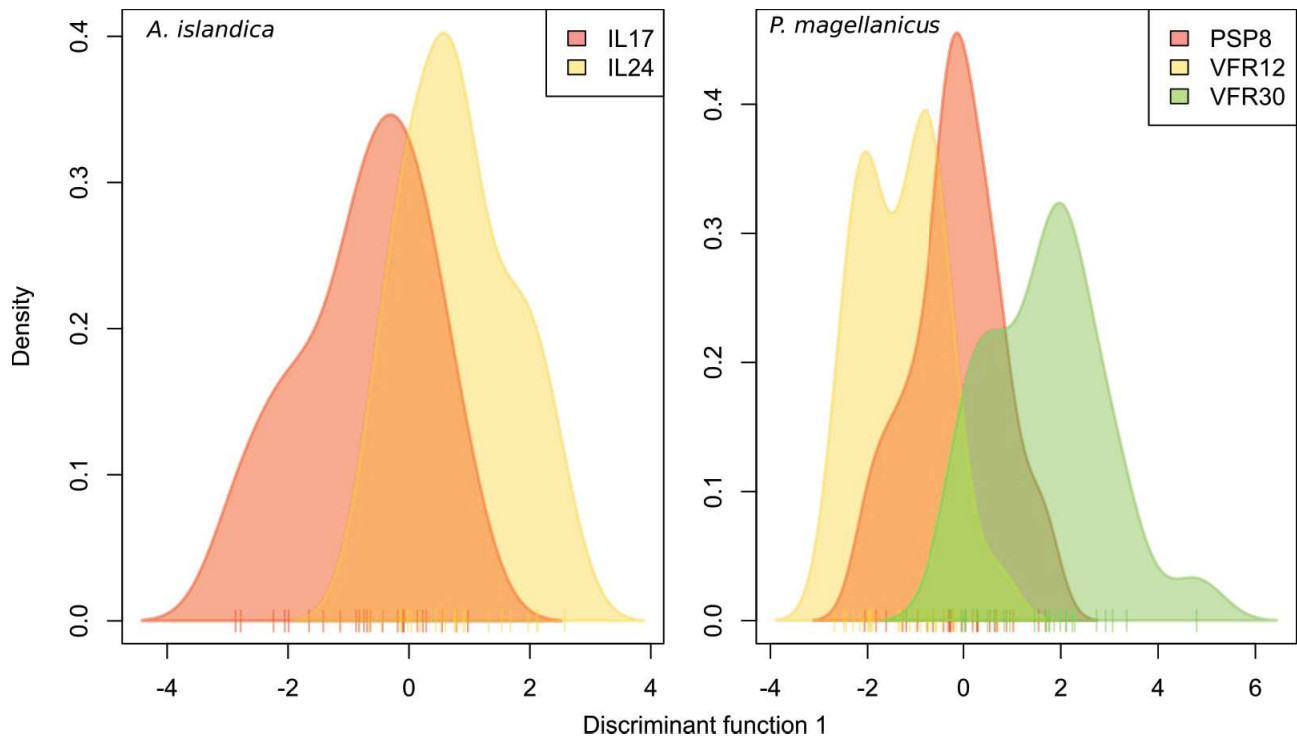
- Hedgecock, D., and Pudovkin, A. I. 2011. Sweepstakes reproductive success in highly fecund marine fish and shellfish: a review and commentary. *Bulletin of Marine Science*, 87: 971–1002.
- Henry, L.-A., Vad, J., Findlay, H. S., Murillo, J., Milligan, R., and Roberts, J. M. 2015. Environmental variability and biodiversity of megabenthos on the Hebrides Terrace Seamount (Northeast Atlantic). *Scientific Reports*, 4: 5589.
- Hiebenthal, C., Philipp, E., Eisenhauer, A., and Wahl, M. 2012. Interactive effects of temperature and salinity on shell formation and general condition in Baltic Sea *Mytilus edulis* and *Arctica islandica*. *Aquatic Biology*, 14: 289–298.
- Hoffman, J. I., Clarke, A., Clark, M. S., Fretwell, P., and Peck, L. S. 2012. Unexpected fine-scale population structure in a broadcast-spawning antarctic marine mollusc. *PLoS ONE*, 7: e32415.
- Holmes, S., Witbaard, R., and Van Der Meer, G. 2003. Phenotypic and genotypic population differentiation in the bivalve mollusc *Arctica islandica*: results from RAPD analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 254: 163–176.
- Jombart, T., Devillard, S., and Balloux, F. 2010. Discriminant analysis of principal components: a new method for the analysis of genetically structured populations. *BMC Genetics*, 11: 94.
- Kingsford, M. J., and Choat, J. H. (1986). Influence of surface slicks on the distribution and onshore movements of small fish: 91: 161-171.
- Krueger-Hadfield, S. A., Roze, D., Mauger, S., and Valero, M. 2013. Intergametophytic selfing and microgeographic genetic structure shape populations of the intertidal red seaweed *Chondrus crispus*. *Molecular Ecology*, 22: 3242–3260.
- Lazure, P., Le Cann, B., and Bezaud, M. 2018. Large diurnal bottom temperature oscillations around the Saint Pierre and Miquelon archipelago. *Scientific Reports*, 8: 13882.
- Le Fèvre, J., and Grall, J. R. 1970. On the relationships of *Noctiluca* swarming off the western coast of Brittany with hydrological features and plankton characteristics of the environment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 4: 287–306.
- Ledoux, J.-B., Tarnowska, K., Gérard, K., Lhuillier, E., Jacquemin, B., Weydmann, A., Féral, J.-P., and Chenuil, A. 2012. Fine-scale spatial genetic structure in the brooding sea urchin *Abatus cordatus* suggests vulnerability of the Southern Ocean marine invertebrates facing global change. *Polar Biology*, 35: 611–623.
- Lehnert, S. J., DiBacco, C., Van Wyngaarden, M., Jeffery, N. W., Ben Lowen, J., Sylvester, E. V. A., Wringe, B. F., Stanley, R. R. E., Hamilton, L. C., and Bradbury, I. R. 2018. Fine-scale temperature-associated genetic structure between inshore and offshore populations of sea scallop (*Placopecten magellanicus*). *Heredity*, 122 : 69.
- Levitan, D. R., and Petersen, C. 1995. Sperm limitation in the sea. *Trends in Ecology & Evolution*, 10: 228–231.
- Lutz, R. A., Mann, R., Goodsell, J. G., and Castagna, M. 1982. Larval and early post-larval development of *Arctica Islandica*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 62: 745-769.
- Luu, K., Bazin, E., and Blum, M. G. B. 2017. pcadapt: an R package to perform genome scans for selection based on principal component analysis. *Molecular ecology resources* 17: 67-77.
- Manichaikul, A., Mychaleckyj, J. C., Rich, S. S., Daly, K., Sale, M., and Chen, W.-M. 2010. Robust relationship inference in genome-wide association studies. *Bioinformatics*, 26: 2867–2873.
- Mann, R., and Wolf, C. 1983. Swimming behaviour of larvae of the ocean quahog *Arctica islandica* in response to pressure and temperature. *Marine Ecology Progress Series*, 13: 211–218.

- Manuel, J., Gallagher, S., Pearce, C., Manning, D., and O’Dor, R. 1996. Veligers from different populations of sea scallop *Placopecten magellanicus* have different vertical migration patterns. *Marine Ecology Progress Series*, 142: 147–163.
- Martin, M. 2011. Cutadapt removes adapter sequences from high-throughput sequencing reads. *Technical notes, EMBetjournal*: 3.
- McManus, M. A., and Woodson, C. B. 2012. Plankton distribution and ocean dispersal. *Journal of Experimental Biology*, 215: 1008–1016.
- Morgan, S., and Fisher, J. 2010. Larval behavior regulates nearshore retention and offshore migration in an upwelling shadow and along the open coast. *Marine Ecology Progress Series*, 404: 109–126.
- Morvezen, R., Boudry, P., Laroche, J., and Charrier, G. 2016. Stock enhancement or sea ranching? Insights from monitoring the genetic diversity, relatedness and effective population size in a seeded great scallop population (*Pecten maximus*). *Heredity*, 117: 142–148.
- Nielsen, E., Wright, P., Hemmer-Hansen, J., Poulsen, N., Monro Gibb, I., and Meldrup, D. 2009. Microgeographical population structure of cod *Gadus morhua* in the North Sea and west of Scotland: the role of sampling loci and individuals. *Marine Ecology Progress Series*, 376: 213–225.
- Owen, E. F., and Rawson, P. D. 2013. Small-scale spatial and temporal genetic structure of the Atlantic sea scallop (*Placopecten magellanicus*) in the inshore Gulf of Maine revealed using AFLPs. *Marine Biology*, 160: 3015–3025.
- Parsons, G., Robinson, S., Chandler, R., Davidson, L., Lanteigne, M., and Dadswell, M. 1992. Intra-annual and long-term patterns in the reproductive cycle of giant scallops *Placopecten magellanicus* (Bivalvia: Pectinidae) from Passamaquoddy Bay, New Brunswick, Canada. *Marine Ecology Progress Series*, 80: 203–214.
- Pearce, C. M., Manuel, J. L., Gallagher, S. M., Manning, D. A., O’Dor, R. K., and Bourget, E. 2004. Depth and timing of settlement of veligers from different populations of giant scallop, *Placopecten magellanicus* (Gmelin), in thermally stratified mesocosms. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 312: 187–214.
- Pembleton, L. W., Cogan, N. O. I., and Forster, J. W. 2013. StAMPP: an R package for calculation of genetic differentiation and structure of mixed-ploidy level populations. *Molecular Ecology Resources*, 13: 946–952.
- Philipp, E. E. R., and Abele, D. 2010. Masters of longevity: lessons from long-lived bivalves – z mini-review. *Gerontology*, 56: 55–65.
- Pilditch, C. A., and Grant, J. 1999. Effect of temperature fluctuations and food supply on the growth and metabolism of juvenile sea scallops (*Placopecten magellanicus*). *Marine Biology*, 134: 235–248.
- Pineda, J. 1999. Circulation and larval distribution in internal tidal bore warm fronts. *Limnology and Oceanography*, 44: 1400–1414.
- Poitevin, P., Thébault, J., Siebert, V., Donnet, S., Archambault, P., Doré, J., Chauvaud, L., & Lazure, P. 2019. Growth response of *Arctica islandica* to North Atlantic oceanographic conditions Since 1850. *Frontiers in Marine Science*, 6: 483.
- Porri, F., Jackson, J. M., Von der Meden, C. E. O., Weidberg, N., and McQuaid, C. D. 2014. The effect of mesoscale oceanographic features on the distribution of mussel larvae along the south coast of South Africa. *Journal of Marine Systems*, 132: 162–173.
- Poulsen, N., Hemmer-Hansen, J., Loeschcke, V., Carvalho, G., and Nielsen, E. 2011. Microgeographical population structure and adaptation in Atlantic cod *Gadus morhua*: spatio-temporal insights from gene-associated DNA markers. *Marine Ecology Progress Series*, 436: 231–243.

- Powell, E. N., and Mann, R. 2005. Evidence of recent recruitment in the ocean quahog *Arctica islandica* in the Mid-Atlantic Bight. *Journal of Shellfish Research*, 24: 517–530.
- Purcell, S., Neale, B., Todd-Brown, K., Thomas, L., Ferreira, M. A. R., Bender, D., Maller, J., Sklar, P., De Bakker, P. I. W., Daly, M. J., and Sham, C. 2007. PLINK: A Tool Set for Whole-Genome Association and Population-Based Linkage Analyses. *The American Journal of Human Genetics*, 81: 559–575.
- Puritz, J.C. 2016. <https://github.com/jpuritz/dDocent/blob/master/tutorials/>
- Reitzel, A. M., Herrera, S., Layden, M. J., Martindale, M. Q., and Shank, T. M. 2013. Going where traditional markers have not gone before: utility of and promise for RAD sequencing in marine invertebrate phylogeography and population genomics. *Molecular Ecology*, 22: 2953–2970.
- Robinson, S. M. C., Parsons, G. J., Davidson, L.-A., Shumway, S. E., and Blake, N. J. 2016. Scallop Aquaculture and Fisheries in Eastern North America. *In Developments in Aquaculture and Fisheries Science*, pp. 737–779. Elsevier.
- Rochette, N. C., and Catchen, J. M. 2017. Deriving genotypes from RAD-seq short-read data using Stacks. *Nature Protocols*, 12: 2640–2659.
- Sanford, E., and Kelly, M. W. 2011. Local adaptation in marine invertebrates. *Annual Review of Marine Science*, 3: 509–535.
- Shanks, A. L. 1988. Further support for the hypothesis that internal waves can cause shoreward transport of larval invertebrates and fish. *Fishery Bulletin*, 86: 703–714.
- Shumway, S. E., Barter, J., and Stahlnecker, J. 1988. Seasonal change in oxygen consumption of the giant scallop *Placopecten magellanicus* (Gmelin). *Journal of Shellfish Research*, 7: 77–82.
- Stokesbury, K. D. E., O’Keefe, C. E., and Harris, B. P. 2016. Chapter 17: Fisheries sea scallop, *Placopecten magellanicus*. *In Developments in Aquaculture and Fisheries Science*, pp. 869–905. Elsevier.
- St-Onge, P., Tremblay, R., and Sévigny, J.-M. 2015. Tracking larvae with molecular markers reveals high relatedness and early seasonal recruitment success in a partially spawning marine bivalve. *Oecologia*, 178: 733–746.
- Storey, J. D. 2002. A direct approach to false discovery rates. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Statistical Methodology)*, 64: 479–498.
- Technical note AN-161104.01. Arvidsson, S., Fartmann, B., Winkler, S., and Zimmermann, W. Efficient high-throughput SNP discovery and genotyping using normalised Genotyping-by-Sequencing (nGBS).
- The UniProt Consortium. 2019. UniProt: a worldwide hub of protein knowledge. *Nucleic Acids Research*, 47: D506–D515.
- Tremblay, A. M. J., and Sinclair, M. M. 1988. The vertical and horizontal distribution of sea scallop (*Placopecten magellanicus*) larvae in the Bay of Fundy in 1984 and 1985. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 8: 43–53.
- Tremblay, M., and Sinclair, M. 1990. Sea scallop larvae *Placopecten magellanicus* on Georges Bank: vertical distribution in relation to water column stratification and food. *Marine Ecology Progress Series*, 61: 1–15.
- Tremblay, M. J., and Sinclair, M. 1992. Planktonic sea scallop larvae (*Placopecten magellanicus*) in the Georges Bank Region: Broad-scale Distribution in Relation to Physical Oceanography. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49: 1597–1615.
- Van Wyngaarden, M., Snelgrove, P. V. R., DiBacco, C., Hamilton, L. C., Rodríguez-Ezpeleta, N., Jeffery, N. W., Stanley, R. R. E., and Bradbury, I. 2017. Identifying patterns of dispersal, connectivity and selection in the sea scallop, *Placopecten magellanicus*, using RADseq-derived SNPs. *Evolutionary Applications*, 10: 102–117.

- Van Wyngaarden, M., Snelgrove, P. V. R., DiBacco, C., Hamilton, L. C., Rodríguez-Ezpeleta, N., Zhan, L., Beiko, R. G., and Bradbury, I. 2018. Oceanographic variation influences spatial genomic structure in the sea scallop, *Placopecten magellanicus*. *Ecology and Evolution*, 8: 2824–2841.
- Vendrami, D. L. J., De Noia, M., Telesca, L., Handal, W., Charrier, G., Boudry, P., Eberhart-Phillips, L., and Hoffman, J. I. 2019. RAD sequencing sheds new light on the genetic structure and local adaptation of European scallops and resolves their demographic histories. *Scientific Reports*, 9 : 7455.
- Wall, M., Putschim, L., Schmidt, G. M., Jantzen, C., Khokiattiwong, S., and Richter, C. 2015. Large-amplitude internal waves benefit corals during thermal stress. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282: 20140650.
- Weir, B. S., and Cockerham, C. C. 1984. Estimating F-Statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, 38: 1358–1370.
- White, C., Selkoe, K. A., Watson, J., Siegel, D. A., Zacherl, D. C., and Toonen, R. J. 2010. Ocean currents help explain population genetic structure. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277: 1685–1694.
- Whitlock, M. C., and Lotterhos, K. E. 2015. Reliable detection of loci responsible for local adaptation: inference of a null model through trimming the distribution of F_{ST} . *The American Naturalist*, 186: S24–S36.
- Witbaard, R., Franken, R., and Visser, B. 1997. Growth of juvenile *Arctica islandica* under experimental conditions. *Helgoländer Meeresunter*, 51: 417–431.
- Woodson, C. B. 2018. The Fate and Impact of Internal Waves in Nearshore Ecosystems. *Annual Review of Marine Science*, 10: 421–441.

Supplementary Material



Supplementary Material Figure 1 :DAPC analysis density distribution on the first discriminant axis for both species *A. islandica* and *Placopecten magellanicus*.

Supplementary materials Table 1 : Table list of gene-protein association identified for outliers. Loci : Locus number with species prefix (AI : *Arctica islandica* and PL : *Placopecten magellanicus*). Database : Database against which outliers sequences were aligned. Hit accession : NCBI accession number Score : Blast score E-value : Blast e-value identity : Percentage of identity for the alignment. Notes : Additional information for gene-protein association

Loci	database	Hit Accession	Score	E-value	Identity	Notes
AI_33666_31	nr_Mollusca	AB231865.1	68,9	3,00E-10	78%	Non-CDS [CDS = zinc finger protein]
AI_33666_31	nr_Mollusca	KT934022.1	64,4	3,00E-09	85%	
AI_33666_31	nr_Mollusca	EU054059.1	61,7	4,00E-08	93%	centrosome associated RNA
AI_33666_31	nr_Mollusca	KU682285.1	59,9	1,00E-07	84%	
AI_33666_31	nr_Mollusca	JN196067.1	59,9	1,00E-07	80%	
AI_33666_31	nr_Mollusca	KU682299.1	59	1,00E-07	77%	
AI_33666_31	nr_Mollusca	KU682297.1	56,3	2,00E-06	83%	
AI_170758_0	nr_Mollusca	JX020105.1	65,3	3,00E-09	76%	
AI_170758_0	nr_Mollusca	XM_009055157.1	58,1	5,00E-07	73%	Histidine-rich glycoprotein
AI_170758_0	nr_Mollusca	XM_014915273.1	54,5	6,00E-06	73%	
AI_170758_0	nr_Mollusca	AY660592.1	53,6	6,00E-06	72%	Aspartic-acid rich shall matrix protein
AI_170758_0	nr_Mollusca	XR_002463325.1	52,7	2,00E-05	73%	
AI_170758_0	nr_Mollusca	XM_025236260.1	51,8	2,00E-05	83%	
AI_170758_0	nr_Mollusca	XM_021514742.1	51,8	2,00E-05	75%	
AI_170758_0	nr_Mollusca	JN232780.1	51,8	2,00E-05	73%	
AI_170758_0	nr_Mollusca	AB685319.1	50,9	7,00E-05	72%	Aspartic-acid rich shall matrix protein
AI_170758_0	nr_Mollusca	HQ650277.1	50,9	7,00E-05	73%	
AI_173887_14	nr_Mollusca	XM_009054904.1	52,7	2,00E-05	77%	Non-CDS [CDS with membrane bound function]
AI_173887_14	nr_Mollusca	XM_009050219.1	50,9	7,00E-05	76%	Non-CDS [CDS with oxidation-reduction activity]
AI_173887_14	nr_Mollusca	AC198067.1	50,9	7,00E-05	76%	
PL_568_15	nr_Mollusca	XM_021499937.1	49,1	3,00E-04	88%	Non-CDS [CDS = 39S ribosomal protein L43, mitochondrial-like]
PL_58041_42	nr_Mollusca	XM_021502896.1	59,9	1,00E-07	79%	Non-CDS [CDS probable peptidyl-alpha-hydroxyglycine]
PL_58041_42	nr_Mollusca	XM_021505903.1	46,4	9,00E-04	77%	
PL_154390_48	nr_Mollusca	KT037718.1	86	1,00E-15	82%	Non-CDS [CDS =Rho GTPase]
PL_154390_48	nr_Mollusca	XM_021510157.1	72,5	2,00E-11	85%	
PL_154390_48	nr_Mollusca	KT037726.1	72,5	2,00E-11	80%	
PL_154390_48	nr_Mollusca	EF148923.1	68	3,00E-10	84%	
PL_154390_48	nr_Mollusca	XM_021500741.1	65,3	3,00E-09	87%	
PL_154390_48	nr_Mollusca	XM_021501123.1	64,4	3,00E-09	78%	
PL_154390_48	nr_Mollusca	XM_021501122.1	64,4	3,00E-09	78%	
PL_154390_48	nr_Mollusca	XM_021501121.1	64,4	3,00E-09	78%	
PL_154390_48	nr_Mollusca	XM_021501120.1	64,4	3,00E-09	78%	
PL_154390_48	nr_Mollusca	XM_021501119.1	64,4	3,00E-09	78%	

Annexe 3

Compréhension de l'effet de l'ensemencement sur la diversité génétique
neutre sur une période de 40 ans.

Objectif

Ce projet s'inscrit dans le contexte d'absence de perte de diversité génétique (Morvezen *et al.*, 2016a) en présence d'ensemencement massif au sein du gisement de Rade de Brest (Fleury *et al.*, 2003). L'absence de perte de diversité génétique est d'autant plus surprenante que les coquilles d'écloseries présentent des richesses alléliques plus faibles, des variations de fréquences alléliques significatives et qu'elles semblent interagir au moment de la reproduction avec les coquilles naturelles (Morvezen *et al.*, 2016b). L'objectif de ce projet d'exploration est de comprendre à l'aide de simulations démo-génétique si il est théoriquement possible que l'ensemencement puisse influencer la diversité génétique neutre du gisement de Rade de Brest sur une très courte période de temps.

Matériel et Méthodes

Afin d'explorer si l'ensemencement peut avoir une influence sur la diversité génétique neutre du gisement de Rade de Brest, des simulations exploratoires démo-génétiques ont été mises en place avec le logiciel MetaPopGen (Andrello et Manel, 2015). Trois populations théoriques ont été simulées sur une période de 200 ans. Une population matérialisant l'extérieur de la Rade de Brest, une population simulant l'intérieur de la Rade de Brest et une population d'écloserie.

La population d'écloserie reçoit en moyenne 50 individus de la population de Rade de Brest représentant les géniteurs utilisés par l'écloserie. Ces géniteurs produisent un nombre de larves correspondant à environ 2/3 du nombre total de larves recrutées théoriquement au sein de la Rade de Brest dans le contexte des simulations. Un taux de mortalité de 100 % est imposée au sein de la population de l'écloserie afin de renouveler le stock de géniteurs chaque année. Les individus d'écloserie sont matures la première année pour permettre un seul évènement de reproduction. La contribution à la reproduction des recrues d'écloserie est supposée être identique à celles des coquilles naturelles.

Les populations intérieur et extérieur de Rade de Brest, ont initialement un nombre d'individus de 65219 correspondant aux estimations d'effectifs divisé par 1000 (cf Chapitre 1, Supplementary Material Table 3). Les fécondités sont de 70 nouvelles recrues produit par individu (cf Chapitre 1, Supplementary Material Table 4). La capacité du milieu correspond au nombre

d'individus présent dans la population. Enfin, les diversités génétique initiales sont homogènes entre tous les génotypes.

Différents flux de gènes sont testés entre les populations de la Rade de Brest et les populations à l'extérieur de la Rade de Brest pour comprendre l'influence de la connectivité génétique sur l'évolution de la diversité dans un contexte d'ensemencement. Plusieurs valeurs de flux de gènes sont testées : 0,05 ; 0,005 ; 0,0005 ; 0,00005 ; 0,000005 et 0 correspondant à la proportion de larves recrutant au sein du gisement de Rade de Brest issues de l'extérieur de la Rade.

Résultats

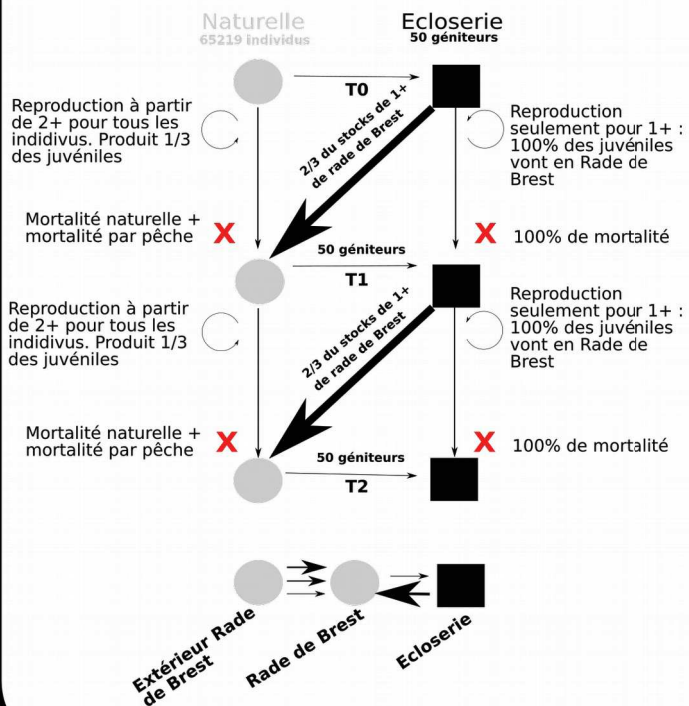
Les premiers résultats montrent une évolution de l'homozygotie en l'absence de flux de gène en 40 ans passant de 0.086 à 0.091. Cette évolution est plus importante sur une échelle de temps de 200 ans, allant de 0.086 à 0.117. Néanmoins l'augmentation de l'homozygotie est rapidement contrebalancée par la présence de flux de gènes venant de l'extérieur de la rade de Brest pour une proportion comprise entre 0.05 et 0.005 % de juvéniles issues de l'extérieur de la Rade de Brest.

Première conclusion

L'effet de l'écloserie bien que faible est existant. On constate une augmentation légère de l'homozygotie au cours des 40 premières années. L'influence des flux de gènes provenant de l'extérieur de la Rade de Brest viennent contrebalancer l'effet de l'écloserie pour un seuil très faible de larves total recrutant à un instant t dans le milieu.

Ces résultats ne sont que préliminaires et doivent être confirmés par des approches de modélisation plus réalistes prenant en compte, entre autre, les estimations de tailles efficaces au sein du gisement de Rade de Brest.

Matériel et Méthodes



Résultats

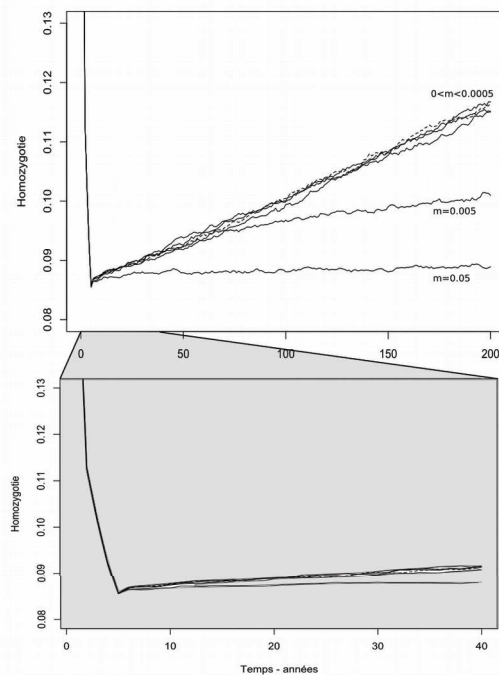


Figure 1: Evolution de l'homozygotie au cours du temps en présence d'ensemencement fort et de différents flux de gènes. m correspond à la proportion de juvéniles au sein de la Rade de Brest provenant de l'extérieur.

Bibliographie

- Albaina, N., Olsen, J. L., Couceiro, L., Ruiz, J. M., & Barreiro, R. 2012. Recent history of the European *Nassarius nitidus* (Gastropoda): phylogeographic evidence of glacial refugia and colonization pathways. *Marine Biology*, 159: 1871–1884.
- Alban, F., & Boncoeur, J. 2008. Sea-ranching in the Bay of Brest (France): technical change and institutional adaptation of a scallop fishery. *FAO Fisheries Technical Paper*, 504: 41.
- Andrello, M., & Manel, S. 2015. MetaPopGen: an R package to simulate population genetics in large size metapopulations. *Molecular Ecology Resources*, 15: 1153–1162.
- Andrews, K. R., Good, J. M., Miller, M. R., Luikart, G., & Hohenlohe, P. A. 2016. Harnessing the power of RADseq for ecological and evolutionary genomics. *Nature Reviews Genetics*, 17: 81–92.
- Antoine, L., Arzel, P., Laurec, A., & Morize, E. 1976. La croissance de la coquille Saint-Jacques (*Pecten maximus* L.) dans les divers gisements français. *Conseil International pour l'Exploration de la Mer*: 175: 8–19.
- Artigaud, S., Lavaud, R., Thébault, J., Jean, F., Strand, Ø., Strohmeier, T., Milan, M., & Pichereau, V. 2014a. Proteomic-based comparison between populations of the Great Scallop, *Pecten maximus*. *Journal of Proteomics*, 105: 164–173.
- Artigaud, S., Thorne, M. A. S., Richard, J., Lavaud, R., Jean, F., Flye-Sainte-Marie, J., Peck, L. S., Pichereau, V., & Clark, M. S. 2014. Deep sequencing of the mantle transcriptome of the great scallop *Pecten maximus*. *Marine Genomics*, 15: 3–4.
- Avise, J. C., Arnold, J., Ball, R. M., Bermingham, E., Lamb, T., Neigel, J. E., Reeb, C. A., & Saunders, N. C. 1987. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18: 489–522.
- Avise, J. C. 2009. Phylogeography: retrospect and prospect. *Journal of Biogeography*, 36: 3–15.
- Ayata, S.-D., Lazure, P., & Thiébaud, É. 2010. How does the connectivity between populations mediate range limits of marine invertebrates? A case study of larval dispersal between the Bay of Biscay and the English Channel (North-East Atlantic). *Progress in Oceanography*, 87: 18–36.
- Baird, R. H. 1958. On the swimming behaviour of escallops (*Pecten maximus* L.). *Journal of Molluscan Studies*, 33: 67–71.
- Ballard, J. W. O., & Kreitman, M. 1995. Is mitochondrial DNA a strictly neutral marker? *Trends in Ecology & Evolution*, 10: 485–488.
- Baltazar-Soares, M., Hinrichsen, H.-H., & Eizaguirre, C. 2018. Integrating population genomics and biophysical models towards evolutionary-based fisheries management. *ICES Journal of Marine Science*, 75: 1245–1257.
- Barrio, A. M., Lamichhaney, S., Fan, G., Rafati, N., Pettersson, M., Zhang, H., Dainat, J., Ekman, D., Höppner, M., Jern, P., Martin, M., Nystedt, B., Liu, X., Chen, W., Liang, X., Shi, C., Fu, Y., Ma, K., Zhan, X., Feng, C., Gustafson, U., Rubin, C.-J., Almen, M. S., Blass, M., Casini, M., Folkvord, A., Laikre, L., Ryman, N., Lee, S. M.-Y., Xu, X., & Andersson, L. 2016. The genetic basis for ecological adaptation of the Atlantic herring revealed by genome sequencing. *eLife*, 5.
- Beaumont, A. R., & Barnes, D. A. 1992. Aspects of veliger larval growth and byssus drifting of the spat of *Pecten maximus* and *Aequipecten (Chlamys) opercularis*. *ICES Journal of Marine Science*, 49: 417–423.
- Beaumont, A. R., Morvan, C., Huelvan, S., Lucas, A., & Ansell, A. D. 1993. Genetics of indigenous and transplanted populations of *Pecten maximus*: no evidence for the existence of separate stocks. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 169: 77–88.

- Beaumont, A., & Gjedrem, T. 2007. Scallops - *Pecten maximus* and *P. jacobaeus*. Genetic impact of aquaculture activities on native populations. Genimpact final scientific report. (EU contract RICA-CT-2005-022802): 83-90.
- Begg, G. A., & Waldman, J. R. 1999. An holistic approach to fish stock identification. *Fisheries Research*, 43: 35–44.
- Bernatchez, L., & Wilson, C. C. 1998. Comparative phylogeography of Nearctic and Palearctic fishes. *Molecular Ecology*, 7: 431–452.
- Bernatchez, L., Wellenreuther, M., Araneda, C., Ashton, D. T., Barth, J. M. I., Beacham, T. D., Maes, G. E., Martinsohn, J. T., Miller, K. M., Naish, K. A., Ovenden, J. R., Primmer, C. R., Suk, H. Y., Therkildsen, N. O., & Withler, R. E. 2017. Harnessing the power of genomics to secure the future of seafood. *Trends in Ecology & Evolution*, 32: 665–680.
- Béthoux, J. P. 1984. Paléo-hydrologie de la Méditerranée au cours des derniers 20 000 ans. *Oceanologica Acta*, 7: 43–48.
- Bierne, N., Roze, D., & Welch, J. J. 2013. Pervasive selection or is it...? why are F_{ST} outliers sometimes so frequent? *Molecular Ecology*, 22: 2061–2064.
- Bonhomme, M., Chevalet, C., Servin, B., Boitard, S., Abdallah, J., Blott, S., & SanCristobal, M. 2010. Detecting selection in population trees: the Lewontin and Krakauer test extended. *Genetics*, 186: 241–262.
- Böse, M., Lüthgens, C., Lee, J. R., & Rose, J. 2012. Quaternary glaciations of northern Europe. *Quaternary Science Reviews*, 44: 1–25.
- Boumaza, M. 2019. Caractérisation spatiale de la variabilité de croissance au sein des gisements de *Pecten maximus* en Manche et Mer d'Iroise. Master 2 Sciences Biologiques Marines, Institut Universitaire Européen de la Mer. Université de Bretagne Occidentale : 23p.
- Brand, A. R. 2006. Chapter 12 Scallop ecology: Distributions and behaviour. *In Developments in Aquaculture and Fisheries Science*, pp. 651–744. Elsevier.
- Brommer, J. E. 2011. Whither Pst? The approximation of Qst by Pst in evolutionary and conservation biology: Whither Pst? *Journal of Evolutionary Biology*, 24: 1160–1168.
- Brooks, A. J., Bradley, S. L., Edwards, R. J., & Goodwyn, N. 2011. The palaeogeography of Northwest Europe during the last 20,000 years. *Journal of Maps*, 7: 573–587.
- Buestel, D., Dao, J.-C., & Lemarie, G., 1979. Collection of pectinid spat in Brittany. Rapport et Procès-Verbaux des Réunions. Conseil International pour l'Exploration de la Mer, 175 : 80–84.
- Buestel, D., Gerard, A., & Guenole, A. 1987. Croissance de différents lots de coquilles Saint-Jacques *Pecten maximus* en culture sur les fond dans la rade de Brest. *Haliotis*, 16: 463–477.
- Cadrin, S. X., Karr, L. A., & Mariani, S. 2014. Stock identification methods. *In Stock Identification Methods*, pp. 1–5. Elsevier.
- Charrier, G., Morvezen, R., Calves, I., & Laroche, J. 2012. Development of new microsatellite markers derived from expressed sequence tags for the great scallop (*Pecten maximus*). *Conservation Genetics Resources*, 4: 931–934.
- Chauvaud, L., Thouzeau, G., & Paulet, Y.-M. 1998. Effects of environmental factors on the daily growth rate of *Pecten maximus* juveniles in the Bay of Brest (France). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 227: 83–111.
- Chauvaud, L., Patry, Y., Jolivet, A., Cam, E., Le Goff, C., Strand, Ø., Charrier, G., Thébault, J., Lazure, P., Gotthard, K., & Clavier, J. 2012. Variation in size and growth of the great scallop *Pecten maximus* along a latitudinal gradient. *PLoS ONE*, 7: e37717.
- Cheng, J., Wang, J., Wang, S., Li, R., Ning, X., Xing, Q., Ma, X., Zhang, L., Wang, S., Hu, X., & Bao, Z. 2016. Characterization of the TRAF3IP1 gene in Yesso scallop (*Platinopecten*

- yessoensis*) and its expression in response to bacterial change. *Genes & genetic systems*: 16–00019.
- Chevolot, M., Hoarau, G., Rijnsdorp, A. D., Stam, W. T., & Olsen, J. L. 2006. Phylogeography and population structure of thornback rays (*Raja clavata* L., Rajidae): Phylogeography of thornback rays. *Molecular Ecology*, 15: 3693–3705.
- Cochard, J. C., & Devauchelle, N. 1993. Spawning, fecundity and larval survival and growth in relation to controlled conditioning in native and transplanted populations of *Pecten maximus* (L.): evidence for the existence of separate stocks. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 169: 41–56.
- Conover, D. O., Clarke, L. M., Munch, S. B., & Wagner, G. N. 2006. Spatial and temporal scales of adaptive divergence in marine fishes and the implications for conservation. *Journal of Fish Biology*, 69: 21–47.
- Coscia, I., Wilmes, S. B., Ironside, J. E., Goward-Brown, A., O’Dea, E., Malham, S. K., McDevitt, A. D., Robins, P. E. 2019. Fine-scale seascape genomics of an exploited marine species, the common cockle, using a multi-modelling approach. *BioRxiv*.
- Couceiro, L., Robuchon, M., Destombe, C., & Valero, M. 2013. Management and conservation of the kelp species *Laminaria digitata* : using genetic tools to explore the potential exporting role of the MPA “ *Parc naturel marin d’Iroise* ”. *Aquatic Living Resources*, 26: 197–205.
- Cragg, S. M. 1980. Swimming behaviour of the larvae of *Pecten maximus* (L.) (Bivalvia). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 60: 551–564.
- Crawford, D. L., & Oleksiak, M. F. 2016. Ecological population genomics in the marine environment. *Briefings in Functional Genomics*, 15: 342–351.
- Cummings, V. J., Pridmore, R. D., Thrush, S. F., & Hewitt, J. E. 1993. Emergence and floating behaviours of post-settlement juveniles of *Macomona liliana* (Bivalvia: Tellinacea). *Marine Behaviour and Physiology*, 24: 25–32.
- Dannewitz, J., Maes, G. E., Johansson, L., Wickstrom, H., Volckaert, F. A. M., & Jarvi, T. 2005. Panmixia in the European eel: a matter of time... *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272: 1129–1137.
- DeFaveri, J., & Merilä, J. 2013. Evidence for adaptive phenotypic differentiation in Baltic Sea sticklebacks. *Journal of Evolutionary Biology*, 26: 1700–1715.
- Duncan, P. F., Brand, A. R., Strand, Ø., & Foucher, E. 2016. The european scallop fisheries for *Pecten maximus*, *Aequipecten opercularis*, *Chlamys islandica*, and *Mimachlamys varia*. *In* *Developments in Aquaculture and Fisheries Science*, pp. 781–858. Elsevier.
- Ehlers, J., & Gibbard, P. L. 2007. The extent and chronology of Cenozoic global glaciation. *Quaternary International*, 164: 6–20.
- Elliott, E. M., & Holden, J. 2017. *UK Sea Fisheries Statistics 2017*: 174.
- Elshire, R. J., Glaubitz, J. C., Sun, Q., Poland, J. A., Kawamoto, K., Buckler, E. S., & Mitchell, S. E. 2011. A robust, simple genotyping-by-sequencing (GBS) approach for high diversity species. *PLoS ONE*, 6: e19379.
- Estoup, A., Rousset, F., Michalakis, Y., Cornuet, J.-M., Adriamanga, M., & Guyomard, R. 1998. Comparative analysis of microsatellite and allozyme markers: a case study investigating microgeographic differentiation in brown trout (*Salmo trutta*). *Molecular Ecology*, 7: 339–353.
- Faure, L. 1956. La coquille Saint-Jacques (*Pecten maximus* L.) de la rade de Brest. *Revue des travaux de l’institut des pêches maritimes*, 20: 119–131.
- Feder, J. L., Egan, S. P., & Nosil, P. 2012. The genomics of speciation-with-gene-flow. *Trends in Genetics*, 28: 342–350.

- Fifas, S., & Caroff, N. 2016. Gisement de coquilles Saint-Jacques de la Baie de Saint-Brieuc. Campagne 2016 d'évaluation directe (1-5/09, 7-10/09).
- Fleury, P.-G., Carval, J.-P., Muzellec, M.-L., Gérard, A., Barret, J., Cochard, J.-C., & Dao, J.-C. 2003. 1983-2002 : The 20-year development of the King scallop (*Pecten maximus*) sea-farming industry in the bay of Brest (France) :historical record, results, prospect. In p. 2. St-Petersburg (Floride, U.S.A).
- Foucher, E., & Fifas, S. 2015. Les campagnes d'évaluation des stocks de coquilles Saint-Jacques menées par l'Ifremer : de l'expertise halieutique à la recherche. http://www.ifremer.fr/umsflotte-data/jour_flottecotiere/presentations/j1/pm/19_Fifas2015_campagnesCSJ.pdf.
- Foucher, E., & Quinquis, J. 2017. COMOR 47 cruise,Thalia R/V. Sismar. <http://campagnes.flotteoceanographique.fr/campagnes/17007200/>
- Gaffney, P. M. 2006. The role of genetics in shellfish restoration. Aquatic Living Resources, 19: 277–282.
- Gagnaire, P.-A., Broquet, T., Aurelle, D., Viard, F., Souissi, A., Bonhomme, F., Arnaud-Haond, S., & Bierne, N. 2015. Using neutral, selected, and hitchhiker loci to assess connectivity of marine populations in the genomic era. Evolutionary Applications, 8: 769–786.
- Gilk, S. E., Wang, I. A., Hoover, C. L., Smoker, W. W., Taylor, S. G., Gray, A. K., & Gharrett, A. J. 2004. Outbreeding depression in hybrids between spatially separated pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha*, populations: marine survival, homing ability, and variability in family size. Environmental Biology of Fishes, 69: 287–297.
- Grant, W. S. 2012. Understanding the adaptive consequences of hatchery-wild interactions in Alaska salmon. Environmental Biology of Fishes, 94: 325–342.
- Haasl, R. J., & Payseur, B. A. 2011. Multi-locus inference of population structure: a comparison between single nucleotide polymorphisms and microsatellites. Heredity, 106: 158–171.
- Handal, W. 2015. Etude phylogéographique des populations de coquilles Saint-Jacques (*Pecten maximus* et *Pecten jacobaeus*). Master 1 Sciences Biologiques Marines, Institut Universitaire Européen de la Mer. Université de Bretagne Occidentale : 20p.
- Hauser, L., & Carvalho, G. R. 2008. Paradigm shifts in marine fisheries genetics: ugly hypotheses slain by beautiful facts. Fish and Fisheries, 9: 333–362.
- Heath, M. R., Culling, M. A., Crozier, W. W., Fox, C. J., Gurney, W. S. C., Hutchinson, W. F., Nielsen, E. E., O'Sullivan, M., Preedy, K. F., Righton, A., Speirs, D. C., Taylor, M. I., Wright, P. J., & Carvalho, G. R. 2014. Combination of genetics and spatial modelling highlights the sensitivity of cod (*Gadus morhua*) population diversity in the North Sea to distributions of fishing. ICES Journal of Marine Science, 71: 794–807.
- Hedgecock, D., & Pudovkin, A. I. 2011. Sweepstakes reproductive success in highly fecund marine fish and shellfish: a review and commentary. Bulletin of Marine Science, 87: 971–1002.
- Hedrick, P. W. 2005. A standardized genetic differentiation measure. Evolution, 59: 1633–1638.
- Heino, M., Baulier, L., Boukal, D. S., Ernande, B., Johnston, F. D., Mollet, F. M., Pardoe, H., Therkildsen, N. O., Uusi-Heikkilä, S., Vainikka, A., Arlinghaus, R., Dankel, D. J., Dunlop, E. S., Eikeset, A. M., Engelhard, G. H., Jørgensen, C., Laugen, A. T., Matsumara, S., Nusslé, S., Urbach, D., Whitlock, R., Rijnsdorp, A. D., & Dieckmann, U. 2013. Can fisheries-induced evolution shift reference points for fisheries management? ICES Journal of Marine Science, 70: 707–721.
- Heller, R., & Siegismund, H. R. 2009. Relationship between three measures of genetic differentiation G_{ST} , D_{EST} and G'_{ST} : how wrong have we been? Molecular Ecology, 18: 2080–2083.

- Hemmer-Hansen, J., Nielsen, E. E., Frydenberg, J., & Loeschcke, V. 2007. Adaptive divergence in a high gene flow environment: Hsc70 variation in the European flounder (*Platichthys flesus* L.). *Heredity*, 99: 592–600.
- Hemmer-Hansen, J., Therkildsen, N. O., Meldrup, D., & Nielsen, E. E. 2014. Conserving marine biodiversity: insights from life-history trait candidate genes in Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Conservation Genetics*, 15: 213–228.
- Hewitt, G. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, 405: 907–913.
- Hickerson, M. J., Carstens, B. C., Cavender-Bares, J., Crandall, K. A., Graham, C. H., Johnson, J. B., Rissler, L., Victoriano, P. F., & Yoder, A. D. 2010. Phylogeography's past, present, and future: 10 years after Avise, 2000. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 54: 291–301.
- Hoarau, G., Coyer, J. A., Veldsink, J. H., Stam, W. T., & Olsen, J. L. 2007. Glacial refugia and recolonization pathways in the brown seaweed *Fucus serratus*. *Molecular Ecology*, 16: 3606–3616.
- Hodel, R. G. J., Segovia-Salcedo, M. C., Landis, J. B., Crawl, A. A., Sun, M., Liu, X., Gitzendanner, M. A., Douglas, N. A., Germain-Aubrey, C. C., Chen, S., Soltis, D. E., & Soltis, P. S. 2016. The report of my death was an exaggeration: A review for researchers using microsatellites in the 21st century. *Applications in Plant Sciences*, 4: 1600025.
- Hoffman, J. I., Clarke, A., Clark, M. S., Fretwell, P., & Peck, L. S. 2012. Unexpected fine-scale population structure in a broadcast-spawning antarctic marine mollusc. *PLoS ONE*, 7: e32415.
- Hoffman, J. I., Clarke, A., Clark, M. S., & Peck, L. S. 2013. Hierarchical population genetic structure in a direct developing antarctic marine invertebrate. *PLoS ONE*, 8: e63954.
- Hold, N., Murray, L. G., Hinz, H., Neill, S. P., Lass, S., Lo, M., & Kaiser, M. J. 2013a. Environmental drivers of small scale spatial variation in the reproductive schedule of a commercially important bivalve mollusc. *Marine Environmental Research*, 92: 144–153.
- Hold, N., Murray, L. G., Kaiser, M. J., Hinz, H., Beaumont, A. R., & Taylor, M. I. 2013b. Potential effects of stock enhancement with hatchery-reared seed on genetic diversity and effective population size. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 70: 330–338.
- Howarth, L. M., & Stewart, B. D. 2014. The dredge fishery for scallops in the United Kingdom (UK): effects on marine ecosystems and proposals for future management. Report to the Sustainable Inshore Fisheries Trust. *Marine Ecosystem Management*. 5. University of York.
- Hudson, R. R. 1990. Gene genealogies and the coalescent process. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, 7: 1–44.
- ICES/WGS. 2013. ICES WGScallop REPORT 2013, Report of the scallop assessment working group (WGScallop). International Council for the Exploration of the Sea - ICES, Galway, Ireland.
- ICES/WGS. 2017. ICES WGScallop REPORT 2017, Interim report of the scallop assessment working group (WGScallop). International Council for the Exploration of the Sea - ICES, Belfast, Northern Ireland, UK.
- Jegou, A.-M., & Salomon, J.-C. 1991. Hydrodynamisme côtère: couplage imagerie thermique satellitaire-modèles numériques. Application à la Manche. *Oceanologica Acta*, sp: 55–62.
- Joël, V., Spyros, F., & Eric, F. 2001. Les campagnes d'évaluation du stock de coquilles Saint-Jacques en Manche orientale : méthodologie et estimation des indices d'abondance: 40.
- Jolivet, A., Asplin, L., Strand, Ø., Thébault, J., & Chauvaud, L. 2015. Coastal upwelling in Norway recorded in Great Scallop shells: Upwelling recorded in Scallop shells. *Limnology and Oceanography*, 60: 1265–1275.
- Jolly, M. T., Viard, F., Gentil, F., Thiébaud, E., & Jolivet, D. 2006. Comparative phylogeography of two coastal polychaete tubeworms in the Northeast Atlantic supports shared history and

- vicariant events: comparative phylogeography of coastal tubeworms. *Molecular Ecology*, 15: 1841–1855.
- Jolly, M. T., Guyard, P., Ellien, C., Gentil, F., Viard, F., Thiébaud, E., & Jollivet, D. 2009. Population genetics and hydrodynamic modeling of larval dispersal dissociate contemporary patterns of connectivity from historical expansion into European shelf seas in the polychaete *Pectinaria koreni*. *Limnology and Oceanography*, 54: 2089–2106.
- Jost, L. 2008. Gst and its relatives do not measure differentiation. *Molecular Ecology*, 17: 4015–4026.
- Kaartveldt, S., Aksnes, D., & Egge, J. 1987. Effect of light on the vertical distribution of *Pecten maximus* larvae. *Marine Ecology Progress Series*, 40: 195–197.
- Kaiser, M. J., Blyth-Skyrme, R. E., Hart, P. J., Edwards-Jones, G., & Palmer, D. 2007. Evidence for greater reproductive output per unit area in areas protected from fishing. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 64: 1284–1289.
- Kalinowski, S. T. 2002. How many alleles per locus should be used to estimate genetic distances? *Heredity*, 88: 62–65.
- Kapuscinski, A. R., & Lawrence D. J. 1987. Genetic guidelines for fisheries management. Duluth, Minnesota: Minnesota Sea Grant, University of Minnesota. No. 17.
- Karlsen, B. O., Klingan, K., Emblem, Å., Jørgensen, T. E., Jueterbock, A., Furmanek, T., Hoarau, G., Johansen, S. D., Nordeide, J. T., & Moum, T. 2013. Genomic divergence between the migratory and stationary ecotypes of Atlantic cod. *Molecular Ecology*, 22: 5098–5111.
- Kawecki, T. J., & Ebert, D. 2004. Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters*, 7: 1225–1241.
- Kellow, E., Magudia, R., & Bartlett, G. 2015. Second Channel scallop management workshop: GAP2 and North Western Waters advisory Council (NWWAC). Port en Bessin, France. http://gap2.eu/gap2wordpress/wp-content/uploads/2015/06/GAP2-Report_2nd-Channel-Scallop-WorkshopFINAL.pdf.
- Kettle, A. J., Morales-Muñiz, A., Roselló-Izquierdo, E., Heinrich, D., & Vøllestad, L. A. 2011. Refugia of marine fish in the northeast Atlantic during the last glacial maximum: concordant assessment from archaeozoology and palaeotemperature reconstructions. *Climate of the Past*, 7: 181–201.
- Kingman, J. F. C. 1982. The coalescent. *Stochastic processes and their applications*, 13: 235–248.
- Kirkpatrick, M. 2010. How and why chromosome inversions evolve. *PLoS Biology*, 8: e1000501.
- Kirubakaran, T. G., Grove, H., Kent, M. P., Sandve, S. R., Baranski, M., Nome, T., De Rosa, M. C., Righino, B., Johansen, T., Ottera, H., Sonesson, A., Lien, S., & Andersen, O. 2016. Two adjacent inversions maintain genomic differentiation between migratory and stationary ecotypes of Atlantic cod. *Molecular Ecology*, 25: 2130–2143.
- Knutsen, H., Olsen, E. M., Jorde, P. E., Espeland, S. H., André, C., & Stenseth, N. C. 2011. Are low but statistically significant levels of genetic differentiation in marine fishes ‘biologically meaningful’? A case study of coastal Atlantic cod. *Molecular Ecology*, 20: 768–783.
- Korneliussen, T. S., Albrechtsen, A., & Nielsen, R. 2014. ANGSD: Analysis of Next Generation Sequencing Data. *BMC Bioinformatics*, 15 : 356.
- Krakau, M., Jacobsen, S., Jensen, K. T., & Reise, K. 2012. The cockle *Cerastoderma edule* at Northeast Atlantic shores: genetic signatures of glacial refugia. *Marine Biology*, 159: 221–230.
- Krijgsman, W., Hilgen, F. J., Raffi, I., Sierro, F. J., & Wilson, D. S. 1999. Chronology, causes and progression of the Messinian salinity crisis. *Nature*, 400: 652–655.
- Lagadeuc, Y. 1992. Transport larvaire en Manche. Exemple de *Pectinaria koreni* (Malmgen), annélide polychète, en baie de Seine. *Oceanologica Acta*, 15: 383–395.

- Lambeck, K. 1995. Late Devensian and Holocene shorelines of the British Isles and North Sea from models of glacio-hydro-isostatic rebound. *Journal of the Geological Society*, 152: 437–448.
- Lambeck, K., Rouby, H., Purcell, A., Sun, Y., & Sambridge, M. 2014. Sea level and global ice volumes from the Last Glacial Maximum to the Holocene. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111: 15296–15303.
- Lefebvre, G. 2017. Etude de la croissance et de la structure génétique de *Pecten maximus* en Manche. Master 1 Sciences Biologiques Marines, Institut Universitaire Européen de la Mer. Université de Bretagne Occidentale : 32p.
- Le Goff, C., Lavaud, R., Cugier, P., Jean, F., Flye-Sainte-Marie, J., Foucher, E., Desroy, N., Fifas, S., & Foveau, A. 2017. A coupled biophysical model for the distribution of the great scallop *Pecten maximus* in the English Channel. *Journal of Marine Systems*, 167: 55–67.
- Leinonen, T., Cano, J. M., MäKinen, H., & Merilä, J. 2006. Contrasting patterns of body shape and neutral genetic divergence in marine and lake populations of threespine sticklebacks. *Journal of Evolutionary Biology*, 19: 1803–1812.
- Le Pennec, M. 2003. The pelagic life of the pectinid *Pecten maximus*—a review. *ICES Journal of Marine Science*, 60: 211–223.
- Lenormand, T. 2002. Gene flow and the limits to natural selection. *Trends in Ecology & Evolution*, 17: 183–189.
- Les filières pêche et aquaculture Bilan 217. 2018. Données et bilans de FranceAgrimer.
- Lesur-Irichabeau, G., Guyader, O., Cochard, M.-L., Foucher, E., & Fifas, S. 2014. Management systems of French scallop fisheries in the Channel: from access regulation to resources conservation: 1.
- Lesur-Irichabeau, G., Guyader, O., Frésard, M., Leroy, C., Latouche, K., & Le Grel, L. 2016. Information on sellers and buyers characteristics: added value to explain price formation at primary fish markets in managed French scallop fisheries. *Applied Economics*, 48: 2078–2092.
- Limborg, M. T., Helyar, S. J., De Bruyn, M., Taylor, M. I., Nielsen, E. E., Ogden, R., Carvalho, G. R., Consortium, FPT, & Bekkevold, D. 2012. Environmental selection on transcriptome-derived SNPs in a high gene flow marine fish, the Atlantic herring (*Clupea harengus*) *Molecular Ecology*, 21: 3686–3703.
- Lorrain, A. 2002. Utilisation de la coquille Saint-Jacques comme traceur environnemental: approches biologiques et biogéochimique. Thèse de doctorat de l'Université de Bretagne Occidentale: 332p.
- Lorrain, A., Paulet, Y.-M., Chauvaud, L., Savoye, N., Nézan, E., & Guérin, L. 2000. Growth anomalies in *Pecten maximus* from coastal waters (Bay of Brest, France): relationship with diatom blooms. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, 80: 667–673.
- Lotterhos, K. E., & Whitlock, M. C. 2014. Evaluation of demographic history and neutral parameterization on the performance of F_{ST} outlier tests. *Molecular Ecology*, 23: 2178–2192.
- Lowe, W. H., & Allendorf, F. W. 2010. What can genetics tell us about population connectivity? *Molecular Ecology*, 19: 3038–3051.
- Lubet, P., Devauchelle, N., Muzellec, M. L., Paulet, Y. M., & Dao, J. C. 1995. Reproduction of *Pecten maximus* from different fisheries areas: Rade de Brest, Baie de Saint-Brieuc, Baie de Seine. *Actes des colloques-IFREMER*: 157-157.
- Lundquist, C. J., Pilditch, C. A., & Cummings, V. J. 2004. Behaviour controls post-settlement dispersal by the juvenile bivalves *Austrovenus stutchburyi* and *Macomona liliana*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 306: 51–74.
- Luu, K., Bazin, E., & Blum, M. G. B. 2017. *pcadapt*: an R package to perform genome scans for selection based on principal component analysis. *Molecular Ecology Resources*, 17: 67–77.

- Mackie, L. A., & Ansell, A. D. 1993. Differences in reproductive ecology in natural and transplanted populations of *Pecten maximus*: evidence for the existence of separate stocks. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 169: 57–75.
- Maggs, C. A., Castilho, R., Foltz, D., Henzler, C., Jolly, M. T., Kelly, J., Olsen, J., Perez, K. E., Stam, W., Väinölä, R., Viard, F., & Wares, J. 2008. Evaluating signatures of glacial refugia for North Atlantic benthic marine taxa. *Ecology*, 89: S108–S122.
- Mariani, S., Peijnenburg, K., & Weetman, D. 2012. Independence of neutral and adaptive divergence in a low dispersal marine mollusc. *Marine Ecology Progress Series*, 446: 173–187.
- Mariette, S., Le Corre, V., Austerlitz, F., & Kremer, R. 2002. Sampling within the genome for measuring within-population diversity: trade-offs between markers. *Molecular Ecology*, 11: 1145–1156.
- Mason, J. 1957. The age and growth of the scallop, *Pecten maximus* (L.), in Manx waters. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 36: 473–492.
- Mattei, N., & Pellizzato, M. 1996. A population study on three stocks of a commercial Adriatic pectinid (*Pecten jacobaeus*). *Fisheries Research*, 26: 49–65.
- McInerney, C. E., Allcock, A. L., Johnson, M. P., Bailie, D. A., & Prodöhl, P. A. 2011. Comparative genomic analysis reveals species-dependent complexities that explain difficulties with microsatellite marker development in molluscs. *Heredity*, 106: 78–87.
- Meirmans, P. G., & Hedrick, P. W. 2011. Assessing population structure: F_{ST} and related measures. *Molecular Ecology Resources*, 11: 5–18.
- Ménesguen, A., & Gohin, F. 2006. Observation and modelling of natural retention structures in the English Channel. *Journal of Marine Systems*, 63: 244–256.
- Merila, J. 1997. Quantitative trait and allozyme divergence in the Greenfinch (*Carduelis chloris*, Aves: Fringillidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 61: 243–266.
- Merilä, J., & Crnokrak, P. 2001. Comparison of genetic differentiation at marker loci and quantitative traits. *Journal of Evolutionary Biology*, 14: 892–903.
- Merilä, J., & Hendry, A. P. 2014. Climate change, adaptation, and phenotypic plasticity: the problem and the evidence. *Evolutionary Applications*, 7: 1–14.
- Milano, I., Babbucci, M., Cariani, A., Atanassova, M., Bekkevold, D., Carvalho, G. R., Espiñeira, M., Fiorentino, F., Garofalo, G., Geffen, A. J., Hansen, J. H., Helyar, S. J., Nielsen, E. E., Ogden, R., Patarnello, T., Stagoni, M., Consortium, F., Tinti, F., & Bargelloni, L. 2014. Outlier SNP markers reveal fine-scale genetic structuring across European hake populations (*Merluccius merluccius*). *Molecular Ecology*, 23: 118–135.
- Mills, L. S., & Allendorf, F. W. 1996. The one-migrant-per-generation rule in conservation and management. *Conservation Biology*, 10: 1509–1518.
- Minchin, D., & Mathers, N. F. 1982. The scallop, *Pecten maximus*(L.), in Killary Harbour. *Irish Fisheries Investigations Series B*: 13.
- Mitchell-Olds, T., Willis, J. H., & Goldstein, D. B. 2007. Which evolutionary processes influence natural genetic variation for phenotypic traits? *Nature Reviews Genetics*, 8: 845–856.
- Morin, P. A., Luikart, G., Wayne, R. K., & the SNP workshop group. 2004. SNPs in ecology, evolution and conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 19: 208–216.
- Morvezen, R., Charrier, G., Boudry, P., Chauvaud, L., Breton, F., Strand, Ø., & Laroche, J. 2016a. Genetic structure of a commercially exploited bivalve, the great scallop *Pecten maximus*, along the European coasts. *Conservation Genetics*, 17: 57–67.
- Morvezen, R. 2016. Diversité génétique et phénotypique des populations naturelles ouensemencées de coquille Saint-Jacques *Pecten maximus*. Thèse de doctorat de l'Université de Bretagne Occidentale : 177p.

- Morvezen, R., Boudry, P., Laroche, J., & Charrier, G. 2016b. Stock enhancement or sea ranching? Insights from monitoring the genetic diversity, relatedness and effective population size in a seeded great scallop population (*Pecten maximus*). *Heredity*, 117: 142–148.
- Muller, H., Blanke, B., Dumas, F., & Mariette, V. 2010. Identification of typical scenarios for the surface Lagrangian residual circulation in the Iroise Sea. *Journal of Geophysical Research*, 115.
- Naish, K. A., Taylor, J. E., Levin, P. S., Quinn, T. P., Winton, J. R., Huppert, D., & Hilborn, R. 2007. An evaluation of the effects of conservation and fishery enhancement hatcheries on wild populations of salmon. *In Advances in Marine Biology*, pp. 61–194. Elsevier.
- Neff, B. D., Garner, S. R., & Pitcher, T. E. 2011. Conservation and enhancement of wild fish populations: preserving genetic quality versus genetic diversity. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 68: 1139–1154.
- Nei, M. 1973. Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 70: 3321–3323.
- Nei, M., Maruyama, T., & Chakraborty, R. 1975. The bottleneck effect and genetic variability in populations. *Evolution*, 29: 1–10.
- Nei, M., & Chakravarti, A. 1977. Drift variance of F_{st} and G_{st} statistics obtained from a finite number of isolated populations. *Theoretical population biology*, 11 ; 307-235.
- Nicolle, A., Dumas, F., Foveau, A., Foucher, E., & Thiébaud, E. 2013. Modelling larval dispersal of the king scallop (*Pecten maximus*) in the English Channel: examples from the bay of Saint-Brieuc and the bay of Seine. *Ocean Dynamics*, 63: 661–678.
- Nicolle, A., Moitié, R., Ogor, J., Dumas, F., Foveau, A., Foucher, E., & Thiébaud, E. 2016. Modelling larval dispersal of *Pecten maximus* in the English Channel: a tool for the spatial management of the stocks. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil: fsw207*.
- Nordeide, J., Johansen, S., Jørgensen, T., Karlsen, B., & Moum, T. 2011. Population connectivity among migratory and stationary cod *Gadus morhua* in the Northeast Atlantic—A review of 80 years of study. *Marine Ecology Progress Series*, 435: 269–283.
- Norkko, A., Cummings, V., Thrush, S., Hewitt, J., & Hume, T. 2001. Local dispersal of juvenile bivalves: implications for sandflat ecology. *Marine Ecology Progress Series*, 212: 131–144.
- Normand, G. 1952. La coquille Saint-Jacques en rade de Brest. *Annales de Bretagne*, 59: 284–286.
- Orsini, L., Vanoverbeke, J., Swillen, I., Mergeay, J., & De Meester, L. 2013. Drivers of population genetic differentiation in the wild: isolation by dispersal limitation, isolation by adaptation and isolation by colonization. *Molecular Ecology*, 22: 5983–5999.
- Patry, Y. 2005. Comparaison d’une approche génétique (ADNmt) et d’une approche phénotypique (croissance, morphologie) de *Pecten maximus* le long de son aire de répartition. Master 1 Sciences Biologiques Marines, Institut Universitaire Européen de la Mer. Université de Bretagne Occidentale : 46p.
- Paulet, Y.-M., Bekhardra, F., Devauchelle, N., Donval, A., & Dorange, G. 1997. Seasonal cycles, reproduction and oocyte quality *Pecten maximus* from the bay of Brest. *Annales de l’institut Océanographique*, 73: 101–112.
- Paulet, Y. M., Lucas, A., & Gerard, A. 1988. Reproduction and larval development in two *Pecten maximus* (L.) populations from Brittany. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 119: 145–156.
- Paulet, Y.-M., & Boucher, J. 1991. Is reproduction mainly regulated by temperature or photoperiod in *Pecten maximus*? *Invertebrate Reproduction & Development*, 19: 61–70.
- Pauletto, M., Milan, M., Moreira, R., Novoa, B., Figueras, A., Babbucci, M., Patarnello, T., & Bargelloni, L. 2014. Deep transcriptome sequencing of *Pecten maximus* hemocytes: A genomic resource for bivalve immunology. *Fish & Shellfish Immunology*, 37: 154–165.

- Pauly, D., & Munro, J. L. (1984). Once more on the comparison of growth in fish and invertebrates. *Fishbyte*, 2: 1–21.
- Pawson, M. G. 1995. Biogeographical identification of English Channel fish and shellfish stocks. Fisheries research technical report number 99, Ministry of agriculture, fisheries and food directorate of fisheries research: 72.
- Pilditch, C. A., Valanko, S., Norkko, J., & Norkko, A. 2015. Post-settlement dispersal: the neglected link in maintenance of soft-sediment biodiversity. *Biology Letters*, 11: 20140795–20140795.
- Pingree, R. D., & Griffiths, D. K. 1978. Tidal fronts on the shelf seas around the British Isles. *Journal of Geophysical Research*, 83: 4615–4622.
- Putman, A. I., & Carbone, I. 2014. Challenges in analysis and interpretation of microsatellite data for population genetic studies. *Ecology and Evolution*, 4: 4399–4428.
- Provan, J., Wattier, R. A., & Maggs, C. A. 2005. Phylogeographic analysis of the red seaweed *Palmaria palmata* reveals a Pleistocene marine glacial refugium in the English Channel. *Molecular Ecology*, 14: 793–803.
- Provan, J., & Bennett, K. 2008. Phylogeographic insights into cryptic glacial refugia. *Trends in Ecology & Evolution*, 23: 564–571.
- Pujol, B., Wilson, A. J., Ross, R. I. C., & Pannell, J. R. 2008. Are $Q_{ST} - F_{ST}$ comparisons for natural populations meaningful? *Molecular Ecology*, 17: 4782–4785.
- Putman, A. I., & Carbone, I. 2014. Challenges in analysis and interpretation of microsatellite data for population genetic studies. *Ecology and Evolution*, 4: 4399–4428.
- Raeymaekers, J. A. M., Van Houdt, J. K. J., Larmuseau, M. H. D., Geldof, S., & Volckaert, F. A. M. 2006. Divergent selection as revealed by PST and QTL-based F_{ST} in three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) populations along a coastal-inland gradient. *Molecular Ecology*, 16: 891–905.
- Reiss, H., Hoarau, G., Dickey-Collas, M., & Wolff, W. J. 2009. Genetic population structure of marine fish: mismatch between biological and fisheries management units. *Fish and Fisheries*, 10: 361–395.
- Reitzel, A. M., Herrera, S., Layden, M. J., Martindale, M. Q., & Shank, T. M. 2013. Going where traditional markers have not gone before: utility of and promise for RAD sequencing in marine invertebrate phylogeography and population genomics. *Molecular Ecology*, 22: 2953–2970.
- Ríos, C., Sanz, S., Saavedra, C., & Peña, J. B. 2002. Allozyme variation in populations of scallops, *Pecten jacobaeus* (L.) and *P. maximus* (L.) (Bivalvia: Pectinidae), across the Almeria–Oran front. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 267: 223–244.
- Roman, J., & Palumbi, S. R. 2004. A global invader at home: population structure of the green crab, *Carcinus maenas*, in Europe. *Molecular Ecology*, 13: 2891–2898.
- Rousset, F. 2004. Genetic structure and selection in subdivided populations. Princeton Univ, Press, Princeton.
- Russello, M. A., Kirk, S. L., Frazer, K. K., & Askey, P. J. 2012. Detection of outlier loci and their utility for fisheries management: Outlier loci for fisheries management. *Evolutionary Applications*, 5: 39–52.
- Ruzzante, D. E. 1998. A comparison of several measures of genetic distance and population structure with microsatellite data: bias and sampling variance. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55: 1–14.
- Ryman, N., & Laikre, L. 1991. Effects of supportive breeding on the genetically effective population size. *Conservation Biology*, 5: 325–329.
- Ryman, N., & Leimar, O. 2008. Effect of mutation on genetic differentiation among nonequilibrium populations. *Evolution*, 62: 2250–2259.

- Ryman, N., & Leimar, O. 2009. G_{ST} is still a useful measure of genetic differentiation - a comment on Jost's D . *Molecular Ecology*, 18: 2084–2087.
- Saavedra, C., & Peña, J. B. 2005. Nucleotide diversity and Pleistocene population expansion in Atlantic and Mediterranean scallops (*Pecten maximus* and *P. jacobaeus*) as revealed by the mitochondrial 16S ribosomal RNA gene. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 323: 138–150.
- Sanford, E., & Kelly, M. W. 2011. Local adaptation in marine invertebrates. *Annual Review of Marine Science*, 3: 509–535.
- Schlötterer, C. 2000. Evolutionary dynamics of microsatellite DNA. *Chromosoma*, 109: 365–371.
- Shanks, A. L., Grantham, B. A., & Carr, M. H. 2003. Propagule dispersal distance and the size and spacing of marine reserves. *Ecological Applications*, 13: 159–169.
- Sinclair-Waters, M., Bentzen, P., Morris, C. J., Ruzzante, D. E., Kent, M. P., Lien, S., & Bradbury, I. R. 2018. Genomic tools for management and conservation of Atlantic Cod in a coastal marine protected area. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 75 : 1915–1925.
- Slatkin, M. 1987. Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science*, 236: 787–792.
- Spitze, K. 1993. Population structure in *daphnia obtusa*: quantitative genetic and allozymic variation. *Genetics Selection Evolution*, 135: 367–374.
- Sturt, F., Garrow, D., & Bradley, S. 2013. New models of North West European Holocene palaeogeography and inundation. *Journal of Archaeological Science*, 40: 3963–3976.
- Svendsen, J. 2004. Late Quaternary ice sheet history of northern Eurasia. *Quaternary Science Reviews*, 23: 1229–1271.
- Szostek, C. L. 2015. Population characteristics and environmental interactions of the King Scallop fishery in the English Channel. Bangor University, 294p.
- Thouzeau, G., & Lehay, D. 1988. Variabilité spatio-temporelle de la distribution, de la croissance et de la survie des juvéniles de *Pecten maximus* (L.) issus des pontes 1985, en baie de Saint-Brieuc. *Oceanologica Acta*, 11: 267–283.
- Thouzeau, G., Chauvaud, L., Grall, J., & Guérin, L. 2000. Rôle des interactions biotiques sur le devenir du pré-recrutement et la croissance de *Pecten maximus* (L.) en rade de Brest. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences-Series III-Sciences de la Vie*, 323 : 815–825.
- Tigano, A., & Friesen, V. L. 2016. Genomics of local adaptation with gene flow. *Molecular Ecology*, 25: 2144–2164.
- Toucanne, S., Zaragosi, S., Bourillet, J.-F., Marieu, V., Cremer, M., Kageyama, M., Van Vliet-Lanoë, B., Eynaud, F., Turon, J.-L., & Gibbard, P. L. 2010. The first estimation of Fleuve Manche palaeoriver discharge during the last deglaciation: Evidence for Fennoscandian ice sheet meltwater flow in the English Channel ca 20–18ka ago. *Earth and Planetary Science Letters*, 290: 459–473.
- Vendrami, D. L. J., De Noia, M., Telesca, L., Handal, W., Charrier, G., Boudry, P., Eberhart-Phillips, L., & Hoffman, J. 2019. RAD sequencing sheds new light on the genetic structure and local adaptation of European scallops and resolves their demographic histories. *Scientific Reports*, 9.
- Wang, J. 2004. Application of the One-Migrant-per-Generation Rule to Conservation and Management. *Conservation Biology*, 18: 332–343.
- Waples, R. S. 1998. Separating the wheat from the chaff: patterns of genetic differentiation in high gene flow species. *Journal of Heredity*, 89: 438–450.

- Waples, R. S., & Gaggiotti, O. 2006. What is a population? An empirical evaluation of some genetic methods for identifying the number of gene pools and their degree of connectivity. *Molecular Ecology*, 15: 1419–1439.
- Waples, R. S., Punt, A. E., & Cope, J. M. 2008. Integrating genetic data into management of marine resources: how can we do it better? *Fish and Fisheries*, 9: 423–449.
- Ward, R. D. 2006. The importance of identifying spatial population structure in restocking and stock enhancement programmes. *Fisheries Research*, 80: 9–18.
- Wares, J. P. 2001. Intraspecific variation and geographic isolation in *Idotea balthica* (Isopoda:Valvifera). *Journal of crustacean biology*, 24: 1007–1013.
- Watts, P. C., Mallanaphy, P. J., Mccarthy, C., Beukers-Stewart, B. D., Mosley, M. W. J., Brand, A. R., & Saccheri, I. J. 2005. Polymorphic microsatellite loci isolated from the great scallop, *Pecten maximus* (Bivalvia: Pectinidae). *Molecular Ecology Notes*, 5: 902–904.
- Weir, B. S., & Cockerham, C. C. 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, 38: 1358–1370.
- Wellenreuther, M., & Bernatchez, L. 2018. Eco-evolutionary genomics of chromosomal inversions. *Trends in Ecology & Evolution*, 33: 427–440.
- Whitlock, M. C., & McCauley, D. E. 1998. Indirect measures of gene flow and migration: $F_{ST} \approx 1/(4Nm+1)$. *Heredity*, 82: 117–125.
- Whitlock, M. C. 2008. Evolutionary inference from Q_{ST} : Evolutionary inference from Q_{ST} . *Molecular Ecology*, 17: 1885–1896.
- Whitlock, M. C. 2011. G'_{ST} and D do not replace F_{ST} . *Molecular Ecology*, 20: 1083–1091.
- Whitlock, M. C., & Lotterhos, K. E. 2015. Reliable detection of loci responsible for local adaptation: inference of a null model through trimming the distribution of F_{ST} . *The American Naturalist*, 186: S24–S36.
- Wiehe, T. 1998. The effect of selective sweeps on the variance of the allele distribution of a linked multiallele locus: hitchhiking of microsatellites. *Theoretical Population Biology*, 53: 272–283.
- Wilding, C. S., Beaumont, A. R., & Ford, J. W. L. 1997. Mitochondrial DNA variation in the scallop. *Heredity*, 79: 178–189.
- Wilding, C. S., Beaumont, A. R., & Latchford, J. W. 1999. Are *Pecten maximus* and *Pecten jacobaeus* different species? *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*: 79 : 949–952.
- Wildish, D. J., Kristmanson, D. D., Hoar, R. L., DeCoste, A. M., McCormick, S. D., & White, A. W. 1987. Giant scallop feeding and growth responses to flow. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 113: 207–220.
- Wilson, A. C., Cann, R. L., Carr, S. M., George, M., Gyllensten, U. B., Helm-Bychowski, K. M., Higuchi, R. G., Palumbi, S. R., Prager, E. M., Sage, R. D., & Stoneking, M. 1985. Mitochondrial DNA and two perspectives on evolutionary genetics. *Biological Journal of the Linnean Society*, 26: 375–400.
- Woodson, C. B. 2018. The fate and impact of internal waves in nearshore ecosystems. *Annual Review of Marine Science*, 10: 421–441.
- Wright, S. 1965. The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating. *Evolution*, 19: 395–420.

Titre : Rôle de la connectivité et de l'adaptation locale dans la structure et le fonctionnement des populations de coquille Saint-Jacques (*Pecten maximus*) en Manche, Mer d'Iroise et Rade de Brest.

Mots clés : *Pecten maximus*, génétique des populations, connectivité, adaptation locale

Résumé : L'objectif principal de cette thèse était d'améliorer notre compréhension de la connectivité et de l'adaptation locale entre les principaux gisements de coquille Saint-Jacques à l'échelle de la Bretagne et de la Manche. Ce travail s'est structuré autour de trois axes. (i) Une étude basée sur l'association entre données microsatellites et modèle démogénétique a été réalisée afin d'explorer la structure génétique neutre des principaux gisements de coquilles Saint-Jacques sur l'ensemble de la Manche. Il ressort de cette étude une différenciation génétique entre les gisements localisés à l'Ouest de Start Point de ceux du reste de la Manche, suggérant l'existence d'une entité indépendante reproductivement. (ii) La structure génétique neutre entre la Manche Ouest, la Mer d'Iroise et la Rade de Brest a été analysée, à l'aide d'approches de 'Genotyping by Sequencing' (GBS) et d'un modèle hydrodynamique, afin d'étudier le degré de connectivité de la population de Rade de Brest vis-à-vis des populations environnantes, dans un contexte d'ensemencement massif du gisement de Brest par du naissain issu d'écloserie.

Les résultats suggèrent

(1) le rôle prépondérant du Front de Ouessant comme barrière à la dispersion larvaire entre la Manche Ouest et la Mer d'Iroise et la Rade de Brest et (2) des flux larvaires de la Baie de la Baie de Douarnenez alimentant la Rade de Brest associés à une absence de structure génétique entre ces régions. (iii) Enfin, la structure adaptative des gisements distribués entre la Rade de Brest, la Baie de Morlaix et le Golfe Normano-Breton a été explorée à l'aide des GBS. Pour la première fois sont observés à fines échelles des processus adaptatifs entre les gisements de Rade de Brest et du Golfe Normano-Breton.

Ce corpus de résultats révèle l'existence d'isolement démographique et génétique entre les gisements de *P. maximus* de Manche, Mer d'Iroise et Rade de Brest et suggère pour la première fois des signaux de sélections à fines échelles entre gisements fortement ensemencés. Cette thèse ambitionne de contribuer à la prise de décision en matière de gestion des stocks de coquille Saint-Jacques en Manche et Bretagne.

Title : Role of connectivity and local adaptation in the genetic structure of great scallop population (*Pecten maximus*) in the English Channel, the Ushant Sea and the Bay of Brest.

Keywords : *Pecten maximus*, population genetics, connectivity, local adaptation

Abstract : The main objective of this study was to improve knowledge about connectivity and local adaptation among great scallop fishing grounds located in the English Channel, the Ushant Sea and the Bay of Brest, in order to provide concrete information to fisheries managers regarding great scallop population biology. This work was divided in three part. (i) Firstly, population genetic structure of *P. maximus* among the main fishing grounds of the English Channel was analysed through a multidisciplinary seascape genetics approach coupling microsatellite data and demo-genetic modelling. The main results underlined genetic differentiation between western Start Point population and the rest of the fishing grounds of the English Channel, suggesting reproductive independency. (ii) Secondly, the genetic structure between the Western English Channel, the Ushant Sea, the Bay of Douarnenez and the Bay of Brest was investigated using 'Genotype by Sequencing' (GBS) coupled to a hydrodynamic modelling approach, in order to understand connectivity between Bay of Brest and neighbouring populations in a context intensive enhancement of this Bay.

Results emphasize

(1) the importance of the Ushant Front as barrier to larval dispersal between the Western English Channel and the Ushant Sea/The Bay of Brest and (2) larval flux from the Bay of Douarnenez to the Bay of Brest. (iii) Finally, adaptive genetic structure was explored using GBS, between the Bay of Brest, the Bay of Morlaix and the Normano-Breton Gulf. For the first time, fine scale adaptive processes were observed among main Brittany fishing grounds, for which reproductive differentiation were previously noticed.

This body of research showed demographic and genetic isolation between fishing grounds of *P. maximus* of the Western English Channel, the Ushant Sea and the Bay of Brest and suggested for the first time fine scale signals of selection between enhanced fishing grounds. This thesis aims to contribute to decision processes regarding management strategies of *P. maximus* stocks in the English Channel and in Brittany.